

LECH STEMPNIEWICZ

*Uniwersytet Gdański**Katedra Ekologii i Zoologii Kręgowców**Legionów 9, 80-441 Gdańsk*SYSTEMY ROZRODCZE KRĘGOWCÓW ZE SZCZEGÓLNYM
UWZGLĘDNIENIEM PTAKÓW I SSAKÓW

WSTĘP

Zasadnicza różnica między samcami i samicami sprowadza się do wielkości nakładów czasu i energii niezbędnych do wyprodukowania pojedynczej gamety. W przypadku samic koszt ten jest relatywnie wysoki. Jaja są duże, wytwarzane w stosunkowo małej liczbie w długim cyklu produkcyjnym. Stąd powszechna u samic tendencja do opieki rodzicielskiej. Pojedyncza lub kilka zaledwie kopulacji na ogół wystarcza do zapłodnienia wszystkich rozwijających się jaj, zatem samica zazwyczaj nie odnosi zysków z kojarzenia się z większą liczbą samców. Sukces rozrodczy samic jest znacznie bardziej wyrównany niż samców. W związku z powyższym strategia rozrodcza samic jest nastawiona na jakość produkowanego potomstwa.

Samce natomiast przeznaczają nikłe nakłady czasu i energii na produkcję jednej gamety, wytwarzają bowiem bardzo wiele bardzo drobnych plemników w krótkim cyklu produkcyjnym. W rezultacie rzadziej angażują się w opiekę nad potomstwem. Odnoszą wysokie zyski z kojarzenia się z wieloma samicami. Ich sukces rozrodczy jest silnie zróżnicowany, to znaczy część samców osiąga sukces bardzo wysoki, a część w ogóle nie bierze udziału w rozrodzie. Strategia rozrodcza samców jest nastawiona na liczbę płodzonego potomstwa (BATEMAN 1948, TRIVERS 1972).

Nadmiar plemników i niedomiar jaj są przyczyną silnej konkurencji samców o samice i wybiórczości samic w stosunku do samców. Gdy role płci ulegają odwróceniu (poliandria), dotyczy to także wyboru i konkurencji o partnera. Z zasady Batemana wynika, że sukces reprodukcyjny samic jest ograniczany zwykle dostępnością zasobów, takich jak pokarm, przestrzeń, miejsca rozrodu. Stąd rozmieszczenie samic jest najczęściej warunkowane rozmieszczeniem dostępnych zasobów. U samców natomiast sukces reprodukcyjny jest limitowany dostępnością i rozmieszczeniem samic. Kontrolując atrakcyjne dla samic zasoby samce przejmują kontrolę nad samicami. Ekologia samicy określa taktykę samców. Tam gdzie samce włączają się w opiekę nad potomstwem, same stają się dla samic zasobami wartymi zabiegania i konkurencji. Ma to w konsekwencji

wpływ na sposób rozmieszczenia samic i praktykowaną strategię rozrodczą (KREBS i DAVIES 1987, ALCOCK 1989, CLUTTON-BROCK 1987).

Z istoty opisanych powyżej różnic biologicznych pomiędzy płciami wynika, że samice muszą być wybiórcze. To samica wybiera możliwie najlepszego partnera, przekazującego wartościowe cechy jej potomstwu, co zwiększa zarówno szanse potomstwa na przeżycie, jak i sukces reprodukcyjny samicy. Dlatego lepiej czasem być n-tą samicą najlepszego samca, nawet mając do dyspozycji mniejsze zasoby (np. mniejszą przestrzeń lub brak pomocy samca w opiece nad potomstwem). Często jednak dobry samiec oznacza również dostęp do wystarczających zasobów (ALCOCK 1989).

Interesy obu płci tylko częściowo są zbieżne (podobny wkład genetyczny w potomstwo, wspólny sukces reprodukcyjny). Jednak jak wynika z zasady Batemana, droga do osiągnięcia sukcesu jest często odmienna dla samca i samicy. W tę wspólnotę interesów jest wpisany zatem naturalny konflikt płci. Jego najbardziej spektakularnym przykładem jest dzieciobójstwo (HAUSFATER i HRDY 1984, STEMPNIEWICZ 1994).

Niniejszy artykuł jest przeglądem systemów rozrodczych u wyższych kręgowców oraz próbą ich klasyfikacji i interpretacji opartą na danych literaturowych. Jako podstawowe źródła posłużyły mi opracowania zbiorcze (PERRINS i BIRKHEAD 1983, POOLE 1985, RUBENSTEIN i WRANGHAM 1986, ALCOCK 1989, KREBS i DAVIES 1987, 1991, CLUTTON-BROCK 1987, 1991). Koncepcja artykułu jest oparta na fragmencie wykładu z ekologii zwierząt, może zatem mieć także walor dydaktyczny. Ze względów technicznych i redakcyjnych ograniczono liczbę cytowanych źródeł szczegółowych.

CZYNNIKI WPLYWAJĄCE NA STRATEGIE ROZRODCZE

Do czynników wpływających na sposób kojarzenia się zaliczyć można uwarunkowania taksonomiczne. U niektórych grup (grupy konserwatywne) obserwuje się tendencję do określonego systemu (np. poligynia u kuraków *Galliformes*, monogamia u gęsi *Anserini*, psowatych *Canidae*.). Powszechność jednego systemu w danej grupie tylko częściowo da się wytłumaczyć warunkami ekologicznymi, w jakich żyją te zwierzęta. Niektóre grupy zwierząt są pod tym względem bardzo elastyczne (np. siewkowce *Charadrii*). Klasycznym przykładem skrajnej zmienności strategii rozrodczych w obrębie gatunku jest pokrzywnica *Prunella modularis*, u której stwierdzono wszystkie podstawowe typy kojarzenia się (DAVIES 1985).

U arktycznych biegusów *Calidris* sp. prześledzić można prawdopodobną ewolucję systemów rozrodczych od monogamii w kierunku poliandrii. Przyczyniają się do tego specyficzne warunki ekologiczne w Arktyce: krótkie lato i okresowy nadmiar pokarmu, na przykład masowo rozwijających się muchówek. Ograniczona wielkość zniesienia u siewkowców, nie przekraczająca 4 jaj (nieemożność wyinkubowania większej liczby jaj naraz) uniemożliwia wzrost sukcesu reprodukcyjnego drogą wzrostu wielkości lęgu. Zagniazdownictwo umożliwia efektywną opiekę jednego ptaka nad lęgiem.

Wzrost liczby lęgów i istotny udział samca w opiece nad potomstwem to droga, którą prawdopodobnie przebiegała ewolucja u tej grupy ptaków. Gatunkami „wyjściowymi” są biegus mały *Calidris temminckii* i piaskowiec *Calidris alba*. Samiec broni terytorium, samica składa jedno zniesienie, którym zajmuje się samiec. Samica bardzo szybko składa drugie zniesienie i sama się nim opiekuje. Para ptaków produkuje 2 lęgi dzieląc się opieką nad nimi. Strategia taka jest efektywna przy ograniczeniach czasowych i nadmiarze pokarmu. Kojarzenie się samicy z innymi samcami w kolejnych lęgach otworzyło drogę do ewolucji poliandrii sekwencyjnej, tak jak u kuliczka plamistego *Actitis macularia*, gdzie samica kolejno łączy się nawet z 4 samcami (ORING 1985).

Do pewnego stopnia na strategię rozrodczą może wpływać model rozwoju młodych osobników, który jest cechą całych grup taksonomicznych. U zagniazdowników wystarcza mniejsza opieka nad potomstwem, w związku z tym zwykle jeden rodzic może sobie poradzić. Stąd częstsza w tych grupach poligynia (np. kuraki) i poliandria (np. siewkowce), choć blaskodziobe *Anseriformes*, mimo że typowe zagniazdowniki, są jednak monogamiczne (LACK 1968).

Bardzo ważny jest czas trwania sezonu rozrodczego i rozkład w czasie dostępnych (receptywnych — gotowych do rozrodu) samic. Proporcja aktywnych samców do receptywnych samic w populacji w danym czasie to OSR (operational sex ratio). Gdy $OSR = 1$, szanse poligamii są małe. Gdy $OSR \neq 1$, szanse zachowań poligamicznych (zwłaszcza poligamii sekwencyjnej) zwiększają się. Lepsze samce lub samice zdobywają kolejnych partnerów.

Gdy rozród jest zsynchronizowany, to znaczy wszystkie samice są receptywne równocześnie, wówczas potencjał poligynii jest niski i bardziej jest prawdopodobna monogamia. I odwrotnie, przy asynchronii rozrodu bardziej jest prawdopodobna poligynia. Dobrym przykładem są tu gatunki uprawiające poligynię tokowiskową. W danym momencie na tokowisku jest zawsze znacznie mniej samic niż samców, choć proporcje płci w populacji mogą być wyrównane, a nawet przeważać mogą samice (ORIAN 1969, ORING 1985).

Stopień zróżnicowania siedliska, sposób rozmieszczenia pokarmu, a tym samym samic i możliwości zmonopolizowania ich przez samce zdecydowanie rzutują na strategię rozrodczą. Prawdopodobieństwo wystąpienia poligynii jest niskie w siedliskach homogennych przy równomiernym rozmieszczeniu zasobów w czasie i przestrzeni oraz przy rozproszeniu samic na bardzo dużych areałach (trudno obronić więcej niż jedną samicę). Potencjał poligynii jest wysoki w mozaikowatych, silnie zróżnicowanych siedliskach, przy skupiskowym rozmieszczeniu zasobów i samic (ORIAN 1969, MOCK 1983).

Dymorfizm płciowy jest nie tyle przyczyną, co konsekwencją praktykowanej strategii rozrodczej. U większości gatunków monogamicznych nie występuje (np. ptaki morskie). U gatunków poligamicznych zwykle jest zaznaczony. Dobór płciowy może sprzyjać zwiększaniu rozmiarów ciała, rozwojowi kontrastowego ubarwienia i przerostowi niektórych części ciała oraz rzucającemu się w oczy zachowaniu płci, aktywnie zabiegającej o partnera. Natomiast u płci opiekującej się potomstwem dominują cechy kryptyczne w wyglądzie i zachowaniu, co ma znaczenie antydrapieżnicze.

Gatunki z wyraźnym dymorfizmem płciowym mają odciętą lub poważnie utrudnioną drogę do monogamii z jej konsekwencjami, to jest udziałem obu

rodziców w opiece nad potomstwem, bowiem zwiększałoby to zagrożenie dla lęgu lub miotu ze strony drapieżników. Wśród płetwonogich *Pinnipedia* i naczelnych *Primates* daje się zauważyć wyraźny związek między zwiększającym się stopniem dymorfizmu a systemem rozrodczym (od monogamii do poligynii) (KREBS i DAVIES 1987).

Typ terytorium ma również związek z systemem kojarzenia się danego gatunku. Terytorium uniwersalne obejmujące miejsce rozrodu i żerowisko sprzyja monogamii (ptaki wróblowate *Passeriformes*, drapieżne *Falconiformes*, psowate, antylopy leśne, np. *Madoqua saltiana*). Tak jest, gdy siedlisko jest homogenne i terytoria nie różnią się jakościowo. Gdy różnice pomiędzy terytoriami są istotne, występuje tendencja do poligynii, bowiem lepsze samce zdobywają terytoria atrakcyjne dla więcej niż jednej samicy. U ssaków są spotykane terytoria międzypłciowe, bronione przed wstępem każdego osobnika z wyjątkiem partnera i to tylko gdy samica jest w rui (ryjówka amerykańska *Blarina brevicauda*). Terytoria wewnątrzpłciowe to takie, gdzie bardziej rozległe terytoria samców obejmują kilka mniejszych terytoriów samiczych, co oczywiście sprzyja poligynii (łasica *Mustela nivalis*, tchórz *M. putorius*, norka *M. vison*, wydra *Lutra lutra*) (MOCK 1983, POOLE 1985).

Tam, gdzie niezbędny jest udział obu rodziców w wychowywaniu potomstwa, dominuje monogamia. Tam, gdzie wystarczy opieka ze strony jednego, obserwuje się tendencję do poligamii (ORING 1985, CLUTTON-BROCK 1991).

SPECYFIKA ROZRODU PTAKÓW I SSAKÓW

Stałocieplność i jajorodność ptaków wymagają bardzo wysokich nakładów czasu i energii niezbędnych do inkubacji jaj oraz ogrzania, wykarmienia i obrony piskląt przed drapieżnikami. Zaangażowanie się samca w opiekę nad potomstwem może dać istotny wzrost sukcesu lęgowego obu ptaków. Może to przeważać nad korzyściami samców z poligynii, która oznacza ograniczenie ich udziału w tej opiece. Lepiej zwiększyć sukces lęgowy jednej samicy, a tym samym swój, włączając się w opiekę nad potomstwem. U gatunków ze zniesieniami jednojajowymi poligynia jest wykluczona. U wielu gatunków samica nie jest w stanie sama wychować lęgu w ogóle, a jeśli nawet, to zawsze pomoc samca zwiększa sukces, co potwierdzają eksperymenty z usuwaniem samca (np. u śnieguły *Plectrophenax nivalis*) (PERRINS i BIRKHEAD 1983).

Samice bogatki *Parus major* osiągają wyższy sukces lęgowy kojarząc się z monogamicznymi samcami z terytoriów w siedliskach suboptymalnych niż z samcami poligynicznymi z siedlisk optymalnych. U monogamicznych pardw *Lagopus lagopus* usunięcie części samców daje w rezultacie częściową poligynię. Sukces lęgowy samic kojarzących się z bigamistami okazuje się nieistotnie mniejszy, jednak ich przeżywalność spada około dwukrotnie; wzrostem śmiertelności płacą za brak pomocy samców w opiece nad lęgiem. W sposób oczywisty ogranicza to ich łączny sukces osiągany w ciągu całego życia i tłumaczy agresywność samic w stosunku do sąsiadek jako konkurentek (PERRINS i BIRKHEAD 1983).

Ptaki są bardzo mobilne i sprawne lokomotorycznie, co oznacza konieczność strzeżenia własnej partnerki w okresie jej płodności przed innymi samcami. Może to zniechęcać samce do poligynii, bowiem szukając okazjonalnych kontaktów płciowych samiec nie pilnuje wystarczająco dobrze własnej samicy. Opiekowanie się cudzym potomstwem jest bardzo kosztowne, ale też i bardzo korzystne jest spłodzenie potomstwa, którym opiekuje się inny samiec. Stąd silna pokusa szukania kontaktów seksualnych poza parą i konflikt wynikający z konieczności strzeżenia własnej partnerki (KREBS i DAVIES 1987, 1991).

LACK (1968) sklasyfikował 92% gatunków ptaków jako monogamiczne, 6% jako uprawiające promiskuityzm, 2% — poligynię i 0,4% — poliandrię. Wśród gniazdowników (wymagających większej opieki rodzicielskiej) stwierdził częstsze występowanie monogamii (93%) niż wśród zagniazdowników (83%).

Ssaki zdecydowanie różnią się od ptaków biologią rozrodu. Rozwój zarodka odbywa się w organizmie matki. Po urodzeniu młode jeszcze długo są karmione mlekiem matki. Jeśli więc samice są w stanie wychować potomstwo same, to samce zyskują więcej na poligynii. Monogamia u ssaków jest bardzo rzadka i występuje u tych grup (np. psowate), gdzie wychowanie jest kosztowne i długotrwałe, na przykład w związku z koniecznością nauki złożonych form zachowania socjalnego i łowieckiego (CLUTTON-BROCK 1991).

Tylko u 3% gatunków ssaków samce angażują się w opiekę nad potomstwem. Mogą one wykonywać równie dobrze jak samica wszystkie obowiązki rodzicielskie, oczywiście poza karmieniem mlekiem. Zwykle jednak samce ssaków ograniczają się jedynie do obrony młodych przed drapieżnikami (np. u ryjosczka *Elephantulus rufescens*, a spośród antylop u koziołka skalnego *Oreotragus oreotragus* i dikdika), natomiast zupełnie rzadko biorą udział w ich karmieniu (bóbr *Castor* sp., jeden z gatunków nietoperza z grupy wampirów *Vampyrum spectrum*, psowate, mangusta karłowata *Helogale parvula* i titi *Callicebus cupreus*). U siamanga *Symphalangus syndactylus*, marmozety lwiej *Leontideus rosalia* i tamarin *Saguinus* sp. samce noszą młode. Inne obowiązki to pielęgnacja, zabawa i poszukiwanie zagubionych młodych. Tam, gdzie samiec angażuje się w opiekę, mioty są większe niż u pokrewnych gatunków, u których młode wychowuje wyłącznie samica (POOLE 1985).

Po usamodzielnieniu się młode osobniki wykazują silną tendencję do dyspersji (rozpraszania się), co oznacza przystępowanie do rozrodu na innych obszarach niż rodzice. Jedna z płci wykazuje na ogół znacznie silniejszą dyspersję (u ptaków są to samice, a u ssaków samce), a druga silniejszą filopatrię, to znaczy skłonność do pozostawania na tym samym obszarze co rodzice. Zmniejsza to ryzyko chowu wsobnego i jego negatywnych konsekwencji. Innym efektem natomiast jest częste pokrewieństwo samic ssaków i samców ptaków występujących na tym samym obszarze, umożliwiające współpracę, obniżające agresję i konkurencję ze względu na dobór krewniaczy. Bardziej mobilne samce ssaków też czasem trzymają się razem, tworząc koalicje braci i kuzynów. Pomagając sobie nawzajem w zdobywaniu i obronie samic, zyskują przewagę nad pojedynczymi bądź mniej licznymi grupami obcych samców (PACKER i PUSEY 1982).

KLASYFIKACJA SYSTEMÓW ROZRODCZYCH

Główne kryteria stosowane przy próbach klasyfikowania systemów rozrodczych dotyczą liczby partnerów, z którymi samiec lub samica kojarzy się w ciągu jednego sezonu rozrodczego, czasu trwania pary i udziału samicy i/lub samca w opiece nad potomstwem.

MONOGAMIA

Występuje u większości ptaków i nielicznych ssaków. Związany z tym systemem udział obojga rodziców w opiece nad potomstwem jest u części gatunków bardzo podobny (np. gołębie *Columbiformes*), u innych zaś ma miejsce wyraźny rozdział obowiązków (np. gęsi *Anser sp.*, *Branta sp.*, *Chen sp.*, łabędzie *Cygnus sp.*).

U ptaków monogamia rozwijała się w trzech kierunkach (PERRINS i BIRKHEAD 1983).

1. Monogamia występuje u gatunków, u których opieka rodzicielska samca jest decydująca dla sukcesu reprodukcyjnego samicy (np. u gniazdowników, gdzie wychowanie piskląt wiąże się z dużymi nakładami). Włączenie się samca w tę opiekę istotnie zwiększa sukces lęgowy pary. Udział samca jest jednak konieczny tylko w dwóch przypadkach:

(a) Gdy niezbędna jest ciągła obecność jednego ptaka przy gnieździe i obrona gniazda.

Na przykład u mew *Laridae* pozostawione bez opieki jaja i pisklęta padają łupem sąsiadów z kolonii. Stąd też u mew właśnie, przy niedoborze samców w populacji dość często są spotykane pary samicze. Udział samca jest konieczny także u tych gatunków, gdzie żerowanie jest czasochłonne i ma miejsce z dala od gniazda. Musiałoby być ono opuszczane na długie okresy czasu i tym samym narażone na zagarnięcie przez konkurentów bądź splądrowanie przez drapieżniki. Sytuacja taka dotyczy między innymi ptaków morskich i drapieżnych.

(b) U gatunków ze zniesieniami jednojajowymi (np. ptaki morskie i sępy *Gypaetinae*). Tu bez pomocy samca sukces lęgowy byłby zerowy, bowiem oba ptaki kooperując ze sobą są w stanie wychować tylko 1 pisklę.

2. Monogamia występuje też u tych gatunków terytorialnych, u których skojarzenie się z wolnym samcem (posiadającym terytorium) jest dla samicy zawsze korzystniejsze, dzięki udziałowi samca w opiece nad lęgiem, niż skojarzenie się z samcem już sparowanym. Warunkiem jednak są niewielkie różnice w jakości terytoriów, jakimi dysponują poszczególne samce. Gdy różnice są istotne, wówczas dominujące samce obejmują dużo lepsze terytoria i samicy może się opłacać status samicy II rzędu pozbawionej opieki samca. W takiej sytuacji obserwuje się tendencję do poligynii fakultatywnej.

3. Monogamia ma również miejsce u gatunków nieterytorialnych, gdy samce osiągają najwyższy sukces reprodukcyjny broniąc tylko jednej samicy. Tak jest na przykład u większości kaczek *Anatinae*, gdzie zasoby (terytorium, żerowiska)

na ogół nie nadają się do obrony, a proporcje płci przesunięte są na korzyść samców. Samice kaczek samodzielnie wysiadują jaja i wodzą pisklęta. Przyplacają to zwiększoną śmiertelnością w tym okresie. Zdecydowana przewaga samców w populacji prowadzi do zaostrzenia konkurencji o samice, wymusza łączenie się w pary już na kilka miesięcy przed okresem lęgowym i długotrwałe strzeżenie samicy przed innymi samcami, aż do złożenia przez nią jaj (MC KINNEY 1986).

U ssaków monogamia przybiera różne formy, które można podzielić na trzy kategorie (POOLE 1985).

1. Samica i samiec tworzą stałą lub okresową parę. Oba osobniki bronią wspólnego terytorium, a młode szybko opuszczają areał zajmowany przez rodziców (koziołek skalny, lis *Vulpes vulpes*, piesiec *Alopex lagopus*).

2. W rezultacie opóźnionego opuszczania terytorium rodziców przez młode osobniki powstają 2–3 pokoleniowe grupy rodzinne. Młode zwierzęta często włączają się do pomocy w opiece nad kolejnym miotem, w utrzymywaniu porządku, budowie nor, zdobywaniu pożywienia (bóbr, część psowatych, np. szakal złocisty *Canis aureus* i kojot *C. latrans*, kapucynka titi, gibbon *Hylobates* sp.).

3. Grupy składające się z wielu samców i samic, przy czym tylko dominująca para bierze udział w rozmnażaniu. U reszty zwierząt o niższej randze socjalnej udział w rozrodzie jest blokowany na drodze behawioralnej lub psychosomatycznej (feromony). Angażują się one w różnorodną pomoc świadczoną na rzecz grupy (wilk *Canis lupus*, likaon *Lycaon pictus*, niektóre marmozety *Callithrix* sp., mangusta karłowata). Najbardziej zaawansowaną strukturę socjalną łącznie z podziałem na kasty, to jest grupy osobników jednej płci zróżnicowane morfologicznie, fizjologicznie oraz pod względem funkcji pełnionych w społeczności mają golce *Heterocephalus glaber*.

Brane są pod uwagę dwie hipotezy interpretujące utrzymywanie się systemu monogamicznego. Pierwsza, o której już wspomniano mówi, że występuje ona tam, gdzie opieka samca może istotnie podnieść sukces reprodukcyjny samicy. Hipoteza alternatywna zakłada, że samce mimo wszystko zyskiwałyby na poliginii, a monogamia jest wymuszana przez samice. Mogą to robić na różne sposoby, na przykład uniemożliwiając przyłączanie się innym samicom, poprzez przepędzanie ich z terytorium samca, psychofizjologiczną blokadę rozrodu samic podporządkowanych, niszczenie ich lęgów i uśmiercanie miotów (ALCOCK 1989, STEMPNIEWICZ 1994).

System monogamiczny przybiera różne formy w związku z występowaniem lub brakiem zachowań terytorialnych i zaangażowaniem się samca w opiekę nad potomstwem.

MONOGAMIA TERYTORIALNA

Bronione jest terytorium, które obejmować może zarówno żerowisko (wiele ptaków wróblowatych, psowate) albo tylko bezpośrednie sąsiedztwo gniazda/nory (gęsi, ptaki morskie). U większości gatunków samiec ma bardzo istotny udział w opiece nad potomstwem. Tak jest u wielu ptaków wróblowatych, drapieżnych, sów *Strigiformes*, łabędzi, gęsi, ptaków morskich (na przykład rurkonose *Procellariiformes*, alki *Alcidae*) oraz u gryzoni (nornik preriowy *Microtus ochroga-*

ster, myszak *Peromyscus polionotus*, suwak *Meriones unguiculatus*), nietoperza wampira, szakala czaprakowego *Canis mesomelas*, koziółka skalnego, wilka, lisa, gibbonów, małp płaksowatych (kapucynek): saki *Pithecia* sp. i titi. Mniej liczne są przykłady, kiedy samiec broni terytorium samicy ale nie włącza się w opiekę nad potomstwem. Sytuacja taka ma miejsce na przykład u wielu norników *Microtidae*, antylop dikdik, indrisów *Indri indri* i galago *Galago* sp. (PERRINS i BIRKHEAD 1983, POOLE 1985, RUBENSTEIN i WRANGHAM 1986, CLUTTON-BROCK 1991).

MONOGAMIA ZE STRZEŻENIEM SAMICY

Nie biorąc udziału w opiece nad lęgiem, samce kaczek strzegą jednej samicy przed innymi samcami (MC KINNEY 1986).

POLIGAMIA

Ostra konkurencja o partnera płciowego powoduje, że część samców lub samic kojarzy się z więcej niż jednym partnerem w ciągu sezonu, część zdobywa pojedynczego partnera (monogamia wymuszona), a pozostałe (dotyczy to samców) w ogóle nie uczestniczą w rozrodzie.

POLIGYNIA

Niektóre samce kontrolują dostęp do wielu samic. Samiec może łatwiej zmonopolizować kilka samic, gdy jego udział w opiece nad potomstwem nie jest niezbędny oraz gdy samice występują w stałych miejscach, na których można je spotkać, na małych arealach lub w małych stabilnych grupach. I odwrotnie, gdy samice występują pojedynczo, na dużych arealach, w dużych i/lub niestabilnych grupach, albo w bardzo wysokim zagęszczeniu, obrona kilku samic jednocześnie jest dla samca niemożliwa lub nieopłacalna. W takich przypadkach obserwuje się tendencję do monogamii lub poligynii sekwencyjnej (CLUTTON-BROCK 1987).

Wszędzie tam, gdzie wiele samców ubiega się równocześnie o kilka receptywnych (gotowych do rozrodu) samic, decydujące znaczenie ma struktura hierarchiczna wśród samców. Dominująca pozycja samca daje mu co prawda pierwszeństwo w dostępie do samicy, nie gwarantuje jednak, że pierwszeństwa tego będą przestrzegać pozostałe samce. Często nierealne jest stałe towarzyszenie samicom i dominant ogranicza się do strzeżenia samic będących w szczytowym okresie płodności. Osiąga tą drogą wyższy sukces rozrodczy (wyższy procent ojcostwa), niż próbując upilnować wszystkie samice w ciągu całej rui. Zachowanie takie zaobserwowano między innymi u myszy *Apodemus* sp., świń *Sus* sp., dzikich owiec *Ovis* sp., kotów domowych *Felis catus*, wilków, bawołów afrykańskich *Syncerus caffer*, słoni afrykańskich *Loxodonta africana*, makaków *Macaca* sp. i pawianów *Papio* sp.) (DEWSBURY 1984, POOLE 1985, ALCOCK 1989).

U słonia afrykańskiego młode samce opuszczają stado matki i ciotek i tworzą grupy samcze składające się z kilku osobników. Poszczególne samce z dużego obszaru obejmującego wiele różnych grup rozpoznają się i są zhierarchizowane.

Od czasu do czasu pojedyncze samce wchodzą w szczególny okres silnego podniecenia i agresji („must”), opuszczają własną grupę i poszukują samic w rui. O samice konkurują tylko samce z różnych obszarów, niewykluczone bowiem, że te z jednego obszaru są spokrewnione. Samice w rui wydają bardzo charakterystyczny, niski głos o bardzo dalekim zasięgu (podobnymi tonami posługują się w komunikacji dalekodystansowej walenie *Cetacea*, żyjące w rozległym środowisku morskim). Ściąga on z dużego obszaru samce, które kolejno kojarzą się z samicą, o ile nie jest akurat strzeżona przez silniejszego samca. W rezultacie, w drogach rodnych samicy znajduje się równocześnie wiele porcji plemników różnych samców. Najżywotniejsze spośród nich, pochodzące z inseminacji bezpośrednio poprzedzającej owulację, mają największe szanse na zapłodnienie komórki jajowej.

Wielokrotne, ponawiane w krótkich odstępach czasu kontakty płciowe samicy w rui z różnymi samcami są także charakterystyczne dla promiskuitycznych szympanów *Pan sp.*, i makaków. Ich rezultat końcowy, to jest zapłodnienie, sprowadza się do konkurencji spermy różnych samców.

U słonia indyjskiego *Elaphus maximus* samce żyją pojedynczo, czasem tylko do dorosłego dołącza młodzik. Samice przebywają w grupach na znacznie większym areale. Gdy stado z samicą w rui przechodzi przez areale samców dołączają one do stada, konkurują ze sobą i samiec dominujący kojarzy się z samicą (POOLE 1985).

Poligynia terytorialna (z obroną zasobów)

Samice nie żyją w permanentnych grupach. Są jednak rozmieszczone skupiskowo w związku na przykład z rozmieszczeniem pokarmu i miejsc rozrodu. Zasoby te są brnione przez niektóre (lepiej) samce. Taka sytuacja jest bardziej prawdopodobna na obszarach zróżnicowanych (siedliska mozaikowate). W zależności od liczby samców, utrzymywanych przez nie terytoriów i czasowego rozkładu kojarzenia się z samicami wyróżnia się kilka typów poligynii terytorialnej (ALCOCK 1989, KREBS i DAVIES 1991).

A. Poligynia symultaniczna — samiec równocześnie kojarzy się z wieloma samicami.

Gdy w grupie znajduje się jeden aktywny płciowo samiec (poligynia jedno-samcza), na ogół utrzymuje on jedno terytorium (poligynia jednoterytorialna). Miodowód *Indicator xanthonotus* odżywia się woskiem pszczół olbrzymich. Ptaki te są odporne na silny jad pszczół i spokojnie żerują na wielkich grzebieniach wosku zwisających z gałęzi. Pojedynczy grzebień wystarcza na długo dla kilku ptaków. Samce kontrolują dostęp do tych grzebieni, pozwalając żerować kilku samicom, z którymi się kojarzą. Inne przykłady poligynii symultanicznej to epoletnik *Agelaius phoeniceus*, niektóre wikłacze *Ploceidae*, gereza *Colobus guereza*, langury *Presbitis entellus*, piesek preriowy *Cynomys ludovicianus*, świstaki *Marmota sp.* (POOLE 1985, KREBS i DAVIES 1991).

U świstaka żółto brzuchego *Marmota flaviventris* spokrewnione samice żyją w grupach w pobliżu miejsca urodzenia, co jest zjawiskiem powszechnym wśród ssaków. Samce wyszukują i obejmują różnej wielkości grupy samic łącznie z terytorium. Część samców zdobywa tylko jedną samicę (monogamia wymuszona), część nie zdobywa samicy w ogóle. Stwierdzono, że wraz z wielkością grupy

samic rośnie sukces rozrodczy samców (liczba młodych przypadających na jednego samca na sezon), a maleje sukces rozrodczy samic. Samice monogamiczne osiągają wyższy sukces.

Utrzymywanie się poligynii u tego gatunku można tłumaczyć dwojako. Im większa grupa zwierząt, tym niższa jest w niej śmiertelność samic, a zatem tym wyższy per saldo ich łączny sukces reprodukcyjny w ciągu całego życia. Ponadto, mimo że monogamia jest korzystniejsza dla samic, to jednak młodsze samice przyłączają się do pary ze względu na antydrapieżniczy efekt grupy. Dla samca jest to korzystne, a dla starszych samic przepędzenie ich jest zbyt kosztowne i nieopłacalne (ALCOCK 1989).

U psieków preriowych, góralców *Procavia* sp. i świstaków samiec broni grupę samic i młode przez cały rok, ale zapewnia sobie dzięki temu niemal wyłączne ojcostwo potomstwa (POOLE 1985).

W wyjątkowych przypadkach samiec może utrzymywać więcej niż jedno terytorium, zwykle odległe od siebie. Poligynia wieloterytorialna, została opisana u muchołówki żałobnej *Ficedula hypoleuca* (ALATALO i współaut. 1984).

Gdy w grupie znajduje się więcej niż jeden aktywny płciowo samiec, mówi się o poligynii wielosamczej. Blisko spokrewnione samce (bracia, kuzyni) tworzą koalicje dające im przewagę w zdobywaniu i obronie samic nad pojedynczymi lub słabszymi liczebnie obcymi samcami (lew *Panthera leo*, gereza ruda *Colobus badius*, szympanś *Pan troglodytes*) (PACKER i PUSEY 1982, ALCOCK 1989).

B. Poligynia sekwencyjna — ma miejsce wówczas, gdy samiec kojarzy się kolejno z różnymi samicami. Samce obejmują terytoria, na których znajdują się jakieś atrakcyjne dla samic zasoby (np. woda, wysokiej jakości pokarm, miejsca zacienione), leżące na trasie wędrówek samic (antylopy topi *Damaliscus lunatus*, zebra Greviego *Equus grevii*) (KREBS i DAVIES 1991).

U topi, zależnie od zagęszczenia i zasobności pokarmowej siedliska, funkcjonują systemy mieszane. Część samców obejmuje atrakcyjne dla samic terytoria i tam kojarzy się z nimi. Samce z uboższych, odkrytych terenów odbywają zespołowe toki na tradycyjnych terenach. Toczą walki o centralne terytoria, nie mające znaczenia troficznego, jednak najliczniej odwiedzane przez samice. U antylop impala *Aepyceros melampus* samce konkurują o terytoria z atrakcyjnym pokarmem, którego jakość i ilość określa liczbę i czas pobytu samic, a tym samym liczbę okazji do kojarzenia się. Podobnie jest u wigonia *Vicugna vicugna* (POOLE 1985). Poliginię sekwencyjną opisano także u słonki *Scolopax rusticola*, kobów *Kobus vardini*, i *K. elyptiprinnus*, nosorożca białego *Ceratotherium simum* i zebry Grevy'ego (ALCOCK 1989).

Poligynia haremowa (z obroną samic)

U niektórych gatunków (zwłaszcza ssaków) samice żyją w permanentnych lub okresowych grupach, co ma znaczenie antydrapieżnicze, jest wywołane skupiskowym rozmieszczeniem pokarmu lub miejsc rozrodu, bądź też w grę wchodzi zespołowe polowanie i obrona łupu. Samiec obejmuje grupę samic i stara się uniemożliwić dostęp do nich rywalom. Obrona terytorium (jeśli występuje) ma tutaj znaczenie wtórne i wynika z obrony samic. Poligynia haremowa jest stosunkowo rzadka wśród ptaków i występuje na przykład u kuraków (bażanty *Phasianus* sp. i *Chrysolophus* sp., kur bankiwa *Gallus gallus*).

Znacznie częściej spotykane haremny u ssaków podzielić można na sezonowe (obejmujące tylko okres rui samic) i stałe (POOLE 1985).

1. Haremny sezonowe (krótkookresowe) są spotykane u gatunków, u których ruja samic jest zsynchronizowana. Sukces samca zależy od liczby samic w haremie, jaką jest w stanie zgromadzić i obronić, a liczba samic z kolei od jego doświadczenia, kondycji i stanu zapasów energetycznych (w tym okresie samce wielu gatunków w ogóle nie żerują).

Haremny okresowe można podzielić na dwa typy. Pierwszy typ to haremny okresowe związane ze stałym miejscem, którym zwykle jest tradycyjne miejsce skupiania się samic wydających na świat potomstwo, gotowych zaraz potem do kojarzenia się. Samce wykorzystują ten fakt i konkurują o grupy samic. Klasycznym przykładem są liczne płetwonogie, np. uchatka grzywiasta *Eumetopias jubatus* i niektóre nietoperze, na przykład *Pteronotus parnelli*, *Mormoops megalophylla* (POOLE 1985).

U samców słoni morskich *Mirounga angustirostris* i *M. leonina* w związku ze skrajnym ograniczeniem czasowym (ruja samic silnie zsynchronizowana) oraz bardzo wysokim zagęszczeniem zwierząt i ostrą konkurencją o samice, koszt posiadania haremu jest ogromny. Składa się nań w dużym stopniu bardzo energochłonna lokomocja zwierząt na lądzie. Praktycznie tylko przez jeden sezon (maksymalnie dwa) samiec jest w stanie utrzymać harem, potem dość szybko zdycha. Przygnębiający widok tegorocznych focząt tratowanych przez olbrzymiego samca podczas obrony haremu jest bez znaczenia dla jego interesów. Nie on jest ich ojcem i nie jego geny noszą. Spłodził je rok temu inny samiec (CLUTTON-BROCK 1987).

Drugim typem haremów okresowych są haremny mobilne, spotykane najczęściej u kopytnych (np. jelen europejski *Cervus elaphus*, owca kanadyjska *Ovis canadensis*, dzikie kozy *Capra hircus*), gdzie samice skupiają się wokół samca, a cała grupa może się dość dowolnie przemieszczać (POOLE 1985).

2. Haremny permanentne są spotykane wówczas, gdy ruja u różnych samic rozciągnięta jest w czasie, zatem opłaca się stałe im towarzyszenie i obrona. Gdy w grupie znajduje się tylko jeden aktywny seksualnie samiec, choć mogą być tam samce podporządkowane, to jest to poligynia haremowa jednosamcza. System ten występuje między innymi u niektórych nietoperzy (*Saccopteryx bilineata*, *Phyllostomus discolor*), wigonia, dziczatego konia *Equus caballus*, zebry Burchella *Equus burchelli*, orki *Orcinus orca*, białuchy *Delphinapterus leucas*, langurów, pawiana płaszczowego *Papio hamadryas* i dżelady *Theropithecus gelada*, goryli *Gorilla* sp. (POOLE 1985).

U nietoperza z grupy liścionosów *Phyllostomus hastatus*, zamieszkującego tropikalne rejony Ameryki Południowej, samice żyją w grupach (nawet do 100 osobników), wspólnie żerują i dzielą się pokarmem. Wspólnie też wykorzystują kryjówki, w których odpoczywają w ciasnej grupie. Samce konkurują ze sobą o kontrolę nad taką grupą. Właściciel haremu zapewnia sobie ojcostwo 60–80% potomstwa samic z tej grupy i dochowuje się do 50 młodych w ciągu sezonu (ALCOCK 1989).

U różnych gatunków płetwonogich samce utrzymują haremny różnej wielkości, przede wszystkim w związku z rozległością siedliska rozrodczego. U gatunków rozradzających się w rozproszonym na polach lodowych (foka obrączkowana

Pusa hispida, foka brodata *Erignathus barbatus*) haremy są małe lub wręcz są strzeżone pojedyncze samice. U gatunków rozradzających się na brzegu, w tradycyjnych, niewielkich miejscach, samce są w stanie upilnować znacznie większe grupy samic (uchatki *Otaridae*, słoń morski) (POOLE 1985).

Gdy w obrębie stada kilka samców broni po kilka receptywnych samic, to jest to wielosamcza poligynia haremowa. Przykłady znaleźć można wśród pawianów *Papio anubis* i bawołów afrykańskich (POOLE 1985, KREBS i DAVIES 1991).

Poligynia tokowiskowa

System ten występuje u mniej niż 0,2% gatunków ssaków i poniżej 0,5% gatunków ptaków. Polega zwykle na grupowych popisach samców (wizualnych i wokalnych) na tradycyjnych tokowiskach. Samce nie mogą kontrolować dostępu do samic ani bezpośrednio, ani pośrednio, są one bowiem rozproszone na bardzo dużym obszarze. Samce konkurują ze sobą na tokowiskach o wysoką pozycję socjalną i tym samym o centralne miejsce tokowania (symboliczne terytoria bez wartości dla samic) gwarantujące dominantom wybór przez większość samic. Samce pozostają na tokowiskach bardzo długo (tygodnie, a nawet miesiące), a samice jedynie kilka minut-godzin. Samice wizytują tokowisko pojedynczo, ale w ciągu długiego okresu, wybierają najlepsze samce, kopulują (często wystarcza pojedyncza kopulacja) i znikają.

Poligynia tokowiskowa jest szczególnym przypadkiem poligynii sekwencyjnej. Wyróżnia się tym, że obiektem konkurencji samców są wspomniane miniterytoria, służące popisom zwracającym uwagę samic. Ponadto, w tym systemie samiec nie wyszukuje receptywnych samic, ale to one odwiedzają kolejno samca na tokowisku.

Opieka rodzicielska u gatunków kojarzących się według tego systemu spada wyłącznie na samice. Skrajny dymorfizm wyklucza udział samca w opiece nad potomstwem: trzeciorzędowe cechy płciowe samca mogłyby przyczyniać się do wzrostu śmiertelności lęgów/miotów. Poligynia tokowiskowa jest bardziej prawdopodobna u zagniazdowników (młode wymagają mniej opieki i samica może podołać sama ich wychowaniu), albo też ma miejsce w bardzo bogatych siedliskach (np. u gorzyków *Pipridae*) lub też u gatunków nie wychowujących swego potomstwa (pasożyty lęgowe). W tym systemie bardzo mały procent samców zapładnia bardzo duży procent samic (ALCOCK 1989).

Tendencja do grupowania się samców na tokowiskach może przynosić korzyści antydrapieżnicze dla obu płci, wzmacniać efekt popisów i przyciągać samice w jedno miejsce. Czasem jest to rezultat ograniczonej liczby odpowiednich miejsc. Samce grupują się w miejscach, gdzie prawdopodobieństwo pojawienia się samic jest największe, a samice preferują skupiska samców, bo łatwiej wybierać. Przykłady najłatwiej znaleźć wśród ptaków (około 35 gatunków, w tym 3 siewkowce, np. batalion *Philomachus pugnax*, 6 gatunków kuraków, 4 gatunki kolibrów *Trochilidae*, 2 gatunki bławatników *Cotinga* sp., drop *Otis tarda*, 8 gatunków manakinów *Manacus* sp. i *Chiroxiphia* sp., skalikurek gujański *Rupicola rupicola*) (MOCK 1983, ALCOCK 1989, KREBS i DAVIES 1991).

Wśród ssaków poligynia tokowiskowa jest spotykana sporadycznie. Fakultatywnie występuje u antylop, u których samice przemieszczają się na bogatych i zróżnicowanych siedliskach w wielkich stadach, niemożliwych do ustrzeżenia

przez samca przed rywalami (topi, koby: *Kobus elypsiprimnus*, *K. vardini*, *K. lechwe*, *Adenota kob*).

U afrykańskiego nietoperza, rudawki młotkogłowej *Hypsignathus monstrosus* występuje silny dymorfizm płciowy, przejawiający się przerostem krtani, nosa, warg i policzków u samców. Nadaje im to osobliwy wygląd i ma związek z popisami wokalnymi („śpiewy”). Wieczorem wzdłuż brzegów rzeki samce okupują tradycyjne miejsca toków. Bronią małych terytoriów (około 10 m średnicy) odwiedzanych przez samice, które wybierają najatrakcyjniejsze samce (6% samców na 1 tokowisku odbywa 80% kopulacji). System przypominający poliginie tokowiskową ma miejsce również u morsa *Odobenus rosmarus* (POOLE 1985, KREBS i DAVIES 1987)

Poliginia — wyścigi do samic

W systemie tym samce nie angażują się ani w obronę terytoriów, ani samic. Ścigają się, by spotkać możliwie najwięcej receptywnych samic w ciągu sezonu rozrodczego. Zasadnicze znaczenie ma efektywność w lokalizowaniu samic.

Najczęstszy i zarazem najprymitywniejszy system spotykany u pojedynczo żyjących ssaków polega na ściąganiu wielu samców z rozległego nawet obszaru do samicy w rui, w odpowiedzi na wysyłane przez nią silne sygnały chemiczne i/lub akustyczne. Samce te konkurują ze sobą o dostęp do samicy i wygrywa samiec dominujący spośród obecnych. Towarzyszy on samicy przez jakiś czas i strzeże ją przed innymi samcami. Istotną rolę odgrywają tu wielkość arealów samic oraz doświadczenie i zdolności lokomotoryczne samców (niedźwiedź polarny *Ursus maritimus*, łoś *Alces alces*, suseł lamparci *Spermophilus tridecemlineatus*, orangutan *Pongo pygmaeus*). Koalicje samców (zwykle blisko spokrewnionych, np. u geparda *Acinonyx jubatus*) zwiększają ich szanse w wykrywaniu samic i konfliktach z innymi samcami (POOLE 1985, ALCOCK 1989).

Poliginia mieszana

U tworzących wielkie stada, migrujących kopytnych (gnu *Connochaetes* sp., renifer *Rangifer tarandus*) są spotykane różne, zmienne typy poliginii (okresowa obrona pojedynczych samic, haremów, terytoriów), uwarunkowane aktualną sytuacją pokarmową, topografią terenu i innymi (CLUTTON-BROCK 1987).

POLIANDRIA

Samica kojarzy się z więcej niż jednym samcem w ciągu sezonu. Jest to system najrzadziej spotykany, ponieważ jeden samiec dostarcza dość spermy do zapłodnienia wszystkich jaj samicy, nawet gdy ma miejsce tylko jedna kopulacja (np. niektóre kuraki). Samica kojarząc się z kilkoma samcami na ogół nie zwiększa swego sukcesu rozrodczego, odwrotnie niż samiec. Wyjątek stanowią te gatunki, u których samce angażują się w opiekę rodzicielską. W takim przypadku samica może zyskać, obdarzając kilka samców kolejnymi lęgami. Polianndria zwykle jest niekorzystna dla samców (ALCOCK 1989).

U ptaków poliandria jest spotykana głównie wśród chruścieli (*Rallidae*) i siewkowatych (*Charadriiformes*) z siedlisk podmokłych, bogatych w pokarm, zapewniających łatwe i szybkie gromadzenie energii przez samice produkujące jaja w dużej liczbie i w krótkim czasie.

Poliandria symultaniczna

Samica kojarzy się równocześnie z więcej niż jednym samcem. Samce przebywają na wspólnym terytorium (poliandria jednoterytorialna). Taka sytuacja ma miejsce na przykład u myszołowa galapagoskiego *Buteo galapagoensis*, kokoszki tasmańskiej *Tribonyx mortierii*, a spośród ssaków u tamariny murzynki *Saguinus tamarin* i likaona. Gdy poszczególne samce posiadają odrębne terytoria, ale w granicach dużego terytorium samicy, to wówczas jest to poliandria wieloterytorialna (długoszon *Jacana* sp., kuliczek plamisty) (ORING 1985).

Poliandria sekwencyjna

Samica kojarzy się kolejno z kilkoma samcami, często powierzając ich opiece jaja składane w krótkich odstępach czasu. Najprostszym przykładem jest poliandria z uzupełnieniem spermy. Samice niektórych jaszczurek *Anolis* sp. kojarzą się podczas wydłużonego sezonu rozrodczego z różnymi samcami dla zapewnienia sobie dodatkowej spermy, potrzebnej dla zapłodnienia kolejnych porcji jaj. Samce nie opiekują się potomstwem (ALCOCK 1989).

Typowa poliandria pociąga za sobą w mniejszym lub większym stopniu odwrócenie ról płci. Samce, zwykle mniejsze i skromniej ubarwione (odwrócony dymorfizm płciowy) spełniają większość obowiązków rodzicielskich, podczas gdy samice konkurują o samce. Często jest to mieszanica poligynii samców (z tym, że opiekują się lęgiem) z poliandrią samic. Występuje u niektórych ryb (iglicznikowate *Syngnathidae*, ciernikowate *Gasterosteidae*) i ptaków (długoszon, kuliczek plamisty, płatkonogi *Phalaropidae*, mornel *Eudromias morinellus*).

Samice kuliczka plamistego są większe (o 25%), bardziej jaskrawo ubarwione i bardziej agresywne od samców. Pojawiają się wcześniej na lęgowskich i konkurują o terytoria, na które zwabiają kolejne samce. W zalotach one są stroną aktywną. Samce utrzymują małe terytoria w obrębie terytorium samicy. Każdy z nich opiekuje się lęgiem. Samice są w stanie wyprodukować do 5 lęgów w ciągu 40 dni, składając 20 jaj o masie czterokrotnie większej od masy ich ciała. Problemem jest tylko zdobycie wystarczającej liczby samców. Czasem ostatnim lęgiem zajmuje się samica.

U długoszona samice są również większe (o około 75%) od samców, też agresywne i utrzymują po kilka samców z małymi terytoriami na swoim dużym terytorium. Samce opiekują się lęgami. Samice nawet czasem niszczą zniesienia sąsiadek znajdujące się pod opieką samców i tą drogą odbierają im partnerów (ORING 1985).

POLIGAMIA — SYSTEMY MIESZANE

Jedną z odmian promiskuityzmu jest prostytutcja polegająca na tym, że samice kojarzą się z różnymi samcami w zamian za dostęp do zasobów, jakie samce kontrolują i mogą oferować tylko swym partnerkom seksualnym. U wielu gatunków kolibrów samce kontrolują rewiry z kwiatami z nektarem, a samice dla nektaru kojarzą się z różnymi samcami (ALCOCK 1989).

U nandu *Rhea americana* występuje mieszanica poligynii z poliandrią sekwencyjną. Samce konkurują o grupy od dwóch do kilkunastu samic. Wygrywający samiec zdobywa harem i kojarzy się ze wszystkimi samicami, które składają jaja do wspólnego gniazda (przeciętnie 28, maksymalnie 62 jaja).

Następnie samiec zajmuje się lęgiem (inkubacja, opieka nad pisklętami), a samice przechodzą do następnego samca (BRUNING 1974).

Nietypowy sposób kojarzenia występuje u hieny brunatnej *Hyaena brunnea*. Zwierzęta żyją zwykle w grupach składających się z wielu samic i samców, w których panują stosunki matriarchalne (u tego gatunku występuje dymorfizm w rozmiarach ciała na korzyść samic). Samice kojarzą się jednak z nomadycznymi samcami z zewnątrz (KREBS i DAVIES 1991).

ALTERNATYWNE STRATEGIE ROZRODCZE (ASR)

Systemy kojarzenia tradycyjnie były uważane za cechę gatunkową. Dokładniejsze badania pokazują jednak, że poszczególne osobniki mogą osiągać sukces reprodukcyjny stosując różne strategie (KREBS i DAVIES 1987, 1991). Alternatywnym strategiom lub taktikom rozrodczym (pojęcia te nie są rozróżniane w niniejszym artykule) sprzyja zróżnicowanie warunków środowiskowych i ekologicznych oraz polimorfizm samców. Przejawiać się on może w rozmiarach ciała (duże/małe), ubarwieniu (jaskrawe/szare) i zachowaniu (agresywne/łagodne). Może być uwarunkowany genetycznie lub nie (np. związany z wiekiem, warunkami pokarmowymi).

Alternatywne strategie rozrodcze utrzymują się w populacji przede wszystkim dlatego, że efektywność każdej z nich jest odwrotnie proporcjonalna do częstości jej stosowania. W zróżnicowanym, zmiennym środowisku raz jedna, raz inna strategia okazuje się bardziej skuteczna. Stąd ustala się stan równowagi dynamicznej (strategia ewolucyjnie stabilna, ang. ESS) (KREBS i DAVIES 1987, 1991).

Koszty i korzyści wynikające ze stosowania różnych ASR są bardzo trudno mieralne, bo zależą od znacznej liczby zmiennych (np. warunki środowiskowe, pokarm, różnice genetyczne, częstość stosowania każdej z ASR w populacji, presja drapieżnicza, pasożytnicza). Często jedna strategia daje wysoki sukces reprodukcyjny, ale pociąga za sobą znaczne koszty (wysokie nakłady na reprodukcję, duża śmiertelność powodowana przez drapieżniki i pasożyty). Inna strategia daje natomiast małe korzyści (niski sukces), ale i małym kosztem (KREBS i DAVIES 1987, 1991).

W siedliskach zróżnicowanych przestrzennie (mozaikowatość, plamistość) lub czasowo może efektywnie funkcjonować kilka ASR naraz, jedna skuteczniejsza w jednej, a inna w innej sytuacji. Za przykład może służyć poligynia fakultatywna. Gdy zasoby są rozmieszczone skupiskowo, niektóre (lepszere) samce są w stanie obronić terytoria bardziej atrakcyjne niż inne. Epoletnik zasiedla podmokłe, bogate, ale bardzo niejednorodne siedliska. Samce wcześniej pojawiają się na legowiskach, konkurują o terytoria, a gdy pojawiają się samice, niektóre samce kojarzą się nawet z dziesięcioma samicami, inne z jedną, a jeszcze inne wcale nie znajdują partnerki. Sztuczne wzbogacanie niektórych terytoriów pociągało za sobą wzrost częstości zachowań poligynicznych u samców (ORIAN 1969).

Muchołówka żałobna jest przykładem sytuacji, w której obie samice (pierwsza i druga) tracą na kojarzeniu się z samcem poligynicznym. Samiec oczywi-

ście zyskuje na bigynii utrzymując dwa odrębne, często odległe od siebie terytoria. Obie samice nie wiedzą o sobie wzajemnie (oszustwo samców) (ALATALO i współaut. 1984).

Inne przykłady poligynii fakultatywnej dotyczą między innymi takich gatunków ptaków jak trzciniaak *Acrocephalus arundinaceus*, trzciniczek *A. scirpaceus*, wodniczka *A. paludicola*, białorzotka *Oenanthe oenanthe*, świstunka *Phylloscopus sibilatrix*, pierwiosnek *P. collybita*, strzyżyk *Troglodytes troglodytes* (CATCH-POLE 1980, DYRCZ 1986, MØLLER 1986, WESOŁOWSKI 1987).

U wielu gatunków ptaków poligyniczne samce opiekują się tylko lęgiem pierwszej samicy, albo dzielą swą pomoc na 2–3 samice i opieka ta jest wtedy odpowiednio mniejsza (np. wróbel *Passer domesticus*). Badania wykazują, że sukces rozrodczy samic, które kojarzą się z samcami poligynicznymi może być równy jak w przypadku monogamii pod warunkiem, że mają one do dyspozycji terytorium odpowiednio wysokiej jakości. Często bardziej opłaca się być drugą samicą dobrego samca niż pierwszą partnerką samca z kiepskim terytorium.

Hipoteza „seksownego syna” (WEATHERHEAD i ROBERTSON 1979) tłumaczy, że samicom może się na długą metę opłacać rola samicy II rzędu, pozbawionej opieki samca, bowiem jej synowie dziedziczyć będą cechy zachowań poligynicznych po ojcu, zatem zapładniać będą w przyszłości więcej samic niż monogamiści, przyczyniając się do bardziej efektywnej propagacji genotypu matki. Jak na razie brak jednak danych podtrzymujących tę hipotezę (KREBS i DAVIES 1991).

Większość samców monogamicznych próbuje kojarzyć się z obcymi samicami, a kontradaptacją jest strzeżenie własnych samic. Te dwa typy zachowań stoją jednak w sprzeczności względem siebie. Czasem ryzyko nieupilnowania własnej samicy może się opłacać. Zapładniając dwa jaja po sąsiedzku, samiec z nawiązką rekompensuje pojedynczą zdradę małżeńską partnerki. Kontakty seksualne poza parą, łącznie z ekstremalną ich postacią, jaką są gwałty praktykowane przez samce kaczek, są również przykładem ASR (MC KINNEY 1986, BIRKHEAD 1988, STEMPNIEWICZ 1989).

Nie ulega wątpliwości zysk płynący dla monogamicznego samca z udanego kontaktu pozamałżeńskiego, to znaczy prowadzącego do zapłodnienia, a nie wymagającego opieki nad potomstwem. Dla monogamicznych samic kontakt płciowy z „obcym” samcem też jest potencjalnie korzystny. Wyjątkowo „dobry” samiec jest nominalnie w parze tylko z jedną samicą. Pozostałym nie zostaje nic innego, jak pozyskiwać jego względy bez zobowiązań. W grę wchodzi szansa wyposażenia potomstwa w lepsze geny, niż nosi własny partner. Jakość samca z tej samej grupy czy z sąsiedztwa w kolonii może być oceniona przez samice na przykład po jego wyglądzie, zachowaniu czy wreszcie sukcesie reprodukcyjnym. Siłą rzeczy dotyczyć to może raczej gatunków długowiecznych. Kontakt z innym partnerem zwiększa też różnorodność genetyczną potomstwa samicy, a ponadto umożliwia jej sukces reprodukcyjny w sytuacji, gdy własny partner jest z różnych względów okresowo bądź permanentnie niezdolny do zapłodnienia (HATCH 1987).

Część samców o mniejszych rozmiarach, na przykład młodszych lub rozwijających się w gorszych warunkach pokarmowych jest bez szans w konkurencji o samice z dużymi samcami (walki, popisy). Zmuszone są stosować ASR, zwykle mniej skuteczną, ale zawsze bardziej korzystną niż całkowita rezygnacja z

rozrodu. U żab (np. *Rana catesbiana*) największe samce okupują najlepsze terytoria i głośno wabia samice, co jest strategią bardzo efektywną. Młodsze (mniejsze) samce nie są w stanie obronić terytoriów. Stają się satelitami dużych samców, siedzą cicho w pobliżu i napastują zwabione samice. Te samce, które wyrosną zmieniają taktykę.

Również u słonia morskiego młode (małe) samce są bez szans na obronę haremu. Przyłączają się do haremu wielkiego samca, stosując behawioralną mimikrę samiczą i próbują przy każdej okazji wykraść kopulacje. Gdy dorosną, zmieniają taktykę. Podobnie zachowują się niskie ranga, zwykle młode samce wielu gatunków haremowych (owce, jelenie, pawiany).

Samce mogą stosować różną taktykę zależnie od zachowania innych osobników. Samce rzekotki *Hyla cinerea* są nieodróżniane morfologicznie, ale ich zachowanie godowe jest elastyczne, zależne od sytuacji. Zwykle jeden samiec głośno się odzywa, a pozostałe samce (satelici) milczą i napastują zwabione samice. Usunięcie samca śpiewającego zmusza jednego z satelitów do przejęcia tej roli. Odtwarzany z magnetofonu głos samca ucisza samce dotychczas śpiewające, które przyłączają się do satelitarnych (ALCOCK 1989).

Trwały dymorfizm w rozmiarach samców ma zwykle podstawę genetyczną lub troficzną (pokarmową). U łososia *Oncorhynchus kisutch* występuje genetycznie uwarunkowany dymorfizm samców. Samice wracają na tarło do strumieni w wieku 3 lat. Samce natomiast zjawiają się na tarlisku albo jako wielkie osobniki (po 3 roku życia) w szacie godowej z hakowatymi szczękami i silnymi zębami, albo też jako małe dwulatki, bez trzeciorzędowych cech płciowych, ubarwione kryptycznie. Te pierwsze walczą między sobą o dostęp do samic składających ikrę w dołkach. Te drugie nie walczą o samice, unikają agresji wielkich samców, podkradając się do dołków próbują zapładniać ikrę. U tych dwóch kategorii samców nakłady czasu i energii poświęcane na reprodukcję rozkładają się w ciągu ich życia zupełnie odmiennie. Małe samce mają niższe nakłady na wzrost rozmiarów ciała, żyją krócej i nie inwestują w trzeciorzędowe cechy płciowe i zachowanie godowe.

Podobnie jest u słonecznicy niebieskoskrzelej *Lepomis macrochirus*. Część samców dojrzewa w wieku 7 lat, broni terytoria, buduje gniazda, do których samice składają ikrę. Samce te opiekują się potem ikrą. Inne samce dojrzewają jako dwulatki: nie budują gniazd, podkradają się i wciskają między trące się pary, próbując zapładniać ikrę (mimikra samicza w wyglądzie i zachowaniu). Sukces reprodukcyjny tych 2 typów ASR zależy od proporcji ilościowych obu odmian samców w populacji (KREBS i DAVIES 1987).

Zmiana płci może być również traktowana jako alternatywna strategia rozrodcza. Zjawisko to jest spotykane u kilku grup ryb. Wyróżnia się jego dwa główne typy. Pierwszym jest hermafrodytyzm protogyniczny (zmiana płci z żeńskiej w męską). Gdy konkurencja o samice jest bardzo silna, tylko największe samce mają dostęp do samic. Opłaca się być samicą za młodu (małe rozmiary) bowiem bierze się udział w rozrodzie, a po dośnięciu stać się samcem z szansą na efektywną reprodukcję. W rezultacie łączny, życiowy sukces jest wyższy niż sukces, który byłby odniesiony bez zmiany płci.

U ryb koralowych z grupy wargaczy *Thalassoma bifasciatum* usunięcie dużego, barwnego samca terytorialnego powoduje zmianę płci u największej, szarej

samicy z jego haremu (socjalna kontrola płci). Są też małe, szare samce zdeterminowane płciowo, które uprawiają mimikrę samiczą i złodziejstwo seksualne. Gdy urosną, stają się kolorowe i terytorialne.

Odwrotnością jest hermafrodytyzm protoandryczny (zmiana płci z męskiej w żeńską). Gdy konkurencja o dostęp do samic jest niewielka, to wielkość samców nie ma wpływu na ich sukces reprodukcyjny, bowiem nawet małe samce wytwarzają wystarczająco dużo plemników. Natomiast rozmiary ciała samic ryb zawsze mają wpływ na ilość produkowanej ikry. Korzystniej zatem być za młodu małym samcem, a po dorostnięciu dużą samicą. Tak jest w przypadku rybki ukwiałowej (amfipriona) *Amphiprion* sp., żyjącej w ścisłej symbiozie z ukwiałem, gdzie z trudem starcza miejsca dla dwóch ryb. Stąd monogamia, z wyższym sukcesem reprodukcyjnym u par, w których samica jest duża, a samiec mały (ALCOCK 1989, KREBS i DAVIES 1991).

UWAGI KOŃCOWE

Systemy rozrodcze są zjawiskiem występującym na poziomie osobniczym, a nie gatunkowym. Strategię rozrodczą określić można jako złożony zespół zachowań dostosowywanych do aktualnego układu warunków ekologicznych, maksymalizujących sukces reprodukcyjny poszczególnych osobników. O tym, że u danego gatunku lub większej grupy taksonomicznej przeważa określony system kojarzenia, decydują jedynie pewne zaszłości ewolucyjne, przejawiające się na przykład w biologii rozrodu (patrz specyfika rozrodu ptaków i ssaków) i zajmowanie przez te gatunki zbliżonych siedlisk. Warunki ekologiczne mają bowiem zasadniczy wpływ na zachowanie rozrodcze, choć można mówić o grupach bardziej konserwatywnych i bardziej plastycznych pod tym względem. Zmiana zagęszczenia, dostępnej bazy pokarmowej, sposobu rozmieszczenia zasobów w czasie i przestrzeni pociąga za sobą na ogół zmiany w zachowaniu zwierząt. Takie są między innymi pośrednie efekty nasilającej się antropopresji w ekosystemach naturalnych.

Każdy samiec z racji podstawowych, wynikających z zasady Batemana, jest poligyniczny. Z tego punktu widzenia samiec monogamiczny jest ułomnym poligynistą, któremu z różnych względów nie udało się zdobyć więcej samic niż jedną. Nawet wówczas nie przepuszcza okazji do ryzykownych kontaktów „pozamażeńskich”. Świadczy o tym znaczący odsetek potomstwa płodzonego przez sąsiadów. Samica natomiast zyskuje najbardziej na poliandrii, gdy kilka samców opiekuje się jej potomstwem. System ten jest jednak bardzo rzadki, bowiem niezwykle trudno jest „nakłonić” samce do zachowań „wbrew ich naturze”. W tej sytuacji monogamia wymuszona jest dla samic zupełnie satysfakcjonująca.

Gatunki praktykujące strategie rozrodcze, takie jak na przykład poligynia tokowiskowa lub poliandria z odwróconą rolą płci, z którymi jest związany silny dymorfizm płciowy, przejawiający się w morfologii i zachowaniu, są z tej racji znacznie mniej plastyczne i niejako skazane na ten sam system (ślepa uliczka doboru płciowego).

Klasyfikacja zjawisk przyrodniczych jest zawsze zabiegiem arbitralnym, tym bardziej gdy dotyczy zjawisk tak szczególnych, jak zachowanie. Bez trudu

można podać wiele przykładów pokazujących, jak niepewne i sztuczne są kryteria klasyfikacji systemów rozrodczych. Samce miodowoda indyjskiego i kolibrów broniące określonych zasobów (grzebieni woskowych lub skupisk kwiatów nektarodajnych) i pozwalające korzystać z nich samicom, z którymi się kojarzą, zachowują się bardzo podobnie, jednak klasyfikowane są do różnych systemów. Ten pierwszy do poligynii z obroną zasobów, ten drugi do prostytucji będącej mieszaniną poligynii i poliandrii. Różni te dwa przypadki zachowanie samic, które bądź pozostają w jednej grupie i kojarzą się z jednym samcem, bądź kolejno zmieniają partnerów.

Również granica między poliginią terytorialną a haremową często bywa płynna. Wynika to z faktu, że samiec na ogół broni grupy samic, co kwalifikowałoby ten system jako haremowy, jednak samice są zazwyczaj związane z określonym, stałym terytorium, więc samce bronią i samic, i terytorium. Jest to przykład arbitralnego podejścia do klasyfikowania zachowań zwierząt. Im więcej prowadzonych jest szczegółowych badań terenowych, tym mniej klarowne okazują się normy i kryteria, czy wręcz sens klasyfikowania zachowań rozrodczych zwierząt. W grę wchodzi raczej potrzeba porządkowania wiedzy oraz względy dydaktyczne.

MATING SYSTEMS IN VERTEBRATES (WITH PARTICULAR CONSIDERATION OF BIRDS AND MAMMALS)

Summary

The present review of mating systems in vertebrates is based on literature data. Mating strategies appear to be individual rather than species specific. Moreover, their great flexibility makes classification difficult and to a certain extent artificial.

Because of the fundamental biological differences between males and females (Bateman's principle) sexual selection generally favours polygynous males and polyandrous, or at least monogamous females. This conflict of sexes leads to various mating tactics used depending on their profitability in the given ecological circumstances. Ecological factors largely influence the breeding behaviour of animals. Some taxonomic groups are more conservative and others more flexible. The species in which sexual dimorphism is well pronounced are unable to adopt other mating strategies even if the ecological conditions are favourable.

Monogamy occurs in those species in which males are not able to monopolize more than one female and females prefer unmated helpful partners to polygynous males.

If females and resources used by them are clumped, harem polygyny or territorial polygyny develops because better males can economically defend more than one female or better territories. If, however, defense of the harem or territory is too costly, e.g. because of a dispersed distribution of females, males try to demonstrate social dominance to females competing for "symbolic" lek territories or engaging in nonterritorial scramble competition for access to mates.

The rarest mating system is polyandry because males only sporadically gain if their partners copulate with strange males. It is most often associated with both the reversal of sex role and sexual dimorphism.

Patchy habitats and morphological and behavioural polymorphism of males favor alternative mating strategies.

LITERATURA

- ALCOCK J., 1989. *Animal behavior, an evolutionary approach*. Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Mass.
ALATALO R. V., GUSTAFSSON L., LUNDBERG A., 1984. *High frequency of cuckoldry in pied and collared flycatchers*. *Oikos* 42, 41-47.

- BATEMAN A. J., 1948. *Intra-sexual selection in Drosophila*. Heredity 2, 349–368.
- BIRKHEAD T. R., 1988. *Behavioural aspects of sperm competition in birds*. Adv. Study Behav. 18, 35–72.
- BRUNING D. F., 1974. *Social structure and reproductive behaviour in the Greater Rhea*. Living Bird 13, 251–294.
- CATCHPOLE C. K., 1980. *Sexual selection and the evolution of complex songs among European warblers of the genus Acrocephalus*. Behaviour 74, 149–166.
- CLUTTON-BROCK T. H., 1987. *Reproductive success*. University of Chicago Press, Chicago.
- CLUTTON-BROCK T. H., 1991. *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- DAVIES N. B., 1985. *Cooperation and conflict among dunnocks, Prunella modularis, in a variable mating system*. Anim. Beh. 33, 628–648.
- DEWSBURY D. A., 1984. *Sperm competition in murid rodents*. [W:] R. L. SMITH (red.) *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. Academic Press, New York, 168–181.
- DYRCZ A., 1986. *Factors affecting facultative polygyny and breeding results in Great Reed Warbler (Acrocephalus arundinaceus)*. J. Ornithol. 127, 447–461.
- HATCH S. A., 1987. *Copulation and mate guarding in the northern fulmar*. Auk 104, 450–461.
- HAUSFATER G., HRDY S. B., 1984. *Infanticide: Comparative, and Evolutionary Perspectives*. Aldine, Chicago.
- KREBS J. R., DAVIES N. B., 1987. *An introduction to behavioural ecology*. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- KREBS J. R., DAVIES N. B., 1991. *Behavioural ecology, an evolutionary approach*. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- LACK D., 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.
- MC KINNEY F., 1986. *Ecological factors influencing the social systems of migratory dabbling ducks*. [W:] D. J. RUBENSTEIN, W. WRANGHAM (red.) *Ecological aspects of social evolution*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- MOCK D. W., 1983. *On the study of avian mating systems* [W:] A. H. BRUSH, G. A. CLARK (red.). *Perspectives in ornithology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 55–84.
- MØLLER A. P., 1986. *Mating systems among European passerines: a review*. Ibis 128, 234–250.
- ORIAN G. H., 1969. *On the evolution of mating systems in birds and mammals*. Amer. Nat. 103, 589–603.
- ORING L. W., 1985. *Avian polyandry*. Current Ornithology 3, 309–351.
- PACKER C., PUSEY A. E., 1982. *Cooperation and competition within coalitions of male lions: kin selection or game theory?*. Nature 296, 740–742.
- PERRINS C. M., BIRKHEAD T. R., 1983. *Avian ecology*. Blackie, Glasgow, London.
- POOLE T. B., 1985. *Social behaviour in mammals*. Blackie, Glasgow.
- RUBENSTEIN D. J., WRANGHAM W., 1986. *Ecological aspects of social evolution*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- STEMPNIEWICZ L., 1989. *Życie intymne ptaków*. Wiad. Ekol. 35, 219–234.
- STEMPNIEWICZ L., 1994. *Dzieciobójstwo u zwierząt. Interpretacja socjobiologiczna*. Kosmos 43, 201–212.
- TRIVERS R. L., 1972. *Parental investment and sexual selection*. [W:] B. CAMPBELL (red.). *Sexual selection and descent of man*. Aldine, Chicago, s. 136–179.
- WEATHERHEAD P. J., ROBERTSON R. J., 1979. *Offspring quality and the polygyny threshold: the "sexy son hypothesis"*. Amer. Natur. 113, 201–208.
- WESOŁOWSKI T., 1987. *Polygyny in three temperate forest Passerines (with a critical revaluation of hypotheses for the evolution of polygyny)*. Acta ornithol. 23, 273–302.