

ANDRZEJ DYRCZ, MARTA BOROWIEC

*Zakład Ekologii Ptaków
Uniwersytet Wrocławski
Sienkiewicza 21, 50-335 Wrocław
e-mail: dyrzcz@biol.uni.wroc.pl*

POMIĘDZY MONOGAMIĄ A PROMISKUITYZMEM – JAK EKOLOGIA BEHAWIORALNA TŁUMACZY ROZMAITOŚĆ SYSTEMÓW ROZRODCZYCH PTAKÓW

WSTĘP

Różnica między etologią i socjobiologią polega na przedmiocie badań. Badania etologiczne odpowiadają na pytanie „jak?”, a badania socjobiologiczne na pytanie „dlaczego?”. Pierwsze dotyczą tzw. (w literaturze anglosaskiej) „proximate causes”, które można przetłumaczyć na „przyczyny wyzwalające lub bezpośrednie”, a drugie tzw. „ultimate causes” czyli „przyczyny kluczowe; przaprzyczyny”. To rozróżnienie pozwala zrozumieć podstawową różnicę między bezpośrednimi przyczynami a ewolucyjnymi przyczynami określonego zachowania. W pierwszym przypadku badania koncentrują się na opisie jak działa maszyna biologiczna by dać określony kształt behawioru. W drugim przypadku, jakie jest znaczenie przystosowawcze danego behawioru. Żadne z tych podejść nie jest „lepsze”. Tłumaczą one jedynie różne aspekty zjawiska.

Często zaskakujące i skomplikowane związki socjalne zwierząt (w tym i ptaków) w okresie rozrodu nabrały sensu ewolucyjnego dopiero w świetle teorii ekologii behawioralnej (socjobiologii). Były one trudne do wytłumaczenia na gruncie dominującej wcześniej etologii. Przekonanie, że zwierzęta łączą się w pary i współpracują przy wychowaniu piskląt „dla dobra gatunku” zakładało istnienie doboru grupowego, którego mechanizm pozostawał nieznanym. Przełomem było ukazanie się w 1966 r. książki WILLIAMSA pt. „Adaptation and Natural Selection”. Wykazał on, że jest bardzo mało prawdopodobne, aby wszelkie przystosowania,

wliczając w to przystosowania behawioralne, powstały na drodze ewolucji by wspierać długoterminowe przeżycie całych populacji czy gatunków kosztem rozrodu osobniczego czyli własnego dostosowania (ang. fitness) osobnika. Dobór naturalny dokonuje bowiem selekcji na poziomie osobnika (a właściwie genu), a nie populacji czy gatunku. Williams był prekursorem poglądu, który spopularyzował DAWKINS w swej książce „The selfish gene” (1976). Książka Williamsa była odpowiedzią na książkę szkockiego ornitologa WYNNE-EDWARDSA pt. „Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour” (1962), w której większość zachowań socjalnych jest interpretowana jako altruistyczne poświęcanie się dla dobra gatunku. Williams zwrócił uwagę, że trudno sobie wyobrazić mechanizm, w którym altruści mogliby przekazywać swe geny altruizmu (które obniżają osobnicze dostosowanie) następnym pokoleniom. Altruizm jest w zachowaniach zwierząt prawdziwym altruizmem tylko do pewnego stopnia. Dotyczy on zwykle blisko spokrewnionych osobników, które dzielą z „altruistą” znaczną część swych genów, a więc pomagając krewnym zwiększają swoje „łączne dostosowanie” (HAMILTON 1964). Innym zjawiskiem związanym z „altruizmem” jest odwzajemnianie (TRIVERS 1971) i uzyskiwanie wyższego statusu społecznego przez „altruistę” (ZAHAVI i ZAHAVI 1997). Tak więc, nawet przy zachowaniach stwarzających pozory „czystego altruizmu”, osobniki w gruncie rzeczy zachowują się egoistycznie dążąc

do maksymalnego przekazania swych genów następnemu pokoleniu.

Również w obrębie pary zwierząt wspólnie wychowującej potomstwo, zachowania każdego z osobników rodzicielskich kształtowane są przede wszystkim przez pryzmat maksymalizacji liczby własnych potomków. Paradoksalnie, oznacza to, że interesy partnerów w związkach rozrodczych są tylko do pewnego stopnia wspólne, a częściowo wykluczają się. Istnieje więc konflikt płci, podobnie jak konflikt między rodzicami i ich potomstwem. U podstawy konfliktu płci leżą różne nakłady energetyczne na produkcję gamet męskich (plemników) i gamet żeńskich (jaj). W przypadku pary socjalnie monogamicznej, korzyść z kopulacji „pozamałżeńskich” dla samca jest oczywista. Zapładnia on dodatkowe jaja, którymi potem (łącznie z wyklutymi młodymi) opiekują się inni i w ten sposób zwiększa swoje dostosowanie. Trudniej jest to wytłumaczyć w przypadku samicy. Produkuje ona ograniczoną liczbę gamet i wszystkie mogą być zapłodnione przez jednego samca. Pomimo to, jak wykazały badania (w tym telemetryczne), samice czynnie poszukują kopulacji poza-partnerskich. Zyski samicy z kopulacji pozamałżeńskich dzieli się na bezpośrednie i pośrednie. Bezpośrednie, to pomoc drugiego samca przy karmieniu piskląt (jej istnienie wykazano na przykład u pokrzywnicy *Prunella modularis*; DAVIES 1992) i uzyskanie pewności zapłodnienia wszystkich jaj (czyli zabezpieczenie się przed ewentualnym niedoborem spermy u samca z pary). Jako zysk pośredni wymienia się uniknięcie chowu wsobnego (jak to udowodniono np. u australijskiej chwostki wspaniałej *Malurus splendens*; ROWLEY i RUSSEL 1997) oraz poszukiwanie genów o lepszej jakości niż geny „prawowitego partnera”. Lepsza jakość genetyczna samca może się manifestować na szereg sposobów: na przykład intensywnością koloru dzioba (BURLEY i współaut. 1991), złożonością śpiewu (HASSELQUIST i współaut. 1996) lub intensywnością ubarwienia piór lub części nieopierzonych, co sygnalizuje odporność na pasożyty (HAMILTON i ZUK 1982). Wiadomo, że możliwości wyboru przez samicę odpowiedniego socjalnego partnera są ograniczone z powodu

presji czasu (zwłaszcza w relatywnie krótkim okresie rozrodczym w strefie umiarkowanej) i ograniczonej liczby partnerów wysokiej jakości, stąd samica może być zmuszona do poszukiwania lepszych genów poza związkiem socjalnym.

Według tradycyjnego podziału, systemy rozrodcze u ptaków dzielą się na: monogamię – gdy pojedynczy samiec łączy się z jedną samicą; poligynię – pojedynczy samiec łączy się z dwoma lub więcej samicami; poliandrię – pojedyncza samica łączy się z dwoma lub więcej samcami; poligynandrię – występuje grupa rozrodcza, w której samce łączą się z więcej niż jedną samicą, a samice z więcej niż jednym samcem; promiskuityzm – gdy związek między partnerami rozrodczymi ogranicza się tylko do kopulacji. Podziału tego dokonano na podstawie obserwacji zachowań ptaków (zaloty, toki, kopulacje, wspólne wychowywanie piskląt, przebywanie razem). Kiedy rozwinęły się genetyczne metody badania pokrewieństwa, okazało się, że te tzw. socjalne systemy rozrodcze zupełnie nie przystają do udziału każdego z rodziców w genotypach piskląt znajdujących się w gnieździe. W szczególności okazało się, że potomstwo par pozornie monogamicznych ma często więcej niż jednego ojca (nawet do czterech różnych ojców w jednym gnieździe, np. w przypadku jaskółki drzewnej *Tachycineta bicolor*; KEMPENAERS i współaut. 2001), a czasem więcej niż jedną matkę (z powodu podrzucania sobie jaj przez samice). Wobec tego uzasadnione jest rozróżnienie między socjalnym związkiem rozrodczym i genetycznym związkiem rozrodczym, pomimo, że czasem są to synonimy. Na przykład, u wielu długowiecznych ptaków morskich pary są sobie „wierne” i mamy do czynienia równocześnie z monogamią socjalną, jak i genetyczną (WINK i DYRCZ 1999).

Monogamia nie koniecznie jest najbardziej pierwotnym systemem rozrodczym. Wprawdzie większość gatunków ptaków (około 85%) jest socjalnie monogamiczna, ale ptaki są pod tym względem wyjątkiem. U innych zwierząt (łącznie z ssakami) monogamia jest rzadka. Najprostszym wyjaśnieniem wyewoluowania monogamii u ptaków jest konieczność współpracy obu płci przy wychowaniu potomstwa.

SYSTEMY ROZRODCZE W RODZAJU *ACROCEPHALUS*

Rodzaj ten obejmuje 31 gatunków. Są to ptaki niewielkich rozmiarów (7–31 g), nie-

pozornie ubarwione i w większości związane ze środowiskami wód i bagien śródlądo-

wych. Rodzaj *Acrocephalus* należy do rodziny pokrzewkowatych (Sylviidae), rzędu wróblowych (Passeriformes) i jest, w zasadzie, ograniczony do Starego Świata. Niektóre gatunki odznaczają się bardzo skomplikowanym śpiewem i zdolnością do naśladowania śpiewu innych ptaków. Im bardziej złożony śpiew tym większa skłonność do monogamii i „wierności małżeńskiej” (CATCHPOLE 1979).

W rodzaju tym wykryto całą gamę systemów rozrodczych: od monogamii po promiskuityzm, i to zarówno na podstawie badań behawioralnych, jak i genetycznych. Zajmiemy się tu sześcioma gatunkami, które były obiektem szczegółowych badań dotyczących sposobów kojarzenia się. Badania te były prowadzone w Europie, Japonii i na Seszelach.

TRZCINNICZEK – *ACROCEPHALUS SCIRPACEUS*

Socjalnie, ptak ten jest zdecydowanym monogamistą (CATCHPOLE 1980, BOROWIEC 1999). Ptaki tworzą parę przez cały sezon lęgowy, przystępując zarówno do drugich lęgów, jak i lęgów powtarzanych, na ogół, z tym samym partnerem. W badanej na Stawach Milickich populacji, 6–50% par przystępowało do drugiego lęgu (po pierwszym lęgu zakończonym sukcesem) (BOROWIEC 1994, HAŁUPKA i WRÓBLEWSKI 1998) i były to najczęściej te same ptaki, które były skojarzone przy pierwszym lęgu (np. z 23 obserwowanych par trzcinniczka, przystępując do drugiego lęgu, tylko dwie zmieniły partnera) (BOROWIEC 1985). Badania przeprowadzone przy użyciu markerów genetycznych w Wielkiej Brytanii (DAVIES i współaut. 2003) wykazały, że zapłodnienia poza-partnerskie u trzcinniczka występują w około 15% gniazd (6% wszystkich piskląt pochodziło z kopulacji poza-partnerskich). Jest to więc gatunek tylko socjalnie ściśle monogamiczny i ryzyko zdrady ze strony samicy jest realne. W takiej sytuacji uzasadniony jest behavior ścisłego pilnowania samicy przez samca: może on zmniejszać prawdopodobieństwo kopulacji poza-partnerskich samicy, co jest niezwykle ważne przy dużym wkładzie rodzicielskim

samca trzcinniczka. Samce stosują więc bardzo ściśle strategię pilnowania samicy w okresie jej płodności (ang. mate guarding) nie odstępując jej „ani na krok” (BOROWIEC 1992). W ten sposób zabezpieczają się przed „zdradą”, ale też zamykają sobie drogę do kopulacji z innymi samicami, przynajmniej w tym krótkim okresie. Samce nie mają płamy lęgowej, ale pod nieobecność samicy siadają na gnieździe z jajami, co prawdopodobnie ma znaczenie antydrapieżnicze. Poza tym, samce dostarczają około 50% pokarmu młodym w gnieździe. Można przypuszczać, że dla wychowania piskląt potrzebna jest pomoc samca „na pełnym etapie”. Gdyby samiec próbował obsługiwać więcej niż jedną samicę, prawdopodobnie śmiertelność młodych w obu gniazdach byłaby wysoka i w efekcie samiec zamiast zwiększać, zmniejszałby swoje dostosowanie ewolucyjne, mierzone liczbą potomków w następnych pokoleniach. Eksperymentalne badania z usuwaniem samców (DUCKWORTH 1992) wykazały, że samice są wprawdzie w stanie samotnie wychować młode w środku sezonu lęgowego, ale pisklęta z późnych lęgów samotnych matek są szczególnie narażone na śmierć głodową.

NAMORZYNEK SESZELSKI – *ACROCEPHALUS SEHELLENSIS*

Jest to ptak, który pierwotnie występował tylko na jednej wysepce w archipelagu wysp Szeszelskich na Oceanie Indyjskim. Z powodu niszczenia jego środowiska był już bliski zagłady, bo cała populacja pod koniec lat 1980. liczyła 26 osobników. Podjęte działania ochronne doprowadziły do wzrostu populacji, która obecnie liczy przeszło 300 ptaków. Dodatkowo, przeniesiono część ptaków na dwie pobliskie wysepki, by zmniejszyć szanse zagłady populacji przez jakiś ka-

taklizm (KOMDEUR 1994a). Dla ochrony gatunku ważne było też poznanie jego biologii i ekologii rozrodu. Długoterminowe badania podjął holenderski ornitolog Jan Komdeur i jego zespół. Okazało się, że namorzynek jest gatunkiem, u którego występują lęgi kooperatywne: prócz rozradzającej się pary ptaków, w terytorium często stacjonują tzw. pomocnicy. Pomocnikami są najczęściej dzieci tej samej pary z wcześniejszych lęgów, które pozostają w rodzinnym terytorium i pomaga-

ją w wychowaniu swego młodszego rodzeństwa. Pomocnicy bronią terytorium przed nie spokrewnionymi intruzami, pomagają przy budowie gniazda, wysiadywaniu i karmieniu piskląt. Eksperyment polegający na usuwaniu pomocników z niektórych terytoriów wykazał, że sukces lęgowy w takich terytoriach był przeciętnie niższy. Udowodniono w ten sposób, że pomocnicy rzeczywiście pomagają zwiększyć ewolucyjne dostosowanie parze lęgowej. Wprawdzie samica namorzynka składa tylko jedno jajo, ale i tak pomoc w karmieniu pisklęcia zwiększa istotnie szanse jego przeżycia (KOMDEUR 1992). Udowodniono też eksperymentalnie, że po zastąpieniu jednego z genetycznych rodziców innym, nie spokrewnionym z pomocnikami ptakiem, pomoc była słabsza, a przy wymianie obu rodziców, pomocnicy „odmawiali” jakiegokolwiek pomocy przy wychowaniu nie spokrewnionych z sobą młodych (KOMDEUR 1994b). Zachowywali się więc zgodnie z teoretycznymi podstawami socjobiologii. Jakie zyski, prócz genetycznych, czerpią pomocnicy z pomagania? Przy przenoszeniu ptaków na niezamieszkałe przez nie przedtem wyspy, okazało się, że młode ptaki (zwłaszcza samice), które przedtem były pomocnikami mają większą szansę na doprowadzenie swych młodych do stadium podlota niż ptaki, które takiego stażu nie odbyły (KOMDEUR 1996). Wskazuje to, że pomocnicy pomagając w wychowaniu cudzych piskląt, zdobywają doświadczenie, które potem procentuje przy wychowywaniu własnego potomstwa. Inną korzyścią jest to, że pomocnik może czasem odziedziczyć terytorium po rodzicach i wtedy jego sukces rozrodczy jest wysoki (KOM-

DEUR 1992). Decyzja czy zostać w terytorium rodzinnym jako pomocnik, czy też od razu usamodzielnic się i zakładać własną rodzinę, zależała od jakości (zasoby pokarmu w postaci entomofauny) terytorium rodzinnego. Gdy przeniesiono grupę namorzynków na niezamieszkaną przedtem przez nie wyspę, pełną optymalnych biotopów, zaczęły się one szybko rozmnażać. Samice, zamiast jednego, składały dwa jaja. Ptaki najpierw zajmowały najlepsze terytoria i przez pierwsze trzy lata w ogóle nie było pomocników, bo młode od razu usamodzielniały się. Gdy już najlepsze terytoria zostały zajęte, w pozostałych stopniowo zaczęły pojawiać się pomocnicy (KOMDEUR 1992, KOMDEUR i współaut. 1995). Płcią, która częściej zostaje na rodzinnym terytorium są samice. W związku z tym, na ubogich terytoriach samice z pary rozrodzej manipulowały płcią swego potomstwa w ten sposób, że z jaj wykluwały się głównie samce, które szybko się usamodzielniały. Na bogatych w pokarm terytoriach wykluwały się głównie samice. Dokładniej mówiąc, na ubogich terytoriach z 77% jaj wykluwały się samce, a na bogatych – tylko z 13% jaj. Eksperymentalne przenoszenie par z terytoriów bogatych do ubogich powodowało zmianę z przewagi liczebnej córek na przewagę liczebną synów (KOMDEUR i współaut. 1997). Oddzielnym pytaniem, nie mieszczącym się w ramach tego artykułu, jest, jak to możliwe by samica wpływała na płeć swego potomstwa. Wykazano bowiem, istnienie takiego wpływu u kilkunastu innych gatunków ptaków i problem ten jest ostatnio intensywnie badany (np. KOMDEUR i współaut. 2002, PIKE i PETRIE 2003, PIKE 2005).

ROKITNICZKA – *ACROCEPHALUS SCHOENOBÆNUS*

W badanej pod Wrocławiem populacji, najczęstszym socjalnym systemem kojarzenia była monogamia. Od 89% do 100% samców ($n = 245$) w różnych latach była monogamiczna. W przypadku samic od 69% do 100% osobników ($n = 180$) pozostawało w związkach monogamicznych. W ciągu ośmiu lata badań 10% wszystkich samców było bigamistami, a także opisano próby poliandrii ze strony samic (BOROWIEC 1999). Samce rokitniczki nie brały udziału w wysiadywaniu, a ich udział w karmieniu (liczba wizyt z pokarmem) piskląt wynosił 47%. Samce poligyniczne miały ponad dwukrotnie wyższy sukces lęgowy w porównaniu z samcami monogamicznymi. Większa produkcja piskląt

przez samce poligyniczne wynikała nie tylko z faktu jednoczesnego posiadania dwóch lęgów z różnymi samicami, ale także z różnic w wysokości strat w lęgach. Gniazda samców monogamicznych były istotnie częściej niszczone przez drapieżniki w porównaniu z gniazdami samców poligynicznych. Również przeżywalność młodych do następnego roku była wyższa w przypadku samców poligynicznych. Sukces lęgowy samic o różnym statusie (partnerka samca monogamicznego, pierwsza lub druga partnerka samca poligynicznego) był bardziej wyrównany. Jednakże produkcja podlotów na gniazdo była istotnie wyższa w przypadku samic samców poligynicznych (zarówno samice pierwsze, jak i drugie) w

porównaniu z samicami samców monogamicznych. Samice monogamiczne uzupełniały jednak te straty przez dodatkowe lęgi i ich produkcja roczna podlotów nie różniła się od tej produkcji samic ze związków poligynicznych (BOROWIEC 1999).

We wszystkich, badanych dotąd, europejskich populacjach rokitniczki przeważa socjalna monogamia, jednak wykazano różny procent bigamistów: od całkowitego ich braku w Wielkiej Brytanii w latach siedemdziesiątych, gdzie stwierdzono również całkowite zaniechanie śpiewu przez samce po utworzeniu pary (CATCHPOLE 1977, 1980), do 8% w latach dziewięćdziesiątych (BUCHANAN i CATCHPOLE 2000). W populacji badanej w Szwecji stwierdzono występowanie 14% bigamicznych samców (HASSELQUIST i LANGEFORS 1998). We wszystkich badanych populacjach stwierdzono różną frekwencję samców poligynicznych w różnych latach badań. Liczba samców wznawiających śpiew po tym,

jak ich samica rozpoczęła wysiadywanie, z których następnie część zostaje bigamistami, może zależeć np. od długości okresu przylotu samic (BOROWIEC 1999). W populacji rokitniczki, badanej na rozlewiskach środkowego biegu Nidy, na 187 samców przebadanych w ciągu siedmiu lat, tylko dwa były poliginistami (ZAJĄC i SOLARZ 2004). Autorzy tłumaczą niski udział poliginistów ograniczonymi zasobami pokarmowymi.

Badania genetyczne nad ojcostwem u rokitniczki wskazują, że zarówno w Szwecji (LANGEFORS i współaut. 1998), jak i w Wielkiej Brytanii (BUCHANAN i CATCHPOLE 2000) dochodzi do kopulacji pozamałżeńskich. Procent piskląt pochodzących z tych kopulacji wynosił odpowiednio 7,5 i 8,4, natomiast gniazd z piskletami pochodzącymi od nie socjalnego partnera było 23% i 34%. U rokitniczki zatem, zarówno samce, jak i samice próbują zwiększyć swoje dostosowanie, kopulując z dodatkowymi osobnikami.

TRZCINIAK – *ACROCEPHALUS ARUNDINACEUS*

System kojarzenia się trzciniaka był badany w południowo-zachodniej Polsce (DYRCZ 1977, 1986, 1988 i 1995), we Frankonii (środkowe Niemcy) (BEIER 1981, CATCHPOLE i współaut. 1985, LEISLER i WINK 2000) i w południowej Szwecji (BENSCH i HASSELQUIST 1992, BENSCH 1996). U tego gatunku udział związków poligynicznych jest większy niż w przypadku rokitniczki. Samce poligyniczne w populacjach badanych w wyżej wymienionych trzech miejscach, w różnych latach, stanowiły odpowiednio: 2–21% ($n = 487$), 10–28% ($n = 66$) i 40% ($n = \sim 200$) (procent w odniesieniu do łącznej liczby samców monogamicznych i bezzennych). Poligyniczny samiec trzciniaka z reguły łączył się z dwiema samicami, a tylko wyjątkowo z trzema. Na stawach milickich, druga samica składała pierwsze jajo średnio tylko o 3,75 dni później niż pierwsza, stąd lęgi obu samic w dużym stopniu nakładały się na siebie (DYRCZ 1977). Samiec pomagał w karmieniu piskląt pierwszej samicy, a rzadko i to w bardzo małym stopniu, w gnieździe drugiej samicy. Sukces rozrodczy samic o różnym statusie w każdym z czterech lat badań był najwyższy u pierwszych samic skojarzonych z samcami poligynicznymi, średni u partnerek samców monogamicznych i najniższy u drugich samic związanych z poliginistami. Średnia liczba podlotów produkowanych przez samicę wy-

nosiła odpowiednio: 4,0, 2,6, 2,1 i te różnice były statystycznie istotne. Niska produkcja drugich samic, w porównaniu z samicami pierwszymi i samicami monogamicznymi, wynikała przede wszystkim z częstszego ginienia piskląt z głodu w ich gniazdach, a w mniejszym stopniu, z wyższych strat powodowanych przez drapieżniki (DYRCZ 1986). W badanych populacjach trzciniaka proporcje liczebne płci były wyrównane (mniej więcej 50% samców i 50% samic). Rodzi się więc pytanie dlaczego niektóre samice decydują się na status drugiej samicy, pomimo, że na terenie badań zawsze były bezzenne samce, które zajmowały terytoria i śpiewały przez większość okresu rozrodczego, ale nie powiodło im się zdobycie partnerki. Próba odpowiedzi na to pytanie jest model prognozy poliginii (ORIAN 1969). Założeniem modelu jest, że samice przy wyborze samca kierują się jakością jego terytorium. Po przekroczeniu w dół pewnego progu jakości terytorium, bardziej opłaca się osiedlić w lepszym terytorium samca już „żonatego” niż w złym terytorium kawalera. Rzeczywiście, na stawach milickich, terytoria, na których samiec trzciniaka nie przywabił samicy były gorszej jakości o tyle, że zawierały tylko niewielkie fragmenty trzciniowiska, a trzciny były rzadkie, cienkie i nie dawały odpowiedniego oparcia i ukrycia ewentualnemu gniazdu.

Można więc przypuścić, że samica decydując się na status drugiej samicy wybiera najlepszą ze złych opcji. W szwedzkiej populacji trzciniaka wykazano, że drugie samice czasami niszczą zniesienie pierwszej samicy (która później podejmuje lęg uzupełniający) i w ten sposób uzyskują status pierwszej samicy, z czym łączy się pomoc samca w karmieniu piskląt (HANSSON i współaut. 1997).

Badania przy użyciu markerów genetycznych w populacji szwedzkiej i frankońskiej pokazały, że zapłodnienia poza-partnerskie są u trzciniaka rzadkie, zarówno w przypadku monogamicznych par, jak i grup poligynicznych. W Szwecji, na 553 piskląt w 130 gniazdach (5 lat badań), tylko 3% piskląt było spłodzonych przez obcego samca spoza związku (5% lęgów zawierało pisklę spoza związku) (HASSELQUIST i współaut. 1995). We Frankonii, na 194 pisklęta z 48 gniazd (5 lat badań), 10% było efektem zapłodnienia poza-partnerskiego (10% lęgów zawierało pisklę spoza związku) (LEISLER i współaut. 2000).

CATCHPOLE i współaut. (1985) przedstawili alternatywną do prognozy poligynii, hipotezę oszustwa, zapożyczoną od ALATALO i współaut. (1981, 1982), którzy badali muchołówkę żałobną, *Ficedula hypoleuca*. Beżenny samiec trzciniaka śpiewa dłuższą i bardziej złożoną piosenkę niż samiec, który już zyskał samicę (CATCHPOLE 1983). Potencjalny poligynista, po uzyskaniu pierwszej samicy, jakiś czas śpiewa krótką piosenkę samca żonatego (funkcją tej piosenki jest odstraszenie możliwych rywali), ale po pewnym czasie przenosi się na inne miejsce i zaczyna śpiewać jak kawaler. Na tej podstawie autorzy przypuszczają, że druga samica nie wie o istnieniu pierwszej i decyduje się na połączenie z samcem, który zachowuje się jak kawaler, ale nim nie jest. Wydaje się to jednak mało prawdopodobne by u trzciniaka druga samica nie wiedziała o istnieniu pierwszej, bo buduje często swoje gniazdo blisko (nawet tylko 10 m) od gniazda pierwszej samicy.

TRZCINIAK WSCHODNI – *ACROCEPHALUS ORIENTALIS*

Ptaka ten żyje w południowo-wschodniej Azji i do niedawna był uważany raczej za podgatunek naszego trzciniaka, ale badania genetyczne ostatecznie przesądziły o odrębności tego gatunku. System rozrodczy był szczegółowo badany w Japonii. Udział samców poligynicznych w badanych populacjach był w granicach 17–80% (URANO 1985, EZAKI 1990). Podobnie jak w przypadku trzciniaka w Europie, byli to w przeważającej mierze bigamiści i nieliczni „trigamiści”. Tak wysoki procent poligynii może mieć związek z bardzo wysokim zagęszczeniem populacji lęgowej tego ptaka, które jest co najmniej dziesięciokrotnie wyższe niż w europejskich populacjach trzciniaka (DYRCZ i NAGATA 2002). Lęgi pierwszej i drugiej samicy trzciniaka w Japonii w mniejszym stopniu nakładały się w czasie niż w Europie. Średni przedział między złożeniem pierwszego jaja przez pierwszą i drugą samicę wyniósł 14,1 dnia (dla populacji ze stawów milickich – 3,75 dnia). W związku z tym, samiec z reguły karmił pisklęta w gniazdach zarówno pierwszych jak i drugich samic, ale pomoc dla drugich samic była znacznie mniejsza. Wysokie zagęszczenie populacji lęgowej w badanych w Japonii trzciniowiskach mogło

wynikać z obecności w bezpośrednim sąsiedztwie obfitych żerowisk w postaci pól ryżowych. Zdobycz przynoszona pisklątom z pól ryżowych (owady i inne bezkręgowce) była przeciętnie większa niż zdobycz z trzciniowisk (EZAKI 1992). Wpływ na wysokie zagęszczenie ptaków lęgowych w Japonii, w okresie lęgowym trzciniaka (DYRCZ i FLINKS 2000), mogły mieć także pojawy Chironomidae, rzadko spotykane na tak masową skalę w Europie.

Samce z późnych lęgów trzciniaka wschodniego czasami porzucały swoje samice wraz z lęgami (na etapie jaj lub piskląt). Tak zachowujące się samce (indywidualnie oznakowane) w następnym roku przybywały wcześniej na lęgowisko, co dawało im większą szansę na zdobycie więcej niż jednej samicy (zostanie poligynistą). W warunkach obfitości pokarmu behavior ten może mieć dla samca znaczenie przystosowawcze, bo porzucone samice na ogół dawały sobie radę z samodzielnym wykarmieniem piskląt (choć nie wiadomo jaki to miało wpływ na ich dalszą przeżywalność), a porzucenie lęgu dawało szansę na zwiększenie ewolucyjnego dostosowania w następnym sezonie lęgowym (EZAKI 1988, URANO 1992).

WODNICZKA – *ACROCEPHALUS PALUDICOLA*

System rozrodczy wodniczki jest nie tylko zupełnie różny niż u innych przedstawicieli rodzaju, ale unikatowy w świecie ptaków. Można go określić jako swoistą odmianę promiskuityzmu. Większość badań nad biologią i ekologią tego ptaka była prowadzona w Kotlinie Biebrzańskiej. Wodniczka jest gatunkiem stenotopowym, który optymalne warunki rozrodu znajduje na otwartych, podmokłych lub zalewanych, turzycowiskach w żyznych dolinach, nieuregulowanych, nizinnych rzek. Tego typu środowiska zostały w większości przekształcone przez człowieka i obecnie wodniczka jest ptakiem globalnie zagrożonym, którego około 17% światowej populacji żyje na bagnach Biebrzy (Aquatic Warbler Conservation Team 2004 – dane nie publikowane).

Samce nie biorą żadnego udziału w wychowaniu potomstwa i samica podejmuje samotnie wszystkie obowiązki rodzicielskie, począwszy od budowy gniazda, a na karmieniu piskląt i podlotów kończąc. A więc samce i samice wiodą zupełnie niezależny tryb życia spotykając się tylko w czasie kopulacji. Samce nie bronią czynnie określonych terytoriów, choć mają dość stałe miejsca śpiewu. Indywidualnie oznakowane kolorowymi obrączkami samce przez cały sezon lęgowy śpiewały z mniej więcej jednakową intensywnością z tych samych miejsc (DYRCZ i ZDUNEK 1993a). Jednakże badania telemetryczne wykazały, że poszczególne samce patrolują znaczny obszar (do 7,8 ha), prawdopodobnie szukając sposobności do kopulacji z większą liczbą samic (SCHAEFER i współaut. 2000). Samice natomiast, wykazują oznaki terytorialności i obserwowano ich zachowania agresywne skierowane do innych samic. Zastosowanie techniki markerów genetycznych pozwoliło na ostateczne udokumentowanie promiskuitycznego charakteru systemu rozrodczego wodniczki. W próbie 64 badanych gniazd (w latach 1993, 1994 i 1997), w 78% gniazd pisklęta miały więcej niż jednego genetycznego ojca (tzw. lęgi multipaternalne), z tego w 4 gniazdach aż po pięciu różnych ojców (DYRCZ i współaut. 2002). Udział lęgów multipaternalnych zmieniał się w różnych latach i prawdopodobnie zależał od warunków pogodowych, a co za tym idzie, pokarmowych. W sezonach lęgowych chłodnych i deszczowych, gdy owadożernemu ptakowi trudniej zdobyć

pokarm, udział lęgów multipaternalnych był niższy. Pomimo specyficznego systemu kojarzenia się, proporcje liczbowe płci, zarówno u ptaków dorosłych, jak i piskląt były wyrównane (DYRCZ i ZDUNEK 1993a, DYRCZ i współaut. 2004).

Z promiskuityzmem wodniczki wiążą się pewne behawioralne i fizjologiczne przystosowania samców. Kopulacja u tego gatunku trwa wyjątkowo długo. Średnio samiec pozostaje na grzbiecie samicy 24 minuty. W tym okresie dochodzi przeciętnie do 6 ejakulacji. U większości małych ptaków, łącznie z innymi przedstawicielami rodzaju *Acrocephalus*, kopulacja trwa 1–2 sekundy. Z badanych pod tym względem gatunków ptaków, jądra samca wodniczki i pęcherzyki nasienne są największe w stosunku do masy ciała i produkuje on najwięcej (prócz pokrzywnicy *Prunella modularis*) plemników (SCHULZE-HAGEN i współaut. 1995). Wartość adaptacyjną tych przystosowań interpretuje się następująco. Środowisko, w którym żyje wodniczka jest mało przejrzyste. Większość czasu ptaki spędzają chodząc wśród gęstych turzyc. W tych warunkach pilnowanie samicy przez samca, by nie kopulowała z innymi samcami, jest utrudnione. Długotrwałe kopulacje są formą monopolizacji samicy przez samca, a inseminacja dużą ilością spermy zwiększa szansę na skuteczną konkurencję spermy danego samca z plemnikami innych samców w drogach rodnych samicy.

Samce uwolnione od obowiązków rodzicielskich, w porze lęgowej poświęcają czas głównie na śpiew i loty tokowe, starając się przywabić samice. Jak wykazały badania telemetryczne, samice w okresie płodności odwiedzają wybrane samce na większej przestrzeni prawdopodobnie w celu odbycia kopulacji (SCHAEFER i współaut. 2000). Ponieważ każde jajo zapładniane jest oddzielnie, w lęgu jednej samicy pisklęta mogą mieć różnych ojców. Emancypacja samców od obowiązków rodzicielskich była prawdopodobnie możliwa dzięki żyzności środowiska torfowisk niskich, w którym żyją wodniczki, obfitującego w zasoby pokarmu w postaci owadów i pajaków (SCHULZE-HAGEN i współaut. 1989, DYRCZ i ZDUNEK 1993a). Gniazdo umieszcza samica w miejscach, gdzie zasoby pokarmu są najobfitsze i najczęściej poszukuje pokarmu dla piskląt w bliskim sąsiedztwie gniazda (DYRCZ i ZDUNEK 1993a). W okresie

wysiadywania jaj samica, częściej niż inne gatunki ptaków o podobnej biologii i wielkości, robi przerwy na żerowanie i szuka pokarmu blisko gniazda (DYRCZ 1993).

W próbie 25 gniazd monitorowanych na Biebrzy długość okresu przebywania piskląt w gnieździe wahała się od 13 dni (jedno gniazdo) do 16 dni (DYRCZ i ZDUNEK 1993b). Okres pisklęcy wodniczki jest dłuższy niż u spokrewnionych gatunków i pisklęta rosną wolniej. Można to interpretować jako z jednej strony wynik karmienia piskląt tylko przez jednego rodzica, a z drugiej strony jest to możliwe z powodu wyjątkowo niskich strat w gniazdach wodniczki (DYRCZ i ZDUNEK 1993b, DYRCZ i współaut. 1994).

System rozrodczy wodniczki można określić jako promiskuityczny, ponieważ samce mają wiele partnerek i nie biorą udziału w opiece nad potomstwem, a także samice łączą się z wieloma partnerami. Jaka jest wartość przystosowawcza tego rodzaju strategii dla samic nie jest do końca jasne i wymaga dalszych badań. Stwierdzono jedynie, że samce mają bardzo różny sukces rozrodczy, co sugeruje istnienie silnej selekcji dokonywanej przez samice. Wśród 33 przebadanych samców, poszczególne ptaki spłodziły w trakcie

jednego sezonu rozrodczego od 1 do 8 piskląt, przy czym rozkład był bardzo nierównomierny: większość samców spłodziła tylko jedno pisklę, a nieliczne – 5–8 piskląt (tj. 18% samców spłodziło 44% piskląt). Szesnaście z 33 badanych samców (48,5%) było zainfekowanych przez *Trypanosoma* (wiciowce z tego rodzaju powodują śpiączkę u człowieka). Zainfekowane samce spłodziły przeciętnie mniej piskląt, miały mniejszą masę ciała i prawdopodobnie przybywały wiosną później na tereny lęgowe. Liczba piskląt spłodzonych przez pojedynczego samca była natomiast istotnie dodatnio skorelowana z jego otłuszczeniem, długością skrzydła i datą złożenia przez samicę pierwszego jaja w gnieździe, w którym spłodził on jedno lub więcej piskląt. Można przypuścić, że również w przypadku zainfekowania pasożytami krwi samice dążą do kopulacji z samcami niezainfekowanymi (DYRCZ i współaut. 2005). W porównaniu z trzcinakiem i trzcinniczkiem, procent niewyklutych jaj w gniazdach (prawdopodobnie z powodu niezapłodnienia) wodniczki był niższy (DYRCZ i ZDUNEK 1993b), co sugeruje, że jednym z powodów poszukiwania przez samicę wielu partnerów jest zabezpieczenie się przed deficytem spermy.

PODSUMOWANIE I WNIOSKI

Różnorodność i skomplikowanie systemów rozrodczych ptaków znajduje ewolucyjne wytłumaczenie na gruncie socjobiologicznej zasady, że osobniki egoistycznie dążą do maksymalizacji swego dostosowania (dobór działa na poziomie osobnika czy genu, a nie populacji) i nie ma zachowań, które wyewoluowały „dla dobra gatunku”. W związku z tym istnieje konflikt płci i rzeczywisty system rozrodczy jest wypadkową tego konfliktu.

W obrębie niewielkiego rodzaju ptaków (*Acrocephalus*) stwierdzono całą gamę socjalnych systemów rozrodczych od monogamii po promiskuityzm. Te związki socjalne z grubsza odzwierciedlają związki genetyczne (genetyczne ojcostwo i macierzyństwo) z wyjątkiem tego, że brak stuprocentowej monogamii genetycznej. Różnorodność systemów rozrodczych zaznacza się nie tylko na poziomie międzygatunkowym, ale też śródgatunkowym. W różnych populacjach tego samego gatunku może dominować genetyczna monogamia lub genetyczna poligynia; co więcej,

te różnice mogą dotyczyć tej samej populacji w różnych latach. Sugeruje to wpływ warunków środowiska. Natomiast fakty te przeczą hipotezie, że blisko spokrewnione gatunki wykazują tendencję do podobnych systemów rozrodczych z powodu wspólnej przeszłości ewolucyjnej (LACK 1968, EMLEN i ORING 1977, BENNETT i OWENS 2002). Na przykład, dwa bardzo blisko spokrewnione gatunki z rodzaju *Acrocephalus* (dawniej uważane za bliźniacze) – rokitniczka i wodniczka – mają zupełnie inne systemy rozrodcze. Wśród czynników środowiska najważniejsze wydają się być zasoby dostępnego pokarmu. Ogólnie, zmienność systemów rozrodczych u gatunków z rodzaju *Acrocephalus* potwierdza zasadę, że systemy inne niż monogamiczne występują w środowiskach bogatych w pokarm (GOWATY 1981, LEISLER i współaut. 2002), w których może wystąpić częściowe (rokitniczka, trzcinak) lub całkowite (wodniczka) wyzwolenie się samca od obowiązków rodzicielskich.

BETWEEN MONOGAMY AND PROMISCUITY – HOW DOES BEHAVIOURAL ECOLOGY EXPLAIN THE DIVERSITY OF AVIAN MATING SYSTEMS?

Summary

The evolution of diversity and complexity of avian mating systems can be explained basing on sociobiological assumption that individuals maximize their fitness (selection acts on the level of individuals or genotype but not population) and no behaviour could have evolved for „the good of a species”. As a result there is a conflict between sexes and a mating system is the outcome of this conflict.

Within a small genus *Acrocephalus* the whole spectrum of mating systems from monogamy to promiscuity has been described. The social relationships roughly reflect genetic links (genetic paternity and maternity), but no species is in 100% genetically monogamous. The diversity of mating systems can be found not only while comparing different species but also within a species. In various populations of the same species genetic monogamy or po-

lygyny can dominate. Moreover, such differences can be found in the same population in different years. This suggests the influence of environmental factors. These facts contradict the hypothesis that closely related species have similar mating systems as a result of common evolutionary history. For example, two closely related species from the genus *Acrocephalus* (in the past considered as sibling species): sedge warbler and aquatic warbler have completely different mating systems. Among environmental factors most important seem to be potential food resources. In general, the diversity of mating systems in the genus *Acrocephalus* supports the hypothesis that non-monogamous mating systems occur in habitats rich in food resources in which males can partly (sedge warbler, great reed warbler) or totally (aquatic warbler) be emancipated from parental duties.

LITERATURA

- ALATALO R. V., CARLSON A., LUNDBERG A., ULFSTRAND S., 1981. *The conflict between male polygamy and female monogamy: the case of the Pied Flycatcher Ficedula hypoleuca*. Am. Nat. 117, 738–752.
- ALATALO R. V., LUNDBERG A., STAHLBRANDT K., 1982. *Why do Pied Flycatcher females mate with already-mated males?* Anim. Behav. 30, 585–593.
- BEIER J. 1981. *Untersuchungen am Drossel- und Teichrohrsanger (Acrocephalus arundinaceus, A. scirpaceus): Bestandsentwicklung, Brutbiologie, Ökologie*. J. Orn. 122, 209–230.
- BENNETT P. M., OWENS I. P. F., 2002. *Evolutionary ecology of birds*. Oxford University Press, Oxford.
- BENSCH S., 1996. *Female mating status and reproductive success in the great reed warbler: is there a potential cost of polygyny that requires compensation?* J. Anim. Ecol. 65, 283–296.
- BENSCH S., HASSELQUIST D., 1992. *Evidence for active female choice in a polygynous warbler*. Anim. Behav. 44, 301–311.
- BOROWIEC M., 1985. *Socjoekologia znakowanej populacji trzcinniczka (Acrocephalus scirpaceus) w rezeracie „Stawy Milickie”*. Praca doktorska, Zakład Ekologii Ptaków, Uniwersytet Wrocławski.
- BOROWIEC M., 1992. *Breeding ethology and ecology of the Reed Warbler, Acrocephalus scirpaceus (Hermann, 1804) at Milicz, SW Poland*. Acta zool. cracov. 35, 315–350.
- BOROWIEC M., 1994. *Breeding ecology of the Reed Warbler Acrocephalus scirpaceus at Milicz fishponds*. Ptaki Śląska 10, 5–18.
- BOROWIEC M., 1999. *Biologia i ekologia łęgowa podwrocławskiej populacji rokitniczki (Acrocephalus schoenobaenus). Zachowanie rozrodcze i strategie ewolucyjne samców i samic*. Acta Univ. Wratislav., Pr. zool. 33, 7–92.
- BUCHANAN K. L., CATCHPOLE C. K., 2000. *Extra-pair paternity in the socially monogamous Sedge Warbler Acrocephalus schoenobaenus as revealed by multilocus DNA fingerprinting*. Ibis 142, 12–20.
- BURLEY N., TIDEMANN S. C., HALUPKA K., 1991. *Bill colour and parasite levels of zebra finches. [W:] Bird-parasite interactions: ecology, evolution, and behaviour*. LOYE J. E., ZUK M. (red.). Oxford University Press, Oxford.
- CATCHPOLE C. K., 1977. *Aggressive responses of male Sedge Warblers (Acrocephalus schoenobaenus) to playback of species song and sympatric species song, before and after pairing*. Anim. Behav. 25, 489–496.
- CATCHPOLE C. K. (red.), 1979. *Vocal communication in birds*. Studies in Biology: 115, Edward Arnold, London.
- CATCHPOLE C. K., 1980. *Sexual selection and the evolution of complex songs among European Warblers of the genus (Acrocephalus)*. Behaviour 74, 149–165.
- CATCHPOLE C. K., 1983. *Variation in the song of the Great Reed Warbler Acrocephalus arundinaceus in relation to mate attraction and territorial defence*. Anim. Behav. 31, 1217–1225.
- CATCHPOLE C. K., LEISLER B., WINKLER H., 1985. *Polygyny in the great reed warbler, Acrocephalus arundinaceus: a possible case of deception*. Behav. Ecol. Sociobiol. 16, 285–291.
- DAVIES N. B. (red.), 1992. *Dunnock behaviour and social evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- DAVIES N. B., BUTCHARD S. H. M., BURKE T. A., CHALINET N., STEWARD I. R. K., 2003. *Reed warblers guard against cuckoos and cuckoldry*. Anim. Behav. 65, 285–295.
- DAWKINS R., 1976. *The selfish gene*. Oxford University Press, Oxford.
- DUCKWORTH J. W., 1992. *Effect of mate removal on the behaviour and reproductive success of Reed Warblers Acrocephalus scirpaceus*. Ibis 133, 68–74.
- DYRCZ A., 1977. *Polygamy and breeding success among Great Reed Warblers Acrocephalus arundinaceus at Milicz, Poland*. Ibis 119, 73–77.
- DYRCZ A., 1986. *Factors affecting facultative polygyny and breeding results in the Great Reed Warbler (Acrocephalus arundinaceus)*. J. Orn. 127, 447–461.
- DYRCZ A., 1988. *Mating systems in European marsh-nesting Passeriformes*. Acta XIX Congress Int. Orn. 2613–2623.

- DYRCZ A., 1993. *Nesting biology of the Aquatic Warbler Acrocephalus paludicola in the Biebrza marshes (NE Poland)*. Vogelwelt 114, 2-15.
- DYRCZ A., BOROWIEC M., CZAPULAK A., 1994. *Nestling growth and mating system in four Acrocephalus species*. Vogelwarte 37, 179-182.
- DYRCZ A., 1995. *Breeding biology and ecology of different European and Asiatic populations of the Great Reed Warbler Acrocephalus arundinaceus*. Jap. J. Ornithol. 44, 123-142.
- DYRCZ A., ZDUNEK W., 1993a. *Breeding ecology of the Aquatic Warbler Acrocephalus paludicola on the Biebrza marshes, northeast Poland*. Ibis 135, 181-189.
- DYRCZ A., ZDUNEK W., 1993b. *Breeding statistics of the Aquatic Warbler Acrocephalus paludicola on the Biebrza marshes, northeast Poland*. J. Orn. 134, 317-323.
- DYRCZ A., FLINKS H., 2000. *Potential food resources and nestling food in the Great Reed Warbler (Acrocephalus arundinaceus arundinaceus) and Eastern Great Reed Warbler (Acrocephalus arundinaceus orientalis)*. J. Ornithol. 141, 351-360.
- DYRCZ A., NAGATA H., 2002. *Breeding ecology of the Eastern Great Reed Warbler Acrocephalus arundinaceus orientalis at Lake Kasumigaura, central Japan*. Bird Study 49, 166-171.
- DYRCZ A., WINK M., BACKHAUS A., ZDUNEK W., LEISLER B., SCHULZE-HAGEN K., 2002. *Correlates of multiple paternity in the Aquatic Warbler (Acrocephalus paludicola)*. J. Ornithol. 143, 430-439.
- DYRCZ A., SAUER-GURTH H., TKADLEC E., WINK M., 2004. *Offspring sex ratio variation in relation to brood size and mortality in a promiscuous species: the Aquatic Warbler Acrocephalus paludicola*. Ibis 146, 269-280.
- DYRCZ A., WINK M., KRUSZEWICZ A., LEISLER B., 2005. *Male reproductive success is correlated with blood parasite levels and body condition in the promiscuous Aquatic Warbler (Acrocephalus paludicola)*. Auk 122, 558-565.
- EMLEN S. T., ORING L. W., 1977. *Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems*. Science 197, 215-223.
- EZAKI Y., 1988. *Mate desertion by male Great Reed Warblers Acrocephalus arundinaceus at the end of the breeding season*. Ibis 130, 427-437.
- EZAKI Y., 1990. *Female choice and the causes and adaptiveness of polygyny in Great Reed Warblers*. J. Anim. Ecol. 59, 103-119.
- EZAKI Y., 1992. *Importance of communal foraging grounds outside the reed marsh for breeding great reed warblers*. Ecol. Res. 7, 63-70.
- GOWATY P. A., 1981. *An extension of the Orians-Verner-Willson model to account for mating systems besides polygyny*. Am. Nat. 118, 851-859.
- HAŁUPKA L., WRÓBLEWSKI J., 1998. *Ekologia rozrodu trzcinniczka Acrocephalus scirpaceus na stawach milickich w roku 1994*. Ptaki Śląska 12, 5-15.
- HAMILTON W. D., 1964. *The evolution of social behaviour*. J. Theor. Biol. 7, 1-52.
- HAMILTON W. D., ZUK M., 1982. *Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites*. Science 218, 384-387.
- HANSSON B., BENSCH S., HASSELQUIST D., 1997. *Infanticide in great reed warblers: secondary females destroy eggs of primary females*. Anim. Behav. 54, 297-304.
- HASSELQUIST D., LANGEFORS A., 1998. *Variable social mating in the sedge warbler, Acrocephalus schoenobaenus*. Ethology 104, 759-769.
- HASSELQUIST D., BENSCH S., VON SCHANTZ T., 1995. *Low frequency of extrapair paternity in the polygynous Great Reed Warbler Acrocephalus arundinaceus*. Behav. Ecol. 6, 27-38.
- HASSELQUIST D., BENSCH S., VON SCHANTZ T., 1996. *Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler*. Nature 381, 229-232.
- KEMPENAERS B., EVERDING S., BISHOP CH., BOAG P., ROBERTSON R. J., 2001. *Extra-pair paternity and the reproductive role of male floaters in the tree swallow (Tachycineta bicolor)*. Behav. Ecol. Sociobiol. 49, 251-259.
- KOMDEUR J., 1992. *Importance of habitat saturation and territory quality for evolution of cooperative breeding in the Seychelles warbler*. Nature 358, 493-495.
- KOMDEUR J., 1994a. *Conserving the Seychelles warbler Acrocephalus sechellensis by translocation from Cousin island to the islands of Aride and Cousine*. Biol. Conservation 67, 243-252.
- KOMDEUR J., 1994b. *The effect of kinship on helping in the cooperative breeding Seychelles warbler (Acrocephalus sechellensis)*. Proc. Royal Soc. London B 256, 47-52.
- KOMDEUR J., 1996. *Influence of helping and breeding experience on reproductive performance in the Seychelles warbler: A translocation experiment*. Behavioral Ecology 7, 326-333.
- KOMDEUR J., HUFFSTADT A., PRAST W., CASTLE G., MILETO R., WATTEL J., 1995. *Transfer experiments of Seychelles warblers to new islands: changes in dispersal and helping behaviour*. Anim. Behav. 49, 695-708.
- KOMDEUR J., DAAN S., TINBERGEN J., MATEMAN C., 1997. *Extreme adaptive modification in sex ratio of the Seychelles warbler's eggs*. Nature 385, 522-525.
- KOMDEUR J., MAGRATH M. J. L., KRACKOW S., 2002. *Pre-ovulation control of hatchling sex ratio in the Seychelles warbler*. Proc. R. Soc. London B 269, 1067-1072.
- LACK D., 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.
- LANGEFORS A., HASSELQUIST D., VON SCHANTZ T., 1998. *Extra-pair fertilizations in the Sedge Warbler*. J. Avian Biol. 29, 134-144.
- LEISLER B., WINK M., 2000. *Frequencies of multiple paternity in three Acrocephalus species (Aves, Sylviidae) with different mating systems (A. palustris, A. arundinaceus, A. paludicola)*. Ethol. Ecol. Evol. 12, 237-249.
- LEISLER B., BEIER J., STAUDTER H., WINK M., 2000. *Variation in extra-pair paternity in the polygynous Great Reed Warbler (Acrocephalus arundinaceus)*. J. Orn. 141, 77-84.
- LEISLER B., WINKLER H., WINK M., 2002. *Evolution of breeding systems in Acrocephaline warblers*. Auk 119, 379-390.
- ORIAN G., 1969. *On the evolution of mating systems in birds and mammals*. American Naturalist 103, 589-603.
- PIKE T. W., 2005. *Sex ratio manipulation in response to maternal condition in pigeons: evidence for pre-ovulatory follicle selection*. Behav. Ecol. Sociobiol. 58, 407-413.
- PIKE T. W., PETRIE M., 2003. *Potential mechanisms of avian sex manipulation*. Biol. Rev. 78, 553-574.
- ROWLEY I., RUSSELL E. M., 1997. *Fairy Wrens and Grasswrens*. Oxford University Press, Oxford.
- SCHAEFER H. M., NAEF-DAENZER B., LEISLER B., SCHMIDT V., MÜLLER J. K., SCHULZE-HAGEN K., 2000. *Spatial behaviour in the Aquatic Warbler (Acrocephalus paludicola) during mating and breeding*. J. Ornithol. 141, 418-424.
- SCHULZE-HAGEN K., FLINKS H., DYRCZ A., 1989. *Brutzeitliche Beutewahl beim Seggenrohrsänger Acrocephalus paludicola*. J. Orn. 130, 251-255.

- SCHULZE-HAGEN K., LEISLER B., BIRKHEAD T. R., DYRCZ A., 1995. *Prolonged copulation, sperm reserves and sperm competition in the Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola**. *Ibis* 137, 85-91.
- TRIVERS R. L., 1971. *The evolution of reciprocal altruism*. *Q. Rev. Biol.* 46, 35-57.
- URANO E., 1985. *Polygyny and the breeding success of the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus**. *Res. Popul. Ecol.* 27, 393-412.
- URANO E., 1992. *Early settling the following spring: a long-term benefit of mate desertion by male Great Reed Warblers *Acrocephalus arundinaceus**. *Ibis* 134, 83-86.
- WILLIAMS G. C. (red.), 1966. *Adaptation and natural selection*. Princeton University Press, Princeton.
- WINK M., DYRCZ A., 1999. *Mating systems in birds: a review of molecular studies*. *Acta Ornithologica* 34, 91-109.
- WYNNE-EDWARDS V. C. (red.), 1962. *Animal dispersion in relation to social behaviour*. Oliver & Boyd, Edinburgh. (red.)
- ZAHAVI A., ZAHAVI A. (red.), 1997. *The handicap principle*. Oxford University Press, Oxford.
- ZAJĄC, T., SOLARZ W., 2004. *Low incidence of polygyny reveals in a long term study of the Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus* in the natural wetlands of S Poland*. *Acta Orn.* 39, 83-86.

