

LECH STEMPNIEWICZ

*Katedra Ekologii i Zoologii Kręgowców UG
Legionów 9, 80-441 Gdańsk*

DZIECIOBÓJSTWO U ZWIERZĄT
Interpretacja socjobiologiczna

WSTĘP

Dzieciobójstwo jest zachowaniem normalnym i dość często spotykanym w warunkach naturalnych. Uważa się je za drastyczny przejaw konkurencji wewnątrzgatunkowej zwierząt o zasoby będące w niedomiarze. Najczęściej jest to konkurencja o pokarm, przestrzeń życiową, miejsca rozrodu, ale także o partnera płciowego (HRDY 1979, SHERMAN 1981, MOCK 1984).

U pewnych grup zwierząt mięsożernych (np. u ryb, płazów, mew, niektórych ptaków i ssaków drapieżnych) powszechny jest kanibalizm, dotyczący zwłaszcza osobniki młodociane. Ulega on nasileniu w warunkach wysokiego zagęszczenia i niedostatku pokarmu. Korzyści dla zabójcy są w tym przypadku jednoznaczne. Ofiary stanowią dodatkowe źródło pożywienia, co w warunkach napiętego budżetu energetycznego może decydować o przeżyciu i sukcesie rozrodczym kanibala. Behawior ten może w rezultacie przyczyniać się do obniżenia liczebności populacji (HAUSFATER i HRDY 1984).

Wszystkie przypadki dzieciobójstwa nie będącego kanibalizmem, to jest te, w których ofiara nie jest zjadana, były interpretowane na ogół jako przejawy zachowania patologicznego (tzn. pozbawionego wartości przystosowawczej). Tak jest w istocie w części przypadków, zwłaszcza wywołanych sytuacją stresową, której bezpośrednią lub pośrednią przyczyną są zwykle czynniki antropogeniczne. Odpowiedzialny za ten patologiczny behawior może być wzrost agresji spowodowany skrajnym przegęszczeniem i/lub przełamywaniem dystansu osobniczego, brak odpowiednich miejsc i materiałów do budowy gniazda lub nory lęgowej, atrofia bądź hipertrofia instynktu macierzyńskiego, zakłócenia we wdrukowaniu obrazu matki/dziecka w pierwszej fazie po wykluciu/porodzie i inne. W ekstremalnej postaci zjawisko to występuje u zwierząt hodowlanych i przetrzymywanych w nieodpowiednich warunkach w ogrodach zoologicznych (FRASER 1985).

Ekologia behawioralna proponuje wyjaśnienie dzieciobójstwa nie będącego kanibalizmem (poza niewątpliwymi przypadkami patologii) w kategoriach wewnątrzgatunkowej konkurencji seksualnej (HAUSFATER i HRDY 1984, KREBS i DAVIES 1987, ALCOCK 1989). Niniejszy artykuł jest poświęcony przede wszystkim prezentacji tej właśnie koncepcji (HRDY 1979).

PRÓBA DEFINICJI I KLASYFIKACJI

WPROWADZENIE

Dzieciobójstwem można określić jedynie uśmiercanie młodych osobników własnego gatunku. Stopień pokrewieństwa zabójcy i ofiary może być różny, chociaż najczęściej są sobie genetycznie obce. Zachowanie dzieciobójcze (poza przypadkami patologicznymi) musi przynosić zabójcy określone zyski. Dla kanibala są nimi dodatkowe ilości pokarmu. Rodzic-zabójca uśmiercający najsłabsze potomstwo (redukcja wielkości lęgu/miotu, dostosowująca ją do dostępnej bazy pokarmowej oraz selekcja zdrowotna) zwiększa w ten sposób własny sukces rozrodczy. Eliminowane są bowiem te młode osobniki, które w danej sytuacji i tak nie mają szansy przeżycia, a obniżają szanse przeżycia pozostałych. Dzieciobójstwo indukowane seksualnie sprzyja propagacji genotypu zabójcy (w sensie ilościowym i czasowym) poprzez uśmiercanie obcych genetycznie lęgów/miotów. Dość często obserwuje się zachowanie łączące w sobie elementy kilku typów dzieciobójstwa. Wówczas i przyczyny i efekty takiego behavioru mają charakter mieszany.

Upraszczać czasami bardzo skomplikowane klasyfikacje tego behavioru można wyodrębnić dwa główne jego typy: dzieciobójstwo bezpośrednie i pośrednie. W przypadku pierwszym zabójca aktywnie uśmierca ofiarę, w drugim zaś przyczynia się do jej śmierci zaniechając opieki nad nią (HRDY 1979). Nawet ten podział nie jest zawsze jednoznaczny (rozdz. *Typy mieszane*).

DZIECIOBÓJSTWO BEZPOŚREDNIE

Kanibalizm

Kanibalizm, czyli zabijanie i zjadanie młodych osobników własnego gatunku jest typowym przykładem dzieciobójstwa bezpośredniego. U ryb, płazów i gadów, gdzie na ogół brak jest opieki rodzicielskiej, dość częste zachowanie kanibalistyczne (zwłaszcza u gatunków drapieżnych i wszystkożernych) dotyczyć może również własnego potomstwa (ALCOCK 1989). U ptaków i ssaków ofiary nie są zazwyczaj spokrewnione (przynajmniej blisko) z zabójcą. Wyjątkiem są te gatunki kanibalistyczne, u których samiec nie zna własnego potomstwa (np. hiena cętkowana *Crocota crocuta*, tygrys *Panthera tigris*, niedźwiedź polarny *Ursus maritimus*), zatem i ono może paść jego łupem (van LAWICK i van LAWICK-GOODALL 1973, MOUNTFORT 1973, TAYLOR i współaut. 1984)

Kanibalizm występuje między innymi u ptaków drapieżnych *Falconiformes*, sów *Strigiformes*, mew *Laridae* i krukowatych *Corvidae* (MOCK 1984), a także u gryzoni *Rodentia* (BROOKS 1984), ssaków drapieżnych *Carnivora* (HRDY 1979) i szympanсів *Pan troglodytes* (BYGOTT 1972).

Dzieciobójstwo indukowane seksualnie

Jest to drugi rodzaj dzieciobójstwa bezpośredniego, polegający na uśmiercaniu niespokrewnionych młodych zwierząt, które jednak nie są z reguły zjadane. Zabójcami są najczęściej samce poligyniczne. Behavior ten ma zwykle miejsce świeżo po przejściu terytorium i/lub samicy (haremu) po dotychczasowym

właścicielu (właścicielach). Takie zachowanie odnotowano między innymi u lwów *Panthera leo* (BERTRAM 1975), langurów *Presbytis* sp. (HRDY 1977a, NEWTON 1986, SOMMER 1987), goryli *Gorilla gorilla* (FOSSEY 1981), koczokodanów *Cercopithecus* sp. (STRUHSAKER 1977), gerez *Colobus* sp., pawianów *Papio anubis* (HRDY 1977b), norników *Microtus* sp. (BROOKS 1984) oraz strzyżyka śpiewaczka *Troglodytes aedon* (FREED 1986), wróbla domowego *Passer domesticus* (VEIGA 1990) i jaskółek *Hirundinidae* (LOFTIN i ROBERSON 1983, CROOK i SHIELDS 1985, MOLLER 1988).

Także samice psowatych *Canidae* (ZIMEN 1976, CAMENZIND 1978, FRAME i współaut. 1979), hien *Hyaenidae* (van LAWICK, van LAWICK-GOODALL 1973), długoszpona *Jacana spinosa* (STEPHENS 1982) i wróbla domowego (VEIGA 1990) w pewnych okolicznościach niszczą mioty lub legi innych samic.

DZIECIOBÓJSTWO POŚREDNIE

Polega ono zwykle na zaniechaniu karmienia potomstwa przez rodziców lub (jak w przypadku likaonów *Lycaon pictus*) przez grupę zwierząt, wspólnie polujących i opiekujących się szczeniętami samic należących do stada. Behawior ten z reguły jest związany z aktualną dostępnością pokarmu i nasila się przy jego niedostatku (FRAME i współaut. 1979).

Redukcja lęgów

Jest to często spotykane zjawisko u ptaków, będące formą dopasowania wielkości lęgów do aktualnej sytuacji pokarmowej. Dotyczy ono gatunków o lęgach asynchronicznych, wśród których wysiadywanie rozpoczyna się przed złożeniem ostatniego jaja. W rezultacie klucie się jaj jest rozciągnięte w czasie (odpowiadającym zaawansowaniu inkubacji), a pisklęta są zróżnicowane wiekowo i tym samym pod względem stopnia rozwoju psychofizycznego.

W warunkach niedoboru pożywienia pisklęta najmłodsze, najmniejsze, naj słabiej domagające się pokarmu od rodziców (żebranie o pokarm jest bodźcem wyzwalającym karmienie) giną z głodu, a czasami są uśmiercane przez starsze rodzeństwo bądź rodziców. Asynchroniczne legi i opisany wyżej mechanizm ich redukcji są charakterystyczne dla ptaków dość wyspecjalizowanych pokarmowo, bazujących na zasobach trudno przewidywalnych (np. aeroentomofagi — jerzyki *Apus* sp., ichtiofagi — brodzące *Ciconiiformes*, odżywiające się drobnymi gryzoniami — sowy i ptaki drapieżne) (PERRINS i BIRKHEAD 1983, MOCK 1984).

TYPY MIESZANE

Istnieją ponadto formy dzieciobójstwa nie dające się jednoznacznie zakwalifikować do żadnego z wyżej wymienionych typów. Są to zachowania, w których zaniechanie opieki nad potomstwem (dzieciobójstwo pośrednie) po pewnym czasie prowadzić może do jego aktywnego uśmiercenia, a także kanibalizmu (np. u chomika syryjskiego *Mesocricetus auratus*). Trudno jest również oddzielić selekcję zdrowotną lęgu (miotu), przejawiającą się w usuwaniu chorych i słabych osobników z gniazda (np. u krukowatych *Corvidae*), od redukcji wielkości lęgu (miotu) z przyczyn pokarmowych (BROOKS 1984, MOCK 1984).

U syczka *Otus scops*, gniazdującego w ciemnych dziuplach, bodźcem wyzwalającym zachowanie opiekuńcze rodziców, a jednocześnie tłumiającym ich agresję

jest charakterystyczny głos pisklęcia. Gdy nie ma ono siły się odzywać z powodu niedożywienia bądź choroby, jest traktowane przez rodziców jak ofiara, to znaczy zabijane i przeznaczane na pokarm dla rodzeństwa (DROSCHE 1988).

U wielu zwierząt żyjących w dużych, zwartych stadach (np. u antylop, bawołów i bizonów spośród krętorogich *Bovidae*, jeleniowatych *Cervidae*, uchattek *Otariidae*, fok *Phocidae*) dość powszechnym zjawiskiem jest gubienie się młodych osobników, utrata kontaktu z matką i śmierć z głodu i wycieńczenia. Wydaje się, że nieadaptowanie tych sierot przez inne samice ze stada nie może być traktowane za formę dzieciobójstwa pośredniego, jak uważają niektórzy autorzy (KALETA 1989).

WYBRANE PRZYKŁADY DZIECIOBÓJSTWA

Wróbel domowy

Ten powszechnie znany, kosmopolityczny gatunek rozradza się w luźnych grupach, odbywa 2–3 lęgi rocznie (zależnie od obszaru występowania). Pisklęta są karmione przez oboje rodziców, z tym że udział samicy jest zwykle większy. Samce są mono-, bi-, a nawet trigamistami. Poligyniczne samce biorą udział w opiece nad potomstwem pierwszej partnerki, a tylko sporadycznie karmią młode z lęgów samic 2-go i 3-go rzędu. W 9%–12% lęgów wróbla domowego w Hiszpanii stwierdzono przypadki dzieciobójstwa (VEIGA 1990).

Obiektem ataków ze strony samców były obce lęgi samic 2-go rzędu, pozbawione opieki ojcowskiej. Jaja były rozbijane, pisklęta zadziobywane, a następnie wyrzucane z gniazda. Wkrótce napastnicy tworzyli pary z matkami ofiar i dochowywali się własnego potomstwa. Dzieciobójczyniami były także samice, z reguły te skojarzone z samcami poligynicznymi jako partnerki 2-go rzędu. Niszczyły one lęgi par monogamicznych bądź lęgi samic 1-go rzędu, czyli tylko te, którymi samce się zajmowały. W rezultacie, wchodziły one w pary z samcami, do których gniazd wtargnęły. Uzyskiwały status samicy 1-go rzędu oraz opiekę ojcowską nad własnym potomstwem (VEIGA 1990).

Niedźwiedź polarny

Rozpowszechniony u tego gatunku kanibalizm przejawia się w pożeraniu padłych, zabijaniu chorych, osłabionych oraz bardzo młodych osobników. Dzieciobójstwo ze strony dorosłych samców jest na tyle rozpowszechnione, że stanowi istotny czynnik ograniczający liczebność populacji. Stwierdzono ponadto, że po uśmierceniu i zjedzeniu małych niedźwiadków, dorosłe samce towarzyszą ich matce i po pewnym czasie kojarzą się z nią. Umożliwia to owulacja prowokowana, charakterystyczna dla tego gatunku (LARSEN 1984, TAYLOR i współaut. 1984).

Pswate i hieny

U wielu gatunków z obu rodzin, żyjących w stałych lub fakultatywnych grupach, obserwuje się przypadki dzieciobójstwa ze strony samic (np. wilk *Canis lupus*, kojot *C. latrans*, dingo *C. familiaris*, hiena cętkowana, likaon). W odniesieniu do hien i likaonów wydaje się to mieć związek ze stosunkami matriarchalnymi, obowiązującymi w ich społecznościach (ZIMEN 1976, CAMENZIND 1978, FRAME i współaut. 1979).

Ofiarami są zawsze mioty samic zajmujących niską pozycję w strukturze hierarchicznej grupy, sprawczyniami zaś są samice dominujące. U likaonów samica z młodymi pozostaje w norze i nie bierze udziału w polowaniach. Jest ona karmiona (później także szczenięta) pokarmem dostarczonym do nory przez pozostałych członków stada. Samica zajmująca najwyższą pozycję socjalną w grupie czasami uniemożliwia karmienie samicy niskiej rangi, skazując jej miot na śmierć głodową (van LAWICK i van LAWICK-GOODALL 1973).

Konie

Zdziczałe konie amerykańskie (mustangi *Equus caballus*) żyją w grupach składających się z kilku–kilkunastu dorosłych klaczy, ich potomstwa oraz dorosłego ogiera. Taka struktura socjalna przyczynia się do ostrej konkurencji między samcami o dostęp do samic. Okres utrzymywania się samca na pozycji lidera i tym samym jego okres reprodukcyjny jest ograniczony, a rotacje częste. Po przejściu stada klaczy przez nowego ogiera, ciężarne samice często ronią płody w następstwie napastowania i gwałtów (BERGER 1983). Atakowane i czasem uśmiercane są także źrebięta (DUNCAN 1982).

Lwy

Lwy są drapieżnikami polującymi zespołowo na duże zwierzęta trawożerne (antylopy, zebry) na obszarze bronionych terytoriów. Główny ciężar zdobywania pożywienia spoczywa na mniejszych i sprawniejszych ruchowo lwicach. W skład grupy wchodzi 3 do 12 dorosłych samic i ich potomstwo (w przypadku samców tylko do wieku 3 lat). Lwice są ze sobą blisko spokrewnione (siostry, kuzynki, matki, córki). Urodziły się i pozostają przez całe życie w tej samej grupie. Są zdolne do rozrodu bardzo długo, bo od 4 do 18 roku życia, to jest przez około 14 lat. Owulacja u lwic jest ukryta. Gdy nie są ciężarne lub karmiące wchodzi w ruję (trwającą 2–4 dni) co około jeden miesiąc. Kopulują wówczas dzień i noc (przeciętnie co 15 min.) z różnymi samcami z grupy. Na każde z lwiatek przeżywających do wieku dojrzałego (przeżywa około 20%) przypada przeciętnie 3 tys. kopulacji. Na niską efektywność rozrodu składają się bardzo częste zaburzenia w owulacji i wysoki odsetek poronień (BERTRAM 1975, PACKER i PUSEY 1983a).

Do lwic przyłączają się dorosłe samce w liczbie od 1 do 6, które są z reguły braćmi lub kuzynami w tym samym wieku. Nie są spokrewnione z samicami. Młode lwy-samce w wieku 3 lat opuszczają stado i koczują przez kilka lat, próbując przejąć harem od innych samców (starych, słabszych, mniej licznych, chorych, rannych, itp.). Gdy im się powiedzie, bezpośrednio po przepędzeniu rywali wyszukują i uśmiercają ich potomstwo z ostatniego miotu. Zwycięskie samce pozostają wraz z grupą lwic przeciętnie 2–3 lata, poczem same zostają przegonione. Tak więc, mimo podobnej długości życia co samice, ich rzeczywisty okres rozrodczy jest bardzo krótki, zwykle umożliwiający spłodzenie i dochowanie się (jeśli w ogóle) nie więcej niż jednego pokolenia młodych (PACKER i PUSEY 1982).

Rozród u lwów ma miejsce w ciągu całego roku. Poszczególne stada rozmnażają się w różnych porach, ale w obrębie jednej grupy obserwuje się synchronizację rui u wszystkich samic (efekt Whittena). Przynosi to szereg korzyści. Wszystkie mioty pojawiają się w tym samym czasie, lwiatka więc są w jednym

wieku. Umożliwia to efektywny podział obowiązków w grupie lwic wymieniających się, zależnie od potrzeb, w polowaniu, karmieniu i w opiece nad młodymi. System taki sprzyja lepszej przeżywalności lwiatek. Wewnątrzgrupowa synchronizacja rozrodu przynosi także zysk młodym samcom po opuszczeniu rodzinnego stada. Mają one bowiem wówczas więcej rówieśników (braci, kuzynów), a więc ich łączna siła jest większa. Zwiększa to szanse przejścia przez nie grupy lwic, dłuższego utrzymania haremu i tym samym wzrostu sukcesu rozrodczego (BYGOTT i współaut. 1979, PACKER i PUSEY 1983b).

Obecność w stadzie kilku dorosłych samców, korzystna ze względu na szanse przejścia i utrzymania haremu, wymaga jednak mechanizmów osłabiających wewnątrzgrupową konkurencję seksualną i kanibalizm w stosunku do młodych. Pokojowej egzystencji stada sprzyja bliskie pokrewieństwo samców oraz skrajna niepewność ojcostwa lwiatek przychodzących na świat. Ta z kolei jest efektem nadaktywności seksualnej samic, receptywnych nawet gdy zapłodnienie jest niemożliwe, kopulujących bardzo często ze wszystkimi samcami z grupy. Przy prawdopodobieństwie zapłodnienia jak 1:3 000, każda pojedyncza kopulacja ma niewielką wartość dla samca i nie wywołuje reakcji ze strony pozostałych. W tej sytuacji prawdopodobieństwo ojcostwa każdego z dorosłych samców w stosunku do któregośkolwiek z lwiatek jest bardzo zbliżone. Wpływa to hamująco na zapędy dzieciobójcze lwów (BERTRAM 1978, PACKER i PUSEY 1982).

Hulmany *Presbytis entellus*

Jest to jeden z gatunków langurów (małpy wąskonosie *Cercopithecidae*) zamieszkujący Indie i Pakistan. Małpy te żyją w grupach składających się z jednego dorosłego samca, kilku-kilkunastu samic i ich potomstwa. Wiele samców koczuje samotnie, poza grupą, podejmując od czasu do czasu próby przejścia haremu. Gdy im się to powiedzie (a w warunkach ostrej konkurencji zmiany są dość częste), atakują i zabijają zastane w grupie młode osobniki (HRDY 1977a, SOMMER i MOHNOT 1985, NEWTON 1986, SOMMER 1987).

DZIECIOBÓJSTWO I KONKURENCJA SEKSUALNA

WPROWADZENIE

Dzieciobójstwo jest efektownym przykładem oddziaływania doboru naturalnego na poziomie osobniczym, a nie populacji czy gatunku (TRIVERS 1972, WILSON 1975, KREBS i DAVIES 1987, ALCOCK 1989). Hipoteza konkurencji seksualnej zakłada, że uśmiercanie młodych, obcych genetycznie zwierząt własnego gatunku przyczynia się do zwiększenia sukcesu rozrodczego zabójcy. Oczywiście, odbywa się to kosztem rodziców ofiary (nie mówiąc o niej samej), a szczególnie tego z nich, który w zabitego potomka zainwestował więcej czasu i energii. Zwykle są to samice, a w przypadku poliandrii samce (HRDY 1979).

KORZYŚCI DLA SAMCÓW-DZIECIOBÓJCÓW

Zachowanie dzieciobójcze samców najczęściej występuje u gatunków haremowych (ssaki) i monogamicznych, w populacjach z niedoborem samic, bądź z fakultatywną poliginią (ptaki) (SHERMAN 1981, BROOKS 1984, CROOK i SHIELDS

1985). Zwykle ma ono miejsce świeżo po pokonaniu dotychczasowego właściciela i przejściu po nim terytorium i/lub samicy (samic). W tej sytuacji likwidacja zastanego, ostatniego lęgu/miotu poprzednika daje następcy szereg istotnych korzyści. Samice pozbawione młodych szybko i równocześnie gotowe są do kojarzenia się z nowym samcem (samcami). U ssaków bowiem, ciąża i laktacja blokują ruję na drodze hormonalnej (MCCLINTOCK 1971, LABOV 1981, PACKER i PUSEY 1983a, b).

Taki sam efekt daje inkubacja jaj i karmienie piskląt (przynajmniej w początkowym okresie) w przypadku samic ptaków. W rezultacie, samce-zabójcy kojarząc się z matkami swych ofiar szybko dochowują się własnego potomstwa, noszącego ich genotyp. Czas odgrywa tu rolę zasadniczą. Rzeczywisty okres reprodukcyjny samców (tj. okres kiedy są w stanie utrzymać terytorium i samice) jest na ogół znacznie krótszy niż samic. Cały czas istnieje ryzyko pojawienia się silniejszego następcy. Pozostawienie przy życiu zastanego potomstwa poprzednika oznaczałoby, poza stratą czasu, konkurencję (o pokarm, terytoria, a później o partnerów płciowych) dla własnych młodych (PACKER i PUSEY 1982, MOCK 1984).

W przypadku gatunków, takich jak jelen europejski *Cervus elaphus*, rozra- dzających się tylko jeden raz w roku, w ściśle określonej porze, zachowanie dzieciobójcze nowego władcy haremu na ogół nie daje mu zysku czasowego. Ruja u łań występuje w dość stałych terminach, niezależnie od tego czy wychowywały młode w poprzednim sezonie czy nie. Jednak ich kondycja oraz jakość i szanse przeżycia potomstwa urodzonego w następnym roku są wyraźnie wyższe, gdy samice nie były w ostatnim roku obciążone karmieniem (CLUTTON-BROCK i ALBON 1989, CLUTTON-BROCK i współaut. 1987a, b). Byk-zabójca, który obejmuje harem, zyskuje zatem pośrednio, bowiem przyszłoroczne potomstwo noszące jego genotyp mieć będzie większe szanse przeżycia dzięki lepszej kondycji matki i swojej własnej oraz niższej konkurencji (BEREŚ i MADLAFOUSEK 1994).

KORZYŚCI DLA SAMIC-DZIECIOBÓJCZYŃ

Uśmiercanie młodych należących do innych samic z grupy, najczęściej podporządkowanych (*Canidae*, *Hyaenidae*) przynosi zabójczyniom dość oczywiste profity. Ich własne potomstwo ma większe szanse przeżycia i zdobycia partnera (tym samym propagacji genotypu matki), wzrastając w warunkach braku lub osłabionej konkurencji. Behavior ten ulega nasileniu w okresach niedoboru pokarmu lub (co na to samo wychodzi) przegęszczenia (van LAWICK i van LAWICK-GOODALL 1973, FRAME i współaut. 1979).

Wszelkie próby wyjaśniania przyczyn dzieciobójstwa w kategoriach regulacji liczebności populacji (WYNNE-EDWARDS 1962) należy jednak odrzucić z tych samych powodów co całą koncepcję doboru grupowego. Działania dzieciobójcze mogą prowadzić do spadku zagęszczenia, ale u ich podłoża leży zawsze indywidualny interes zabójcy, nie populacji. Nie można mylić przyczyn zachowań dzieciobójczych z ich efektami (HAUSFATER i HRDY 1984, ALCOCK 1989).

Poprzez niszczenie lęgów/miotów innych samic są osiągane także korzyści przyczyniające się pośrednio do wzrostu sukcesu rozrodczego zabójczyń. Należy do nich zdobycie terytorium, miejsca rozrodu i żerowania oraz partnera i jego

opieki ojcowskiej nad potomstwem (*Spermophilus beldingi*, jaskółki, szpak *Sturnus vulgaris*, dzięcioł żółodziowy *Melanerpes formicivorus*, strzyżyk śpiewaczek, wróbel domowy) (SHERMAN 1981, MUMME i współaut. 1983, FREED 1986, MOLLER 1988, VEIGA 1990).

KONFLIKT PŁCI

WPROWADZENIE

Uśmiercanie potomstwa ze związku poprzednika i samicy, z którą następnie kojarzy się samiec-zwycięzca, przynosi temu ostatniemu jednoznaczne profity, opisane powyżej. W sposób oczywisty obniża jednak sukces reprodukcyjny samic, które zainwestowały w zabite potomstwo bardzo wiele czasu i energii. Dzieciobójstwo ze strony samców jest więc przejawem ostrego konfliktu płci. Teoretycznie, samice (przynajmniej zwierząt mięsożernych) powinny zjadać zabite przez samce młode, aby choć częściowo wyrównać straty w nakładach na rozród (KREBS i DAVIES 1987).

KONTRADAPTACJE SAMIC

Lwy

W okresie przejściowym, po klęsce dotychczasowych samców, ma miejsce ostra rywalizacja kilku grup samców o przejęcie haremu lwic. Samice zachowują się w tym okresie w sposób szczególny. Wykazują bardzo wysoką aktywność seksualną (przy obniżonej płodności), kopulując z własnej inicjatywy z bardzo wieloma samcami z różnych grup. Przyczynia się to do wzrostu agresji i częstotliwości kontaktów agonistycznych między konkurującymi kohortami samców. W rezultacie zwycięża grupa najsilniejsza (m.in. liczebnie), a lwice uzyskują opiekę najlepszych jakościowo partnerów seksualnych. Stanowi to również gwarancję, że ta grupa samców jest w stanie utrzymać harem możliwie długo, przynajmniej przez 2 lata. Okres ten niezbędny jest do odchowania jednego pokolenia młodych. Ciąża u lwów trwa bowiem 3,5 miesiąca, a opieka nad młodymi 1,5–2 lata. Częstsza rotacja samców w stadzie lwów i związane z tym akty dzieciobójstwa stanowią duże zagrożenie dla sukcesu reprodukcyjnego lwic (BERTRAM 1975, PACKER i PUSEY 1983b).

Stwierdzono ponadto, że przejmowanie haremu lwic przez nowych samców może być prowokowane przez dorastające córki dotychczasowych władców, gdy utrzymują się zbyt długo i realnie stają się ryzyko kazirodztwa. Młode lwice, kopulując ze wszystkimi okolicznymi samcami, rozpętują taką agresję i rywalizację, że na dłuższą metę dotychczasowe samce nie są w stanie obronić swej pozycji w stadzie. Taki bieg wydarzeń, zainicjowany przez dorastające samice, sprzyja wzrostowi ich sukcesu rozrodczego. Przejęcie haremu przez nowych samców usuwa bowiem zagrożenie kazirodztwa, a akty dzieciobójstwa w tym okresie nie dotyczą młodych lwic, nie posiadających jeszcze własnego potomstwa. Gdy się go dochowają, będzie ono miało większe szanse przeżycia po uśmierceniu przez nowych samców miotów pozostałych samic (PACKER i PUSEY 1983b).

Hulmany i inne

Po zmianie samca w grupie, samice usiłują ukrywać swe potomstwo, uciekać z nim i bronić przed atakami nowego lidera. Jest to jednak na ogół mało skuteczne w związku ze znacznym dymorfizmem płciowym w rozmiarach ciała i sile zwierząt. Samce uśmiercają czasami nawet młode urodzone w wiele tygodni po przejściu haremu. Matki ofiar były w tym czasie ciężarne z poprzednikiem. U ciężarnych samic zaobserwowano występowanie pseudorui, połączonej z zabieganiem o kopulacje u nowego samca, mimo braku owulacji i szans na zapłodnienie. Tą drogą oszustwa matrymonialnego zyskują one akceptację urodzonego później potomstwa, które unika śmierci. Samice oszczędzają znaczne nakłady czasu i energii już zainwestowane w młode noszące ich geny (HRDY 1979, SUGIYAMA 1984, SOMMER 1987).

Podobne zjawisko pseudorui i kopulowania z nowym samcem stwierdzono u ciężarnych samic karczownika *Arvicola terrestris*. Tu również zapobiega to dzieciobójstwu (JEPPSSON 1986). Także samice jaskółki drzewnej *Iridoprocne bicolor* eksperymentalnie pozbawione partnerów, zabiegają o kopulację u nowych samców, uzyskując tą drogą adopcję lęgów, ale tylko na wczesnym etapie zaawansowania (ROBERTSON i STUTCHBURY 1988).

Samce, nie będąc w stanie bezpośrednio ocenić ojcostwa lęgu/miotu, którym się opiekują lub tolerują, swój stosunek do młodych uzależniają od liczby kopulacji z ich matką, oczywiście z uwzględnieniem do pewnego stopnia następstw czasowych tych zjawisk (ALCOCK 1989, STEMPNIEWICZ 1989). U pokrzywnicy *Prunella modularis* stwierdzono korelację pomiędzy liczbą kopulacji samców z daną samicą a ich wkładem w opiekę nad lęgiem (DAVIES 1985).

Samice ciężarne w momencie zmiany lidera grupy często ronią płody (np. dzikie konie) lub je resorbują (drobne gryzonie — efekt Bruce'a) (LABOV 1981, BERGER 1983). Można te zjawiska interpretować jako wybór „mniejszego zła”, ograniczającego (i tak już wysokie) dalsze straty czasu i energii związane z donoszeniem ciąży. Potomstwo ich i tak zostałoby uśmiercone przez nowego samca. Likwidując ciążę samice uzyskują szansę na wychowanie nowego miotu, nie zagrożonego, a często otoczonego opieką ze strony ojca (ALCOCK 1989).

PODSUMOWANIE

Dzieciobójstwo może być rozpatrywane wyłącznie na poziomie wewnątrzgatunkowym. Jest ono normalnym zachowaniem (poza przypadkami patologicznymi, zazwyczaj wywoływanymi przez czynniki antropogeniczne) przynoszącym wymierne korzyści zabójcy, będącym przejawem konkurencji o ograniczone zasoby (pokarm, terytoria, partner płciowy i inne). Gdy obiektem konkurencji jest partner płciowy to związane z nią dzieciobójstwo określa się jako indukowane seksualnie (przejaw doboru płciowego). Artykuł przedstawia kilka wybranych, dobrze udokumentowanych w literaturze przykładów dzieciobójstwa, uproszczoną klasyfikację różnych typów tego zachowania, a przede wszystkim jego interpretację zgodną z hipotezą konkurencji seksualnej.

Samce poligyniczne zwykle mają znacznie krótszy okres efektywnego rozrodu w porównaniu z samicami. Często zabijają obce sobie genetycznie młode wkrótce

po przejęciu kontroli nad samicami. Samiec-dzieciobójca zwiększa liczbę swego potomstwa przyspieszając okres receptywności samic. U samic karmiących młode lub inkubujących jaja nie zachodzi bowiem owulacja. W przypadku gatunków rozradzających się sezonowo tylko jeden raz w roku (np. jeleni europejski) samce przejmujące kontrolę nad samicami, uśmiercając zastane młode, mogą pośrednio zwiększać swój sukces rozrodczy. Doczekują się potomstwa noszącego ich geny, co prawda nie wcześniej niż normalnie, ale lepszego jakościowo i o większych szansach na przeżycie. Zabijając młode, noszące geny poprzednika, nowe samce obniżają konkurencję ze strony obcych, jaką napotka w przyszłości ich własne potomstwo.

Także samice u niektórych gatunków czasem uśmiercają młode potomstwo samic podporządkowanych. Poprawia to szanse przeżycia ich własnych lęgów/miotów. W rezultacie dzieciobójstwa samice mogą uzyskiwać dostęp do terytorium, opiekę samca dla siebie i młodych i w ten pośredni sposób zwiększać swój sukces reprodukcyjny.

Jak wspomniano wyżej, zachowanie dzieciobójcze jest korzystne dla samców-zabójców. Z drugiej strony jednak obniża ono zdecydowanie sukces reprodukcyjny matek ofiar. Jest więc klasycznym przykładem ostrego konfliktu płci. Samce nie są w stanie ocenić ojcostwa młodych bezpośrednio i muszą polegać na wskazówkach pośrednich (np. czas i liczba kopulacji z samicą). Samice ciężarne mogą oszukiwać swych nowych partnerów uzyskując dzięki kojarzeniu się z nimi (pseudorują) akceptację potomstwa obcego genetycznie. Samce zwykle nie uśmiercają młodych urodzonych przez samice, z którymi kopulowały.

Czasami opląca się ciężarnym lub karmiącym samicom, które utraciły dotychczasowego partnera, pozbycie się płodów lub młodych i jak najszybsze dochowanie się potomstwa z nowym samcem, oferującym niezbędną pomoc i opiekę. Kontynuacja opieki nad potomstwem zastanym przez nowego samca i stale narażonym na śmierć z jego strony, uniemożliwia bowiem samicom na długo ponowny rozród, jednocześnie zwiększając potencjalne straty samicy. Jest to wybór mniejszego zła wymuszony dzieciobójczym zachowaniem samców.

INFANTICIDE IN ANIMALS A sociobiological approach

S u m m a r y

Infanticide is an intraspecific behaviour which usually benefits the perpetrator (except for pathologic instances). It is linked to competition for limited resources like food, territories, mates, etc. When the competition is for mates the associated infanticide is termed sexually selected. The paper presents several examples of infanticidal behaviour, well documented in the literature, as well as their simplified classification. Special attention is paid to the Hrdy-Blaffer's sexual competition hypothesis.

The efficient reproductive period of polygynous males is usually much shorter than of females. These former often kill infants not related to them, soon after they assume control of the females. An infanticidal male increases the number of descendants he produces by making females sexually receptive to him sooner than they would be otherwise (females do not ovulate while lactating or incubating full clutch). In the case of species breeding seasonally and only once a year (like red deer) the new males killing foreign infants may increase their own reproductive success indirectly. Non lactating hinds are usually in better condition and in the next season they produce offspring (sired by the new stag) of better quality and survival ability. Also females sometimes kill young of the

subordinated individuals. As a result they may gain territory, male protection, and parental care for young sired by the dominant male, and thus increase their own reproductive success. By killing foreign broods the male perpetrators decrease future competition, thus improving chances of survival for their own offspring.

Infanticide is profitable for individual male-killers but, on the other hand, it lowers the reproductive success of the victims' mothers. Thus, it is a clear example of sex conflict. Sometimes pregnant or incubating females that have lost the previous mate actively solicit copulations from new males, even though they are not ovulating and cannot be fertilized (sexual deceiving). Males usually do not kill offspring when these are born to the females with whom males have mated after the takeover. They cannot test the paternity of their offspring directly but must rely on indirect cues that are correlated with paternity (like copulations with the females). In some instances, however, abortion of the progeny that would be probably killed by the new male is the only way out for the pregnant females, saving their energy for future reproductive efforts.

LITERATURA

- ALCOCK J., 1989. *Animal behavior, an evolutionary approach*. Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Mass.
- BERES L., MADLAFOUSEK J., 1994. *Infanticide in a seasonal breeder: the case of red deer*. *Anlm. Behav.* 47, 217-219.
- BERGER J., 1983. *Induced abortion and social factors in wild horses*. *Nature* 303, 59-61.
- BERTRAM B. C. R., 1975. *Social factors influencing reproduction in wild lions*. *J. Zool. Lond.* 177, 463-482.
- BERTRAM B. C. R., 1978. *Kin selection in lions and evolution*. [W:] *Growing points in ethology*. BATESON P.P.G., HINDE R. A., (red.). Cambridge Univ. Press, NY.
- BROOKS R.J., 1984. *Causes and consequences of infanticide in populations of rodents*. [W:] *Infanticide, comparative and evolutionary perspectives*. HAUSFATER G., HRDY S. B., (red.). Aldine, NY.
- BYGOTT J. D., 1972. *Cannibalism among wild chimpanzees*. *Nature* 238, 410-411.
- BYGOTT J. D., BERTRAM B. C. R., HANBY J. P., 1979. *Male lions in large coalitions gain reproductive advantage*. *Nature* 282, 839-841.
- CAMENZIND F., 1978. *Behavioral ecology of coyotes in the National Elk Refuge*. [W:] *Coyotes, Biology, behavior and management*. BECKOFF M. (red.). Academic Press, NY, 267-294.
- CLUTTON-BROCK T. H., ALBON S. D., 1989. *Red Deer in the Highlands*. Oxford: BSP Professional Books.
- CLUTTON-BROCK T. H., GUINNESS F. E., ALBON S. D., 1987a. *Interactions between population density and maternal characteristics affecting fecundity and juvenile survival in red deer*. *J. Anim. Ecol.* 56, 857-871.
- CLUTTON-BROCK T. H., MAJOR M., ALBON S. D., GUINNESS F. E., 1987b. *Early development and population dynamics in red deer I. Density dependent effects on juvenile survival*. *J. Anim. Ecol.* 56, 53-68.
- CROOK J., SHIELDS W. M., 1985. *Sexually selected infanticide by adult male barn swallows*. *Anim. Behav.* 33, 745-761.
- DAVIES N. B., 1985. *Cooperation and conflict among dunnocks, *Prunella modularis*, in a variable mating system*. *Anim. Beh.* 33, 628-648.
- DROSCHER V. B., 1988. *Rodzinne gniazdo*. Wiedza Powszechna, Warszawa.
- DUNCAN P., 1982. *Foal killing by stallions*. *Appl. Anim. Ethol.* 8, 567-570.
- FOSSEY D., 1981. *The imperiled mountain gorilla*. *Nat. Geogr.* 159, 502-523.
- FRAME L., MALCOLM J., FRAME G., van LAWICK H., 1979. *Social organization of African wild dogs on the Serengeti Plains, Tanzania 1967-78*. *Z. Tierpsychol.* 50, 225-249.
- FRASER A., (wyd.) 1985. *Ethology of farm animals*. Elsevier, Amsterdam.
- FREED L.A., 1986. *Territory takeover and sexually selected infanticide in tropical house wrens*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19, 197-206.
- HAUSFATER G., HRDY S. B., (wyd.) 1984. *Infanticide: Comparative, and Evolutionary Perspectives*. Aldine, Chicago.
- HRDY S. B., 1977a. *The langurs of Abu*. Harvard Univ. Press, Cambridge, MA.
- HRDY S. B., 1977b. *Infanticide as a primate reproductive strategy*. *Amer. Sci.* 65, 40-49.
- HRDY S. B., 1979. *Infanticide among animals: a review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females*. *Ethol. Sociobiol.* 1, 13-40.
- JEPPSSON B., 1986. *Mating by pregnant water voles *Arvicola terrestris*: a strategy to counter infanticide by males?* *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19, 293-296.

- KALETA T., 1989. *Dzieciobójstwo wśród ssaków. Omówienie wybranych problemów z punktu widzenia etologii*. Przegl. Zool. 33, 195-206.
- KREBS J. R., DAVIES N. B., 1987. *An introduction to behavioural Ecology*. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- LABOV J. B., 1981. *Pregnancy blocking in rodents: adaptive advantages for females*. Amer. Nat. 118, 361-371.
- LARSEN T., 1984. *Abundance, range and population biology of the polar bear Ursus maritimus in the Svalbard area*. Norsk Polarinst. Skr., 1-32.
- LOFTIN R. W., ROBERSON D., 1983. *Infanticide by a purple martin*. Wilson Bull. 95, 146-148.
- MCCLEINTOCK M. K., 1971. *Menstrual synchrony and suppression*. Nature 229, 244-245.
- MOCK D. W., 1984. *Infanticide, siblicide, and avian nestling mortality*. [W:] *Infanticide, comparative and evolutionary perspectives*. HAUSFATER G., HRDY S. B., (red.). Aldine, NY, 3-30.
- MOLLER A. P., 1988. *Infanticidal and anti-infanticidal strategies in the swallow Hirundo rustica*. Behav. Ecol. Sociobiol. 19, 365-371.
- MOUNTFORT G., 1973. *Tigers*. David and Charles, Newton Abbott.
- MUMME R. L., KOENIG W. D., PITELKA F. A., 1983. *Reproductive competition in the communal acorn woodpeckers: sisters destroy each other's eggs*. Nature 306, 583-584.
- NEWTON P. N., 1986. *Infanticide in an undisturbed forest population of hanuman langurs Presbytis entellus*. Anim. Behav. 34, 785-789.
- PACKER C., PUSEY A. E., 1982. *Cooperation and competition within coalitions of male lions: kin selection or game theory?* Nature 296, 740-742.
- PACKER C., PUSEY A. E., 1983a. *Male takeovers and female reproductive parameters: a stimulation of oestrus synchrony in lions Panthera leo*. Anim. Behav. 31, 334-340.
- PACKER C., PUSEY A. E., 1983b. *Adaptations of female lions to infanticide by incoming males*. Amer. Natur. 121, 716-728.
- PERRINS C. M., BIRKHEAD T. R., 1983. *Avian ecology*. Blackie, Glasgow, London.
- ROBERTSON R. J., STUTCHBURY B. J., 1988. *Experimental evidence for sexually selected infanticide in tree shrews*. Anim. Behav. 36, 749-753.
- SHERMAN P., 1981. *Reproductive competition and infanticide in Belding's ground squirrel and other animals*. [W:] *Natural selection and social behavior*. Red. R. Alexander). Chinon, NY.
- SOMMER V., 1987. *Infanticide among free-ranging langurs Presbytis entellus at Jodhpur (India): recent observations and reconsideration of hypotheses*. Primates 28, 163-197.
- SOMMER V., MOHNOT S. M., 1985. *New observations on infanticides among hanuman langurs Presbytis entellus near Jodhpur (India)*. Behav. Ecol. and Sociobiol. 16, 245-248.
- STEMPNIEWICZ L., 1989. *Życie intymne ptaków*. Wiad. Ekol. 35, 219-234.
- STEPHENS M. L., 1982. *Mate take-over and possible infanticide by a female northern jacana Jacana spinosa*. Anim. Behav. 30, 1253-1254.
- STRUHSAKER T., 1977. *Infanticide and social organization in the redtail monkey Cercopithecus ascenius schmidti in the Kibale Forest, Uganda*. Z. Tierpsychol. 45, 75-84.
- SUGIYAMA Y., 1984. *Proximate factors of infanticide among langurs at Dharwar: a reply to Boggess*. [W:] *Infanticide, Comparative and Evolutionary Perspectives*. Hausfater G., Hrdy S.B., (red.). Aldine, Chicago.
- TAYLOR M., LARSEN T., SCHWEINSBURG R., 1984. *Observations of intraspecific murder and cannibalism in polar bear Ursus maritimus*. Arctic 37, 22-31.
- TRIVERS R. L., 1972. *Parental investment and sexual selection*. [W:] *Sexual selection and descent of man*. CAMPBELL B., (red.). Aldine, Chicago, 136-179.
- van LAWICK H., van LAWICK-GOODALL J., 1973. *Zabójcy bez winy*. PWN, Warszawa.
- VEIGA J.P., 1990. *Infanticide by male and female house sparrows*. Anim. Behav. 39, 496-502.
- WILSON E. O., 1975. *Sociobiology: The new synthesis*. Belknap Press, Cambridge, Mass.
- WYNNE-EDWARDS V., 1962. *Animal dispersion in relation to social behaviour*. Oliver and Boyd, Edinburgh-London.
- ZIMEN E., 1976. *On the regulation of pack size in wolves*. Z. Tierpsychol. 40, 300-341.