

LESZEK RYCHLIK

Zakład Badania Ssaków PAN

Waszkiewicza 1, 17-230 Białowieża

SYSTEMY SOCJALNE RYJÓWKOWATYCH*

WSTĘP

Ryjówkowate (*Soricidae*) są rodziną małych ssaków owadożernych (*Insectivora*). Zalicza się do niej współcześnie 266 gatunków szeroko rozprzestrzenionych po całym świecie. Klasyfikuje się je w dwie podrodziny. *Crocidurinae* (163 gatunki w 8 rodzajach) zamieszkują głównie gorące i subtropikalne obszary Starego Świata. *Soricinae* (103 gatunki w 12 rodzajach) zamieszkują głównie chłodne obszary Holarctyki (CHURCHFIELD 1990). Oznacza to, że ryjówkowate musiały przystosować się do bardzo zróżnicowanych warunków klimatyczno-siedliskowych.

Chociaż ryjówkowate były częstym obiektem badań z zakresu wielu dziedzin biologii, badania nad ich zachowaniami socjalnymi były stosunkowo rzadko podejmowane. Ponadto poszczególne gatunki i rodzaje są pod tym względem zbadane w bardzo różnym stopniu. Częste i szeroko rozprzestrzenione niektóre gatunki z rodzajów *Blarina*, *Crocidura*, *Sorex* i *Suncus* są stosunkowo dobrze poznane. Natomiast obyczaje gatunków z rodzajów *Solisorex*, *Feroculus*, *Nectogale* czy *Megasorex* nie są znane, ponieważ zwierzęta te są bardzo rzadkie lub występują w trudno dostępnych rejonach (CHURCHFIELD 1990).

W artykule tym przedstawiam niektóre ogólniejsze cechy dotyczące organizacji socjalnej *Soricidae* oraz pewne moje hipotezy dotyczące tego zagadnienia, opierając się na (1) stosunkowo szczegółowej wiedzy o interakcjach socjalnych u niektórych gatunków ryjówkowatych (np. *Blarina brevicauda*, *Cryptotis parva*, *Crocidura leucodon*, *C. russula*, *Neomys fodiens*, *N. anomalus*, *Sorex araneus*, *S. minutus*, *S. vagrans*) i (2) przyjętym przeze mnie założeniu, że zróżnicowanie systemów socjalnych u ryjówkowatych powinno być zgodne z lepiej udokumentowanym zróżnicowaniem ich cech morfologicznych, fizjologicznych czy ekologicznych. Staralem się też powiązać charakter systemu socjalnego z systemem kojarzenia się, opieką nad potomstwem, unikaniem drapieżników, obyczajami pokarmowymi i użytkowaniem przestrzeni.

* Artykuł ten jest częścią (zmienioną) rozdziału pt: *Evolution of social systems in shrews* w książce pt: *The evolution of shrews* pod redakcją J. M. Wójcika i M. Wolsana. Publikowany za zgodą redaktorów książki i Zakładu Badania Ssaków PAN w Białowieży.

ŹRÓDŁA INFORMACJI

Idea tego artykułu było, by na podstawie dostępnej mi literatury dokonać syntezy dotychczasowej wiedzy o życiu socjalnym *Soricidae*. Niestety, prac dotyczących bezpośrednio ich organizacji socjalnej jest bardzo mało. Te nieliczne badania poświęcone pojedynczym gatunkom (PLATT 1976, HAWES 1977, CANTONI i VOGEL 1989, CANTONI 1993, SHCHIPANOV i OLEINICHENKO 1993) stanowią oczywiście podstawę przedstawionych niżej koncepcji systemów socjalnych. Jednak w swojej syntezie musiałem się także oprzeć na dziesiątkach prac dających tylko fragmentaryczne informacje o życiu socjalnym ryjówkowatych oraz poświęconych różnym aspektom biologii i ekologii tych zwierząt. Dotyczyły one zwłaszcza wzorców zachowań przyjaznych i wrogich oraz sposobów porozumiewania się (np. EISENBERG 1964, BAXTER i MEESTER 1980, 1982, MICHALAK 1983, KRUSHINSKA i PUCEK 1989), poziomu agresji wewnątrz- i międzygatunkowej (np. KRUSHINSKA i RYCHLIK 1993, KRUSHINSKA i współaut. 1994), biologii rozrodu (np. CROWCROFT 1957, PUCEK 1959), systemów kojarzenia się par (np. SEARLE 1990, STOCKLEY i współaut. 1994, SEARLE i STOCKLEY 1994), zachowań seksualnych (np. MICHALAK 1983, SHCHIPANOV i OLEINICHENKO 1992a) i wychowywania potomstwa (np. MARTIN 1982, MICHALAK 1983). Istotne były też informacje o faktach dotyczących ontogenezy i cyklu życiowego (np. PUCEK 1959, VOGEL 1972, CHURCHFIELD 1990) oraz rozważania nad strategiami odżywiania się ryjówkowatych (np. AITCHISON 1987a, SAARIKKO 1989, CHURCHFIELD 1991, 1993).

Bardzo ważne okazały się wyniki badań nad strukturą przestrzenną populacji, w szczególności informacje o grupowym lub samotnym użytkowaniu terenu (np. CROIN MICHIELSEN 1966, SHCHIPANOV i OLEINICHENKO 1992a, b), sposobie użytkowania kryjówek (np. SHCHIPANOV i OLEINICHENKO 1992a, b, KRUSHINSKA i RYCHLIK 1993, KRUSHINSKA i współaut. 1994) oraz stopniu nakładania się areałów osobniczych bądź terytoriów (np. CROIN MICHIELSEN 1966, 1991, MORALEVA 1989, SHCHIPANOV i OLEINICHENKO 1992b). Areał osobniczy jest to cały obszar zajmowany przez pojedyncze zwierzę w pewnym przedziale czasu, obejmujący na przykład kryjówki, żerowiska, tokowiska oraz trasy przemieszczania się między tymi miejscami; terytorium to całość lub część areału osobniczego broniona przed innymi osobnikami (HEYMER 1977).

W rozważaniach dotyczących parametrów środowiska zewnętrznego, parametrów gatunkowych i czynników wpływających na ewolucję systemów socjalnych ryjówkowatych oparłem się na przeglądowych pracach dotyczących tak zwanych historii życiowych, energetyki i filogenezy tych ssaków (cytowane są one niżej w tekście). Wreszcie bardzo pomocne w tworzeniu tych koncepcji były przeglądowe i syntetyczne prace poświęcone organizacji socjalnej u innych małych ssaków (np. OSTFELD 1990, WOLFF 1993) oraz pewne rozważania teoretyczne dotyczące organizacji socjalnej zwierząt (np. VEHCAMP i BRADBURY 1984, CARPENTER 1987). Pełny wykaz wykorzystanych przeze mnie prac znajduje się w mojej obszerniejszej pracy na ten temat (RYCHLIK, nie opublikowany artykuł syntetyczny w druku).

Synteza danych i rozważań zawartych w tych pracach pozwoliła mi na wyróżnienie u ryjówkowatych czterech zasadniczych typów systemów socjalnych. W podrodzynie *Soricinae* są to: system I — terytoria stałe i system II — terytoria zmienne. W podrodzynie *Crocidurinae* są to: system III — terytorializm par i system IV — brak terytorializmu. Koncepcje dotyczące istnienia tych systemów socjalnych należy traktować jako hipotezy, potwierdzone w mniejszym (system II) lub większym (system I) stopniu lub nie sprawdzane dotąd w ogóle (system IV); dlatego wymagają one weryfikacji w przyszłych badaniach.

SYSTEMY SOCJALNE *SORICINAE*

PARAMETRY ŚRODOWISKA ZEWNĘTRZNEGO

Soricinae zamieszkują głównie Holarctykę (CHURCHFIELD 1990), czyli obszary o wyraźnych sezonowych zmianach pogodowych i siedliskowych, gdzie zwykle zaznacza się okres zimy z niskimi temperaturami. W ciągu jesieni dostępność zasobów pokarmowych na lądzie gwałtownie spada i pod koniec jesieni i przez całą zimę jest bardzo niska (AITCHISON 1987a, b). Na przykład w południowym Ontario biomasa potencjalnych ofiar lądowych wynosi $\frac{1}{8}$ tego, co występuje na tej samej powierzchni w lecie (RANDOLPH 1973). Stąd w danym terenie przetrwać zimę może tylko część populacji, która utrzymywała się na tym terenie w lecie (AITCHISON 1987a, b, CHURCHFIELD 1991, 1993). Lądowe zasoby pokarmowe są jednak przewidywalne w czasie i przestrzeni (przyjęte za GENOUD 1988).

PARAMETRY GATUNKOWE

Soricinae cechują się wysokim tempem metabolizmu podstawowego. Przez cały rok utrzymują wysoką (średnio około 38,5°C) i precyzyjnie regulowaną temperaturę ciała (GENOUD 1988). Zimą nie hibernują ani nie mają zdolności do zapadania w torpor (odrętwienie). Mimo że zimą zmniejsza się ich ciężar i wielkość ciała o 27%–40% (efekt Dehnela; PUCEK 1970), spada o 30%–50% tempo metabolizmu (GEBCZYŃSKI 1965, RANDOLPH 1973, GENOUD 1985) oraz spada o 50%–67% czas aktywności i żerowania (AITCHISON 1987a, b), ich zapotrzebowanie energetyczne w tym okresie wciąż jest wysokie. W skali całego życia *Soricinae* mają więc bardzo duże potrzeby pokarmowe (AITCHISON 1987a, b, GENOUD 1988, GENOUD i VOGEL 1990, McNAB 1991).

Uważam, że organizacja socjalna u tych gatunków *Soricinae*, które eksploatują rozproszone oraz przewidywalne w czasie i przestrzeni zasoby pokarmowe, różni się od organizacji socjalnej u gatunków, które przynajmniej częściowo wykorzystują zasoby rozmieszczone skupiskowo i podlegające nieprzewidywalnym zmianom co do ich rozmieszczenia i dostępności (np. bentos rzek i strumieni, czyli drobne zwierzęta zamieszkujące ich dno). Pozwoliło mi to na wyróżnienie wśród *Soricinae* dwóch systemów socjalnych: o stałych i zmiennych terytoriach.

SYSTEM I — TERYTORIA STAŁE

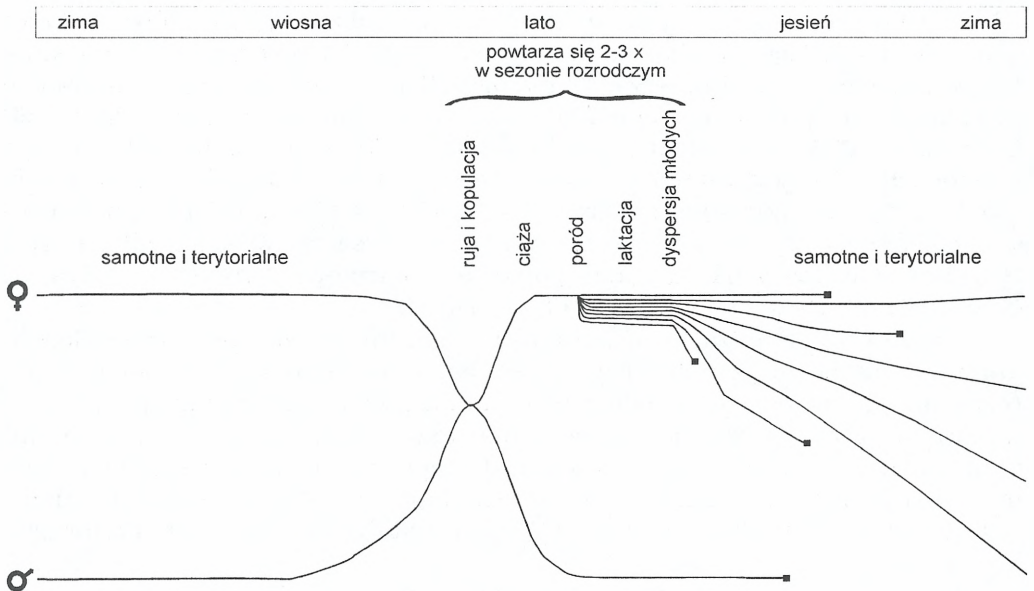
Eksploatowanie równomiernie rozproszonych zasobów faworyzuje wykształcenie silnego terytorializmu (DAVIES i HOUSTON 1984), który jest najczęściej

spotykany u *Soricinae*. Uważa się, że w ciągu jesieni i zimy dostępność zasobów pokarmowych tak bardzo spada, że tylko posiadanie odpowiednio dużego, indywidualnego terytorium z odpowiednimi miejscami na gniazdo i zapasy pokarmu zapewnia dostateczną ilość pokarmu i umożliwia osobnikom *Soricinae* przetrwanie zimy (CHURCHFIELD 1990). Natomiast w okresie rozrodu terytorialność samic niewątpliwie zapewnia zasoby konieczne do wychowania potomstwa oraz jego ochronę przed dzieciobójstwem i kanibalizmem. Dlatego przypuszczam, że w populacjach *Soricinae* przez cały rok istnieją indywidualne terytoria.

Cykl życiowy osobników i struktura przestrzenna populacji

Zagadnienia te opracowałem między innymi na podstawie wyników prac przedstawionych niżej (pełny wykaz literatury, na której oparłem się w tym opracowaniu, znajduje się w mojej obszerniejszej pracy na ten temat — RYCHLIK 1996). Na podstawie tych prac można przyjąć, że system I istnieje, na przykład, u *Blarina brevicauda* (PLATT 1976, MARTIN 1981, 1982), *Sorex araneus* (CROIN MICHELSEN 1966, 1991, CHURCHFIELD 1984, MORALEVA 1989, SEARLE i STOCKLEY 1994), *S. coronatus* (GENOUD 1985, CANTONI 1993), *S. minutus* (CROIN MICHELSEN 1966, CHURCHFIELD 1984) i *S. vagrans* (EISENBERG 1964, HAWES 1977).

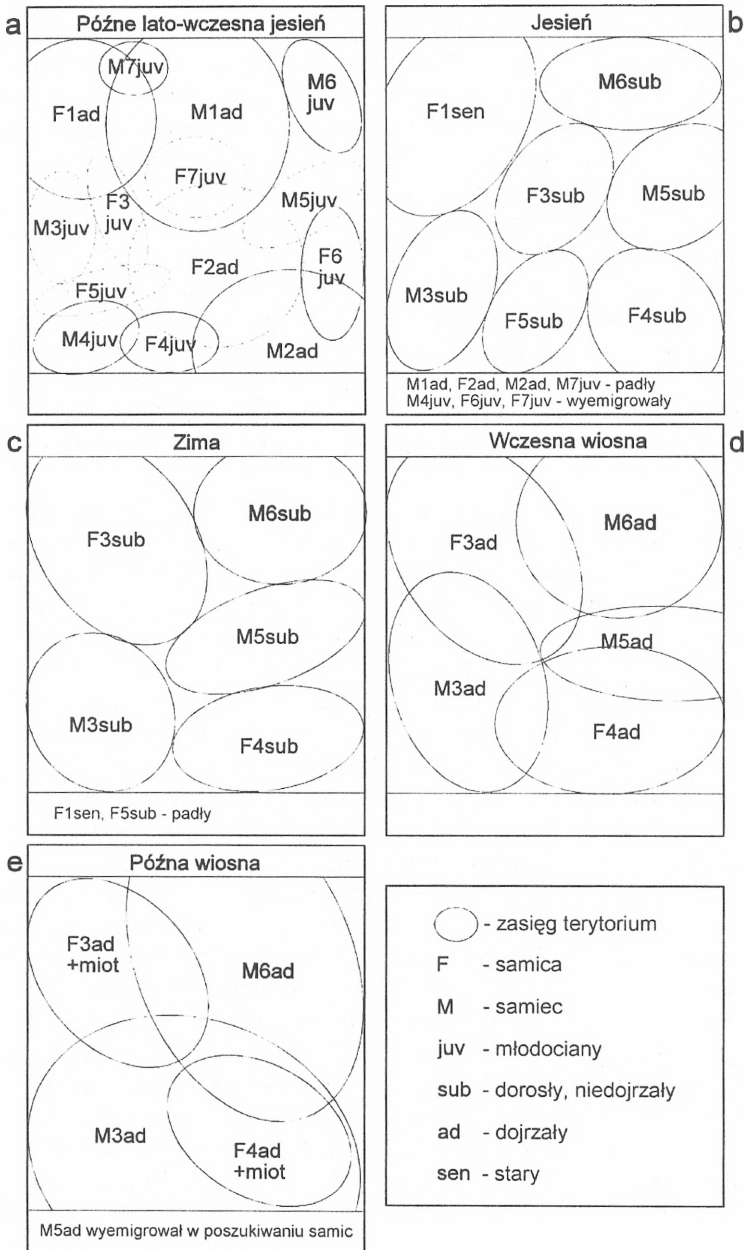
Ryjówkowate na stałych terytoriach rodzą się w dużym miocie (średnio 5,1 oseska — INNES 1994, ale zdarza się też ponad 10 młodych w miocie — CHURCHFIELD 1990) w stanie bardzo słabo rozwiniętym. Wychowywane są tylko przez samicę (ryc. 1), która agresywnie broni dostępu do nich przed samcem-ojcem i wszystkimi współplemieńcami. Dzięki wysokiemu podstawowemu tempu metabolizmu samica-matka jest w stanie sama, bez pomocy samca, ogrzać swoje



Ryc. 1. Kontakty społeczne w cyklu życiowym *Soricinae*.

Krzywe przedstawiają życie poszczególnych osobników, a czarne punkty — ich śmierć.

potomstwo (SPARTI i GENOUD 1989). Oseski rozwijają się szybko i zwykle w ciągu 3 tygodni (średnio po 23,2 dnia — INNES 1994) są już odchowane. Z chwilą uzyskania samodzielności i przejścia na odżywianie pokarmem stałym wzrasta



Ryc. 2. Model sezonowych zmian struktury przestrzennej hipotetycznej populacji *Soricinae* o systemie socjalnym I.

ich aktywność ruchowa i eksploracyjna, a także pojawia się wzajemna agresja między matką a potomstwem. Te trzy czynniki decydują o trwałym zerwaniu się więzi matka — potomstwo, opuszczeniu przez młode gniazda i rozproszeniu się ich (ryc. 1). Wiąż socjalna między matką a potomstwem trwa więc krótko.

Po opuszczeniu rodzinnego gniazda luźne więzi między rodzeństwem mogą się utrzymywać przez jakiś czas. Zdolność termoregulacji nie jest u nich w pełni wykształcona do wieku 45–50 dni (GENOUD 1988). Dlatego do tego czasu nierzadko odpoczywają one w kontakcie dotykowym, co pozwala im wzajemnie ogrzewać się. Dopiero w wieku około 2–3 miesięcy osobniki młodociane stają się bardzo agresywne i zaczynają gniazdować w osobnych gniazdach.

Znane są (KRUSHINSKA i współaut. 1994) następujące możliwości interakcji między osobnikami młodocianymi a dorosłymi rezydentami, regulujące proces dyspersji (rozpraszania się) u *Soricinae*: (1) Jako słabsze, młodociane przegrywają konkurencję z dorosłymi i są przez nie wypierane do środowisk suboptymalnych lub zajmują marginalne terytoria. (2) Młode niedojrzałe płciowo osobniki pozostają w centralnych, optymalnych siedliskach dzięki zdominowaniu i wyparciu z nich dorosłych. (3) Młodociane pozostają w centralnych, optymalnych siedliskach (w obrębie areałów swoich matek) dzięki unikaniu konfliktów z dorosłymi.

Odchowywanie kolejnych miotów powoduje, że liczebność populacji stopniowo wzrasta. W końcu lata struktura przestrzenna takiej maksymalnie zagęszczonej populacji wygląda jak na rycinie 2a. Terytoria dojrzałych samic są duże, ale nie zachodzą na siebie. Areały dojrzałych samców (bo często trudno w ich przypadku mówić o bronionych terytoriach) są jeszcze większe, zachodzą na areały samic i innych osobników. Terytoria młodocianych są małe i też zachodzą na inne. Część młodocianych emigruje w poszukiwaniu wolnych miejsc.

Jesienią, po skończeniu się sezonu rozrodczego, wszystkie osobniki starają się osiedlić na indywidualnych terytoriach. Agresja wewnątrzgatunkowa nasila się z postępującym spadkiem obfitości pokarmu. Utrzymywanie terytoriów opiera się na komunikacji akustycznej i zapachowej, ale także na częstych aktach bezpośredniej agresji z potyczkami i walkami. Duża agresywność cechuje zwłaszcza interakcje między rezydentami i imigrantami. Ustalenie rangi imigranta i ewentualny nowy podział danego terenu zachodzi bardzo szybko (w ciągu 24–48 godzin). Po tym okresie wewnątrzgatunkowa agresywność rezydentów względem imigrantów spada i zwierzęta mogą współżyć na sąsiednich areałach, utrzymując dystans między sobą dzięki komunikacji akustycznej i zapachowej. Gdy jednak dojdzie do bezpośredniego kontaktu, ich interakcje są jednoznacznie agresywne.

Zachowanie tych *Soricinae* względem ryjówkowatych z innych gatunków, będących potencjalnymi konkurentami, również jest wrogie. Jednak w konkurencji międzygatunkowej ważniejszą rolę niż bezpośrednia agresja odgrywiają zachowania prowadzące do wzajemnego unikania się osobników (HAWES 1977, DICKMAN 1991). Sprzyja temu wydawanie przez osobniki z gatunków dominujących sygnałów akustycznych (CHURCHFIELD 1990, DICKMAN 1991) i zapachowe znakowanie przez nie terytoriów (PLATT 1976, DICKMAN 1991). Sądzę, że wzajemne unikanie się przynosi korzyści selekcyjne, polegające na podtrzymaniu rozproszenia i tym samym na wykorzystaniu energii w większym stopniu na poszukiwanie pokarmu, a nie traceniu jej w konfliktach.

Jesienią (ryc. 2b) po zakończeniu rozrodu zagęszczenie populacji spada. Wymierają osobniki stare i część młodocianych. Część młodocianych (czyli osobników, które nie osiągnęły jeszcze pełnych rozmiarów) oraz osobników subadultnych (czyli osobników, które osiągnęły pełne rozmiary, lecz nie osiągnęły dojrzałości płciowej), która nie jest w stanie zdobyć terytorium, emigruje. Terytoria wszystkich zwierząt są stosunkowo małe. Przez całą jesień i zimę indywidualne terytoria nie nakładają się na siebie; dotyczy to także terytoriów samców i samic. Tym niemniej poszczególne osobniki regularnie odwiedzają terytoria sąsiadów w celu sprawdzenia, czy sąsiednie areale są wciąż zajęte. Świadczy o tym obserwowane szybkie zajmowanie opuszczonych arealów. Położenie terytoriów jest jednak stałe w terenie, a zmienia się najwyżej ich kształt.

W zimie aktywność ryjówkowatych o systemie I bardzo spada i ogranicza się tylko do krótkich aktów żerowania i patrolowania swojego terytorium. Ogranicza to jeszcze bardziej kontakty socjalne (ryc. 1), także te antagonistyczne. Następuje dalszy spadek zagęszczenia populacji (ryc. 2c) z powodu śmierci osobników subadultnych (zwykle zimę przeżywa zaledwie 10%–20% zwierząt, które żyły w danej populacji w końcu lata). Terytoria osobników utrzymujących się przy życiu nie zachodzą na siebie, ale zwiększają się przez zajmowanie arealów wolnych po śmierci sąsiadów. Terytoria samców i samic są podobnej wielkości.

Wczesną wiosną (ryc. 2d) zagęszczenie populacji jest najniższe. Z nastaniem sezonu rozrodczego osobniki dojrzewają, a ich aktywność ruchowa wzrasta (zwłaszcza w przypadku samców). Zaczynają one penetrować tereny przyległe do ich terytoriów w poszukiwaniu partnerów płciowych. W wyniku tego ich terytoria zwiększają się wtedy bardzo i terytoria osobników przeciwnej płci w pewnym stopniu pokrywają się. U silnie terytorialnych gatunków *Soricinae* (jak *Blarina brevicauda*) areale dojrzałych osobników tej samej płci nie zachodzą na siebie. U innych gatunków areale samców mogą się częściowo pokrywać. Terytoria samic zwykle nie zachodzą na siebie, choć też zwiększają się wiosną (ryc. 2d).

Samce mogą mieć różne strategie poszukiwania samic, nawet w obrębie tego samego gatunku i w tym samym siedlisku jednocześnie. Cięższe samce, które dojrzewają wcześniej wiosną, nie wędrują na dalekie dystanse, lecz zwiększają wyraźnie swoje areale osobnicze, tak że pokrywają się one z arealami sąsiadujących samic. Samce te płodzą więcej potomstwa. Lżejsze samce, które dojrzewają później, przegrywają konkurencję o lokalne samice z samcami cięższymi. Utrzymują one swoje zimowe areale w wyjściowych rozmiarach. Natomiast w celu znalezienia receptywnych samic muszą one odbywać wypadki na dalekie dystanse. W pełni sezonu rozrodczego, gdy konkurencja o receptywne samice nasila się (bo większość samic jest ciężarna lub wychowuje potomstwo), a dostępność pokarmu wzrasta, część samców może nawet całkowicie porzucić swoje terytoria i migrować w poszukiwaniu partnerek. Sukces reprodukcyjny tych wędrujących na dalekie dystanse samców jest mniejszy. Jednak z ewolucyjnego punktu widzenia takie wędrówki samców są szczególnie ważne, gdyż ułatwiają przepływ genów wewnątrz gatunku. U niektórych gatunków samce mogą trzymać się przez okres rozrodczy jednej samicy i tylko od czasu do czasu odwiedzać inną samicę. Zwykle jednak samce odwiedzają kilka samic.

Więź w obrębie pary samica-samiec trwa krótko (maksymalnie kilkanaście godzin; ryc. 1) i obejmuje dość długą fazę zalotów i jedną lub kilka kopulacji.

Wynika to z faktu, że estrus (okres płodny) samicy trwa bardzo krótko (2–4 godziny), a owulacja jest indukowana przez akt kopulacji. Niemniej samica w tym czasie może kopulować z kilkoma samcami i młode w obrębie jednego miotu mogą być potomstwem kilku ojców. Po zakończeniu estrus powraca u samicy silna agresja w stosunku do samców, co jest główną przyczyną uniemożliwiająca powstanie dłuższych więzi między partnerami. W okresie rozrodu także dojrzałe samce są bardzo agresywne między sobą, konkurując o samice.

Po zapłodnieniu samice pozostają na swoim terytorium i samotnie budują gniazdo, rodzą i karmią potomstwo. Tuż przed porodem i w okresie wychowu młodych ich agresywność wewnątrzgatunkowa jeszcze bardziej wzrasta. Jest to przystosowanie zabezpieczające potomstwo przed zabijaniem i zjadaniem przez osobniki własnego gatunku, przed którym *Soricinae* nie wykształciły mechanizmów hamujących. Gwarantuje to też powodzenie w wychowaniu potomstwa poprzez zabezpieczenie im zasobów pokarmowych. Tak więc późną wiosną (ryc. 2e) terytoria samic nie zachodzą na siebie, a mogą się nieco zmniejszyć w porównaniu do fazy poprzedniej (ryc. 2d). Terytoria samców zwiększają się jeszcze bardziej, gdyż poszukują one receptywnych samic na coraz dalej położonych terenach. Niektóre samce całkowicie porzucają swoje terytoria i koczują w poszukiwaniu partnerek.

W krótkim okresie dużej dostępności pokarmu samica rodzi 2–3 mioty (ryc. 1). Odchowane młode są zwykle wypędzane przez matkę z jej terytorium. Pozwala to na wychowanie następnych miotów na danym areale osobniczym, na którym starcza pokarmu tylko matce i jej nowemu potomstwu, ale nie ma go w dostatecznej ilości dla młodych z poprzedniego miotu.

Po zakończeniu rozrodu pokolenie rodziców zwykle wymiera w przeciągu kilku następnych miesięcy jesieni (ryc. 1). Średnia długość życia *Soricinae*, które dotrwały do rozrodu, wynosi 14,7 miesiąca (INNES 1994). Do końca życia wiodą one samotniczy tryb życia na swoich terytoriach.

Z wyjątkiem samców koczujących w poszukiwaniu partnerek, ryjówkowate o systemie socjalnym I od chwili ustanowienia swojego terytorium nie zmieniają jego lokalizacji i przebywają na nim zwykle przez całe życie. W obrębie swoich terytoriów gatunku tu opisywane posiadają indywidualne ukrycia, w których odpoczywają (gniazda) i mogą też mieć kryjówki, w których zjadają zdobyty pokarm lub w których gromadzą nadmiar pokarmu. Potrzeba obrony indywidualnych kryjówek i gniazd oraz zapasów pokarmu jest kolejnym czynnikiem powodującym, że gatunki te cechują się agresją wewnątrzgatunkową.

SYSTEM II — TERYTORIA ZMIENNE

Ekspluatowanie zasobów pokarmowych rozmieszczonych skupiskowo w przestrzeni i podlegających nieprzewidywalnym zmianom nie faworyzuje silnego i stałego terytorializmu (DAVIES i HOUSTON 1984). Przy niekorzystnej zmianie ich dostępności (np. spadek dostępności ofiar żyjących w wodzie na skutek podniesienia się jej poziomu lub wyczerpanie się zasobów w danym skupisku) koszty energetyczne utrzymywania terytorium są zbyt duże. Z drugiej strony, wyjątkowo bogate skupiska zasobów umożliwiają jednoczesne (choć zwykle krótkotrwałe) wykorzystywanie ich przez kilku osobników danego gatunku (DAVIES i HOUSTON

1984). Stąd wnioskuję, że na przykład ziemnowodne gatunki *Soricinae*, bazujące w dużym stopniu na pokarmie zdobywanym w wodzie, powinny posiadać w sezonie nierozrodczym inną organizację socjalną niż opisana w systemie I.

Cykl życiowy osobników i struktura przestrzenna populacji

Zagadnienia te opracowałem między innymi na podstawie wyników prac przedstawionych niżej; pełny wykaz literatury, na której oparłem się w tym opracowaniu znajduje się w mojej obszerniejszej pracy na ten temat (RYCHLIK, nie opublikowany artykuł syntetyczny w druku). Na podstawie tych prac można przyjąć, że system II istnieje, na przykład, u *Neomys fodiens* (MICHALAK 1983, CANTONI 1993, KRUSHINSKA i RYCHLIK 1993, KRUSHINSKA i współaut. 1994) i *Sorex palustris* (CONAWAY 1952, SORENSON 1962). Ponieważ cykle życiowe *Soricinae* o systemach socjalnych I i II są podobne, przedstawione tu zostaną tylko główne różnice w stosunku do systemu I.

Po opuszczeniu matki (ryc. 1) osobniki młodociane gatunków o systemie socjalnym II koczują (często grupowo) w większym stopniu niż to ma miejsce u gatunków o stałych terytoriach (system I). W obrębie takich wędrujących grup osobników młodocianych zwierzęta nie przejawiają ostrej agresji między sobą, żerują w sąsiedztwie i przemieszczają się w jednym kierunku w mniej więcej skoordynowany sposób. Koczowanie to wynika z faktu, że młodociane przegrywają konkurencję o przestrzeń i ukrycia z dorosłymi i są przez nie wypychane do środowisk suboptymalnych.

Jednak z nastaniem jesieni również *Soricinae* o systemie II stają się bardzo agresywne wewnątrz- i międzygatunkowo, żyją samotnie (ryc. 1) i większość z nich ustala indywidualne terytoria. Główna różnica między systemami I i II polega na tym, że terytoria te nie są utrzymywane w danym miejscu przez całe życie (jak u samic o systemie I) lub choćby do wiosny (jak u samców o systemie I). W zamian za to, w okresie jesieni i zimy *Soricinae* o systemie socjalnym II posiadają szereg przesuwających się terytoriów, zmienianych co kilka tygodni lub miesięcy (zależnie od tempa wyczerpywania się zasobów pokarmowych w żerowiskach). W okresie przebywania na czasowym terytorium, ryjówkowate bronią ich korzystając z podobnych form porozumiewania się i interakcji antagonistycznych, jak ryjówkowate o stałych terytoriach. Interakcje między rezydentami a imigrantami i intruzami swojego i obcych gatunków też są podobne.

Zimą w miejscach szczególnie obfitego nagromadzenia się pokarmu (np. bezkręgowców wodnych) kilka osobników danego gatunku może być skupionych na bardzo małym terenie i korzystać z jednego żerowiska. Niemniej osobniki te cały czas utrzymują dystans osobniczy za pomocą sygnałów zapachowych i akustycznych oraz agresywnego zachowania się. Stąd, jeśli nawet ich areale osobnicze zachodzą w tym czasie, to nie korzystają one ze wspólnych ukryć i gniazd. Główna różnica dotycząca okresu rozrodczego polega na tym, że samce są mniej terytorialne i jeszcze bardziej koczownicze niż w systemie I.

Generalnie struktura przestrzenna populacji *Soricinae* o systemie socjalnym II podlega podobnym zmianom sezonowym jak u *Soricinae* o systemie I (ryc. 2). Główne różnice polegają na tym, że:

- (1) Terytoria skupiają się wzdłuż skupisk pokarmu, a nie są równomiernie rozproszone na danym obszarze. W przypadku gatunków ziemnowodnych

mają one zwykle podłużny kształt i są skoncentrowane (a także przesuwane) wzdłuż cieków wodnych i brzegów zbiorników wodnych.

- (2) Terytoria są mniejsze (opłaca się bronić tylko żerowisk ze skupiskami pokarmu), a zagęszczenie populacji w pobliżu skupisk pokarmu — większe.
- (3) Późnym latem (ryc. 2a) większość dorosłych samców i osobników młodocianych koczuje, nie posiadając bronionych terytoriów lecz najwyżej czasowe areale.
- (4) Jesienią i zimą (ryc. 2b i c) istnieje system nie zachodzących na siebie terytoriów, ale zwierzęta pozostają na nich krótko.
- (5) Wiosną (ryc. 2d i e) samice zajmują stałe terytoria i będą tu obecne do końca lata, natomiast samce dalej koczują.

Podobnie jak *Soricinae* o systemie socjalnym I, ryjówkowate o systemie socjalnym II również posiadają zajmowane pojedynczo kryjówki, znajdujące się w obrębie terytorium. Gromadzą one także zapasy pokarmu.

SYSTEMY SOCJALNE *CROCIDURINAE*

PARAMETRY ŚRODOWISKA ZEWNĘTRZNEGO

Crocidurinae zamieszkują głównie obszary o ciepłym klimacie (VOGEL 1980, CHURCHFIELD 1990). Na dużej części tych obszarów zaznaczają się wyraźne sezonowe zmiany pogodowe i siedliskowe (zimny i lato w klimacie umiarkowanym ciepłym; pory deszczowa i sucha w klimacie podzwrotnikowym). Przyjmuję więc, że w okresie niekorzystnym (zima lub susza) dostępność zasobów jest zwykle wyraźnie niższa i mniej przewidywalna niż w okresie korzystnym. Na obszarach o niesezonowym klimacie dostępność pokarmu jest przez cały rok podobna i prawdopodobnie duża. Jednak w większości siedlisk zamieszkiwanych przez *Crocidurinae* zasoby pokarmowe są nieprzewidywalne w czasie i przestrzeni (przyjęte za GENOUD 1988).

PARAMETRY GATUNKOWE

Crocidurinae cechują się umiarkowanym tempem metabolizmu podstawowego. Ich temperatura ciała jest niższa i wynosi średnio około 35,5°C i bardziej zmienna niż u *Soricinae* (GENOUD 1988). Nie hibernują, ale mają zdolność do osiągnięcia torporu (odrętwienia), co jest przystosowaniem między innymi do eksploatacji zasobów pokarmowych fluktuujących w ciągu dnia (STODDART 1979). Wynikiem tego jest mniejsze zapotrzebowanie na pokarm i wodę niż u *Soricinae* (GENOUD i VOGEL 1990, MCNAB 1991).

Sądzę, że interakcje między odchowanym potomstwem a rodzicami, wzorce dyspersji młodych oraz interakcje między dorosłymi osobnikami w okresie rozrodu są odmienne u *Crocidurinae* zamieszkujących obszary o klimatach z wyraźną sezonowością i u tych z obszarów o klimacie niesezonowym. Pozwoliło mi to na wyróżnienie u *Crocidurinae* dwóch systemów socjalnych.

SYSTEM III – TERYTORIALIZM PAR

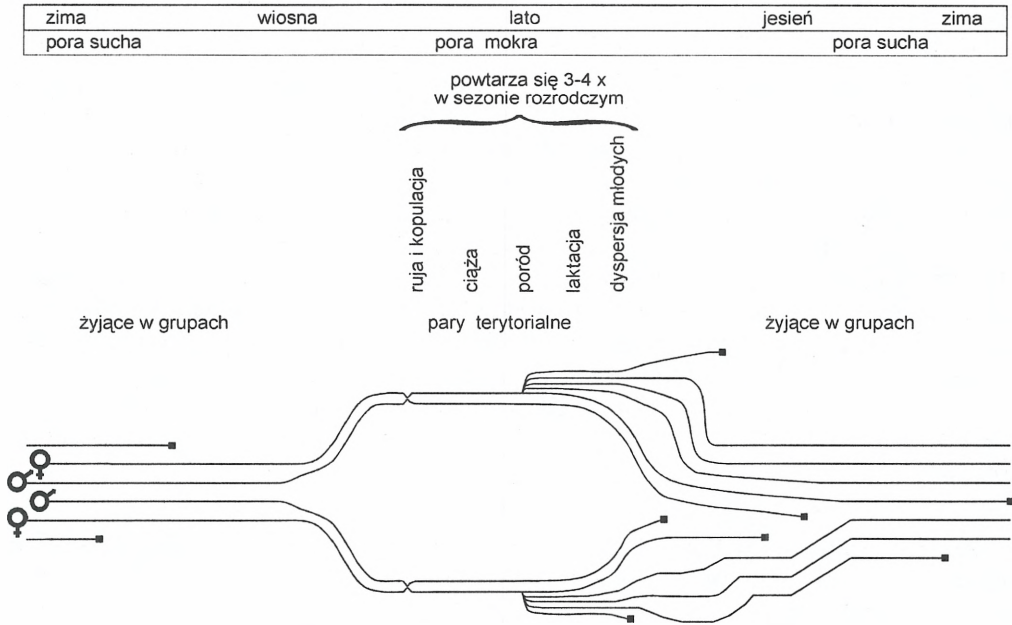
Crocidurinae o systemie III zamieszkują obszary o klimacie z wyraźnymi sezonowymi zmianami w ciągu roku. Gatunki te są często synantropijne (żyją w ogrodach i obszarach zabudowanych). Zasoby pokarmowe eksploatowane przez nie są ograniczone w zimie (lub w czasie pory suchej). W krótszej skali czasu zasoby te podlegają małym i nieprzewidywalnym fluktuacjom (np. w wyniku działań człowieka) (GENOUD 1988). Zgodnie z przewidywaniami DAVIESA i HOUSTONA (1984) nie faworyzuje to terytorializmu w zimie (lub w czasie suszy). Przeciwnie, korzystne jest wspólne gniazdowanie w celu redukcji dziennego zapotrzebowania energetycznego przez termoregulację socjalną (GENOUD 1985) i redukcji strat wody (GENOUD 1988). Natomiast latem (lub w czasie pory mokrej) zasoby pokarmowe stają się obfite (GENOUD 1988) i lepiej przewidywalne. Zgodnie z DAVIESEM i HOUSTONEM (1984), obrona terytorium powinna wtedy przynosić korzyści.

Cykl życiowy osobników i struktura przestrzenna populacji

Zagadnienia te opracowałem między innymi na podstawie wyników prac przedstawionych niżej w nawiasach (pełny wykaz literatury, na której oparłem się w tym podrozdziale znajduje się w mojej obszerniejszej pracy na ten temat — RYCHLIK 1996). Na podstawie tych prac można przyjąć, że system III istnieje na przykład u *Crocidura leucodon* (FRANK 1984, SHCHIPANOV i OLEINICHENKO 1993), *C. russula* (GENOUD 1985, CANTONI i VOGEL 1989), *C. suaveolens* (ROOD 1965, SHCHIPANOV 1986, SHCHIPANOV i współaut. 1987), *Myosorex varius* (GOULDEN i MEESTER 1978, BAXTER i MEESTER 1980, R. M. Baxter, informacja listowna) i *Suncus etruscus* (FONS 1973, 1974).

Crocidurinae rodzą się w mniejszych miotach (średnio 2,7 oseska; INNES 1994) i w stadium bardziej zaawansowanym (VOGEL 1972) niż *Soricinae*. Samica rodzi je w gnieździe ukrytym przed współplemieńcami. Dopuszcza jednak do miotu ojca młodych i zwykle razem z nim wychowuje potomstwo (ryc. 3). Oseski rozwijają się szybciej niż oseski *Soricinae* i odchowanie ich trwa średnio 20,4 dnia (INNES 1994). Agresja rodziców względem potomstwa po uzyskaniu przez młode samodzielności i przejściu na pokarm stały jest mała. Stąd, jeśli młode rozpraszają się, to jest to wynik wzrostu ich aktywności ruchowej i eksploracyjnej, a nie nietolerancyjnych reakcji rodziców.

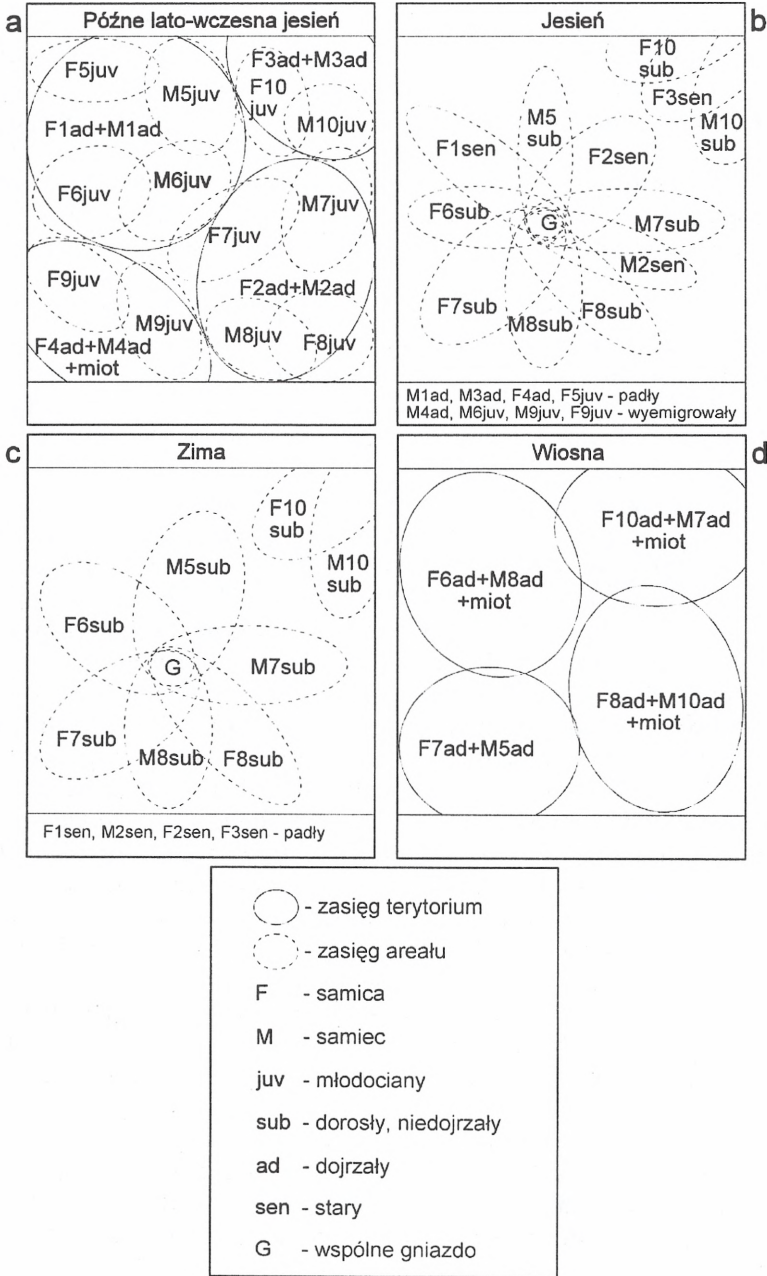
Po opuszczeniu rodziców losy osobników młodocianych mogą być trojaki. Duża ich część (do 45% samic i 30% samców), zwłaszcza wśród tych urodzonych w pierwszych miotach, dojrzewa i wchodzi do rozrodu w bieżącym sezonie rozrodczym. Osobniki te dobierają się w pary i zakładają terytoria. Druga część do nastania chłodów (lub pory suchej) prowadzi samotniczy, koczowniczy tryb życia, zwykle przebywając niedaleko od terytoriów rodziców. Trzecia część, podobnie jak poprzednia nie biorąca udziału w rozrodzie w bieżącym sezonie, to osobniki młodociane, które przemieszczają się na tereny nie zajęte przez rozmnażające się pary. Łączą się tam w grupy, wspólnie użytkują kryjówki i ich areale osobnicze nakładają się w dużym stopniu. Młode z ostatnich miotów często w ogóle nie zrywają więzi z rodzicami i użytkują dalej te same co oni areale i ukrycia.



Ryc. 3. Kontakty socjalne w cyklu życiowym *Crocidurinae* o systemie socjalnym III. Oznaczenia jak na rycinie 1.

W końcu lata (lub pod koniec pory mokrej) struktura przestrzenna maksymalnie zagęszczonej populacji wygląda jak na rycinie 4a. Zagęszczenie to jest większe a areale osobnicze mniejsze niż u *Soricinae*. Pary dojrzałych osobników zajmują bronione terytoria. Osobniki młodociane posiadają nie bronione areale osobnicze zwykle w obrębie terytoriów rodziców i często pokrywające się między sobą.

Na jesieni (lub w pierwszym okresie pory suchej) w miarę nasilania się chłódów (lub suszy) zasoby eksploatowane przez *Crocidurinae* o systemie socjalnym III stają się coraz bardziej nieregularne i nieprzewidywalne. Zakładanie i utrzymywanie indywidualnych terytoriów staje się wtedy nieekonomiczne energetycznie. Jednocześnie coraz większe korzyści (w formie oszczędności energetycznych związanych z termoregulacją) przynosi gniazdowanie w grupach i odpoczywanie w kontakcie dotykowym. Z drugiej strony, osobniki dojrzałe przestają rozmnażać się i bronić swoich terytoriów. Dlatego w tym okresie osobniki skupiają się w grupy lub kolonie gniazdujące razem w optymalnych ukryciach, nie utrzymując indywidualnych terytoriów (ryc. 3 i 4b). W skład grup prócz rodziców i potomstwa z ostatniego miotu mogą też wchodzić inne osobniki subadultne (np. wcześniej odchowane potomstwo) lub dorosłe osobniki żyjące w sąsiedztwie. Z jednego gniazda może korzystać nawet około 15 osobników, z których część jest blisko spokrewniona, a część nie. Aktywność członków grup jest mniej więcej zsynchronizowana: jednocześnie odpoczywają i zapadają w torpor, co ogranicza straty ciepła i wody. W grupach takich nie ma jednak hierarchii socjalnej ani jakiegokolwiek rozdziału ról socjalnych. Przeważają interakcje przyjazne nad agonistycznymi i ponad 50% interakcji jest związana z przebywa-



Ryc. 4. Model sezonowych zmian struktury przestrzennej hipotetycznej populacji *Crocidurinae* o systemie społecznym III.

niem w kontakcie dotykowym. Nieliczne akty agresji są częstsze pomiędzy samcami niż samicami i pojawiają się zwykle tylko podczas żerowania. Dlatego części arealów, które obejmują indywidualne żerowiska, są zwykle rozłączne,

a pozostałe części w dużym stopniu pokrywają się (ryc. 4b). Należy tu dodać, że taką strukturę przestrzenną mają już latem grupy tegorocznych osobników młodocianych, które nie wchodzą do rozrodu, a które zebrały się poza obszarami okupowanymi przez rozmnażające się pary. Na jesieni część osobników młodocianych ginie, a część migruje i później wchodzi w skład innych zimujących grup (ryc. 3 i 4b).

W ciągu zimy (lub pory suchej) giną dalsze osobniki (ryc. 4c), więc areale osobnicze pozostałych zwierząt nieco się zwiększają. Zagęszczenie populacji pozostaje jednak wyraźnie większe niż w zimie wśród *Soricinae* na porównywalnym obszarze.

Z początkiem pory korzystnej (wiosny lub pory mokrej) nastaje okres rozrodczy. Osobniki dojrzałe i aktywne płciowo stają się agresywne wobec osobników tej samej płci. Wynikiem tego jest rozpad zimujących (lub przeczekujących suszę) grup. Tworzą się pary (ryc. 3). Pary dzielą dany obszar na terytoria poszczególnych par, które zachodzą na siebie najwyżej w niewielkim stopniu (ryc. 4d). Więź w parze może trwać przez cały okres rozrodczy, a nawet do śmierci po okresie rozrodczym. W czasie rozrodu pary są bardzo agresywne względem obcych osobników własnego gatunku, broniąc zarówno dostępu do gniazda i młodych, jak i całego terytorium. Natomiast osobniki tworzące parę są tolerancyjnie nastawione do siebie. Samiec-ojciec może odwiedzać gniazdo z młodymi tylko od czasu do czasu, albo może zamieszkiwać to samo gniazdo co samica i młode. Rola samca albo ogranicza się do pomocy samicy w obronie terytorium przed intruzami, albo dzieli on z samicą niektóre obowiązki rodzicielskie, na przykład pomaga w budowie gniazda, ogrzewa młode. Prawdopodobnie samiec broni też dostępu do samicy przed innymi samcami, które mogłyby próbować z nią kopolować w okresie estrus poporodowego. Jednak przy dużym zagęszczeniu populacji samce mogą przejawiać tendencję do poligynii, odwiedzając sąsiednie samice w celu parzenia się. Partnerzy w danej parze mogą przejawiać względem siebie pewne zaawansowane formy przyjaznego zachowania się: wzajemne czyszczenie się, dzielenie się pokarmem zdobytym przez jednego z partnerów, wzajemne znakowanie się wydzieliną gruczołów zapachowych. Zachowania takie nie występują u *Soricinae*.

Choć u *Crocidurinae* odchowanie potomstwa trwa nieco krócej niż u *Soricinae*, to młode zostają dłużej w kontakcie z rodzicami. Sprzyja to nawiązaniu ściślejszych więzi, jak i wykształceniu bardziej złożonych zachowań socjalnych i systemu porozumiewania się. Stąd na przykład tak wyjątkowe zachowanie rodzicielskie, jak formowanie tak zwanych karawan (prowadzenie przez matkę młodych trzymających się zębami za futro na zadzie matki lub poprzedzającego młodego) obserwuje się znacznie częściej u *Crocidurinae* niż *Soricinae*.

Z nastaniem pory niekorzystnej (a gdy dojdzie do przegęszczenia populacji, to nawet wcześniej) ustaje aktywność rozrodcza u *Crocidurinae* o systemie socjalnym III. Pary tracą swoją agresywność względem innych dorosłych osobników własnego gatunku. System terytoriów par rozpada się (ryc. 4b). Część starych osobników może rozproszyć się i prowadzić samotny tryb życia. Zwykle jednak formują się opisane wyżej grupy (ryc. 3). Po rozrodzie pokolenie rodziców wymiera stopniowo, ale zwykle żyje dłużej o kilka miesięcy niż postreprodukcyjne pokolenie *Soricinae* (średnia długość życia wynosi 20 miesięcy; INNES 1994).

Tak więc poza okresem rozrodu *Crocidurinae* o systemie socjalnym III nie przejawiają wewnątrzgatunkowej agresji, żyją grupowo i nie są terytorialne, czym różnią się zasadniczo od *Soricinae*. Grupy są otwarte i tolerancyjne dla nowych osobników własnego gatunku. Imigranty są przyjmowane do grupy i mogą korzystać z gniazda i żerowisk danej grupy. Interakcje międzygatunkowe cechuje wzajemne unikanie się i niski poziom agresji.

Brak jest danych dotyczących gromadzenia przez *Crocidurinae* pokarmu na zimę lub porę suchą, lecz sądzę, że *Crocidurinae* nie gromadzą zapasów pokarmu na zimę, gdyż indywidualne kryjówki mogłyby być splądrowane przez inne osobniki z danej grupy lub osobniki posiadające zachodzące areale. Jednocześnie *Crocidurinae* mogą również nie gromadzić nawet tymczasowych zapasów pokarmu, gdyż zdolność do zapadania w odrętwienie (torpor) rekompensuje im brak takich zapasów. Torpor prowadzi bowiem do oszczędności energetycznych, które pozwalają im na przeżycie krótkich okresów znacznego spadku dostępności pokarmu, związanych na przykład z upałem panującym za dnia. Gdyby nie zdolność zapadania w odrętwienie, *Crocidurinae* musiałyby, tak jak *Soricinae*, gromadzić tymczasowe zapasy pokarmu lub żerować bez przerwy. Patrząc na to z innej strony, zapewne brak potrzeby obrony indywidualnych ukryć i zapasów pokarmu pozwolił na wyewoluowanie u *Crocidurinae* bardziej tolerancyjnych zachowań wewnątrzgatunkowych.

SYSTEM IV — BRAK TERYTORIALIZMU

Organizacja socjalna u *Crocidurinae* zamieszkujących obszary o klimacie równikowym nie jest jak dotąd znana, nie mogę więc podać przykładowych gatunków charakteryzujących się systemem socjalnym IV. Dlatego poniższe stwierdzenia dotyczące tego systemu są tylko moimi hipotetycznymi przewidywaniami, wymagającymi empirycznego sprawdzenia w przyszłych badaniach.

W klimacie równikowym przez cały rok panują podobne warunki klimatyczne i siedliskowe. Dlatego przypuszczam, że *Crocidurinae* zamieszkujące te regiony rozmnażają się przez cały rok. Zakładam, że zasoby pokarmowe są przez cały rok podobne i duże, ale jednocześnie (przyjmując za GENOUD 1988) podlegają małym, nieprzewidywalnym fluktuacjom w czasie i przestrzeni. Oznacza to, że ich rozdział poprzez terytorializm nie jest opłacalny w żadnej fazie cyklu życiowego (DAVIES i HOUSTON 1984). Przy czym, sądzę, że u *Crocidurinae* tam występujących możliwe są dwa typy nieterytorialnej organizacji socjalnej: życie w grupach z kooperacją w czasie rozrodu (system IVa) lub samotne koczowanie (IVb).

Cykl życiowy osobników i struktura przestrzenna populacji

Przedstawię tu tylko główne różnice, jakich spodziewam się w porównaniu do *Crocidurinae* o systemie socjalnym III.

System IVa (życie w grupach) może występować, jeśli zagęszczenie populacji jest duże. Młode rodzą się w gnieździe, do którego dostęp ma nie tylko ojciec potomstwa, ale i inni członkowie grupy. We wspólnym gnieździe grupy znajdować się może naraz potomstwo kilku samic, będące w różnym wieku. Może ono być ogrzewane, wylizywane, bronione i otaczane innymi formami opieki przez kilka osobników obu płci. Część dorosłych członków grupy może być blisko spokrewniona (rodzeństwo, rodzice i ich starsze mioty). Istnienie złożonej hierarchii

socjalnej jest w takich grupach mało prawdopodobne. Po odchowaniu młode mogą albo pozostać w danej grupie, albo wyemigrować. Są one wtedy bez większego antagonizmu przyjmowane do innych grup. Z chwilą osiągnięcia dojrzałości przystępują do rozrodu. Samica może kopolować z kilkoma samcami. Jeśli samiec zostaje w danej grupie, to więc samca z samicą może być przedłużona. Bierze on wtedy udział w wychowaniu swojego potomstwa, ale więc z samicą i z młodymi jest luźna, gdyż samiec w jednakowym stopniu opiekuje się wszystkimi młodymi obecnymi w gnieździe danej grupy.

Struktura przestrzenna populacji *Crocidurinae* o systemie IVa przypominać powinna model przedstawiony na ryc. 4b. Różnice polegałyby na tym, że: (1) skład grup jest bardziej płynny — przez cały rok więcej osobników migruje, (2) arealy osobników należących do różnych grup zachodzą w większym stopniu i (3) grupa może czasowo rozdzielać się na mniejsze podgrupy przebywające w kilku gniazdach.

System IVb (samotne koczowanie) może występować, jeśli zagęszczenie populacji jest małe. Według P. Vogla (informacja ustna i listowna) w lasach równinowych zachodniej Afryki zagęszczenia ryjówkowatych są właśnie bardzo małe. Młode rodzą się wtedy w gnieździe bronionym przez matkę przed współplemieńcami i są wychowywane tylko przez nią. Liczba młodych w miocie jest mała, a tempo ich rozwoju — duże. Dlatego matka stosunkowo szybko opuszcza gniazdo lęgowe i wznawia koczowniczy tryb życia, prowadząc ze sobą potomstwo (początkowo przez formowanie tzw. karawan). Młode mogą pozostawać z samicą stosunkowo długo, ale przed osiągnięciem dojrzałości opuszczają ją i koczują samotnie. W kontaktach wewnątrzgatunkowych zwierzęta te zachowują się tolerancyjnie, ale przeważnie unikają się. Okazjonalnie kilka osobników może odpoczywać w jednej kryjówce. System kojarzenia się jest promiskuitywny, a samiec-ojciec nie bierze udziału w wychowywaniu potomstwa.

Struktura przestrzenna populacji o systemie IVb przypominać powinna model przedstawiony na ryc. 2a, z tym, że: (1) wszystkie osobniki mają tylko małe, czasowe i zachodzące na siebie arealy osobnicze, a nie terytoria, (2) lokalizacja arealów jest zmienna, (3) zagęszczenie populacji jest mniejsze.

Tak więc, *Crocidurinae* o systemach socjalnych IVa i IVb prawdopodobnie cechują się niską agresją wewnątrzgatunkową i przez cały rok nie są terytorialne. Zwierzęta aktywne płciowo nie tworzą trwałych par. Rozród ich trwa przez cały rok. Przypuszczam też, że przy zmianach dostępności zasobów i zagęszczenia populacji możliwe jest przejście od systemu IVa do IVb i odwrotnie.

PODSUMOWANIE

Rozważania dotyczące systemów socjalnych *Soricidae* uporządkowałem w tabeli 1, korzystając z wyróżnionego przez CROOKA i współautorów (1976) podziału systemu socjalnego na 3 podsystemy. Przyjmując klasyfikację EISENBERGA (1966), systemy socjalne *Soricinae* (I i II) są systemami rozproszonymi (asocjalnymi) zamkniętymi, a systemy socjalne *Crocidurinae* (III i IV) są prawdopodobnie systemami luźnymi z agregacjami o prostej organizacji socjalnej.

Tabela 1

Charakterystyka systemów socjalnych ryjówkowatych (*Soricidae*) uwzględniająca 3 podsystemy funkcjonalne

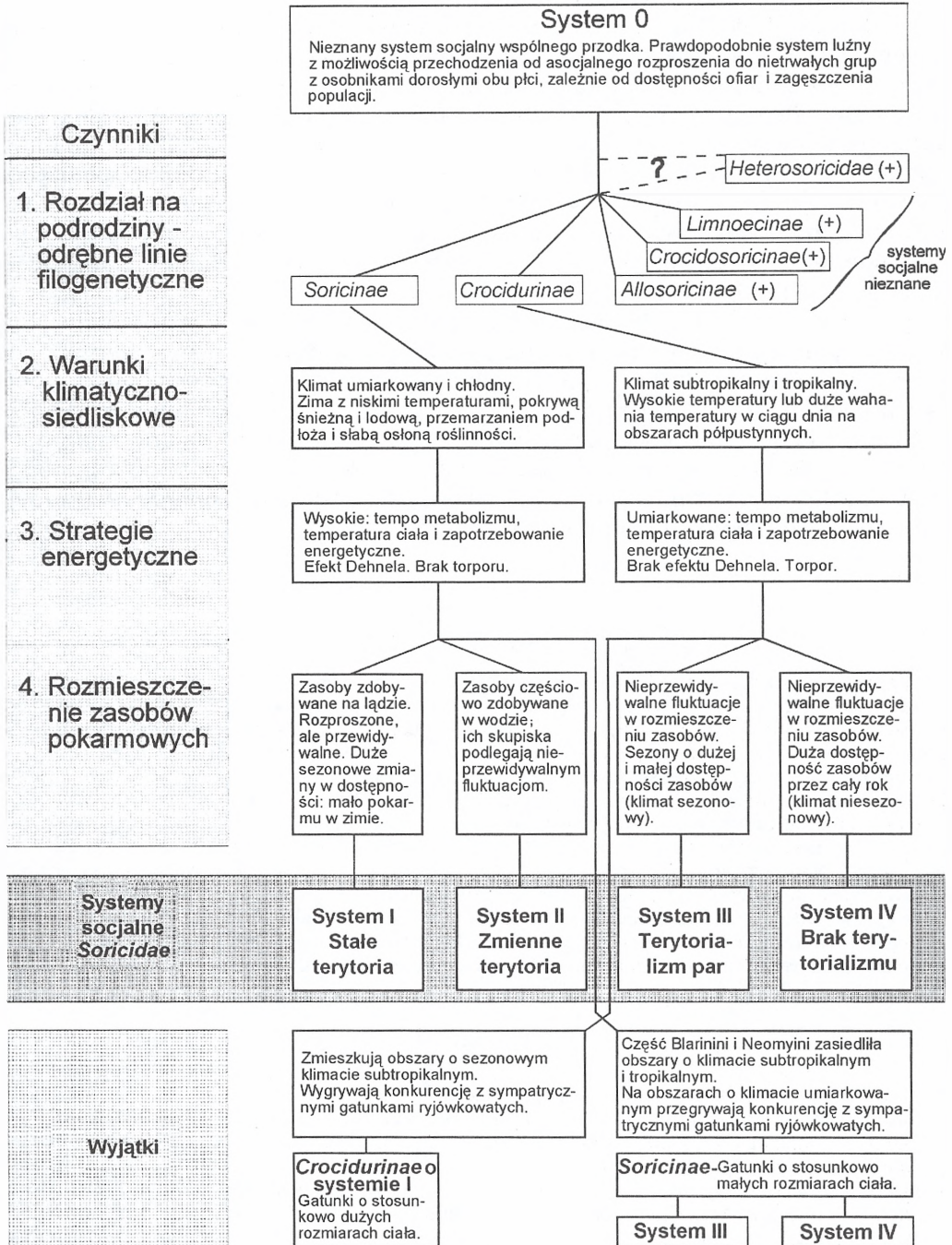
System socjalny	Wychowywanie potomstwa	Kojarzenie par	Ugrupowania i struktura przestrzenna	
			poza sezonem rozrodczym	w sezonie rozrodczym
<i>Soricinae</i>				
I. Stałe terytoria	Samiec nieobecny przy wychowywaniu młodych. Więz matka — potomstwo krótka.	Promiskuityzm lub poligamia. Bardzo krótka więz samiec — samica	Osobniki dorosłe i młodociane żyją samotnie. Posiadają indywidualne arealy (gniazda i kryjówki z zapasami pokarmu) i nie zachodzące terytoria. Terytoria mają stałą lokalizację.	Samice i jednostki matka + miot — tak jak poza sezonem rozrodczym. Terytoria samców są większe i nachodzą częściowo na inne terytoria lub samce całkiem porzucają terytoria.
II. Zmienne terytoria	Jak w I.	Jak w I.	Jak w I, ale koczowniczy tryb życia z terytoriami o zmiennej lokalizacji.	Jak w I, ale samce zwykle porzucają swoje terytoria i wędrują w poszukiwaniu receptywnych samic.
<i>Crocidurinae</i>				
III. Terytorializm par	Samiec bierze udział w wychowywaniu młodych. Więz rodzice — potomstwo trwa długo, może utrzymywać się po odchowaniu.	Monogamia. Więz samiec — samica trwa długo.	Grupowy tryb życia i brak terytorializmu. Kilka grup rodzinnych może żyć razem, ale związki między osobnikami są luźne (kolonia). Zajmują wspólne gniazdo, a ich arealy nachodzą na siebie.	Populacja rozbita na jednostki rodzice + miot. Pary są terytorialne, posiadają osobne arealy, ukrycia i gniazda.
IV. Brak terytorializmu	Samiec nieobecny (IVb) lub obecny przy wychowywaniu młodych, ale w luźnym związku (IVa). Więz matka — potomstwo trwa długo.	Promiskuityzm. Więz samiec — samica trwa krótko (IVb) lub średnio, ale jest wtedy luźna (IVa).	Rozród trwa przez cały rok Jak w III poza sezonem rozrodczym (IVa) lub koczowniczy tryb życia bez terytoriów, z wyjątkiem karmiących matek, które mogą krótko bronić terenu wokół gniazda z młodymi (IVb).	

Należy też dodać, że istnieją dowody (patrz RYCHLIK 1996), iż zachowania socjalne i organizacja socjalna kilku gatunków ryjówkowatych odbiega od przedstawionych wyżej systemów socjalnych właściwych podrodzynie, do której te gatunki należą (ryc. 5). Wśród *Soricinae* są to na przykład *Neomys anomalus*, który prawdopodobnie ma system socjalny III i *Cryptotis parva*, który może mieć system IVa. Wśród *Crocidurinae* na przykład *Crocidura flavescens*, *C. olivieri* i *Suncus murinus* mają systemy bardzo podobne do systemu socjalnego I *Soricinae*. Odmienność systemów socjalnych tych gatunków tłumaczą (1) różnicami w rozmiarach ciała między tymi gatunkami a ich głównymi konkurentami oraz (2) dla *N. anomalus* i *C. parva* dodatkowo faktem, że zamieszkują one obszary o stosunkowo ciepłym klimacie (RYCHLIK 1996).

EWOLUCJA SYSTEMÓW SOCJALNYCH RYJÓWKOWATYCH

Sądzę, że w kształtowaniu się systemów socjalnych wśród współczesnych *Soricidae* podstawowe znaczenie miał fakt, że ewolucja ryjówkowatych przebiegała w dwóch wcześnie rozdzielonych liniach ewolucyjnych (czynnik 1), to jest w podrodzinach *Soricinae* i *Crocidurinae* (ryc. 5). Ewolowały one w różnych obszarach geograficznych (Holarktyka i Afryka) i były wystawione na różne warunki klimatyczno-siedliskowe (czynnik 2): klimat umiarkowany lub chłodny z chłodną zimą i klimat subtropikalny lub tropikalny z gorącym latem. Doprowadziło to do wykształcenia odmiennych w obu podrodzinach strategii energetycznych (czynnik 3) i wynikających z tego odmiennych strategii życiowych (VOGEL 1980, GENOUD 1988, GENOUD i VOGEL 1990, McNAB 1991). Wreszcie, zgodnie z mechanizmami stwierdzonymi dla innych ssaków (EISENBERG 1966, VEHNENCAMP i BRADBURY 1984) na ostateczne kształtowanie się systemów socjalnych ryjówkowatych wpływ musiało mieć rozmieszczenie eksploatowanych przez nie zasobów (czynnik 4). Według DAVIESA i HOUSTONA (1984) czynnik ten ma 3 składowe: (a) rozmieszczenie zasobów w przestrzeni i ich jakość, (b) rozmieszczenie ich w czasie, (c) poziom wewnątrz- i międzygatunkowej konkurencji o zasoby. Rolę tego czynnika w ewolucji systemów socjalnych ssaków przejrzyście określił już EISENBERG (1966) pisząc, że system socjalny danego gatunku ssaków odzwierciedla rzeczywiste rozmieszczenie eksploatowanych przez ten gatunek zasobów. Zgodnie z jego przewidywaniami, wszystkie cztery zaproponowane przeze mnie wyżej systemy socjalne *Soricidae* odzwierciedlają charakter rozmieszczenia zasobów (głównie pokarmu) eksploatowanych przez dany gatunek.

Wielu badaczy (np. EISENBERG i GOULD 1970, SHCHIPANOV i OLEINICHENKO 1993, MACDONALD 1995) uważa, że badając owadożerne poznać można pierwotny stan zachowania socjalnego i ekologiczno-przestrzennej struktury populacji ssaków, a także wspólnie dla wszystkich ssaków mechanizmy regulujące interakcje pomiędzy tymi czynnikami. Przedstawione w niniejszej pracy fakty wskazują zarówno, że systemy socjalne *Soricidae* są proste, jak i że organizacja socjalna tych zwierząt podlega pewnym uniwersalnym, wspólnym dla wielu grup ssaków mechanizmom. Istnieje jednak wyraźna różnica między podrodzinami



Ryc. 5. Czynniki wpływające na ewolucję systemów społecznych ryjówkowatych (*Soricidae*).

w stopniu złożoności organizacji socjalnej. Nasuwa to pytanie, czy któraś z tych podrodzin jest bardziej zaawansowana ewolucyjnie.

EISENBERG (1966) twierdzi, że luźne systemy socjalne są pierwotniejsze i że z nich, w drodze specjalizowania się lub przystosowywania do życia w określonych, bardziej przewidywalnych niszach, ewoluują systemy zamknięte. Regułę tę uwzględniłem przy formułowaniu hipotetycznej charakterystyki systemu socjalnego O wspólnego przodka dzisiejszych *Soricidae* (ryc. 5). Należy jednak rozważyć taką możliwość, że obie podrodziny są mniej więcej jednakowo oddalone od wspólnego przodka w ewolucyjnej skali. Można bowiem przyjąć, że (1) *Crocidurinae*, zachowując zdolność do życia w agregacjach, doskonały formy interakcji socjalnych (i stąd mają więcej wzorców zachowania socjalnego — RYCHLIK 1996), a jednocześnie (2) *Soricinae*, przystosowując się do ściśle samotnego trybu życia, utraciły wiele nieprzydatnych form interakcji socjalnych (i stąd mają mniej wzorców zachowania socjalnego). Pod względem zróżnicowania wzorców zachowania socjalnego wspólny przodek stałby więc pomiędzy tymi dwoma potomnymi podrodzinami.

Nie wiadomo, czy rozważania te będą kiedykolwiek zweryfikowane empirycznie z uwagi na brak „skamielin” wzorców zachowań socjalnych. Niemniej należy gorąco zachęcać do wnikliwych badań porównawczych nad zachowaniem się (nie tylko socjalnym) wszystkich gatunków ryjówkowatych.

SOCIAL SYSTEMS IN *SORICIDAE*

Summary

Bearing in mind empirical data, evolutionary constraints and theoretical implications, four concepts of different social systems in shrews (*Soricidae*) are proposed. I. Stable territoriality of *Soricinae* shrews living in cold and temperate, seasonal climates. These shrews exploit food resources (mainly terrestrial) which are dispersed, predictable and scarce in winter. II. Shifting territoriality of *Soricinae* shrews living in the same climates. These shrews utilize largely cumulated and unpredictable food resources (such as aquatic prey). III. Territoriality of breeding pairs of *Crocidurinae* shrews inhabiting in temperate and warm (but seasonal) climates. Availability of food resources exploited by these shrews changes with seasons and the distribution of these resources is unpredictable. IV. Non-territoriality can be expected among *Crocidurinae* living in warm non-seasonal climates where food availability is high throughout the year but its distribution is unpredictable. Some species with exceptional social systems are also presented. Phylogenetic separation, energetic strategies, climatic conditions, and dispersion of food resources are proposed as the main factors influencing differentiation and evolution of the social organization in shrews.

LITERATURA

- ATCHISON C. W., 1987a. *Review of winter trophic relations of soricine shrews*. Mammal Rev. 17, 1–24.
 ATCHISON C. W., 1987b. *Winter energy requirements of soricine shrews*. Mammal Rev. 17, 25–38.
 BAXTER R. M., MEESTER J., 1980. *Notes on the captive behaviour of five species of southern African shrews*. Säugetierk. Mitt. 28, 55–62.
 BAXTER R. M., MEESTER J., 1982. *The captive behaviour of the red musk shrew Crocidura f. flavescens (Geoffroy, 1. 1827) (Soricidae: Crocidurinae)*. Mammalia 46, 11–27.
 CANTONI D., 1993. *Social and spatial organization of free-ranging shrews, Sorex coronatus and Neomys fodiens (Insectivora, Mammalia)*. Anim. Behav. 45, 975–995.
 CANTONI D., VOGEL P., 1989. *Social organization and mating system of free-ranging, greater white-toothed shrews, Crocidura russula*. Anim. Behav. 38, 205–214.

- CARPENTER F. L., 1987. *Food abundance and territoriality: to defend or not to defend?* Amer. Zool. 27, 387-400.
- CHURCHFIELD S., 1984. *An investigation of the population ecology of syntopic shrews inhabiting water-cress beds.* J. Zool., Lond. 204, 229-240.
- CHURCHFIELD S., 1990. *The natural history of shrews.* Christopher Helm, London, 192 str.
- CHURCHFIELD S., 1991. *Niche dynamics, food resources, and feeding strategies in multispecies communities of shrews.* [W:] *The biology of the Soricidae.* FINDLEY J. S., YATES T. L., (red.). The Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico, Albuquerque, 23-34.
- CHURCHFIELD S., 1993. *Foraging strategies of shrews: interactions between small predators and their prey.* Symp. zool. Soc. Lond. 65, 235-252.
- CONAWAY C. H., 1952. *Life history of the water shrew (Sorex palustris navigator).* Am. Midl. Nat. 48, 219-248.
- CROIN MICHIENSEN N., 1966. *Intraspecific and interspecific competition in the shrews Sorex araneus L. and S. minutus L.* Archs néerl. Zool. 17, 73-174.
- CROIN MICHIENSEN N., 1991. *A field experiment on minimum territory size in the common shrew Sorex araneus.* Neth. J. Zool. 41, 85-98.
- CROOK J. H., ELLIS J. E., GOSS-CUSTARD J. D., 1976. *Mammalian social systems: structure and function.* Anim. Behav. 24, 261-274.
- CROWCROFT P., 1957. *The life of the shrew.* Max Reinhardt, London, 166 str.
- DAVIES N. B., HOUSTON A. I., 1984. *Territory economics.* [W:] *Behavioural ecology: an evolutionary approach.* KREBS J. R., DAVIES N. B., (red.). Blackwell Scientific Publications, Oxford, 148-169.
- DICKMAN C. R., 1991. *Mechanisms of competition among insectivorous mammals.* Oecologia 85, 464-471.
- EISENBERG J. F., 1964. *Studies on the behavior of Sorex vagrans.* Am. Midl. Nat. 72, 417-425.
- EISENBERG J. F., 1966. *The social organizations of mammals.* Handb. Zool. 10, 1-92.
- EISENBERG J. F., GOULD E., 1970. *The tenrecs: a study in mammalian behavior and evolution.* Smithsonian Contrib. zool. 27, 1-137.
- FONS R., 1973. *Modalités de la reproduction et développement postnatal en captivité chez Suncus etruscus (Savi, 1822).* Mammalia 37, 288-324.
- FONS R., 1974. *La répertoire comportemental de la pachyurc étrusque, Suncus etruscus (Savi, 1822).* Terre Vie 28, 131-157.
- FRANK F., 1984. *Zur Arealverschiebung zwischen Crocidura russula und C. leucodon in NW-Deutschland und zum wechselseitigen Verhältnis beider Arten.* Z. Säugetierk. 49, 65-70.
- GENOUD M., 1985. *Ecological energetics of two European shrews: Crocidura russula and Sorex coronatus (Soricidae : Mammalia).* J. Zool., Lond. 207, 63-85.
- GENOUD M., 1988. *Energetic strategies of shrews: ecological constraints and evolutionary implications.* Mammal Rev. 18, 173-193.
- GENOUD M., VOGEL P., 1990. *Energy requirements during reproduction and reproductive effort in shrews (Soricidae).* J. Zool., Lond. 220, 41-60.
- GEBCZYŃSKI M., 1965. *Seasonal and age changes in the metabolism and activity of Sorex araneus Linnaeus, 1758.* Acta theriol. 10, 303-331.
- GOULDEN E. A., MEESTER J., 1978. *Notes on the behaviour of Crocidura and Myosorex (Mammalia: Soricidae) in captivity.* Mammalia 42, 197-207.
- HAWES M. L., 1977. *Home range, territoriality, and ecological separation in sympatric shrews Sorex vagrans and Sorex obscurus.* J. Mammal. 58, 354-367.
- HEYMER A. 1977. *Ethologisches Wörterbuch. Ethological dictionary. Vocabulaire ethologique.* Verlag Paul Parey, Berlin and Hamburg, 238 str.
- INNES D. G. L., 1994. *Life histories of the Soricidae: a review.* [W:] *Advances in the biology of shrews.* MERRITT J. F., KIRKLAND G. L. Jr., ROSE R. K., (red.). Carnegie Museum of Natural History, Special Publication No. 18, Pittsburgh, 111-136.
- KRUSHINSKA N. L., PUCEK Z., 1989. *Ethological study of sympatric species of European water shrews.* Acta theriol. 34, 269-285.
- KRUSHINSKA N. L., RYCHLIK L., 1993. *Intra- and interspecific antagonistic behaviour in two sympatric species of water shrews: Neomys fodiens and N. anomalus.* J. Ethol. 11, 11-21.
- KRUSHINSKA N. L., RYCHLIK L., PUCEK Z., 1994. *Agonistic interactions between resident and immigrant sympatric water shrews: Neomys fodiens and N. anomalus.* Acta theriol. 39, 227-247.
- MACDONALD D., 1995. *European mammals. Evolution and behaviour.* Harper Collins Publishers, London, 352 str.

- MARTIN I. G., 1981. *Tolerance of conspecifics by short-tailed shrews Blarina brevicauda in simulated natural conditions*. Am. Midl. Nat. 106, 206–208.
- MARTIN I. G., 1982. *Maternal behavior of a short-tailed shrew (Blarina brevicauda)*. Acta theriol. 27, 153–156.
- McNAB B. K., 1991. *The energy expenditure of shrews*. [W:] *The biology of the Soricidae*. FINDLEY J. S., YATES T. L., (red.). The Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico, Albuquerque, 35–45.
- MICHALAK I., 1983. *Reproduction, maternal and social behaviour of the European water shrew under laboratory conditions*. Acta theriol. 28, 3–24.
- MORALEVA N. V., 1989. *Intraspecific interactions in the common shrew Sorex araneus in Central Siberia*. Annls zool. fenn. 26, 425–432.
- OSTFELD R. S., 1990. *The ecology of territoriality in small mammals*. Trends Ecol. Evol. 5, 411–415.
- PLATT W. J., 1976. *The social organisation and territoriality of short-tailed shrew (Blarina brevicauda) population in old-field habitats*. Anim. Behav. 24, 305–318.
- PUCEK Z., 1959. *Sexual maturation and variability of the reproductive system in young shrew (Sorex L.) in the first calendar year of life*. Acta theriol. 3, 269–296.
- PUCEK Z., 1970. *Seasonal and age change in shrews as an adaptive process*. Symp. zool. Soc. Lond. 26, 189–207.
- RANDOLPH J. C., 1973. *Ecological energetics of a homeothermic predator, the short-tailed shrew*. Ecology 54, 1166–1187.
- ROOD J. P., 1965. *Observations on population structure, reproduction and molt of the scilly shrew*. J. Mammal. 46, 426–433.
- SAARIKKO J., 1989. *Foraging behaviour of shrews*. Annls zool. fenn. 26, 411–423.
- SEARLE J. B., 1990. *Evidence for multiple paternity in the common shrew (Sorex araneus)*. J. Mammal. 71, 139–144.
- SEARLE J. B., STOCKLEY P., 1994. *The breeding system of the common shrew (Sorex araneus), from a genetical perspective*. Folia zool. 43, 97–105.
- SHCHIPANOV N. A., 1986. *On ecology of the scilly shrew (Crocicidura suaveolens)*. Zool. Zh. 65, 1051–1060.
- SHCHIPANOV N. A., OLEINICHENKO V. Yu., 1992a. *On ecology of the white-toothed shrew (Crocicidura leucodon). 1. Behaviour, territory use and reproduction of the white-toothed shrew in experiment. A hypothetic scheme of the population density regulation*. Zool. Zh. 71, 69–84.
- SHCHIPANOV N. A., OLEINICHENKO V. Yu., 1992b. *On ecology of the white-toothed shrew (Crocicidura leucodon). 2. A field study of spatially-ethological structure of the white-toothed shrew population. Two types settlements. Population numbers regulation in dependence on proportion of the settlements with different spatial structures*. Zool. Zh. 71, 110–122.
- SHCHIPANOV N. A., OLEINICHENKO V. Yu., 1993. *Belobryukhaya belozubka. Povedenie, prostranstvenno-étologicheskaya i funktsional'naya struktura populyatsii*. Nauka, Moskva, 1–136.
- SHCHIPANOV N. A., SHILOV A. I., BODYAK N. D., 1987. *Behaviour of Crocicidura suaveolens observed in confinement*. Zool. Zh. 66, 1540–1552.
- SORENSEN M. W., 1962. *Some aspects of water shrew behaviour*. Am. Midl. Nat. 68, 445–462.
- SPARTI A., GENOUD M., 1989. *Basal rate of metabolism and temperature regulation in Sorex coronatus and S. minutus (Soricidae: Mammalia)*. Comp. Biochem. Physiol. A 92, 359–364.
- STOCKLEY P., SEARLE J. B., MACDONALD D. W., JONES C. S., 1994. *Alternative reproductive tactics in male common shrews — relationships between mate-searching behaviour, sperm production, and reproductive success as revealed by DNA fingerprinting*. Behav. Ecol. Sociobiol. 34, 71–78.
- STODDART D. M., (red.) 1979. *Ecology of small mammals*. Chapman and Hall Ltd., London, 386 str.
- VEHRENCAMP S. L., BRADBURY J. W., 1984. *Mating system and ecology*. [W:] *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. KREBS J. R., DAVIES N. B., (red.). Blackwell Scientific Publication, Oxford, 251–278.
- VOGEL P., 1972. *Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie der Gattungen Sorex, Neomys and Crocicidura (Soricidae)*. Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel 82, 165–192.
- VOGEL P., 1980. *Metabolic level and biological strategies in shrews*. [W:] *Comparative physiology: primitive mammals*. SCHMIDT-NIELSEN K., BOLIS L., TAYLOR C. R., (red.). Cambridge University Press, Cambridge, 170–180.
- WOLFF J. O., 1993. *Why are female small mammals territorial?* Oikos 68, 364–370.