

MONIKA BUKACIŃSKA, DARIUSZ BUKACIŃSKI

*Zakład Ekologii Ogólnej, Instytut Ekologii PAN**Dziekanów Leśny**Konopnickiej 1, 05-092 Łomianki*

FUNKCJE I SPOSOBY WYRAŻANIA AGRESJI U MEW I RYBITW

WSTĘP

Pierwsze hipotezy dotyczące podstaw zachowań instynktownych, ewolucji komunikacji i rytualizacji były formułowane przez Lorenza i Tinbergena w oparciu o obserwacje prowadzone przede wszystkim na gęsiach, kaczkach i mewach, których (obok rybitw) ten artykuł dotyczy. Wiele ich spostrzeżeń jest nadal aktualnych, inne zostały zweryfikowane przez późniejszych badaczy zachowań zwierząt. Celem tego artykułu jest przedstawienie aktualnej wiedzy o funkcji zachowań agresywnych u mew i rybitw oraz podłożu i sposobach wyrażania agresji. Ze względu na ograniczenia związane z objętością tekstu jedynie w bardzo niewielkim stopniu omówimy tu czynniki biologiczne, wewnątrzpopulacyjne i środowiskowe determinujące lub/i modyfikujące częstość i sposoby wyrażania agresji u mew i rybitw. Wszystkich zainteresowanych tymi zagadnieniami odsyłamy do drugiego artykułu poświęconego zagadnieniom agresji u mew (Bukaciński i Bukacińska, w druku).

PRÓBA DEFINICJI I KLASYFIKACJA

Generalnie za zachowanie agresywne uważa się wzajemną niechęć lub wrogość osobników względem siebie, prowadzącą do konfliktów (SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989). Termin zachowanie agresywne jest utożsamiany z zachowaniem agonistycznym (agonistyczne: grec. agōniz — występować przeciw, opierać się; antagonistyczne: grec. agonist — konkurent). Niektórzy jednak autorzy zachowania agonistyczne rozumieją szerzej, obejmując tym terminem wszelkie zachowania obserwowane w czasie konfliktu, a więc również zachowania submisywne. W zależności od tego, czy w konflikcie biorą udział osobniki tego samego czy też różnych gatunków rozróżnia się agresję wewnątrz- i międzygatunkową.

Agonistyczne zachowania wewnątrzgatunkowe są związane przede wszystkim ze współzawodnictwem o różne zasoby (WILSON 1975). Mogą jednak dotyczyć również zachowania tak zwanego „dystansu osobniczego”, czyli pewnej

określonej odległości między osobnikami. U zwierząt stadnych bądź łączących się w grupy w pewnych okresach życia (czy sezonu) agresja wewnątrzgatunkowa może służyć osobnikom do ustalenia ich pozycji socjalnej w grupie (MANNING 1976).

Agonistyczne zachowania międzygatunkowe są związane przede wszystkim z obroną przed drapieżnikami. Jednak tam, gdzie różne gatunki zajmują podobne nisze ekologiczne, korzystając z tych samych, ograniczonych zasobów, zachowania te mogą spełniać funkcje podobne, jak w przypadku antagonizmów wewnątrzgatunkowych. Drapieżnictwa zwykle się nie zalicza do zachowań agresywnych. U jego podstaw bowiem leży głód i jego zaspokojenie, dlatego też zabijanie ofiar przez drapieżnika traktuje się jako element zachowania pokarmowego (MANNING 1976).

Stopień agresywności poszczególnych osobników dawniej przypisywano przede wszystkim czynnikom dziedzicznym („Gesammelte Werke” Z. Freuda, „Tak zwane zło” K. Lorenza). Obecnie jednak nie negując dziedzicznego podłoża tych zachowań uważa się, że równie ważną rolę odgrywają różne czynniki wyzwalające oraz dotychczasowe doświadczenie w konfliktach z innymi osobnikami (SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989). Agresja jest więc wynikiem współdziałania mechanizmów endo- i egzogennych, których udział może być różny w zależności od sytuacji, która ją powoduje (SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989).

Socjalny kontekst powstawania konfliktów jest szczególnie widoczny tam, gdzie mamy do czynienia z dużą liczbą osobników zajmujących ograniczoną przestrzeń. Ma to miejsce na przykład w koloniach lęgowych mew i rybitw. Każda z par zajmuje ściśle określony teren, na którym odbywa zaloty, buduje gniazdo, kopuluje i opiekuje się lęgiem w ciągu całego okresu lęgowego (terytorium lęgowe typu C; NICE 1941). Chociaż życie w kolonii jest związane z całym szeregiem korzyści (m.in. WITTENBERGER i HUNT 1985), to ma ono również ujemne strony. Jednym z kosztów gnieźdzenia się w koloniach jest wysoki poziom agresji osobników, wynikający z częstego występowania sytuacji konfliktowych.

FUNKCJE AGRESJI U MEW I RYBITW

OBRONA TERYTORIUM

Podstawową funkcją zachowań agonistycznych u mew i rybitw jest zajęcie, ustalenie granic i efektywna obrona terytorium o optymalnym rozmiarze i kształcie, w jak najlepszym miejscu kolonii. Stąd też najczęściej najwyższy poziom zachowań agresywnych u tych grup ptaków jest na początku sezonu lęgowego. Dotyczy to zwłaszcza samców, które znacznie częściej niż samice biorą udział w konfliktach „granicznych” (artykuł przeglądowy Bukaciński i Bukacińska, w druku). Zdobywanie i utrzymanie terytorium umożliwia przede wszystkim przystąpienie do lęgu w danym roku. Dla niektórych gatunków mew i rybitw zdobycie terytorium jest bardzo ważne również dla formowania par i utrzymywanie więzi w parze (TINBERGEN 1956, GOCHFELD 1978, MC NICHOLL 1979). Pary, które zdobędą terytoria w miejscach lepszych, na przykład dających lepszą ochronę przed drapieżnikiem czy lepiej zabezpieczających przed wpływem takich czynników środowiskowych, jak wiatr czy zbyt duże nasłonecznienie (często

miejszem takim jest centrum kolonii), najczęściej też wychowują więcej młodych. Stwierdzono to między innymi u mewy trójpalczastej *Rissa tridactyla* (COULSON 1968) i śmieszki *Larus ridibundus* (BUKACIŃSKI i BUKACIŃSKA 1993). Pary, którym nie uda się zdobyć terytorium w danej kolonii, szukają miejsca w innych koloniach, próbują gnieździć się pojedynczo bądź też w ogóle nie przystępują do rozrodu w danym roku (np. u mewy pospolitej *Larus canus*, obserwacje własne).

OBRONA OBSZARU ŻEROWISKOWEGO

Mewy i rybitwy przeważnie żerują w grupach. W przypadku mew ma to miejsce przede wszystkim na śmietniskach i polach, u rybitw polega to na łowieniu ryb (które są podstawowym pożywieniem rybitw) w określonych, stałych miejscach. Taki sposób żerowania nie jest jednak zasadą i często można obserwować również pojedynczo żerujące ptaki (zwłaszcza u rybitw). Niezależnie od sposobu żerowania powszechnie sądzi się, że obie grupy ptaków nie mają typowych terytoriów żerowiskowych (np. NISBET 1983, MC NICHOLL 1990, obserwacje własne). Konflikty, jakie mają miejsce na żerowiskach, są związane niemal wyłącznie z próbami wzajemnej kradzieży zdobytego pokarmu (kleptoparazytyzm pokarmowy) (np. VERBEEK 1977). Czasami jednak u niektórych gatunków rybitw stwierdzano powstawanie czasowych (krótkotrwałych) terytoriów żerowiskowych, które były aktywnie bronione. Uważa się, że jest to związane z przestrzennym rozmieszczeniem ryb. Zachowanie takie obserwowano w niektórych miejscach u rybitwy czarnouchej *Sterna forsteri* (MC NICHOLL 1979), rybitwy popielatej *S. paradisea* i rybitwy rzecznej *S. hirundo* (NISBET 1983, KIRKHAM i NISBET 1987).

PILNOWANIE SAMICY

Inną ważną funkcją agresji u rybitw i mew wydaje się być pilnowanie partnera. Wyewoluowało ono u wielu gatunków ptaków jako optymalna strategia inwestycji czasowych samca w reprodukcję (PARKER 1974a). Funkcją tego zachowania jest zapobieżenie pozamałżeńskim kopulacjom samicy w okresie jej płodności. Gnieźdzenie się w koloniach znacznie zwiększa ryzyko takich pozamałżeńskich kopulacji, ale również zwiększa potencjalne korzyści samców szukających takich okazji (WITTENBERGER i HUNT 1985). W takich sytuacjach obserwowano różne strategie samic. U niektórych gatunków kopulacje były wypraszane przez samice bądź też często przez nie akceptowane. Najczęściej jednak kopulacje pozamałżeńskie są wymuszane (MØLLER i BIRKHEAD 1991). Przyjmuje się, że samce mogą przyjąć dwie podstawowe strategie, aby zapewnić sobie ojcostwo — pilnować partnerki, reagując agresywnie na samców intruzów lub też często kopulować ze „swoją” samicą (MØLLER i BIRKHEAD 1991). U ptaków sperma jest magazynowana w jajowodzie samicy i porcja spermy z ostatniej kopulacji ma przewagę nad tą zmagazynowaną w szansach na zapłodnienie każdej kolejnej komórki jajowej (ZENONE i współaut. 1979). MØLLER i BIRKHEAD (1991) na podstawie częstości kopulacji u mew zaliczyli je do grupy wykorzystującej strategię częstych kopulacji. Są jednak dowody, że przynajmniej u niektórych gatunków mew samce pilnują „swoje” samice. Takie zachowanie, redukujące możliwość aktów pozamałżeńskich i ewentualnego współzawodnictwa sper-

my, obserwowano na przykład u mewy srebrzystej *Larus argentatus* (MORRIS i BIDOCHKA 1982). Również u innych gatunków mew samce są bardzo agresywne w stosunku do innych samców w okresie, kiedy samice są płodne, czyli na krótko przed składaniem jaj i w jego czasie. Wtedy też próby wymuszonych kopulacji występują najczęściej (BURGER i BEER 1975, GLADSTONE 1979). Także nasze badania, prowadzone w koloniach mewy pospolitej *L. canus* na Wiśle potwierdzają obecność strategii pilnowania samic u tego gatunku.

OBRONA MŁODYCH

Kolejną funkcją wewnątrzgatunkowych zachowań agonistycznych jest obrona potomstwa przed osobnikami dorosłymi tego samego gatunku. Młode mewy często są chwywane, dziobane i zabijane przez osobniki dorosłe (VERMEER 1970, HARRIS 1964, PATTERSON 1965, BROWN 1967, HUNT 1972, DAVIS i DUNN 1976, HUNT i HUNT 1976, PARSONS 1976). Czasem są nawet przez nie zjadane (TINBERGEN 1959, PARSONS 1971). Bezpośrednią przyczyną ataków na młode jest prawdopodobnie ich zwiększona ruchliwość związana ze stresem pokarmowym. Głodne młode zaczynają wędrować w poszukiwaniu pokarmu, przekraczając granice sąsiednich terytoriów i narażając się na ataki (FORDHAM 1964, HUNT i MC LOON 1975, SPAANS i współaut. 1994). Zjawisko to może nasilać się w wyniku zakłóceń w życiu kolonii spowodowanych na przykład przez człowieka (np. FETTEROLF 1983a).

Co powoduje, że osobniki atakują bardziej ruchliwe młode? Istnieje kilka koncepcji próbujących wyjaśnić ewolucyjne (pośrednie, ultymatywne) przyczyny tego zjawiska. Jedna z nich mówi, że jest to forma obrony terytorialnej (np. HUNT i HUNT 1976): młode zwiększają konflikt między sąsiadami. Inna podkreśla, że jest to rodzaj obrony przed adopcją lub karmieniem obcych młodych (ASHMOLE 1963). Mimo, iż ryzyko adopcji w koloniach mew i rybitw jest duże i występuje regularnie, to agresja skierowana w kierunku obcych młodych znacznie częściej kończy się przepędzeniem młodego poza obręb terytorium, niż jego zranieniem czy zabiciem (artykuł przeglądowy WITTENBERGER i HUNT 1985; obserwacje własne).

Niektóre osobniki dorosłe u dużych gatunków mew specjalizują się w zjadaniu jaj i młodych swojego gatunku (PARSONS 1971). Uważa się, że kanibalizm stanowi alternatywną metodę żerowania w warunkach braków pokarmowych. Jak dotąd jednak bezpośrednio nie znaleziono takiej korelacji, to znaczy zwiększonego stopnia kanibalizmu w złych warunkach pokarmowych (BROWN 1967, BURGER i GOCHFELD 1981). Pośrednim dowodem jest zwiększony (zwłaszcza u dużych gatunków mew) poziom zachowań agresywnych obserwowany zarówno u samców, jak i samic w okresie pierwszych 7–10 dni życia młodych, czyli w okresie, kiedy są one najbardziej narażone na kanibalizm. Później częstość zachowań agresywnych rodziców gwałtownie spada.

INNE FUNKCJE AGRESJI W OKRESIE LĘGOWYM

Inną funkcją agresji w koloniach mew i rybitw jest obrona materiału gniazdowego i pokarmu przed „złodziejami”. W kolonii ptaki często współzawodniczą o materiał gniazdowy kradnąc go sobie nawzajem. Najbardziej narażone na

kradzież są gniazda ptaków rozpoczynających lęgi wcześniej. Są one okradane przez ptaki przystępujące do lęgów później (WITTENBERGER i HUNT 1985). Obecność dużej liczby ptaków w koloniach czy też na wspólnych żerowiskach stwarza możliwości dla wewnątrz- i międzygatunkowego kleptoparazytyzmu pokarmowego (kradzieży pokarmu) (WITTENBERGER i HUNT 1985). Strategia ta jest niekiedy ważnym sposobem zdobywania pokarmu przez niektóre gatunki. Przykładem mogą tu być badania prowadzone przez VERBEEK (1977), gdzie głównym sposobem zdobywania pokarmu przez 95% osobników mewy żółtonogiej, *L. fuscus*, była jego kradzież osobnikom mewy srebrzystej, FETTEROLF (1983b) oraz DULUDE i współautorzy (1988) pokazali, że również głodne młode mogą kraść pokarm od sąsiadujących młodych tego samego gatunku.

OKRES POZALĘGOWY

Poza okresem lęgowym mewy i w znacznie mniejszym stopniu rybitwy prowadzą koczowniczy tryb życia, przenosząc się w dużych grupach w pobliże bogatych źródeł pokarmu, często przemieszczając się na duże odległości. W okresie tym również obserwowano zachowania agresywne u tych ptaków. Dotyczą one zwłaszcza zachowania tak zwanego dystansu osobniczego, po przekroczeniu którego żaden osobnik nie jest tolerowany. Badania GRUBBA (1974) dotyczące zachowania mew srebrzystych *L. argentatus* na zimowiskach wykazały, że w przypadku tego gatunku wszystkie osobniki, które siadały bliżej niż 30 cm były natychmiast atakowane i przeganiane.

AGRESJA MIĘDZYGATUNKOWA

Główną funkcją zachowań agonistycznych międzygatunkowych u mew i rybitw jest (obok przeciwdziałania różnym formom kleptoparazytyzmu) obrona jaj i młodych przed drapieżnikami. Gnieźdzenie się ptaków w koloniach z jednej strony przyciąga drapieżniki, z drugiej jednak wspólne gnieźdzenie się często umożliwia bardziej skuteczną obronę przed drapieżnymi ptakami i ssakami (KRUUK 1964). Mewy i rybitwy wytworzyły wiele różnych strategii antydrapieżniczych.

W wyjaśnianiu reakcji na drapieżnika często odwoływano się do teoretycznego pojęcia popędów: agresji i strachu, które sterują określonymi zachowaniami. Wzajemny ich udział w reakcji na drapieżnika jest uzależniony od tego, czy drapieżnik zagraża tylko lęgowi, czy również osobnikom dorosłym. W sytuacji, kiedy drapieżnik zagraża również osobnikom dorosłym przeważa zdecydowanie strach. Przykładem może tu być reakcja śmieszki *L. ridibundus* na sokoła — tworzenie grupy i latanie w tak zwanym „panicznym locie” (panic flight) (KRUUK 1964). Podobnie jest w przypadku drapieżników nocnych (niektóre gatunki sów, lis), kiedy dorosłe osobniki mew i rybitw bądź uciekają, bądź też kontynuują wysiadanie bez żadnych reakcji agresywnych (SOUTHERN i SOUTHERN 1978). W przypadku, kiedy ptaki drapieżne zagrażają głównie lęgom (jaja i młode), mewy i rybitwy najczęściej atakują i gonią drapieżnika całą grupą w powietrzu, co jest szczególnie skuteczne w przypadku błotniaków (*Circus* spp.) i dziennych gatunków sów (KRUUK 1964). Wrony (*Corvus* spp.) oraz drapieżne mewy są atakowane przez pary, których gniazdo jest zagrożone, gonione w powietrzu i „przekazywane” kolejnym parom, przez których terytoria drapieżnik się przemie-

szcza (KRUUK 1964). Jeśli jednak drapieżnik pojawia się bardzo często (np. codziennie) bądź przelatując przez teren kolonii na inne żerowiska, bądź też gnieźdząc się na obrzeżu kolonii, zachowanie ptaków jest uzależnione od reakcji intruza. Jeśli nie zagraża on bezpośrednio gnieźdzącym się ptakom w kolonii, wytwarza się u nich pewien rodzaj tolerancji (habitacja) na samą obecność drapieżnika (MCNICHOLL 1973). Zachowanie takie jest w pełni adaptacyjne, gdyż ciągłe zakłócanie normalnego życia kolonii prowadzi bądź do porzucenia lęgów, bądź też do zmniejszenia ilości czasu poświęcanego na inkubację i opiekę nad młodymi. W konsekwencji sukces reprodukcyjny ptaków w takich warunkach jest wyraźnie niższy (HATCH 1970).

W przypadku drapieżnych ssaków najbardziej skutecznym sposobem ochrony lęgu jest jednak zakładanie gniazd w miejscach niedostępnych (BURGER 1974). Najczęstszą reakcją mew i rybitw na obecność drapieżnego ssaka w kolonii jest zbijanie się nad nim w grupę. Osobniki, których gniazda są najbliższej atakują ssaka, pikując z góry i uderzając nogami (np. KRUUK 1964). Zachowanie takie jest jednak względnie efektywne jedynie w stosunku do małych ssaków (np. jeź *Erinaceus europaeus*, łasica *Mustela nivalis*), zawodzi zupełnie natomiast w przypadku ssaków większych (lis *Vulpes vulpes*, norka amerykańska *Mustela vison*) (KRUUK 1964).

SPOSOBY WYRAŻANIA AGRESJI I ICH PODŁOŻE

Agonistyczne reakcje ptaków mogą mieć dwie formy. Może to być agresja bezpośrednia (otwarta), do której można zaliczyć atak, gonitwę i walkę. Eskalacja konfliktu jest jednak bardzo kosztowna energetycznie, może również prowadzić do zranień. Na ogół zachowania agresywne są więc bardziej zrytualizowane i polegają na prezentacji póz i wydawaniu głosów o różnej intensywności. Pozy demonstrowane przez mewy lub rybitwy mimo różnic międzygatunkowych charakteryzują się dość dużym podobieństwem i przyjmuje się, że ich rola jest podobna u wszystkich gatunków tej grupy ptaków (MOYNIHAN 1955, TINBERGEN 1959). U niektórych gatunków, na przykład u mewy małej *Larus minutus*, większą rolę niż pozy odgrywa wokalizacja (VEEN i PIERSMA 1986). Głosy związane z atakiem mogą pełnić przynajmniej dwie funkcje: (1) mogą być integralną częścią ataku i pomagać odstraszyć przeciwnika, rozproszyć jego uwagę, wywołać hiperstymulację organów czuciowych dźwiękiem o wysokiej amplitudzie, (2) mogą sygnalizować informację o prawdopodobieństwie ataku, to jest ostrzegać przeciwnika (VEEN i PIERSMA 1986).

Klasyczna etologia (LORENZ 1966) przyjmuje, że zachowania związane z konfliktem mogą być zrytualizowane (zmienione i wystylizowane) w toku ewolucji w celu zakomunikowania przeciwnikowi wewnętrznej motywacji (LORENZ 1966, EIBL-EIBESFELD 1975). Badania Tinbergena i innych badaczy dotyczące zachowań agresywnych mew i rybitw zdają się potwierdzać hipotezę, że funkcją póz groźących jest przestraszenie przeciwnika (TINBERGEN 1953, 1959, MOYNIHAN 1955, STOUT 1975). Według nich pozy groźące ewoluowały w wyniku działania dwóch stanów motywacyjnych — tendencji do ataku i tendencji do ucieczki (TINBERGEN 1959) i w związku z tym niosą w sobie informację o stanie motywa-

cyjnym osobnika. Późniejsze badania pokazały, że również wokalizacja niesie podobną informację. Z obserwacji mewy małej, rybitwy rzecznej i r. popielatej *S. paradisea* pokazały, że ptaki tych gatunków innym rodzajem głosu reagują na intruza, który zagraża wyłącznie terytorium lub lęgowi (motywacja do ataku — atak wydaje się być wtedy najbardziej efektywną odpowiedzią behawioralną) a innym w odpowiedzi na drapieżnika lub bardzo „natrętnego” intruza, który może zagrażać właścicielowi terytorium (motywacja do ucieczki) (VEEN i PIERSMA 1986, VEEN 1987).

Niektórzy autorzy sugerują też, że w ewolucji wokalizacji u mew i rybitw istnieje presja selekcyjna na indywidualne rozpoznawanie osobnika wydającego głos. Przykładem niech będzie tu głos ostrzegawczy mew, tak zwany „long call” (długi okrzyk). Według VEENA (1985) składa się on z trzech części, które wyrażają: (a) indywidualność osobniczą, (b) intencję podejścia, być może ze wskazaniem kierunku, (c) intencję podejścia na bliską odległość w „zamiarze pokojowym”. Indywidualne rozpoznawanie osobników jest konieczne do ustalenia więzi w parze oraz między rodzicami i młodymi. Sygnalizowanie chęci podejścia zapobiega atakom lub ucieczce, przygotowując partnera do spotkania lub umożliwiając przeciwnikowi ucieczkę. Sygnalizacja wskazująca, że ptak ma „zamiary pokojowe” umożliwia prawdopodobnie kontakt partnerom w parze w okresie, kiedy motywacja do agresji jest bardzo wysoka (na początku ustalania granic terytorium).

Analiza zrytualizowanych pów mew wskazuje z kolei, że najważniejszą informację o stanie motywacyjnym przeciwników niesie pozycja głowy. Im niższe jest jej położenie, tym wyższy poziom agresji (np. STOUT 1975). Autor ten podkreślał również, że bardzo duży wpływ na sposób wyrażania agresji ma stopień zagrożenia ze strony przeciwnika. Obserwowano trzy poziomy działań obronnych u *Larus glaucescens*:

(1) atak w kierunku intruzów, którzy mogli być odpędzeni minimalnym wysiłkiem (takich jak intruz wyrażający motywację do ucieczki, tzn. przyjmujący pozę „uległą”, o małej intensywności agresji, bądź też odwracający się tyłem do obrońcy);

(2) pozy agresywne o dużej intensywności agresji skierowane przeciw intruzom trudniejszym do odpędzenia (demonstrującym podobne pozy agresywne);

(3) wyczekiwanie w stosunku do wyjątkowo natrętnych intruzów, którzy nie odpowiadali na pozy demonstracyjne. Po dłuższym okresie wyczekiwania obrońca najczęściej w końcu atakował. Być może wzrastała jego motywacja do wyrzucenia intruza, lub też uznawał intruza za mało groźnego, skoro ten nie zachowywał się agresywnie.

Teoretycy ewolucji początkowo w ogóle odrzucali wpływ (i pojęcie) motywacji w tłumaczeniu zachowań agresywnych (MAYNARD SMITH i PRICE 1973, MAYNARD SMITH 1974, PARKER 1974 b). MAYNARD SMITH i PRICE (1973) zaproponowali model ewolucji zachowań konfliktowych, w którym selekcja działa na poziomie osobniczym, a sukces danej strategii (sposobu zachowania) zależy wyłącznie od strategii innych osobników. Zgodnie z tym modelem to, czy ewolucja wykształciła zrytualizowane, czy też eskalowane formy agresji zależałoby jedynie od przewidywanego stosunku zysków do kosztów danej formy zachowania agonistycznego. Jeśli większość osobników w populacji w konkretnej sytuacji przyjmuje

określony typ zachowania, strategia ta zostanie utrwalona ewolucyjnie i nosi nazwę ewolucyjnie stabilnej strategii (ESS) (MAYNARD SMITH 1974). Modele, w których próbowano włączyć pojęcie motywacji do teoretycznych rozważań dotyczących ewolucji zachowań konfliktowych sugerowały, że zwierzę „nie powinno podawać informacji” o swoich zamiarach, takich jak na przykład chęć ataku (MAYNARD SMITH 1982). Co więcej, przewidywano, że w niektórych sytuacjach ewolucja powinna prowadzić do „blefu”, czyli do przekazywania fałszywych informacji o swoich rzeczywistych zamiarach (np. motywacji do agresji) (CARYL 1979). Badacze zachowań agresywnych coraz częściej jednak podkreślają zbyt duże uproszczenie takich modeli, wskazując, że ich założenia zależą w dużym stopniu od wymyślonych sytuacji konfliktowych (GROOTHUIS 1989, PIERSMA i VEEN 1988). Zrozumienie, czy i w jakich warunkach pozy dają informację o motywacji i czy są w konsekwencji metodą komunikacji wymaga obserwacji zwierząt w warunkach naturalnych konfliktów (ENQUIST i współaut. 1985, PIERSMA i VEEN 1988, HINDE 1981). Coraz częściej pojawiają się argumenty, że szczególnie u gatunków socjalnych (jakimi są mewy i rybitwy), u których jest ważne indywidualne rozpoznawanie, wyewoluował też rodzaj komunikacji agonistycznej przekazujący rzeczywisty stopień tolerancji osobników względem siebie (VAN RHIJN i VODEGEL 1980, SENAR 1990). Według tych autorów informowanie przeciwnika o intencji ataku, poprzedzające jego ewentualne rozpoczęcie, może być strategią ewolucyjnie stabilną. Jeśli w grupach socjalnych wyewoluowały mechanizmy rytualizujące zachowania i regulujące interakcje agresywne (ROHWER i EWALD 1981, SENAR i współaut. 1989) to nie byłoby nic dziwnego, że wyewoluował tam też taki rodzaj komunikacji agonistycznej. Ponieważ zachowania nietolerancyjne często prowadzą do eskalacji konfliktu (kosztownej dla obu uczestników), jest też mało prawdopodobne aby w stabilnych grupach socjalnych ewoluował „blef” (VAN RHIJN i VODEGEL 1980, SENAR 1990).

PODSUMOWANIE

Gnieźdzenie się w koloniach oraz grupowe żerowanie wielu gatunków mew i rybitw stwarza sytuacje, w których konflikt jest nieodłącznym elementem życia tych grup ptaków. Funkcje, jakie spełniają zachowania agonistyczne są różne w zależności od tego, czy dotyczą one osobników tego samego czy różnych gatunków. Agresja wewnątrzgatunkowa jest związana przede wszystkim z okresem lęgowym. Wtedy to zachowania agonistyczne są sposobem na zdobycie i utrzymanie terytorium oraz zapewniają ojcostwo później karmionych młodych. Pozwalają również obronić swoje młode i ustrzec się przed kradzieżami materiału gniazdowego i zdobytego pokarmu. W okresie polegowym konflikty wewnątrzgatunkowe są związane w dalszym ciągu z obroną przed kleptoparazytyzmem oraz utrzymaniem specyficznego dla gatunku dystansu osobniczego. Agresja międzygatunkowa z kolei jest związana przede wszystkim z obroną przed drapieżnikami. Mewy i rybitwy wykształciły wiele różnych strategii antydrapieżniczych w zależności od stopnia zagrożenia i rodzaju drapieżnika.

Zachowania agresywne u mew i rybitw mogą wyrażać się bądź poprzez agresję bezpośrednią (atak, gonitwa, walka), bądź też mogą przybierać formy

bardziej zrytualizowane. Są nimi pozy grożące, sygnalizujące różne nasilenie agresji. Sposób zachowania agresywnego w danej sytuacji najprawdopodobniej jest uzależniony od wzajemnej relacji agresji i strachu u osobnika w konkretnej sytuacji konfliktowej.

Chcielibyśmy podziękować Panu Piotrowi Jabłońskiemu za cenne uwagi do niniejszej pracy.

FUNCTIONS AND EXPRESSION OF AGGRESSION IN GULLS AND TERNS

Summary

This is a review of the present knowledge concerning the functions, expression and the basis of agonistic behaviour in gulls and terns. Colonial breeding and feeding in flocks make conflicts inseparable elements of social life of most species in this group of birds. Functions of aggression differ depending on whether it is displayed among individuals of the same or different species. Intraspecific aggression occurs mainly during the breeding season. Many authors emphasize the importance of aggression at the beginning of the breeding season when it enables the birds to establish and maintain their breeding territories, essential requisites for successful reproduction. Some authors also emphasize the importance of intraspecific aggression during egg laying. Aggression of males protects females against extra-pair copulations and insures paternity of chicks, which are then fed by both parents. Agonistic behaviour displayed after hatching wards off intrusion of conspecifics, thus protecting chicks against territorial neighbours and (especially in large species of gulls) against cannibals. In the feeding areas, intraspecific aggression counteracts kleptoparasitism, a feeding strategy fairly common in some species of gulls and terns. Maintaining a stable, species-specific individual distance is the most important function of intraspecific aggression outside the breeding season. The main function of interspecific aggression is the protection against predators. The choice of an anti-predatory strategy depends on the kind of predator and the degree of threat. Aggression in gulls and terns can be expressed as overt aggression (attack, chase, fight) or as more ritualized forms which prevent injuries and are less energy- and time-consuming. Agonistic behaviour is often considered to be a resultant of two motivations: fear and aggression. Hence, during a specific conflict situation the choice of the form of agonistic behaviour depends on the relative strength of the tendency to escape and the tendency to attack.

LITERATURA

- ASHMOLE N. P., 1963. *The regulation of numbers of tropical oceanic birds*. Ibis 103b, 458-473.
- BROWN R. G. B., 1967. *Breeding success and population growth in a colony of herring gulls and lesser black-backed gulls, Larus argentatus and L. fuscus*. Ibis 109, 502-515.
- BUKACIŃSKI D., BUKACIŃSKA M., 1993. *Colony-site and nest-site selection of the L. ridibundus at the middle course of the Vistula River*. Ring 15, 208-215.
- BURGER J., 1974. *Breeding adaptations of Franklin's Gull (Larus pipixcan) to a marsh habitat*. Anim. Behav. 22, 521-567.
- BURGER J., BEER C. G., 1975. *Territoriality in the Laughing Gulls (L. atricilla)*. Behaviour, 55, 301-320.
- BURGER J., GOCHFELD M., 1981. *Colony and habitat selection of six Kelp Gull Larus dominicanus colonies in South Africa*. Ibis 123, 298-310.
- CARYL P. G., 1979. *Communication by agonistic displays: what can games theory contribute to ethology*. Behaviour 68, 136-169.
- COULSON J., 1968. *Differences in the quality of birds nesting in the centre and on the edges of a colony*. Nature 217, 478-479.
- DAVIS J. W. F., DUNN E. K., 1976. *Intraspecific predation and colonial breeding in Lesser Black-backed Gulls, Larus fuscus*. Ibis, 118, 65-77.

- DULUDE A. M., MC NEIL R., BARON G., 1988. *Do young Ring-billed Gulls Larus delawarensis participate in territorial defence.* Bird Study 35, 153-158.
- EIBL-EIBSFELDT J., 1975. *Ethology: the biology of behavior.* Holt, Rinehart and Winston, New York.
- ENQUIST M., PLANE E., ROD J., 1985. *Aggressive communication in Fulmars (Fulmarus glacialis) competing for food.* Anim. Behav. 33, 1007-1020.
- FETTEROLF P. M., 1983a. *Effects of investigator activity on Ring-billed Gull behavior and reproductive performance.* Wilson Bull. 95, 23-41.
- FETTEROLF P. M. 1983b. *Infanticide and non fatal attacks on chicks by Ring-billed Gulls.* Anim. Behav. 31, 1018-1028.
- FORDHAM R. A., 1964. *Breeding biology of the Southern Black-backed Gull. Incubation and chick stage.* Notornis 11, 110-126.
- GLADSTONE D. E., 1979. *Promiscuity in monogamous colonial birds.* Amer. Nat. 114, 545-557.
- GOCHFELD M., 1978. *Breeding synchrony in Black Skimmers: colony v.s. subcolonies.* Proc. Col. Waterbirds Group 2, 171-177.
- GROOTHUIS T., 1989. *On the ontogeny of display behaviour in the Black-headed Gull. II. Casual links between the development of aggression, fear, and display behaviour.* Behaviour 110, 161-204.
- GRUBB T. C., 1974. *Individual distance in Herring Gull.* Auk 91, 637-639.
- HARRIS M. P. 1964. *Aspects of the breeding biology of the gulls Larus argentatus, L. fuscus, and L. marinus.* Ibis 106, 432-456.
- HATCH J. J., 1970. *Predation and piracy by gulls at the ternery in Maine.* Auk 87, 244-254.
- HINDE R. A., 1981. *Animal signals: ethology and games theory approaches are not incompatible.* Anim. Behav. 29, 535-542.
- HUNT G. L., Jr., 1972. *Influence of food distribution and human disturbance on the reproductive success of Herring Gulls.* Ecology 53, 1051-1061.
- HUNT G. L., Jr., HUNT M. W. 1976. *Gull chick survival: the significance of growth rates, timing of breeding and territory size.* Ecology 57, 62-75.
- HUNT G. L., Jr., MC LOON S. C., 1975. *Activity patterns of gull chicks in relation to feeding by parents: their potential significance for density-dependent mortality.* Auk, 92, 523-527.
- KIRKHAM I. R., NISBET I. C. T., 1987. *Feeding techniques and field identification of Arctic, Common and Roseate Terns.* Br. Birds 80, 41-47.
- KRUUK H., 1964. *Predators and anti-predator behaviour of the Black-headed Gull (Larus ridibundus L.).* Behav. Suppl. 11, 1-129.
- LORENZ K., 1966. *On aggression.* Methuen, London.
- MANNING A., 1976. *Wstęp do etologii zwierząt.* PWN, Warszawa. 406 str.
- MAYNARD SMITH J., 1974. *The theory of games and the evolution of animal conflicts.* J. theor. Biol. 47, 209-221.
- MAYNARD SMITH J., 1982. *Evolution and theory of games.* Cambridge Univ. Press, Cambridge. 224 str.
- MAYNARD SMITH J., PRICE G. A. 1973. *The logic of animal conflicts.* Nature 246, 15-18.
- MC NICHOLL M. K., 1973. *Habituation of aggressive responses to avian predators by terns.* Auk, 90, 902-904.
- MC NICHOLL M. K., 1979. *Territories of Foster Terns.* Proc. Col. Waterbirds Group, 3, 196-203.
- MC NICHOLL M. K., 1990. *Temporary feeding territories among Caspian Terns.* Col. Waterbirds 13, 133-13
- MØLLER A. P., BIRKHEAD T. R., 1991. *Frequent copulations and mate guarding as alternative paternity guards in birds: a comparative study.* Behaviour, 118, 170-186.
- MORRIS R. D., BIDOCHKA M. J., 1982. *Mate guarding in Herring Gulls.* Col. Waterbirds 5, 124-130.
- MOYNIHAN M., 1955. *Some aspects of reproductive behaviour in the Black-headed Gull (Larus ridibundus L.) and related species.* Behav. Suppl. 4, 1-201.
- NICE M. M. 1941. *The role of territory in bird life.* Amer. Midl. Nat., 26, 441-487.
- NISBET I. C. T., 1983. *Territorial feeding by Common Terns.* Col. Waterbirds, 6, 64-70.
- PARKER G. A., 1974a. *Courtship persistence and female guarding as male time investment strategies.* Behaviour 48, 157-184.
- PARKER G. A., 1974b. *Assesment strategy and evolution of fighting behaviour.* J. theor. Biol. 47, 223-243.
- PARSONS J., 1971. *Cannibalism in Herring Gulls.* Brit. Birds 64, 528-537.
- PARSONS J., 1976. *Nesting density and breeding success in the Herring Gull, Larus argentatus.* Ibis 118, 537-546.
- PATTERSON I. J., 1965. *Timing and spacing of broods in the Black-headed Gull, Larus ridibundus.* Ibis 107, 433-459.

- PIERSMA T., VEEN J., 1988. *An analysis of the communication function of attacks calls in Little Gulls.* Anim. Behav. 36, 773-779.
- ROHWER S., EWALD P. W., 1981. *The cost of dominance and advantage of subordination in a badge signalling systems.* Evolution 35, 441-454.
- SADOWSKI B., CHMURZYŃSKI J. A., 1989. *Biologiczne mechanizmy zachowania.* PWN, Warszawa. 614 str.
- SENR J. C., 1990. *Agonistic communication in social species: what is communicated?* Behaviour 112, 270-283.
- SENR J. C., COMERINO M., METCALFE N. B., 1989. *Agonistic interactions in Siskin flocks: why are dominants sometimes subordinate?* Behav. Ecol. Sociobiol. 25, 141-145.
- SOUTHERN L. K., SOUTHERN W. E., 1978. *Absence of nocturnal predator defense mechanisms in breeding gulls.* Proc. Col. Waterbirds Group, 1, 157-162.
- SPAANS A. L., BUKACIŃSKA M., BUKACIŃSKI D., VAN SWELM N. D. 1994. *The relationship between food supply, reproductive parameters and population dynamics in Dutch Lesser Black-backed Gull Larus fuscus: a pilot study.* IBN Research Report 94/9, Wageningen.
- STOUT J. F., 1975. *Aggressive communication by Larus glaucescens. III. Description of the displays related to territorial protection.* Behaviour 55, 181-207.
- TINBERGEN N., 1953. *The Herring Gulls' World.* Collins, London.
- TINBERGEN N., 1956. *On the functions of territory in Herring Gulls.* Ibis, 98, 401-411.
- TINBERGEN N., 1959. *Comparative studies of the behaviour of gulls (Laridae): a progress report.* Behaviour 15, 1-70.
- VAN RHIJN J. G., VODEGEL R., 1980. *Being honest about one's intentions: an evolutionary stable strategy for animal contest.* J. theor. Biol. 85, 623-641.
- VEEN J., 1985. *On the functional significance of long call components in the Little Gull.* Neth. J. Zool. 35, 63-85.
- VEEN J., 1987. *Ambivalence in the structure of display vocalizations of gulls and terns: new evidence in favour of Tinbergen's conflict hypothesis?* Behaviour 100, 33-49.
- VEEN J., PIERSMA T., 1986. *Causation and function at different vocal reactions of Little Gull Larus minutus to intruders near the nest.* Behaviour 98, 241-264.
- VERBEEK N. A. M., 1977. *Interactions between Herring and Lesser Black-backed Gulls feeding on refuse.* Auk 94, 726-735.
- VERMEER K., 1970. *Breeding biology of California and Ring-billed Gulls.* Can. Wildl. Rep. Ser. 12.
- WILSON E. O., 1975. *Sociobiology. The New Synthesis.* Belknap Press, Cambridge M.A. 680 str.
- WITTENBERGER J. F., HUNT G. L., Jr., 1985. *The adaptive significance of coloniality in birds.* [W:] Avian Biology, Vol. 8, Academic Press, 1-78.
- ZENONE P. G., SIMS M. E., ERIKSON C. J., 1979. *Male Ring Dove behaviour and the defense of genetic paternity.* Amer. Nat., 114, 615-626.