

**Lech Stempniewicz**

Katedra Ekologii  
i Zoologii Kręgowców  
Uniwersytetu Gdańskiego  
ul. Czołgistów 46  
81-378 Gdynia

**Życie intymne ptaków \*****The private life of birds****1. Informacje ogólne****1.1. Systemy kojarzenia**

Jedną z cech wyróżniających ptaki spośród pozostałych kręgowców jest rozpowszechnienie monogamii jako systemu kojarzenia się. Preferuje ją ok. 92% gatunków (L a c k 1968). Pozostałe to gatunki poligamiczne, z przewagą ilościową poligynii (np. liczne kuraki *Galliformes*, batalion *Philomachus pugnax*, część wróblowatych, jak np. pleszka *Phoenicurus phoenicurus*, potrzeszcz *Emberiza calandra*, dziwonia *Carpodacus erythrinus*, muchołówka żałobna *Ficedula hypoleuca*) nad poliandrią (np. płatkonogi *Phalaropus* sp., długoszpony *Jacana* sp., niektóre chruściele *Rallidae*, biegusy *Calidris* sp. i brodzie *Tringa* sp.).

Swoistą mieszaniną poligynii i poliandrii jest promiskuityzm, spotykany skrajnie rzadko w postaci obligatoryjnej. U południowoamerykańskiego nandu *Rhea americana* samiec gromadzi harem składający się z 2—15 samic, które po złożeniu jaj do wspólnego gniazda (przeciętnie 28, maksymalnie do 62) przenoszą się do następnego samca, gdzie przebieg wydarzeń się powtarza. Wysiadywaniem jaj i opieką nad potomstwem zajmują się wyłącznie samce (B r u n i n g 1974).

Zmiana sytuacji ekologicznej (bazy pokarmowej, zagęszczenia, struktury płci itp.) może sprzyjać odstępstwom od dominującego u danego gatunku systemu kojarzenia się. Znane są przypadki fakultatywnego promiskuityzmu wśród gatunków poligynicznych oraz poligynii u gatunków monogamicznych (np. u białorzytki *Oenanthe oenanthe*, B r o o k e 1979; trzciniaka *Acrocephalus arundinaceus*, D y r c z 1986; świstunki *Phylloscopus sibilatrix*, pierwiosnka *P. collybita* i strzyżyka *Troglodytes troglodytes*, W e s o ł o w s k i 1987). Klasycznym przykładem braku stabilności pod tym względem jest pokrzywnica *Prunella modularis*, u której stwierdzono występowanie monogamii, poligynii i poliandrii w różnych okolicznościach ekologicznych (B i r k h e a d 1981, D a v i e s 1985).

\* Tytuł ten nawiązuje do artykułu Joanny Gliwicz publikowanego na tych samych łamach (Wiad. ekol. 34, 1988, 187—202).

## 1.2. Obowiązki rodzicielskie

W systemie poligamicznym udział partnerów płciowych w opiece nad potomstwem jest nierówny. Z reguły jeden z nich pełni całość lub większość obowiązków rodzicielskich. U gatunków poligynicznych jest to samica, a u poliandrycznych — samiec.

W systemie monogamicznym podział obowiązków jest bardziej „sprawiedliwy”. Nie oznacza to jednak, że jest zupełnie jednakowy. Wynika to zresztą z istoty różnicy płci i skrajnej nierówności nakładów samca i samicy na produkcję komórek rozrodczych. Tak więc w obrębie pary u gatunków monogamicznych dochodzi często do rozdziału obowiązków między samicę i samca. Dotyczy to budowy gniazda, wysiadywania jaj, ogrzewania małych piskląt, zdobywania pokarmu i karmienia piskląt i ewentualnie partnera, pilnowania gniazda i (gdy istnieje) całego terytorium lęgowego, opieki nad młodymi ptakami po opuszczeniu przez nie gniazda itp.

Nawet w przypadkach, w których wydawać by się mogło, że oboje rodzice w jednakowym stopniu zajmują się lęgiem, po dokładnym zbadaniu budżetu czasowego samca i samicy wychodzą na jaw różnice. Samce takich gatunków alek jak nurzyk podbielały *Uria aalge*, nurzyk polarny *U. lomvia* czy traczyk lodowy *Alle alle* biorą taki sam udział jak samice w wysiadywaniu jaja oraz w karmieniu pisklęcia, ale tylko do pewnego momentu. Na kilka dni przed opuszczeniem kolonii lęgowej przez młodego ptaka obserwuje się stopniowy wzrost udziału samców w karmieniu, aż do przejęcia całości opieki nad potomkiem podczas wylotu z kolonii i w pierwszych tygodniach pobytu na morzu (Nettleship i Birkhead 1985, Stempniowicz w druku). Samice zyskują więc bardzo cenny, szczególnie w warunkach arktycznych, czas, wcześniej rozpoczynając pierzenie się.

Wszystkie te mniej lub bardziej widoczne podziały obowiązków w obrębie pary monogamicznej w efekcie prowadzą do wyrównania nakładów obu płci ponoszonych na reprodukcję. Czasem, jak w opisanym powyżej przykładzie alek, nakłady czasu i energii samic i samców bilansują się w okresie dłuższym niż okres rozrodczy i dotyczyć mogą właśnie okresu pierzenia i wędrówek.

Nietypowa pod wieloma względami monogamia występuje u kaczek. Samiec i samica tworzą tzw. parę krótkotrwałą, rozpadającą się najczęściej na etapie wysiadywania jaj przez samicę. Samiec nie bierze udziału w opiece nad lęgiem.

W ogromnej jednak większości przypadków samce gatunków monogamicznych poświęcają bardzo wiele czasu i energii na wychowanie potomstwa, przez co obniżają własne szanse przeżycia. Zasadnicza różnica między samcem i samicą z danej pary polega tu jednak na tym, że samica na ogół zawsze (poza przypadkami pasożytnictwa gniazdowego) jest matką wychowywanych piskląt, podczas gdy samiec niekoniecznie musi być ich ojcem. Należy się zatem spodziewać istnienia jakichś gwarancji ojcostwa piskląt, w które samce tak

wiele inwestują. Koszt opieki nad cudzym potomstwem jest bowiem bardzo wysoki (Trivers 1972). Z drugiej jednak strony, równie wysoki jest zysk ze spółdzenia potomstwa, którym nie trzeba się opiekować, bo zrobi to nominalny „ojciec”. Taką szansę dają wszelkie „pozamałżeńskie” kontakty seksualne.

### 1.3. Zdrady małżeńskie

Wiele badań wykazało, że kopulacje poza parą mogą doprowadzić do zapłodnienia jaj (Burns i in. 1980, Alatalo i in. 1984, Gavin i Bollinger 1985, Jostei i in. 1985). Dokładne badania (np. na fulmarze *Fulmarus glacialis*, Hatch 1987) wykazały, że do większości pozamałżeńskich kontaktów seksualnych dochodziło z inicjatywy samicy. Ponadto zazwyczaj warunkiem inseminacji jest kooperacja samicy podczas kopulacji.

O korzyściach jakie mogą wynikać dla monogamicznych samców z kopulacji poza parą już wspomniano. Co natomiast może zyskać na nich samica? Otóż stwarzają one jej możliwość przekazania swemu potomstwu cech genetycznych samca „lepszego” niż jej własny (Trivers 1972). Samica prawdopodobnie jest w stanie ocenić wartość samca nie będącego jej partnerem z pary. W szczególności dotyczyć to może samców z najbliższego sąsiedztwa u gatunków długowiecznych, gniazdujących kolonijnie i wykazujących silne przywiązanie do miejsca gniazdowania (np. ptaki morskie). Biorąc pod uwagę zdolność do indywidualnego rozpoznawania się ptaków gniazdujących w pobliżu siebie przez wiele lat, do oceny sąsiada posłużyć może, poza jego wyglądem i zachowaniem, także jego sukces lęgowy i wynikająca z niego wierność miejscu i współmałżonkowi. Oczywiście w takiej sytuacji na ogół niemożliwe jest „odbicie” samca i utworzenie z nim pary lęgowej, ale sąsiedzki flirt jak najbardziej.

Drugą ewentualną korzyścią dla samicy z kopulacji poza parą może być zwiększenie różnorodności genetycznej własnego potomstwa (Williams 1975). Oczywiście dotyczy to gatunków tworzących wieloletnie, trwałe stadła. I wreszcie, pozamałżeńskie kontakty seksualne samicy mogą doprowadzić do pomyślnego przeprowadzenia lęgu w danym sezonie rozrodczym w przypadku, gdy własny partner jest bezpłodny bądź z innych przyczyn (np. częste wśród ptaków wodnych uszkodzenia kończyn dolnych utrudniające bądź uniemożliwiające kopulacje) niezdolny do zapłodnienia (Hatch 1987).

### 1.4. Pilnowanie samicy

Z przedstawionych powyżej względów wynika, że samce gatunków monogamicznych winny dążyć do jak najdokładniejszego pilnowania własnej samicy przed obcymi samcami, a jednocześnie do wykorzystywania każdej nadarzającej się okazji do „skoku w bok”. Oczywiście te dwie strategie zachowania się samców tylko wyjątkowo dają się ze sobą pogodzić. Najczęściej jedno

odbywa się kosztem drugiego. U gatunków, u których pilnowanie samicy przez samca jest silnie rozwinięte, w nikłym procencie dochodzi do kontaktów seksualnych poza parą. I odwrotnie, u gatunków gdzie samce nie pilnują samic, „zdrady małżeńskie” są na porządku dziennym.

Pilnowanie samicy można w uproszczeniu określić jako nieodstępowanie jej przez samca z pary w ciągu całego jej okresu płodności i tym samym wyeliminowanie możliwości zapłodnienia jej przez obcego samca. Zachowanie takie jest bardzo rozpowszechnione wśród ptaków, tylko u nielicznych gatunków stwierdzono, że nie występuje ono w ogóle. Z najpospolitszych, łatwo zauważalnych przykładów pilnowania samic wymienić można gołębie *Columbiformes* i blaszkodziobe *Anseriformes* (łabędzie, gęsi, kaczki).

Wszystkie gatunki, u których samce nie pilnują samic należą do dwóch kategorii taksonomiczno-ekologicznych. Są to ptaki drapieżne *Falconiformes* oraz ptaki gniazdujące kolonijnie. U obu tych grup brak jest obiektywnych warunków umożliwiających efektywne pilnowanie samicy przez samca. Konieczność pilnowania miejsc gniazdowania przy występującym na ogół ich deficycie i w związku z tym silnej konkurencji oraz konieczność zdobywania pożywienia w dużej odległości od gniazda wymusza rozdzielenie tych dwóch obowiązków w czasie pomiędzy samca i samicę. W rezultacie szanse upilnowania samicy przed pozamałżeńskimi kontaktami seksualnymi są niewielkie i częstotliwość tego typu kontaktów jest u tych dwóch grup gatunków ptaków rzeczywiście wysoka. Wysokie jest zatem również ryzyko zostania „rogaczem”, tzn. wychowywania cudzego potomstwa.

W jaki więc sposób samce gatunków ptaków drapieżnych oraz gniazdujących kolonijnie mogą zapewniać sobie ojcostwo wychowywanego potomstwa? Otóż wydaje się, że alternatywnym do pilnowania samicy sposobem jest wysoka częstotliwość kopulacji w obrębie pary. Przemawia za tym wiele danych, które zostaną przedstawione w dalszej części artykułu.

### 1.5. Kopulacje wymuszone

Odmienną kategorię tworzą te gatunki ptaków, u których mimo pilnowania samicy przez samca dochodzi do regularnych pozamałżeńskich kontaktów seksualnych na drodze gwałtu. Grupę, w obrębie której zjawisko to jest rozpowszechnione i tym samym dość dobrze poznane są kaczki (McKinney i in. 1983).

Do gwałtów może dochodzić też w obrębie pary. Dzieje się tak zazwyczaj w bezpośrednim następstwie kontaktu (dobrowolnego bądź wymuszonego) samicy z obcym samcem lub gdy tylko taka możliwość miała miejsce. Zostało to zaobserwowane u wielu gatunków kaczek (Barash 1977, McKinney i Stolen 1982, Mock 1983, Afton 1985), ptaków krukowatych *Corvidae* (Goodwin 1955, Wittenberg 1968), wróbla domowego *Passer domesticus* i jaskółki dymówki *Hirundo rustica* (Birkhead i in. 1987). U kilku

innych gatunków (gąsiorek *Lanius collurio*, sikora uboga *Parus palustris* i myszołów *Buteo buteo*) zauważono wymuszone na własnej partnerce kopulacje w następstwie jedynie wtargnięcia obcego samca w obręb terytorium gniazdowego danej pary (Morley 1949, Melde 1983, Birkhead i in. 1987).

Do tej samej kategorii przypadków zaliczyć można tendencję do natychmiastowych kopulacji mających miejsce bezpośrednio po zakończeniu rozłąki (z różnych przyczyn) samca i samicy z pary. Takie zachowanie udokumentowano m.in. u zeberki *Peophila guttata*, nurzyka podbielałego, alki krzywnosej *Alca torda*, czajki *Vanellus vanellus* (Butterfield 1970, Birkhead 1978).

#### 1.6. Przechowywanie spermy

Stosunkowo niedawno opisanym u ptaków zjawiskiem (znanym od dawna u owadów) jest zdolność do długotrwałego przechowywania w drogach rozrodczych samicy zdolnej do zapłodnienia spermy (Tienhoven 1983). Gromadzona jest ona w specjalnych gruczołach w maciczno-pochwowym odcinku jajowodu. Okres przechowywania jest zróżnicowany i zawiera się (u różnych gatunków) w przedziale 6—45 dni. Wartości maksymalne to 60 dni u petrelika szarolicego *Pterodroma macroptera* (Imber 1976) i 72 dni u indyka *Meleagris gallopavo* (Elder i Weller 1954). Ten ostatni przypadek dość długo uważany był nawet za dowód występowania dzieworództwa u ptaków.

Zdolność do gromadzenia i magazynowania spermy ma szczególnie duże znaczenie dla ptaków oceanicznych. U większości gatunków z rzędu rurkonosych *Procellariiformes* samiec i samica spotykają się w kolonii lęgowej dość przypadkowo w okresie poprzedzającym składanie jaj. Oba ptaki w dużym stopniu rozmijają się ze sobą, na zmianę żerując po kilka tygodni w morzu i pilnując miejsca na gniazdo. Kopulacje, które mają miejsce podczas takich sporadycznych spotkań w kolonii lęgowej, nie zawsze przypadają na okres optymalnej płodności samicy. U fulmara częstotliwość kopulacji osiąga swe maksimum na 24 dni przed złożeniem jaja, tj. tuż przed opuszczeniem kolonii lęgowej przez samice udające się na ok. 3-tygodniowe, nieprzerwane żerowanie na otwartym oceanie, absolutnie niesłusznie zwane miesiącem miodowym (Hatch 1987). Samice niektórych albatrosów, jak np. *Diomedea melanophris* i *D. chrysostoma*, spędzają wspólnie z samcem zaledwie 1 dzień w kolonii lęgowej w okresie poprzedzającym składanie jaj (Astheimer i in. 1985).

Drugą grupą ptaków, dla których przechowywanie spermy w drogach rodnych samicy ma doniosłe znaczenie są kuraki. U wielu gatunków bowiem samice odwiedzają samca na tokowisku, kopulują 1—2 razy, poczem oddalają się, wyszukują miejsce na gniazdo i składają często po kilkanaście jaj. Oczywiście składanie jaj trwa odpowiednio długo (zazwyczaj 1 jajo na dobę) i na ogół wszystkie jaja są zapłodnione (Lake 1975, Tienhoven 1983).

W trakcie magazynowania stopniowo obniża się żywotność plemników i tym samym ich zdolność do zapłodnienia. Pisklęta pochodzące z jaj zapłodnionych długo przechowywaną sperma charakteryzują się niską wykluwalnością i podwyższoną śmiertelnością po wykluciu (L o d g e i in. 1971). Wynika z tego, że z każdą następną inseminacją rosnać powinno prawdopodobieństwo zapłodnienia komórek jajowych przez plemniki podczas tej inseminacji dostarczone. Stara sperma zostaje bowiem zdevaluowana bądź zastąpiona przez świeżą (C o m p t o n i in. 1978, C h e n g i in. 1983). Prawdopodobieństwo ojcostwa jest na ogół proporcjonalne do liczby inseminacji danego samca w przypadku, gdy samica w tym samym czasie kopuluje z więcej niż jednym samcem (M a r t i n i in. 1974). Podobną zależność stwierdzono u niektórych ssaków (D e w s b u r y 1984), a także u owadów (T h o r n h i l l i A l c o c k 1983).

Pojedyncza, ostatnia w kolejności inseminacja obcego samca nie musi zatem wcale doprowadzić do zapłodnienia samicy. W gruczołach, gdzie przechowywana jest sperma, dochodzi bowiem do mieszania się nowych i już poprzednio zdeponowanych plemników. Zdecydowanie osłabia to przewagę ostatniego, kopulującego samca. Wyraźną przewagę uzyskuje on wówczas, gdy posiada dłuższy, wyłączny dostęp do danej samicy i tym samym możliwość wielokrotnych kopulacji. W takim przypadku zapewnia on swe ojcostwo zdecydowanej większości potomstwa (W a r r e n i K i l p a t r i c k 1929, C o m p t o n i in. 1978, C h e n g i in. 1983).

Nadzwyczaj specyficzne zachowanie zwiększające prawdopodobieństwo własnego ojcostwa zaobserwowano u samców pokrzywnicy. Dziobią one okolice kloaki samicy, co powoduje wydalenie przez nią pakietu plemników ostatniego z samców z jakim kopulowała (D a v i e s 1983).

## 2. Prezentacja hipotez

### 2.1. Wprowadzenie

Bogactwo zachowań seksualnych ptaków, w niniejszej pracy jedynie zasygnalizowane i ograniczone przede wszystkim do zachowania kopulacyjnego, wymaga uporządkowania i zrozumienia ich sensu biologicznego. Kilka hipotez próbujących sprostać tym wymogom zostanie tutaj zaprezentowanych.

### 2.2. Hipoteza zapłodnienia

Jest to niewątpliwie tradycyjna hipoteza zakładająca, że kopulacje u ptaków występują tylko tak często, jak to jest konieczne dla zapłodnienia jaj. Należałoby się zatem spodziewać korelacji pomiędzy częstotliwością kopulacji i wielkością zniesienia, a u gatunków o podobnej wielkości zniesienia także zbliżonej liczby kopulacji.

Dostępne w literaturze dane przeczą tym przewidywaniom. Samica gołębiarza *Accipiter gentilis* kopuluje 400—600 razy w okresie poprzedzającym złożenie 3 jaj (H o l s t e i n 1942). Dla kontrastu, samica skowronka polnego *Alauda arvensis* składająca 4 jaja w zniesieniu kopuluje zaledwie 1 raz (D e l i u s 1963). U głuptaka *Sula bassana*, składającego jedno jajo, zaobserwowano ponad 100 kopulacji (N e l s o n 1965), a u sroki *Pica pica*, składającej 6 jaj, zaledwie 3 kopulacje (B i r k h e a d 1982).

Jak wynika z eksperymentów i obserwacji terenowych, jedna inseminacja może wystarczyć do zapłodnienia całego, nawet dużego (jak w przypadku kuraków) zniesienia (L a k e 1975). W świetle powyższych faktów hipotezę zapłodnienia należy odrzucić.

### 2.3. Hipoteza więzi w obrębie pary

Zakłada ona, że jedna bądź kilka zaledwie kopulacji zapewnia zapłodnienie jaj, a wszystkie pozostałe służą głównie formowaniu się i podtrzymywaniu więzi w obrębie pary (N e l s o n 1965, N e w t o n 1979). U niektórych gatunków mogą ponadto stymulować rozwój gonad (B r o w n 1967, E r i c k s o n i Z e n o n e 1976). Wynika stąd, że przynajmniej niektóre kopulacje winny mieć miejsce poza okresem płodności samicy i/lub poza okresem zdolności samca do inseminacji.

Z danych literaturowych wynika, że niektóre gatunki ptaków łączą się w pary i podejmują kopulacje w okresie poprzedzającym składanie jaj o ponad 45 dni, co wykracza poza okres przechowywania spermy w drogach rodnych samicy. Do rekordzistów pod tym względem należy nurzyk podbielały (170 dni, B i r k h e a d 1978), wiele gatunków kaczek (ok. 120 dni, C r a m p i S i m m o n s 1977) i głuptak (90 dni, N e l s o n 1965). Oczywiście kopulacje te nie prowadzą nawet do inseminacji w związku z regresem gonad u samców w tym okresie.

U takich gatunków jak płomykówka *Tyto alba*, wróbel domowy czy sęp *Gyps coprotheres* zaobserwowano kopulacje podczas inkubacji jaj i wychowywania piskląt (S u m m e r s - S m i t h 1963, B u n n i W a r b u r t o n 1977, R o b e r t s o n 1985). U warugi kasztanowatej *Scopus umbretta* oba ptaki z pary, zresztą w naprzemiennej konfiguracji, podejmują wielokrotnie pseudokopulacje (nie dochodzi do kontaktu kloak) w różnorodnych sytuacjach stresowych. Częste kopulacje w obrębie pary mogą przyczyniać się do osłabienia wzajemnej agresji ptaków, przybierającej wysokie wartości w początkowej fazie okresu lęgowego (L o r e n z 1972). Wszystkie opisane wyżej przypadki podtrzymują hipotezę więzi socjalnej pomiędzy ptakami w obrębie pary.

Alternatywne wyjaśnienie podejmowania „przedwczesnych” kopulacji przez ptaki monogamiczne przedstawione zostało przez L u m p k i n (1983). U sierpówki obrożnej *Streptopelia risoria* samice zabiegają o kopulacje w okresie

kiedy niemożliwe jest zapłodnienie jaj, biorąc pod uwagę nawet okres przechowywania spermy. Autorka interpretuje to zachowanie samic jako „oszustwo matrymonialne” wprowadzające w błąd partnera z pary co do ich aktualnego stanu reprodukcyjnego i tą drogą wymuszanie wcześniejszego, a tym samym wydłużonego okresu pilnowania. Samica gromadząca dodatkową energię niezbędną do wyprodukowania jaj korzysta więc przez dłuższy okres ze wzmożonej czujności i ochrony samca — nie tylko przed napastliwością innych samców, ale także przed drapieżnikami.

#### 2.4. Hipoteza presji drapieżniczej

Zakłada ona, że częstotliwość i czas trwania kontaktów seksualnych uzależnione są od ryzyka na jakie narażony jest dany gatunek ptaka ze strony drapieżników. Tam, gdzie to ryzyko jest wysokie, kopulacje winny być rzadsze i krócej trwające oraz odwrotnie.

Ptaki gniazdujące kolonijnie, uważane za mniej narażone ze strony drapieżników niż gniazdujące pojedynczo, wykazują statystycznie wyższą częstotliwość kopulacji. Nie można jednak wykluczyć, że służy to bardzo ważnej, z ekologicznego punktu widzenia, synchronizacji rozrodu. Ponadto nie stwierdzono związku pomiędzy sposobem gniazdowania (kolonijnym bądź pojedynczym) a przeciętnym czasem trwania kopulacji (Birkhead i in. 1987).

Przy założeniu odwrotnej zależności pomiędzy rozmiarami ciała ptaków i stopniem zagrożenia ze strony drapieżników należałoby się spodziewać (w myśl prezentowanej hipotezy) wyższej częstotliwości i dłuższego czasu trwania kopulacji u gatunków większych. Zależność taka rzeczywiście ma miejsce, przy czym jeśli chodzi o częstotliwość kopulacji, to przybiera ona wartości istotne statystycznie (Birkhead i in. 1987).

Wśród gatunków zakrytogniazdowych (składających jaja w dziuplach, norach, szczelinach skalnych itp.) wyższy procent gniazdujących pojedynczo (jako bardziej narażonych na drapieżnictwo) powinien kopulować w gniazdach, w porównaniu z gniazdującymi kolonijnie (bardziej bezpiecznymi). Stwierdzono jednak istotną statystycznie przeciwną zależność (Birkhead i in. 1987).

Biorąc pod uwagę najczęściej ranną, a czasem też wieczorną aktywność łowiecką większości drapieżników (Glutz von Blotzheim i in. 1971—1977, Ratcliffe 1980), należałoby oczekiwać natężenia kontaktów seksualnych ptaków w innych niż te porach doby, kiedy ryzyko zaskoczenia przez drapieżcę jest mniejsze. Wyniki zebrane dla 30 gatunków (28 rodzajów) przeczą tym oczekiwaniom. Zdecydowana większość analizowanych gatunków wykazywała poranny szczyt aktywności seksualnej, względnie i poranny, i wieczorny (Birkhead i in. 1987).

Weryfikacja hipotezy drapieżnictwa nie jest satysfakcjonująca, część danych



ją podtrzymuje, a część jej przeczy. Nasuwają się tu jednak pewne wątpliwości natury metodycznej, dotyczące formułowania przewidywań wypływających z hipotezy. Sprawą zasadniczą dla weryfikacji tej hipotezy jest ocena skali i ważności presji drapieżniczej w każdym analizowanym przypadku. Prosta zależność rozmiarów ciała i presji drapieżniczej tylko z trudem może być przyjęta. W grę wchodzi tu bowiem wiele znaczących czynników, nie związanych lub słabo związanych z rozmiarami, jak umiejętności lokomotoryczne, stopień rozwoju zmysłów, ubarwienie maskujące, zachowanie się o znaczeniu antydrapieżniczym, rodzaj zajmowanego siedliska, relacje ilościowe: drapieżca-ofiara, realizowana strategia życiowa i wiele innych. Często różne populacje tego samego gatunku znacząco różnią się śmiertelnością powodowaną przez drapieżniki. Znanych jest kilka grup ptaków o stosunkowo dużych rozmiarach ciała (np. gołębie, kaczki, kuraki), stanowiących pospolite ofiary wielu ptaków i ssaków drapieżnych. Ponadto, główną przyczyną śmiertelności populacji wielu grup ptaków są czynniki środowiskowe a nie drapieżnictwo.

Także przyjęte w jednym z przewidywań tej hipotezy wyższe zagrożenie ze strony drapieżników dla gatunków gniazdujących pojedynczo niż dla gatunków kolonijnych wcale nie jest oczywiste. Nie ulega wątpliwości, że grupa osobników ma przewagę nad pojedynczym, jeśli chodzi o wykrywanie napastnika, ale tak samo nie ulega wątpliwości, że sama wykrywana jest przez niego zdecydowanie łatwiej. Tak więc drapieżcy ściągają w sąsiedztwo wszelkiego typu skupisk ptaków, tym samym odciążając te, które rozmieszczone są pojedynczo. I znowu szereg czynników (w tym przedstawione wcześniej) decyduje o rozmiarach i znaczeniu presji drapieżniczej w poszczególnych, konkretnych przypadkach. Przyjęte wcześniej założenie o większym bezpieczeństwie gatunków kolonijnych nie musi być zatem prawdziwe, tak samo jak i oparte na nim przewidywania.

## 2.5. Hipoteza „handlu wymiennego” i oceny kondycji samca

Jest to koncepcja usiłująca wiązać częstotliwość kopulacji u niektórych gatunków ptaków z częstotliwością przynoszenia pokarmu dla samicy przez samca na etapie poprzedzającym składanie jaj, a także często podczas ich inkubowania. Zachowanie to (ang. courtship feeding) jest dość rozpowszechnione i występuje np. u wielu rybitw *Sternidae*, mew *Laridae*, sów *Strigidae*, czy dziennych ptaków drapieżnych *Accipitridae*.

Kopulacje u tych gatunków, a raczej ich część, odbywają się na zasadzie „handlu wymiennego” za pokarm. Stąd dalszy ciąg rozumowania jest taki, że na podstawie częstotliwości dostarczania pokarmu przez samca, czyli jego umiejętności łowieckich, samica może go ocenić jako partnera w opiece nad lęgiem.

Koncepcja ta budzi jednak szereg wątpliwości. Przede wszystkim z założenia pozbawiona jest waloru uniwersalności, bowiem tylko część gatunków

zachowuje się w opisany wyżej sposób. Ponadto, u dziennych i nocnych ptaków drapieżnych częstotliwość kopulacji wielokrotnie przewyższa częstotliwość karmienia samicy i tym samym nie pozostaje z nią w związku liczbowym (Holstein 1944, 1950).

Zakładając nawet możliwość oceny samca przez samicę według częstotliwości dostarczania przez niego pokarmu, co przecież wymaga upływu określonego czasu, jest już z reguły za późno na zmianę partnera (gdy aktualny się nie sprawdza), przynajmniej w danym sezonie lęgowym. Ponadto, fakt że samiec przynosi mało pokarmu jest nie tyle podstawą oceny jego umiejętności łowieckich (samica nie dysponuje danymi porównawczymi), co raczej oceny zasobów pokarmowych i ich dostępności w konkretnym miejscu i czasie.

Nie jest najprawdopodobniej uzasadniona także koncepcja próbująca tłumaczyć bardzo wysoką częstotliwość kopulacji u niektórych gatunków ptaków jako miarę stosowaną przez samice do oceny wartości samców. Byłoby to uzasadnione wówczas, gdyby samice zabiegały o kopulacje u samców, a nie odwrotnie, jak jest w rzeczywistości (poza specyficznymi, odosobnionymi przypadkami).

## 2.6. Hipoteza konkurencji spermy

Mówi ona, że częstotliwość kopulacji uzależniona jest od ryzyka występowania zdrad małżeńskich u danego gatunku. Jak już wspomniano wcześniej, kontakty seksualne poza parą mogą prowadzić do zapłodnienia jaj, a liczba inseminacji danego samca stoi w związku z prawdopodobieństwem zapłodnienia jaj jego plemnikami. W związku z tym, wszędzie tam gdzie ryzyko kopulacji pozamałżeńskich jest duże, powinna występować również wysoka częstotliwość kopulacji w obrębie pary. Pozwalałoby to na zapewnienie swego ojcostwa wychowywanemu potomstwu poprzez zastępowanie bądź zdewaluowanie spermy możliwego konkurenta przechowywanej w drogach rozrodczych samicy.

Omawiana hipoteza przewiduje wysoką częstotliwość kopulacji u gatunków, u których samce nie są w stanie strzec samicy podczas jej okresu płodności oraz tam, gdzie mimo pilnowania, regularnie mają miejsce gwałty pozamałżeńskie (Alexander 1974, Birkhead 1979, Gladstone 1979, McKinney i in. 1983). Przewidywanie to znajduje potwierdzenie w faktach. Rzeczywiście, wysoka częstotliwość kopulacji charakterystyczna jest dla gatunków kolonijnych i ptaków drapieżnych, u których to grup samce nie pilnują samic efektywnie, oraz dla kaczek, gdzie na porządku dziennym są gwałty pozamałżeńskie (Birkhead i in. 1987).

Istnieje ponadto szereg faktów dodatkowych podtrzymujących hipotezę konkurencji spermy. Należy do nich wysoka częstotliwość kopulacji obserwowana u gatunków poliandrycznych (gdzie większa liczba samców ma kontakty seksualne z jedną samicą) w porównaniu z gatunkami poligynicznymi

i monogamicznymi. Podobnie może być interpretowana, wspomniana wcześniej, tendencja do podejmowania kopulacji z własną samicą (przybierająca często formę gwałtu) natychmiast po jej kontakcie seksualnym (dobrowolnym lub wymuszonym) z obcym samcem, lub gdy tylko taka możliwość zaistniała teoretycznie (np. po wtargnięciu obcego samca na terytorium lęgowe pary, czy po zakończeniu rozłąki samca i samicy).

Również zgodne z przewidywaniami tej hipotezy jest zachowanie seksualne samców (np. u fulmara, H a t c h 1987), u których zaobserwowano istotnie wyższą liczbę inseminacji przypadających na jedną kopulację pozamałżeńską w porównaniu z kopulacjami w obrębie pary. Zwiększając w ten sposób udział własnej spermy w drogach rozrodczych samicy obcy samiec zwiększa swe szanse na zapłodnienie jaj. Tą drogą rekompensuje do pewnego stopnia małą liczbę kopulacji jakie jest w stanie odbyć z samicami spoza pary, w porównaniu z ich prawowitymi partnerami.

Wśród gatunków wykazujących zarówno kolonijny jak i pojedynczy sposób gniazdowania (jak np. dymówka, czy wąsatka *Panurus biarmicus*) odnotowano znacznie częstsze kopulacje (w obrębie pary i poza nią) w populacjach kolonijnych (K o e n i g 1952, M o l l e r 1985). Analogiczne różnice zauważono u nurzyków podbielałych i rudzików *Erithacus rubecula* gniazdujących w wysokim i niskim zagęszczeniu (B i r k h e a d i n. 1987). Poliandryczne pokrzywnice kopulowały znacznie częściej niż monogamiczne (D a v i e s 1985).

Wspomniana przy omawianiu hipotezy presji drapieżniczej tendencja wśród gatunków kolonijnych do kopulacji w zakrytych gniazdach znajduje swoje wytłumaczenie na gruncie hipotezy konkurencji spermy. Otóż przy takim zachowaniu okres płodności samicy może ujść uwadze sąsiednich samców, a ponadto stanowi to dodatkowe zabezpieczenie przed kopulacjami pozamałżeńskimi. Utrudnia również dość powszechny wśród ptaków kolonijnych zwyczaj przeszkadzania w kopulacji praktykowany przez obecne przy niej samce. Zwyczaj ten interpretować należy jako przejaw konkurencji pomiędzy samcami (S n o w 1958, T r a i l 1985).

Koguty *Gallus gallus* dominujące w stadzie utrudniają bądź uniemożliwiają inseminację kogutom podporządkowanym poprzez bezpośredni atak na kopulującego samca niższej rangi. Zachowanie to przybiera znacznie na sile późnym popołudniem, kiedy zapłodnienie kur jest najbardziej prawdopodobne. U kogutów podporządkowanych zaobserwowano natomiast znaczną redukcję ceremoniału zalotów (taniec okrężny), lekceważenie braku przyzwolenia kur na kopulację (przykucania) oraz wielokrotne inseminacje przypadające na każdy taki gwałt (o ile nie zostanie udaremniiony przez dominującego samca) (C h e n g i B u r n s 1988).

Jak już wspomniano wcześniej, dobowy rozkład częstotliwości kopulacji (ze szczytem porannym i czasem drugim, wieczornym), nie zgadza się z przewidywaniami hipotezy presji drapieżniczej. Z badań nad drobiem wynika, że

zapłodnienie ma miejsce zwykle w trakcie 30 min. owulacji występującej w ciągu 2 godzin po złożeniu poprzedniego jaja (S t u r k i e 1970, H o w a r t h 1974). Hipoteza konkurencji spermy przewiduje, że szczyt częstotliwości kopulacji winien mieć miejsce właśnie w tym czasie, tj. praktycznie w godzinach wczesnorannych, kiedy większość gatunków ptaków składa jaja. Jak już wspomniano powyżej, tak właśnie przedstawia się szczyt częstotliwości kopulacji u większości gatunków ptaków. Wieczorny szczyt, odnotowany u niektórych gatunków, może być korzystny gdy owulacja u samic ma miejsce bardzo wcześnie rano, przed początkiem aktywności ptaków.

### 3. Uwagi końcowe

Kontrolę nad liczbą, częstotliwością, terminem podjęcia i czasem trwania kopulacji u ptaków sprawuje, jak się wydaje, na ogół samica. Tak jest u gatunków poligynicznych i poliandrycznych, a także w większości przypadków u gatunków monogamicznych. Wyjątek stanowią tu oczywiście gwałty, zarówno pozamałżeńskie jak i odbywające się w obrębie pary.

Wysoka częstotliwość kopulacji, którą można uznać za alternatywną w stosunku do pilnowania samicy strategię reprodukcyjną samców, pozwala na zwiększenie prawdopodobieństwa ich ojcostwa i minimalizuje ryzyko opieki nad cudzym potomstwem. Jest zatem niewątpliwie korzystna dla samców. W sposób pośredni może być również korzystna dla samic, przynajmniej wszędzie tam gdzie są one uzależnione od pomocy samca w opiece nad lęgiem.

Prawdopodobieństwo i stopień zaangażowania się samca w obowiązki rodzicielskie zależą bowiem może od stopnia pewności co do ojcostwa potomstwa, jakim ma się zajmować. Zdają się to potwierdzać obserwacje nad poliandrycznymi pokrzywnicami, u których stwierdzono uzależnienie pomocy jaką uzyskiwała samica w wychowywaniu piskląt od różnych samców, od liczby kopulacji jaką odbyła z każdym z nich (D a v i e s 1985).

W świetle przedstawionych w niniejszym artykule danych dotyczących zachowania kopulacyjnego ptaków najbardziej udokumentowana wydaje się hipoteza konkurencji spermy. Na jej gruncie można wytłumaczyć niemal wszystkie fakty, nawet te, które są zgodne z innymi, zaprezentowanymi hipotezami. Niektóre hipotezy nie wykluczają się wzajemnie, a nawet mogą uzupełniać się w objaśnianiu zachowań seksualnych ptaków. Wskazuje na to m.in. fakt, że podczas gdy część kopulacji w obrębie pary ma miejsce poza okresem płodności samicy, służąc celom społecznym (zgodnie z hipotezą więzi socjalnej), to kopulacje pozamałżeńskie przypadają wyłącznie na okres kiedy samica może zostać zapłodniona (zgodnie z hipotezą konkurencji spermy) (B i r k h e a d w druku).

Oczywiście hipoteza konkurencji spermy (podobnie jak i doboru krewniczego) jest pochodną ogólnej teorii socjobiologicznej, sformułowanej przez

Wilsona (1975). Niektóre formy zachowań seksualnych ptaków, nie dające się wyjaśnić wyłącznie na gruncie tej hipotezy, można interpretować jako przejawy doboru krewniaczego.

U różnych gatunków z rzędu kuraków obserwuje się wyraźne osłabienie bądź nawet brak konkurencji o samice pomiędzy blisko spokrewnionymi ze sobą samcami (braćmi, kuzynami). Młociane samce dzikich indyków tworzą grupy braterskie na całe życie, w ramach których wspierają się wzajemnie podczas konfliktów z obcymi samcami. Jednak przywilej kopulowania z samicami (niejako w imieniu całego rodzeństwa) ma tylko jeden, dominujący osobnik (Watts i Stokes 1971). W przypadku blisko spokrewnionych kogutów, osłabienie konkurencji o samice przejawia się m.in. w braku ingerencji ze strony dominującego osobnika podczas kopulacji niższych rangą braci (Cheng i Burns 1988). Podobne zachowanie stwierdzono również u przepiórki *Coturnix coturnix* (Bateson 1982).

Biorąc pod uwagę ograniczoną liczbę danych ilościowych dotyczących zachowania seksualnego ptaków należy poprzestać na zaprezentowaniu jedynie rozmaitych hipotez próbujących to zachowanie wyjaśnić. Jak na razie za wcześnie jeszcze na ostateczne rozstrzygnięcia.

## Piśmiennictwo

- Afton A. D. 1985 — Forced copulation as a reproductive strategy of male lesser scaup: A field test of some predictions — *Behaviour*, 92: 146—167.
- Alatalo R. V., Gustafsson L., Lundberg A. 1984 — High frequency of cuckoldry in pied and collared flycatchers — *Oikos*, 42: 41—47.
- Alexander R. D. 1974 — The evolution of social behaviour — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5: 324—383.
- Astheimer L. B., Prince P. A., Grau C. R. 1985 — Egg formation and the pre-laying period of black-browed and grey-headed albatrosses *Diomedea melanophris* and *D. chrysostoma* at Bird Island, South Georgia — *Ibis*, 127: 523—529.
- Barash D. P. 1977 — Sociobiology of rape in mallards (*Anas platyrhynchos*): responses of the mated male — *Science*, 197: 788—789.
- Bateson P. P. G. 1982 — Preferences for cousins in Japanese quail — *Nature*, 295: 236—237.
- Birkhead M. E. 1981 — The social behaviour of the dunnock *Prunella modularis* — *Ibis*, 123: 75—84.
- Birkhead T. R. 1978 — Behavioural adaptations to high density nesting in the common guillemot *Uria aalge* — *Anim. Behav.* 26: 321—331.
- Birkhead T. R. 1979 — Mate guarding in the magpie *Pica pica* — *Anim. Behav.* 27: 866—874.
- Birkhead T. R. 1982 — Timing and duration of mate-guarding in magpies *Pica pica* — *Anim. Behav.* 30: 277—283.
- Birkhead T. R. (w druku) — Behavioural aspects of sperm competition in birds — *Adv. Study Behav.*
- Birkhead T. R., Atkin L., Moller A. P. 1987 — Copulation behaviour of birds — *Behaviour*, 101: 101—138.
- Brooke M. L. 1979 — Differences in the quality of territories held by wheatears (*Oenanthe oenanthe*) — *J. anim. Ecol.* 48: 21—32.

- Brown R. G. B. 1967 — Courtship behaviour in the lesser black-backed gull *Larus fuscus* — Behaviour, 29: 122—153.
- Bruning D. F. 1974 — Social structure and reproductive behaviour in the Greater Rhea — Living Bird, 13: 251—294.
- Bunn D. S., Warburton A. B. 1977 — Observations on breeding barn owls — Br. Birds, 70: 246—256.
- Burns J. T., Cheng K. M., McKinney F. 1980 — Forced copulation in captive mallards. I. Fertilization of eggs — Auk, 97: 857—879.
- Butterfield P. A. 1970 — The pair bond in the zebra finch (W: Social behaviour in birds and mammals. Red. J. H. Crook) — Academic Press, London, 249—294.
- Cheng K. M., Burns J. T. 1988 — Dominance relationship and mating behavior of domestic cocks — a model to study mate-guarding and sperm competition in birds — Condor, 90: 697—704.
- Cheng K. M., Burns J. T., McKinney F. 1983 — Forced copulation in captive mallards. III. Sperm competition — Auk, 100: 302—310.
- Compton M. M., van Krey H. P., Siegel P. B. 1978 — The filling and emptying of the uterovaginal sperm-host glands in the domestic hen — Poult. Sci. 57: 1696—1700.
- Cramp S., Simmons K. E. L. 1977 — Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. Vol. II — Oxford Univ. Press, Oxford.
- Davies N. B. 1983 — Polyandry, cloaca-pecking and sperm competition in dunlocks — Nature, 302: 334—336.
- Davies N. B. 1985 — Cooperation and conflict among dunlocks, *Prunella modularis*, in a variable mating system — Anim. Behav. 33: 628—648.
- Delius J. D. 1963 — Das Verhalten der Feldlerche — Z. Tierpsychol. 20: 297—348.
- Dewsbury D. A. 1984 — Sperm competition in muroid rodents (W: Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Red. R. L. Smith) — Academic Press, New York, 168—181.
- Dyrce A. 1986 — Factors affecting facultative polygyny and breeding results in Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) — J. Ornithol. 127: 447—461.
- Elder W. H., Weller M. W. 1954 — Duration of fertility in the domestic mallard hen after isolation from the drake — J. Wildl. Manage. 18: 495—502.
- Erickson C. J., Zenone P. G. 1976 — Courtship differences in male ring doves: Avoidance of cuckoldry? — Science, 192: 1353—1354.
- Gavin T. A., Bollinger E. K. 1985 — Multiple paternity in a territorial passerine: the bobolink — Auk, 102: 550—555.
- Gladstone D. E. 1979 — Promisquity in colonial monogamous birds — Am. Nat. 114: 545—557.
- Glutz von Blotzheim V. N., Bauer K. M., Bezzel E. 1971—1977 — Handbuch der Vogel Mitteleuropas — Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- Goodwin D. 1955 — Some observations on the reproductive behaviour of rooks — Br. Birds, 48: 97—107.
- Hatch S. A. 1987 — Copulation and mate guarding in the northern fulmar — Auk, 104: 450—461.
- Hollstein V. 1942 — Duehogen, *Astur gentilis dubius* (Sparman) — Hirschsprung, Copenhagen.
- Hollstein V. 1944 — Hvepsevaagen, *Pernis apivorus apivorus* (L.) — Hirschsprung, Copenhagen.
- Hollstein V. 1950 — Spurvehogen, *Accipiter nisus* (L.) Hirschsprung, Copenhagen.
- Howarth B. 1974 — Transport of spermatozoa in the reproductive tract of turkey hens — Poult. Sci. 50: 1—84.
- Imber M. J. 1976 — Breeding biology of the grey-faced petrel *Pterodroma macroptera gouldi* — Ibis, 118: 51—64.
- Joste N., Ligon J. D., Stacey P. B. 1985 — Shared paternity in the acorn woodpecker (*Melanerpes formicivorus*) — Behav. Ecol. Sociobiol. 17: 39—41.

- Koenig O. 1952 — Das Aktionssystem der Bartmeise (*Panurus biarmicus*) — Ökol. Zool. Z. 3: 1—82.
- Lack D. 1968 — Ecological adaptations for breeding in birds — Methuen, London.
- Lake P. E. 1975 — Gamete production and the fertile period with particular reference to domesticated birds — Symp. zool. Soc. Lond. 35: 225—244.
- Lodge J. R., Fechheimer N. S., Jaap R. G. 1971 — The relationship of in vivo sperm storage interval to fertility and embryonic survival in the chicken — Biol. Reprod. 5: 252—257.
- Lorenz K. 1972 — Tak zwane zło — PIW, Warszawa.
- Lubche W., Furrer R. 1985 — Die Wacholderdrossel — A. Ziemsen, Wittenberg, Lutherstadt.
- Lumpkin S. 1983 — Female manipulation of male avoidance of cuckoldry behaviour in the ring dove (W: Social behaviour of female vertebrates. Red. S. K. Wasser) — Academic Press, London, 91—112.
- Martin P. A., Reimers T. J., Lodge J. R., Dziuk P. J. 1974 — The effect of ratios and numbers of spermatozoa mixed from two males on the proportion of offspring — J. Reprod. Fertil. 39: 251—258.
- McKinney F., Derrickson S. R., Minneau P. 1983 — Forced copulation in waterfowl — Behaviour, 86: 250—294.
- McKinney F., Stolen P. 1982 — Extra-pair bond courtship and forced copulation among captive green-winged teal (*Anas crecca carolinensis*) — Anim. Behav. 30: 461—474.
- Melde M. 1983 — Der Mausebuzard — A. Ziemsen, Wittenberg, Lutherstadt.
- Mock D. W. 1983 — On the study of avian mating systems (W: Perspectives in ornithology. Red. A. H. Brush, G. A. Clark) — Cambridge Univ. Press, Cambridge, 55—84.
- Moller A. P. 1985 — Mixed reproductive strategy and mate-guarding in a semicolonial passerine, the swallow *Hirundo rustica* — Behav. Ecol. Sociobiol. 17: 401—408.
- Morley A. 1949 — Observations on courtship feeding and coition of the marsh tit — Br. Birds, 42: 233—239.
- Nelson J. B. 1965 — The behaviour of the gannet — Br. Birds, 58: 233—288.
- Nettleship D. N., Birkhead T. R. 1985 — The Atlantic *Alcidae* — Academic Press, London, Toronto.
- Newton J. 1979 — Population ecology of raptors — Poyser, Berkhamstead.
- Ratcliffe D. A. 1980 — The peregrine falcon — Poyser, Calton.
- Robertson A. S. 1985 — Observations on the post-fledging dependence period of cape vultures — Ostrich, 56: 58—66.
- Snow D. W. 1958 — A study of blackbirds — Allen and Unwin, London.
- Stempniewicz L. (w druku) — Predator-prey interactions between glaucous gull and little auk in Svalbard — Acta ornithol.
- Sturkie P. E. 1970 — Fizjologia ptaków — PWRiL, Warszawa.
- Summers-Smith D. 1963 — The house sparrow — Collins, London.
- Thornhill R., Alcock J. 1983 — The evolution of insect mating systems — Harvard, Cambridge, Mass.
- Tienhoven A. 1983 — Reproductive physiology of vertebrates — Cornell Univ. Press, Ithaca.
- Trail P. W. 1985 — Courtship disruption modifies mate choice in a lek-breeding bird — Science, 227: 778—780.
- Trivers R. L. 1972 — Parental investment and sexual selection (W: Sexual selection and descent of man. Red. B. Campbell) — Aldine, Chicago, 136—179.
- Warren D. C., Kilpatrick L. 1929 — Fertilization in the domestic fowl — Poult. Sci. 8: 237—256.
- Watts C. R., Stokes A. W. 1971 — The social order of turkeys — Sci. Am. 224: 112—118.
- Wesołowski T. 1987 — Polygyny in three temperate forest *Passerines* (with a critical reevaluation of hypotheses for the evolution of polygyny) — Acta ornithol. 23: 273—302.
- Williams G. C. 1975 — Sex and evolution — Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.

- Wilson E. O. 1975 — Sociobiology: The new synthesis — Belknap Press, Cambridge, Mass.  
 Wittenberg J. 1968 — Freilanduntersuchungen zur Brutbiologie und Verhalten der Raben-  
 rahe (*Corvus corone*) — Zool. Jahrb. Abt. Syst. Oekol. Geogr. Tiere, 11: 197—232.

### Summary

The great majority of birds prefer monogamy. A change in the ecological circumstances can favour the departure from the mating system dominating in the particular species. In polygamous species usually only one bird takes care of the brood. This is the female — in polygynous species, and the male — in polyandrous species. Monogamous females and males share more or less equally in their parental duties.

Because the males of monogamous species make a large investment in the care of eggs and young, the cost of being cuckolded is high, as are the benefits to the successful cuckold. Males try to reduce the uncertainty of paternity for the young they help raise by guarding their mates during the period they can be fertilized. Moreover, males are expected to pursue opportunities for copulation outside the pair bond.

Males of colonially nesting species, and of raptors are not able to guard their mates efficiently for ecological reasons. Hence, in those groups of birds the frequency of extra-pair copulations, and the threat of cuckoldry are high. It seems that males of those species try to assure their paternity for the offspring they rear by increasing the number and frequency of intra-pair copulations. Forced copulations (common in ducks) constitute a peculiar way of increasing the chances of paternity. They take place both outside and (in case of female infidelity) within the pair bond.

In birds, sperm can remain viable in the female reproductive tract for extended periods, and prolonged sperm storage provides an opportunity for sperm competition. Several more important hypotheses explaining the copulation behaviour of birds are presented and discussed in the article. The available data provide the best support for the sperm competition and social bond hypotheses.

(wplynęło: 8 III 1989 r.)