

Andrzej Dyrz

Zakład Ekologii Ptaków
Uniwersytetu Wrocławskiego
ul. Sienkiewicza 21
50-335 Wrocław

**Systemy rozrodcze ptaków
– nowe perspektywy***
**Mating systems in birds
– a new perspectives**

1. Wstęp

Systemy rozrodcze (inaczej: systemy kojarzenia się) związane są z działaniem doboru płciowego jako jednej z form doboru naturalnego. Termin ten nabrał obecnie dwojakiego znaczenia: rozumiany jest w sensie behawioralnym i w sensie genetycznym. Brak na razie koncepcji unifikującej te dwa aspekty. Uzasadnione jest więc omówienie ich po kolei. Będę się starał, w miarę możliwości, nie powtarzać informacji zawartych w trzech innych artykułach przeglądowych na zbliżony temat (Stempniewicz 1989, 1996, Hałupka 1991).

Zanim zaczęto posługiwać się markerami genetycznymi, informacje o systemie rozrodczym zdobywano na podstawie obserwacji takich zachowań, jak toki, przebywanie pary razem, wspólne karmienie młodych i innych. Na tej podstawie sporządzono następującą klasyfikację systemów rozrodczych. **Monogamia** – oznacza dłużej trwające pozostawanie w parze jednej samicy i jednego samca; **poligynia** – to dłużej trwająca więź w okresie rozrodu między jednym samcem a dwiema lub więcej samicami; **poliandria** – występuje wtedy, gdy tego rodzaju więź istnieje między jedną samicą i dwoma lub więcej samcami; **poligynandria** – dłużej trwająca więź w okresie rozrodu między dwoma lub więcej samcami z jednej strony a dwiema lub więcej samicami z drugiej strony; **promiskityzm** – brak dłużej trwającej więzi socjalnej między płciami. Istnieje też termin **poligamia**, używany w dwóch znaczeniach: (1) jako dłużej trwający związek z więcej niż jednym osobnikiem płci przeciwnej lub (2) jako określenie wszystkich niemonogamicznych systemów rozrodczych. Określenie „dłużej trwający” jest nieostre, ale konieczne by rozgraniczyć np. system poligyniczny od kopulacji pozapartnerskich (*extra-pair copulation* – EPC) lub zapłodnień pozapartnerskich (*extra-pair fertilization* – EPF). Często przyjmuje się umownie, że „dłużej trwający” oznacza, że powinien trwać przez co najmniej 20–25% sezonu lęgowego (Wittenberger 1981). Podział na systemy rozrodcze jest grubym przybliżeniem, bo okazuje się, że w tej samej populacji mogą występować różne systemy rozrodcze, czego skrajnym przykładem jest pokrzywnica *Prunella modularis* badana przez Daviesa (1992) w Oksfordzie.

*Artykuł przygotowano na podstawie referatu wygłoszonego na III warsztatach na temat „Ekologia ewolucyjna i zagadnienia pokrewne” (Warszawa, 26 X 1996 r.).

Ten sam osobnik w różnych latach może pozostawać w różnych systemach kojarzenia się w zależności od rozmaitych czynników ekologicznych, kondycji, wieku i statusu socjalnego.

Rozkład różnych systemów rozrodczych wśród ptaków jest bardzo nierównomierny. U ok. 92% zbadanych pod tym względem gatunków występuje behawioralna monogamia. A więc inaczej niż u ssaków, u których zdecydowanie przeważa poligynia (ale u ssaków zarodek rozwija się w organizmie matki, młode jest karmione mlekiem i pomoc samca w wychowaniu potomstwa jest mało istotna). Z pozostałych około ośmiu procent – prawie 2% gatunków jest poligyniczna, ok. 6% promiskityczna, 0,4% poliandryczna i jeszcze mniejszy procent poligynandryczna (Lack 1968, Birkhead i Møller 1992).

Z ekologicznego punktu widzenia występowanie określonego systemu rozrodczego jest wynikiem sposobu rozmieszczenia w czasie i przestrzeni osobników obu płci, które to rozmieszczenie z kolei jest zdeterminowane przez takie czynniki ekologiczne, jak np. zasoby pokarmu. Różne sposoby rozmieszczenia osobników w przestrzeni stwarzają różne możliwości monopolizowania osobników płci przeciwnej i tak powstają różne systemy rozrodcze (Emlen i Oring 1977).

Dane dotyczące różnych elementów behawioru składającego się na system rozrodczy (np. toków, karmienia piskląt mono- lub biparentalnego itd.) są gromadzone od dawna i w formie „poszufladkowej” prezentowane np. w podręcznikach. Wszystkie te dane opisowe nabrały nowego znaczenia wraz z powstaniem socjobiologii. Jak wiadomo, istotą podejścia socjobiologicznego jest doszukiwanie się w różnych formach behawioru socjalnego wartości adaptatywnych przy założeniu, że te cechy behawioralne wykształciły się pod działaniem doboru naturalnego, analogicznie jak cechy anatomiczne, fizjologiczne czy inne. To podejście nadaje nowe znaczenie, w sensie ewolucyjnym, różnym formom zachowań związanym z kojarzeniem się. Krokiem milowym było zdanie sobie sprawy z istnienia konfliktu między płciami w każdym systemie rozrodczym. Jest to konsekwencja odrzucenia doboru grupowego i zrozumienie, że dobór działa na poziomie osobnika (genotypu), w związku z tym osobniki postępują głównie egoistycznie. Pionierska była tu praca Batemana (1948) dotycząca muszki *Drosophila*. Autor ten zwrócił uwagę, że z działania doboru płciowego wynika różny zakres zmienności sukcesu rozrodczego między samcami i samicami. Sukces rozrodczy samca (w sensie wyprodukowanego potomstwa, czyli jego dostosowanie) wzrasta z każdą zapłodnioną samicą. W odróżnieniu od tego, dostosowanie samicy zazwyczaj nie wzrasta ze wzrostem liczby partnerów. Z tego powodu należy się spodziewać współzawodnictwa samców o dostęp do samic. Niektóre samce mogą zapłodnić kilka samic, co oznacza, że niektóre nie zapłodnią żadnej (przy równych proporcjach liczbowych płci). Sukces rozrodczy samców jest więc zróżnicowany,

podczas gdy niemal wszystkie samice łączą się z samcami i produkują mniej więcej taką samą liczbę potomstwa. Liczba ta jest wyznaczona przez liczbę jaj, którą samica może wyprodukować. Już Bateman (*l. c.*) zwrócił uwagę, że te różnice w zmienności sukcesu rozrodczego są wynikiem różnych nakładów płci na własne potomstwo. Nakłady samic produkujących jaja, a więc stosunkowo duże gamety, są wyższe od nakładów samców produkujących małe gamety – plemniki. Zatem dla samców jaja są ograniczonym zasobem i samce współzawodniczą o samice, a samice dokonują selekcji samców. Następnie Trivers (1972) w swej klasycznej pracy rozszerzył to rozumowanie, zwracając uwagę, że samice nie tylko produkują większe gamety, ale też wykazują silniejszą tendencję do inwestowania w opiekę nad swym potomstwem, przez co jeszcze bardziej ograniczają dostęp samców do samic i wzmagają konkurencję o samice. Autor ten przewidział też, że jeżeli z jakichś powodów samce inwestują więcej niż samice w opiekę nad potomstwem, to wtedy stają się one płcią ograniczającą rozród i samice powinny współzawodniczyć o samce. I tak rzeczywiście jest w przypadku poliandrii. Interesy samca i samicy w procesie reprodukcji są więc tylko częściowo zbieżne, a częściowo się wykluczają. W ten sposób odpada dawny pogląd, że płcie współpracują w procesie rozrodu „dla dobra gatunku” (aczkolwiek produktem ubocznym egoistycznego zachowania się płci może być dobro gatunku).

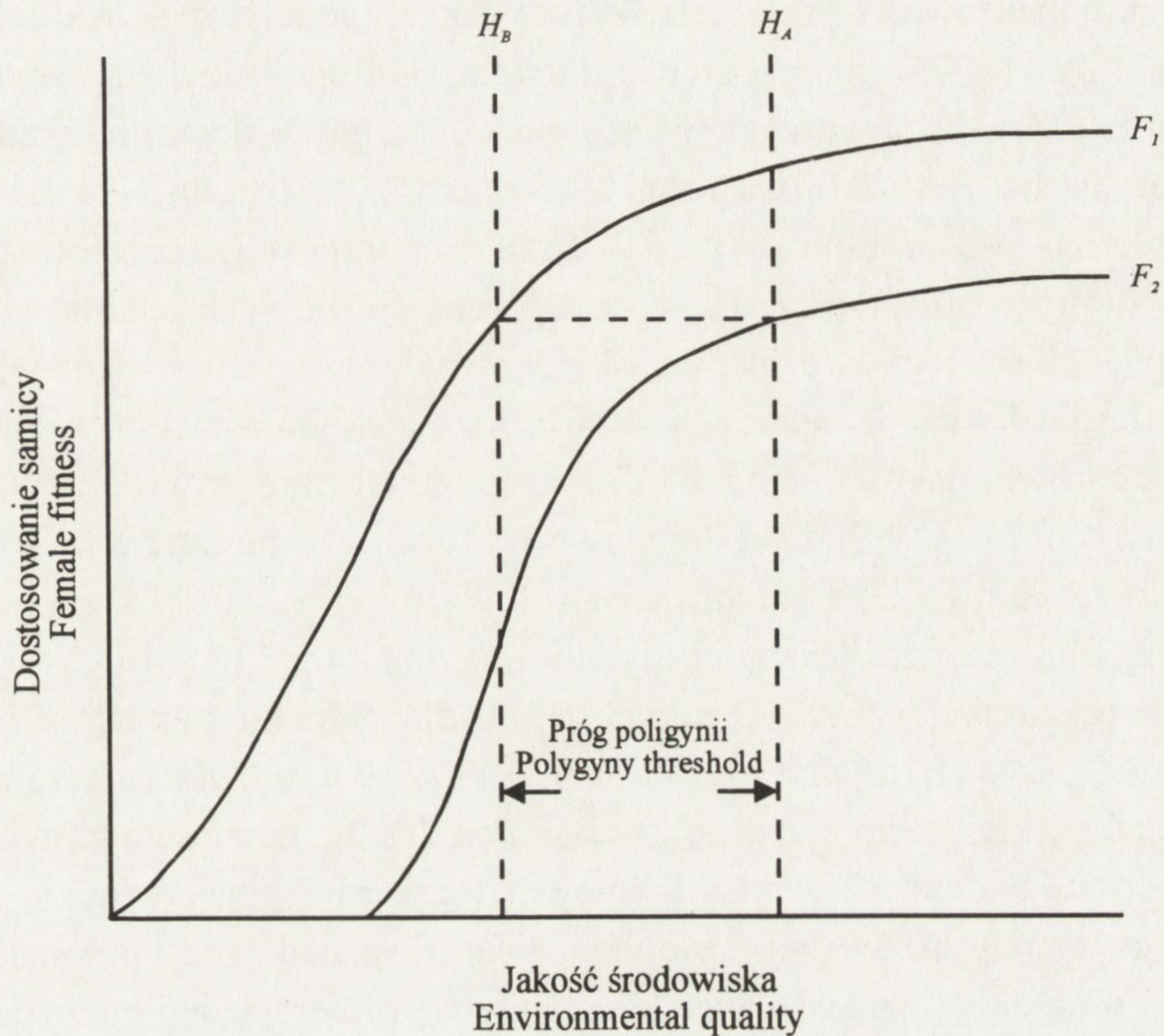
2. Przykłady systemów rozrodczych

Poligynia fakultatywna. Termin ten oznacza system kojarzenia się, w którym tylko część samców jest poligyniczna, a pozostałe są monogamiczne lub bez pary. Ten sam samiec może być monogamistą w jednym roku, a poligynistą w następnym. System ten był dokładniej badany u co najmniej dwudziestu kilku gatunków, w większości z rzędu wróblowych (*Passeriformes*) (Dyrzcz 1990). Wartość adaptacyjna tego systemu dla samców jest łatwa do udowodnienia. Ich zyski w sensie zwiększenia dostosowania wydają się oczywiste i przewyższają koszty w postaci wzrostu konkurencji z innymi samcami o zasoby środowiska i samice. Natomiast koszty ponoszone przez samice są wysokie i obejmują konkurencję z innymi samicami ze związku poligynicznego o pokarm w obrębie terytorium i w jego sąsiedztwie, wyższe straty w lęgach powodowane przez drapieżniki z powodu wyższego zagęszczenia gniazd i przede wszystkim ograniczenie pomocy samca w wychowywaniu piskląt. Samiec na ogół nie jest w stanie zwiększać swego wkładu w postaci karmienia piskląt, proporcjonalnie do liczby samic. Dotyczy to zwłaszcza tzw. samic II° (stopnia), tj. tych, które osiedliły się w terytorium, w którym samiec miał już samicę (jest to samica I°). Mogą też być samice dalszych stopni. A więc przede wszystkim wymaga wyjaśnienia, jaka jest wartość przystosowawcza statusu samicy II°. Np. u trzciniaka (Dyrzcz 1986) (i wielu innych badanych gatunków)

samiec karmi pisklęta głównie lub wyłącznie w gnieździe samicy I°. Poza tym samica II° musi przełamać opór samicy I° przy osiedlaniu się w terytorium (opór ten zresztą nie jest zbyt silny, bo samica ta jest już zajęta wysiadywaniem jaj). A zatem koszty są wysokie; na czym polegają więc zyski? Na ten temat jest kilka hipotez. (1) Deficyt samców z powodu zaburzonych proporcji liczbowych płci zmusza niektóre samice do akceptacji statusu samicy drugiego, czy dalszych stopni. Okazało się jednak, że u ogromnej większości poligynicznych gatunków te proporcje są mniej więcej 1 : 1, co oznacza, że niektóre samce mają więcej niż jedną samicę, a niektóre żadnej. (2) Hipoteza emancypacji samca – poligynia może się wykształcić, gdy pomoc samca nie jest potrzebna, bo pokarm jest w nadmiarze (Crook 1964). Prawdopodobnie sytuacja taka występuje rzadko. Wiele terytorialnych ptaków broni zasobów pokarmowych, co sugeruje, że nie są one w nadmiarze (Brown 1964). (3) Hipoteza progu poligynii, która miała największy wpływ na rozwój tego rodzaju badań i której autorami byli Verner (1964) i Orians (1969). Według tej teorii, poszukujące partnera samice mogą wybrać samce posiadające już partnerkę, jeżeli te samce mają lepsze terytoria niż wszystkie pozostałe, „beżenne” jeszcze samce. Jeżeli jakość terytoriów zajętych przez „beżenne” samce jest niska, to samicy może „opłacić się” (w sensie szansy na sukces lęgowy) osiąść w terytorium o wysokiej jakości jako samica II° niż być w związku monogamicznym z samcem broniącym terytorium o niskiej jakości. I właśnie ta różnica w jakości terytoriów, która powoduje, że wybór statusu samicy II° jest najlepszy, nazwana została progiem poligynii (rys. 1). Górna krzywa przedstawia sukces rozrodczy, jakiego może spodziewać się samica w każdym terytorium, jeżeli nie ma w nim innych samic. Dolna krzywa przedstawia sukces, jakiego może spodziewać się samica, jeżeli stanie się samica II° w danym terytorium. Każda samica powinna wybierać najlepsze, nie zajęte jeszcze przez inne samice terytorium, aż do momentu osiągnięcia progu poligynii. Odtąd „niezamężne” samice powinny łączyć się z „żonatymi” już samcami, które zajmują najlepsze terytoria, ponieważ mogą tutaj spodziewać się wyższego sukcesu rozrodczego niż w jakimkolwiek innym terytorium „kawalera”.

Testowanie tej hipotezy w badaniach terenowych polegało głównie na ocenie sukcesu rozrodczego samic II° i samic monogamicznych odbywających lęgi w mniej więcej tym samym czasie. Jeżeli był on równy, to potwierdzało to hipotezę progu poligynii. Model progu poligynii wymagał uściśleń. Samica w swoim wyborze może opierać się zarówno na jakości terytorium, jak i na jakości samca, co łącznie określa się jako jakość sytuacji lęgowej. Każdy samiec i jego terytorium reprezentuje jedną sytuację lęgową i samica powinna wybrać taką sytuację lęgową, przy której jej sukces rozrodczy będzie najwyższy.

Jakość samca może mieć wpływ na przewidywania wypływające z modelu w zależności od tego, czy ona jest, czy też nie jest skorelowana z jakością terytorium.



Rys. 1. Model progu poligynii. F_1 – krzywa dostosowania samicy monogamicznej jako funkcja jakości środowiska; F_2 – krzywa dostosowania samicy II° jako funkcja jakości środowiska; H_A – optymalny biotop lęgowy; H_B – suboptymalny biotop lęgowy (wg Wittenbergera 1981)

The polygyny threshold model. F_1 – the fitness curve for monogamous females as a function of environmental quality; F_2 – the fitness curve for secondary females as a function of environmental quality; H_A – the best available breeding habitat; H_B – marginal breeding habitat (after Wittenberger 1981)

Jeżeli najlepsze samce mają najlepsze terytoria, to kolejność zajmowania terytorium będzie taka sama, jak przy ocenie na podstawie tylko jakości terytorium; z tym że w tym przypadku samice II° nie muszą wyprodukować tyle młodych co samice monogamiczne, bo mniejszą liczbę potomstwa kompensuje jego jakość. W zależności od tego, w jakim stopniu ta jakość potomstwa ma udział w końcowym bilansie, tym mniejsze znaczenie ma jakość terytorium, co wpływa na obniżenie progu poligynii (*sexy son hypothesis* – Weatherhead i Robertson 1979). Jeżeli najlepsze genetycznie samce zajmowałyby gorsze terytoria, to poligynia mogłaby się pojawić w gorszych, a nie lepszych terytoriach.

Jeżeli jakość samca nie ma wpływu na próg poligynii, proporcja sukcesów rozrodczych samic II° i samic monogamicznych powinna wynosić 1,0 na progu poligynii. Jeżeli jakość samca jest istotna, to proporcja ta na progu poligynii będzie mniejsza niż jeden, ponieważ mniejsza liczba młodych produkowana przez samice

II° jest rekompensowana przez ich wyższą jakość genetyczną. Weatherhead i Robertson (1979) na podstawie modelu, którego nie będę tu przytaczał, wyliczyli, że proporcja ta powinna wynosić ok. 0,77, gdy w determinowaniu sytuacji rozrodczej ważna jest jakość samca, a nie jakość terytorium. Heisler (1981) dokonał rewizji tego modelu i wykazał, że ta proporcja w rzeczywistości powinna wynosić 0,50 i jest zależna od proporcji liczbowych samic i samców przystępujących do lęgów, częstości występowania poligynii w badanej populacji oraz średniej liczby samic będących w związku z każdym samcem. A zatem, jeżeli ważna jest zarówno jakość samca, jak i jakość terytorium, to próg powinien leżeć gdzieś między 0,5 i 1,0. Badania terenowe wykazały, że proporcja ta wynosiła np. dla łuszczyka indygo *Passerina cyanea* 0,55 (Carey i Nolan 1979), dla bagiennika żółtobrewego *Passerculus sandwichensis* – 0,93 (Stobo i MacLaren 1975), dla trzciniaka – 0,98 (Dyrcz 1977), dla gatunku trznadla *Calamospiza melanocorys* – 0,98 (Pleszczyńska 1978). A więc te wyniki wskazują raczej na znaczenie jakości terytorium, a nie jakości samca. Jest to, nawiasem mówiąc, zgodne z późniejszymi badaniami z zastosowaniem markerów genetycznych, z których wynika, że samice rozwiązują problem jakości genetycznej potomstwa przez kopulacje i zapłodnienia pozapartnerskie, najpierw wybierając najlepsze pokarmowo terytoria.

Model progu poligynii wymagał też uściślenia tego, jak mierzy się dostosowanie samicy. Większość badań obejmowała produkcję podlotów tylko w jednym lub kilku sezonach, a liczy się produkcja w ciągu całego życia. W związku z tym poligynia może być korzystna, nawet jeżeli zmniejsza roczną rozrodczość, ale za to zwiększa długość życia samicy. A więc ogólny model poligynii powinien uwzględnić nie tylko konsekwencje rozrodczości, ale także przeżywalności. Dalsze uściślenie modelu polegało na wzięciu pod uwagę wpływu innych samic obecnych w terytorium na sukces lęgowy. Ten wpływ może być ujemny poprzez konkurencję o pokarm, a nawet bezpośrednią agresję, lub dodatni, np. przez wzajemne ostrzeganie się samic przed drapieżnikami. W związku z tym powstała wersja modelu uwzględniająca współzawodnictwo i druga – kooperatywna.

Dalsze komplikacje wprowadza fakt, że straty w gniazdach wśród drobnych ptaków wróblowych wijących gniazda otwarte są wysokie i średnio wynoszą ok. 50%. W związku z tym samica II° może łatwo stać się samicą I°, jeżeli lęg samicy I° zostanie zniszczony (Temrin 1992). Samice mogą brać pod uwagę i ten czynnik przy wyborze terytorium. Bensch i Hasselquist (1994), badający trzciniaka w Szwecji, twierdzą, że samice II° czynnie niszczą jaja samic I°, by zająć ich pozycję w hierarchii socjalnej. Przedstawili jednak, jak dotąd, tylko dowody poszlakowe (ślady dzioba na skorupce, zniszczenie jaj po pojawieniu się samicy II°).

Istnieje jeszcze hipoteza, która próbuje jakby ominąć wszystkie te kłopoty. Jest to hipoteza oszustwa (*deception hypothesis*). Została sformułowana na podstawie badań nad muchołówką żałobną w Szwecji (Alatalo i Stahlbrandt 1982, Alatalo i Lundberg 1984). W badanej populacji niektóre samce miały terytoria rozerwane, tj. dwa terytoria w dość znacznej od siebie odległości i w każdym terytorium inną samicę. Autorzy sugerują, że samice nic nie wiedzą o poligyniczności swego samca, który zataja swój status, zachowując się w czasie wyboru przez drugą samicę jak samiec bez pary. W tym przypadku nie można stosować hipotezy proggu poligynii, ponieważ samica II^o nie dokonuje żadnego wyboru między niższym statusem a jakością sytuacji lęgowej. Hipoteza ta jest obecnie raczej odrzucana, ponieważ była testowana na tym samym gatunku przez Slagsvolda i in. (1992) i badacze ci wykazali na podstawie eksperymentów terenowych, że politerytorializm (terytoria rozerwane) wynika głównie z agresji między samicami i oszustwo jest mało prawdopodobne.

Poliandria i ograniczenia filogenetyczne. Poliandria jest rzadka i występuje wyłącznie u zagniazdowników. Samica regularnie łączy się z dwoma lub więcej samcami w ciągu sezonu lęgowego. Gniazdem opiekuje się tylko jeden ptak, z reguły samiec. Czasem samiec i samica opiekują się różnymi gniazdami. W czasie toków samica przyjmuje rolę, jaką u innych gatunków odgrywa samiec; jest poza tym większa, barwniejsza i dominuje socjalnie. Samiec obejmuje opiekę nad jajami złożonymi przez jego samicę i umożliwia jej w ten sposób złożenie drugiego zniesienia innemu samcowi w innym gnieździe. Jak mogło dojść na drodze ewolucji do wykształcenia takiego systemu rozrodczego, nie jest jasne. W każdym razie w systemie tym samce stają się płcią ograniczającą rozród (deficytową) i samice konkurują o samce poprzez terytorializm i walki między sobą (np. u płatkonogów). Oring (1986) badający poliandrię u brodzieca plamistego *Actitis macularia* sformułował hipotezę „filogenetycznych ograniczeń”, które spowodowały wykształcenie się poliandrii. Tym ograniczeniem jest wielkość zniesienia, która u większości siewkowców wynosi 4 jaja i jest to najprawdopodobniej ewolucyjnie stara cecha. Niektóre gatunki (np. brodziec plamisty) znalazły się w warunkach okresowej, nadzwyczajnej obfitości pokarmu (ogromna liczebność jętek) i poliandria była jedyną metodą zwiększenia liczby potomstwa przypadającego na samicę, bo zwiększenie lęgu nie było możliwe. Podobne poglądy odnośnie do poliandrii wyraża Ligon (1993). Dla niego jednak tą konserwatywną cechą, która leży u podstaw ewolucji tego systemu rozrodczego, jest wysiadywanie jaj wyłącznie przez samce. Ogólnie, autor ten zwrócił uwagę, że podobnie jak np. różne cechy anatomiczne, również cechy behawioru socjalnego mogą nie mieć aktualnie żadnego znaczenia przystosowawczego, a być jedynie spadkiem po poprzednich etapach rozwoju filogenetycznego. Bo według znanej refleksji J a c o b a (1977), dobór pracuje nie jak

inżynier, lecz jak majsterkowicz, który kleci coś z tego, co jest pod ręką. Dwie blisko spokrewnione i stare filogenetycznie grupy ptaków, jakimi są *Ratitae* (bezgrzebieniowce) (10 gatunków) i *Tinamidae* (kusaki) (47 gatunków), mają bardzo różnorodne systemy rozrodcze, jak: monogamia, poligynia, sekwencyjna poliandria, poligynandria i promiskityzm. Ta różnorodność wynika z różnorodności zajmowanych siedlisk i wyjątkowo silnego u kusaków nacisku drapieżnictwa. Jednak cechą wspólną dla wszystkich jest to, że opieka nad potomstwem przypada samcowi; sytuacja, która poza tym jest rzadka u ptaków. Paternalna opieka wydaje się tu być cechą bardzo konserwatywną. Np. u kuraków, które są podobne ekologicznie do kusaków, brak opieki ojcowskiej. W związku z tym można uważać, że wyłączna opieka ojcowska u bezgrzebieniowców i kusaków jest wynikiem wspólnej ewolucji i bliskiego pokrewieństwa ewolucyjnego, podobnie jak pewne cechy morfologiczne i podobieństwo DNA. Na podstawie ostatnich dwóch kryteriów te dwie grupy można uważać za monofiletyczne. Ponieważ żyją w różnych środowiskach i odżywiają się różnym pokarmem, można przypuszczać, że cecha opieki paternalnej nie wykształciła się pod wpływem czynników ekologicznych, a jest starą ewolucyjnie cechą i że najstarszy jest u ptaków system monogamiczny z ojcowską opieką nad potomstwem. Jeżeli pierwsze ptaki były zagniazdownikami, to młode nie wymagały opieki obojga rodziców. Przy silnym terytorializmie samca można się spodziewać, że samica pierwsza opuszczała lęg, co wymusiło opiekę paternalną. Na pierwotność opieki paternalnej u ptaków wskazuje także Elżanowski (1985) na podstawie badań nad skamieniałymi jajami późnokredowych ptaków, znalezionymi na pustyni Gobi. Jego rozumowanie jest następujące. Embriony w tych jajach miały dobrze skostniały szkielet obręczy piersiowej i skrzydeł, co potwierdza hipotezę, że najstarsze ptaki były skrajnymi zagniazdownikami, jak dzisiejsze nogale (*Megapodidae*). Sugeruje to, że powstaniu ptaków towarzyszył znaczny wzrost wymagań energetycznych embrionów i w konsekwencji wzrost kosztów energetycznych tworzenia jaj. Wynika z tego konieczność powiększenia budżetu energetycznego samicy i przemawia za tym, że opiekę nad jajami sprawował wyłącznie samiec. Modyfikacją tej hipotezy jest hipoteza Wesołowskiego (1994), według której pierwotny u ptaków był brak opieki rodzicielskiej nad jajami (jak u większości gadów), a następnie opieka ojcowska.

Inny przykład wpływu obciążenia filogenetycznego na systemy rozrodcze dotyczy kukułkowatych (*Cuculidae*). W rodzinie tej, która liczy ok. 300 gatunków, występują najrozmaitsze systemy rozrodcze, prócz poligynii. Uważa się, że konserwatywną cechą, która uniemożliwia rozwój poligynii u kukułek jest nocne wysiadywanie jaj przez samca. Występuje ono u prawie wszystkich gatunków (prócz oczywiście tych, u których rozwinęło się pasożytnictwo lęgowe). Ta cecha mogła też

w odpowiednich warunkach sprzyjać poliandrii (Ligon 1993). Ilustruje to przykład amerykańskiej kukułki naziemnej *Geococcyx californianus*. Normalnie, u tego ptaka, temperatura ciała w ciągu nocy spada o kilka stopni, co wybitnie zmniejsza koszty stałocieplności. Wyjątkiem od tej reguły są wysiadujące nocą jaja samce, u których brak nocnej hypotermii, co umożliwia utrzymanie stałej i wysokiej temperatury jaj. Vehrencamp (1982) wykazała, że te różnice między płciami dotyczące dobowego reżimu temperatury ciała są wrodzone. U samic zmuszonych nocą do wysiadywania, przez usunięcie samców, temperatura nocą spadała, co jest normalne dla tej płci. Dowodzi to, że samica nie jest w stanie utrzymać nocą normalnej (tj. wysokiej) temperatury ciała. Przeciwny eksperyment, w którym samiec był zmuszony do opuszczenia jaj i nocowania na drzewie, wykazał, że miał on stałą i wysoką temperaturę ciała, mimo że nie ogrzewał już jaj. Temperatura jest tu prawdopodobnie regulowana hormonalnie i niezdolność ptaka do szybkiej odpowiedzi fizjologicznej na zmianę sytuacji jest wynikiem opóźnienia reakcji fizjologicznej. W skali ewolucyjnej ta niemożność samicy utrzymania wysokiej temperatury nocą i niezdolność samca do obniżenia temperatury nocą wskazują, że jest to stara i głęboko zakorzeniona cecha tej grupy ptaków, która prawdopodobnie zapobiegła wykształceniu się poligynii u jakiegoś gatunku kukułki. Samiec bowiem nie może wysiadywać jaj nocą w więcej niż jednym gnieździe. Sprzyja natomiast poliandrii.

3. Konkurencja spermy i markery genetyczne a systemy rozrodcze

Dość spójny obraz klasyfikacji systemów rozrodczych na podstawie behawioralnej ulega obecnie skomplikowaniu dzięki postępom dwóch kierunków badań: konkurencji spermy i markerów genetycznych. Zaczniemy od konkurencji spermy (używany często termin konkurencja plemników, chociaż lepiej brzmi w języku polskim, może być mylący, sugerując, że chodzi o konkurowanie plemników jednego samca, gdy w rzeczywistości chodzi o konkurowanie plemników różnych samców w drogach rodnych samicy). Tego rodzaju możliwość, że konkurencja samców o samicę nie kończy się na kopulacji, ale może być przedłużona przez plemniki w drogach rozrodczych samicy i decydować o zapłodnieniu, stwarza możliwości całej gamy zachowań przystosowawczych, o których do niedawna nie mieliśmy pojęcia (Birkhead i Møller 1992).

Z różnych systemów rozrodczych wynikają nie tylko różne możliwości monopolizowania przeciwnej płci, ale także w różnym stopniu umożliwiają one kopulacje pozapartnerskie (EPC). Jak wyżej wspomniałem, im więcej jedna z płci inwestuje w rozród (są to zwykle samice), tym silniejsze jest współzawodnictwo tej drugiej płci o tą pierwszą. U ptaków samice są z reguły płcią wybierającą, a więc dokonującą selekcji. Jednakże, określony system rozrodczy narzuca ograniczenia na

ten wybór, np. czynnik czasu powoduje, że samica nie wybiera z odpowiednio dużej próbki samców (Bensch i Hasselquist 1992) i w efekcie nie jest w stanie połączyć się z partnerem o najbardziej pożądanym cechach. Można przypuszczać, że samice wybierają samce jakby na dwóch płaszczyznach: jako partnera i jako dostarczyciela odpowiednich gamet. I mogą to być różne samce. W tym rozumieniu system rozrodczy jest typem więzi socjalnej, a nie seksualnej. Dzięki EPC sperma różnych samców współzawodniczy w drogach rodnych samicy. Hipotezą (dotąd nie potwierdzoną) Birkheada i Møllera (1992) jest, że samice mają zdolność „manipulowania” spermatą różnych samców w swych drogach rozrodczych w ten sposób, by jajo zostało zapłodnione spermatą samca o najwyższej jakości. Najlepsze warunki do gniazdowania w sensie szans na szczęśliwe wyprowadzenie lęgu nie zawsze są zbieżne z preferencjami samicy do połączenia się z odpowiednim samcem. Musi ona często osiąść w miejscu, gdzie są najlepsze warunki pokarmowe. Jednakże jakość samca, właściciela terytorium, nie zmienia się w zależności od tego, ile samic osiedliło się w jego terytorium. Samica staje więc przed dylematem optymalizacji między jakością siedliska i jakością samca. Może to rozwiązywać przez osiedlenie się w najlepszym siedlisku, a następnie modyfikowanie wyboru partnera przez EPC z najbardziej preferowanym samcem. To rozumowanie potwierdzają nowsze wyniki badań nad epoletnikiem *Agelaius phoeniceus* (Gibbs i in. 1990, Searcy i Yasukawa 1995). U tego ptaka poligynia jest regułą i w terytorium jednego samca może gniazdować od dwóch do kilkunastu samic. Metodą daktyloskopii genetycznej autorzy ci wykazali, że faktyczny sukces reprodukcyjny samca (tj. liczba genów, które przekazał następnym pokoleniom) nie zależał od liczby samic w jego haremie (ta liczba prawdopodobnie była zdeterminowana przez rozmieszczenie przestrzenne zasobów). Natomiast autorzy stwierdzili istnienie silnej korelacji dodatniej między liczbą potomstwa, której samiec był ojcem genetycznym we własnym terytorium, z liczbą potomstwa, którą spłodził poza terytorium, czyli w terytoriach innych samców, poprzez EPC. Sugeruje to, że sukces reprodukcyjny samców zależał głównie od preferowania przez samice niektórych samców.

Można przypuszczać (choć wymaga to potwierdzenia w badaniach terenowych), że samce powinny próbować osiedlać się w miejscach, gdzie w otoczeniu jest dużo samic skłonnych do EPC. Drugą strategią może być werbowanie do swego otoczenia samców o niższej wartości. Tego rodzaju zjawisko wykazali Morton i in. (1990) badając północnoamerykańską jaskółkę *Progne subis*. Z początkiem sezonu lęgowego starsze samce monopolizowały kilka skrzynek lęgowych i przywabiały jedną samicę, z którą się łączyły. Gdy samica ta zaczynała już wysiadywać (a więc nie była płodna), starszy samiec, używając specjalnego głosu, werbował młode samce do pozostałych skrzynek lęgowych. Samce te zdobywały samice i wyprowadzały lęgi, ale starszy samiec pasożytował na ich

opiece nad potomstwem poprzez EPF z ich samicami. Jak wykazano metodą daktyloskopii genetycznej, starsze samce były genetycznymi ojcami 96% piskląt w swoich lęgach, podczas gdy młode samce – tylko 29% piskląt. Można to uznać za odrębny system rozrodczy oparty o EPC i gniazdowanie kolonijne.

W tym świetle zaskakujące są wyniki badań Lifjelda i in. (1997) nad muchołówką żałobną *Ficedula hypoleuca*, które stawiają pod znakiem zapytania ugruntowany pogląd, że starsze dominujące samce osiągają wyższe dostosowanie. W badanej populacji występowały samce o błyszcząco czarnym wierzchu ciała (często są to starsze ptaki) oraz o mniej lub bardziej brązowym wierzchu ciała (często młode, ale zdolne do rozrodu ptaki). Samice wykazują predylekcję do samców „czarnych”, które m. in. lepiej karmią pisklęta (Saetre i in. 1994). Ubarwienie wierzchu ciała jest nie tylko związane z wiekiem; niektóre samce pozostają brązowe, co jest uwarunkowane genetycznie. Stąd można się spodziewać, że samice pozostające w parze z „brązowym” samcem będą szukały EPC z „czarnym” samcem. Tymczasem Lifjeld i in. (1997) stwierdzili, że właśnie w lęgach samców o najbardziej czarnym i błyszczącym grzbiecie było najwięcej piskląt, których te samce nie były ojcami. Z różnych prób wytłumaczenia tego zjawiska, które podają autorzy, najbardziej prawdopodobne wydaje mi się, że wynika to z częstej zmiany partnerów. Otóż samice „zameżne” z „brązowymi” samcami decydują się na coś więcej niż EPC, a mianowicie porzucają swego dotychczasowego partnera, by utworzyć parę z „czarnym” samcem. Noszą jednak w swych drogach rodnych spermę poprzedniego samca. U niektórych bowiem wróblowych (*Passeriformes*) zdolna do zapłodnienia jaja sperma może być przechowywana w ciele samicy nawet dłużej niż tydzień (Birkhead 1992).

Dysponując techniką markerów genetycznych można ocenić proporcje między EPC a EPF (kopulacjami pozapartnerskimi i zapłodnieniami pozapartnerskimi). Liczba EPF jest na ogół znacznie niższa niż EPC, co sugeruje, że samce i samice mogą osłabiać efekt EPC przez częstsze kopulacje w obrębie pary. W praktyce, interpretacja wyników badań nad EPC jest trudna, bo nie zawsze jest jasne, czy samica czynnie zabiega o tego rodzaju kopulacje, czy też są one wymuszone przez samce próbujące w ten sposób zwiększyć swoje dostosowanie. Birkhead i Møller (1992) uważają, że w przypadku samca zyski płynące z EPC mogą być następujące: 1. zwiększenie dostosowania, 2. zapewnienie szybszego zdobycia drugiej samicy po zakończeniu lęgu z pierwszą, 3. ubezpieczenie się na wypadek niepłodności partnera. Koszty natomiast są takie: 1. wyczerpywanie się zapasów spermy, 2. zwiększenie ryzyka „zdrady” ze strony głównej partnerki, 3. zwiększenie ryzyka zarażenia się pasożytami lub chorobą, 4. ryzyko zranienia przez partnera samicy, 5. zwiększone zagrożenie ze strony drapieżników. W przypadku samicy zyski z EPC mogą być następujące: 1. zwiększenie pewności zapłodnienia,

2. zapewnienie sobie pomocy przy wychowaniu piskląt ze strony dodatkowego samca, 3. zwiększenie różnorodności genetycznej, 4. uzyskanie dla potomstwa genów o wysokiej jakości, 5. uniknięcie dzieciobójstwa, 6. uchronienie się przed genetycznymi defektami potomstwa, wpływającymi ze zbyt długiego okresu przechowywania spermy w drogach rozrodczych. Koszty zaś byłyby następujące: 1. zyskanie genów niższej jakości, 2. odwet ze strony partnera, 3. ryzyko zranienia, 4. nękanie przez samce szukające EPC, 5. zwiększone ryzyko zarażenia się pasożytami lub chorobami, 6. większe narażenie na drapieżnictwo.

Chciałbym teraz spróbować przedstawić, co ważnego wniosło zastosowanie markerów genetycznych do wiedzy o systemach rozrodczych ptaków, nie zajmując się opisem samych technik, które można znaleźć np. w pracach: Burke i Bruford (1987), Burke (1989), Gyllensten i in. (1989), Pemberton i Amos (1990), Hanotte i in. (1992), Lubjuhn (1997). Ogólnie mówiąc, ich zastosowanie przybliżyło nas do zrozumienia faktycznego przepływu genów w populacjach niektórych gatunków ptaków, a konkretniej, pozwoliło na sprawdzenie, w jakim stopniu udział osobnika w powstaniu następnych generacji, oceniany na podstawie behawioralnej, zgodny jest z wynikami badań genetycznych. Jest to ważne, ponieważ różnice w dostosowaniu między osobnikami są podstawową informacją w badaniach socjobiologicznych. Jak wspomniano wyżej, w przypadku związku określanego jako monogamia, poszlakowe dowody behawioralne są następujące: przebywanie pary razem, zaloty, strzeżenie partnera, pomoc w wychowaniu potomstwa; nawet kopulacja to tylko poszlaka, bo nie każda kończy się zapłodnieniem. Markery genetyczne pozwalają ustalić z większym prawdopodobieństwem rzeczywiste, genetyczne ojcostwo i macierzyństwo, we wszystkich systemach rozrodczych. Około 92% ptaków jest behawioralnie monogamiczna, ale zastosowanie markerów genetycznych wykazało, że w rzeczywistości jest to grupa niejednolita. Np. u niektórych pokrzewkowatych, jak świstunka *Phylloscopus sibilatrix* i pierwiosnek *Ph. trochilus*, monogamii behawioralnej odpowiada ścisła monogamia genetyczna (Gyllensten i in. 1990). Podobnie jest w przypadku fulmara *Fulmarus glacialis* (Hunter i in. 1992), małego kondora *Coragyps atratus* (Decker i in. 1993), burzyka żółtodziobego *Calonectris diomedea* (Swatschek i in. 1994), drzemlika *Falco columbarius* (Warkentin i in. 1994) i prawdopodobnie u większości ptaków drapieżnych (*Accipitriformes* i *Falconiformes*). Jednakże u ok. 75% z 40 przebadanych gatunków ptaków okazało się, że przynajmniej część piskląt w gnieździe ma innego genetycznego ojca niż samiec behawioralnie związany z daną samicą. Udział tych EPF jest bardzo zróżnicowany u różnych gatunków, ale często obejmuje nie mniej niż 15% piskląt i 30–40% wszystkich gniazd. Najwyższe wartości są znane u *Malurus splendens* – 65% piskląt (Brooker i in. 1990), u wodniczki – 36% piskląt

i 50% gniazd (Schulze-Hagen i in. 1993) i u łuszczyka indygo – 35% piskląt i 48% gniazd (Westneat 1990). Również wewnątrzgatunkowe pasożytnictwo lęgowe jest wykrywane u coraz większej liczby gatunków (Petrie i Møller 1991), np. u północnoamerykańskiego strzyżyka *Troglodytes aedon* 30% piskląt pochodziło z jaj podrzucanych do gniazda przez inną samicę (Price i in. 1989).

Zastosowanie markerów genetycznych unaoczniało jeszcze bardziej, że brak jest ostrych granic między poszczególnymi systemami rozrodczymi i w związku z tym wydaje się trafne podejście, jakie zaprezentował Avise (1996). Stojąc na stanowisku realności teorii „samolubnego genu” (Dawkins 1976), można się spodziewać różnych strategii rozrodczych ze strony płci żeńskiej i męskiej. Ogólnie, dobór pcha płć męską w kierunku skłonności do poligynii, a płć żeńską w kierunku poliandrii. W tym świetle monogamia byłaby kompromisem między tymi przeciwnie działającymi na płcie siłami doboru, wymuszonym przez różne cechy siedliska i czynniki ewolucyjne (jak przeszłość filogenetyczna gatunku). I ten nacisk z dwóch stron powoduje, że dla określonych gatunków, a nawet populacji, faktyczny system rozrodczy plasuje się w jakimś miejscu całego spektrum różnych odmian systemów rozrodczych, poczynając od czystej poligynii aż do czystej poliandrii, z idealną monogamią zajmującą środek spektrum. Próbuując podsumować postęp, jaki się dokonał poprzez zastosowanie markerów genetycznych, można wymienić następujące punkty. (1) Systemy rozrodcze okazały się bardziej skomplikowane niż wskazują na to dane behawioralne, a granice między tymi systemami są bardziej płynne. Również inaczej jawią się mechanizmy przepływu genów przez populację. W wielu przypadkach wyższe dostosowanie dominujących samców, które monopolizują najlepsze terytoria i na terytoriach których gniazduje najwięcej samic, staje się wątpliwe przy nagminnym występowaniu EPC. (2) Okazało się, że zmienność przepływu genów jest wyższa w przypadku monogamii niż poligynii; dotąd sądzono, że jest odwrotnie. Jest tak, bo „wierność” względem partnerów jest wyższa w grupach poligynicznych niż w parach pozornie monogamicznych. Np. u potrzosa *Emberiza schoeniclus* 97% (33 na 34) samic uczestniczyło w EPC (Dixon i in. 1994). Nadspodziewanie częste występowanie EPF zwróciło uwagę na możliwość czynnego poszukiwania EPC przez samice, a nie tylko jej pasywnego czy wymuszonego uczestnictwa, jak to wynikało z tradycyjnych poglądów. (4) Okazało się, że wewnątrzgatunkowe pasożytnictwo lęgowe jest znacznie bardziej rozpowszechnione niż dotąd sądzono i w związku z tym należy poddać rewizji pogląd, że samice mogą być pewniejsze swej genetycznej wspólnoty z potomstwem niż samce. Tak zapewne jest np. u ssaków, ale u ptaków, gdzie większa część rozwoju embrionalnego odbywa się poza organizmem samicy, otwiera się ewolucyjna możliwość wychowywania przybranego potomstwa. (5) Fakt, że EPC i EPF są tak częste powoduje, że przeciętnie rzecz biorąc, konflikt interesów między

płciami jest większy niż dotąd przypuszczano. To samo dotyczy rodzeństwa, które może być rodzeństwem w sensie „behawioralnym”, ale nie genetycznym. Zjawisko to obniża też współczynnik pokrewieństwa między ptakami dorosłymi a młodymi, które znajdują się pod ich opieką, zaostrzając konflikt między rodzicami i potomstwem.

Mimo prób podsumowań obecnego stanu wiedzy o systemach rozrodczych ptaków, wydaje się, że szybko rosnąca liczba faktów dotyczących tej dziedziny, wymaga ponownego uporządkowania i prób syntezy.

Piśmiennictwo

- Alatalo R. V., Lundberg A. 1984 – Polyterritorial polygyny in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* – evidence for the deception hypothesis – *Ann. Zool. Fenn.* 21: 217–228.
- Alatalo R. V., Stahlbrandt K. 1982 – Why do Pied Flycatcher females mate with already-mated males? – *Anim. Behav.* 30: 585–593.
- Avisé J. C. 1996 – Three fundamental contributions of molecular genetics to avian ecology and evolution – *Ibis*, 138: 16–25.
- Bateman A. J. 1948 – Intra-sexual selection in *Drosophila* – *Heredity*, 2: 349–368.
- Bensch S., Hasselquist D. 1992 – Evidence for active female choice in a polygynous warblers – *Anim. Behav.* 44: 301–311.
- Bensch S., Hasselquist D. 1994 – Higher rate of nest loss among primary than secondary females: infanticide in the Great Reed Warbler? – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35: 309–317.
- Birkhead T. R. 1992 – Sperm storage and the fertile period in the Bengalese Finch – *Auk*, 109: 620–625.
- Birkhead T. R., Møller A. P. 1992 – Sperm competition in birds – Academic Press, London.
- Brooker M. G., Rowley J., Adams M., Baverstock P. R. 1990 – Promiscuity: an inbreeding avoidance mechanism in a socially monogamous species? – *Behav. Ecol. Evol.* 26: 191–199.
- Brown J. L. 1964 – The evolution of diversity in avian territorial systems – *Wilson Bull.* 76: 160–169.
- Burke T. 1989 – DNA fingerprinting and other methods for the study of mating success – *Trends Ecol. Evol.* 4: 139–144.
- Burke T., Bruford M. W. 1987 – DNA fingerprinting in birds – *Nature*, 327: 149–152.
- Carey M., Nolan V., Jr. 1979 – Population dynamics of Indigo Buntings and the evolution of avian polygyny – *Evolution*, 33: 1180–1192.
- Crook J. H. 1964 – The evolution of social organization and visual communication in the weaver birds (Ploceinae) – *Behaviour Suppl.* 10: 1–178.
- Davies N. B. 1992 – Dunnock behaviour and social evolution – Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Dawkins R. 1976 – The selfish gene – Oxford University Press, Oxford.
- Decker M. D., Parker P. G., Minchella D. J., Rabenold K. N. 1993 – Monogamy in Black Vultures: genetic evidence from DNA fingerprinting – *Behav. Ecol.* 4: 29–35.
- Dixon A., Ross D., O'Malley S. L., Burke T. 1994 – Paternal investment inversely related to degree of extra-pair paternity in the reed bunting – *Nature*, 371: 698–700.
- 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. Ornithol.* 127: 447–461.

- Dyrzcz A. 1990 – Adaptive significance of facultative polygyny in birds – Proc. Int. 100. DO-G Meeting, Current Topics Avian Biol. Bonn 1988, 283–291.
- Elżanowski A. 1985 – The evolution of parental care in birds with reference to fossil embryos (W: Acta XVIII Congressus Internationalis Ornithologici. Red. V. D. Ilyichev, V. M. Gavrilov) – Nauka, Moscow, 178–183.
- Emlen S. T., Oring L. W. 1977 – Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems – Science (Wash.), 192: 1353–1354.
- Gibbs H. L., Weatherhead P. J., Boag P. T., White B. N., Tabak L. M., Hoysak D. J. 1990 – Realized reproductive success of polygynous red-winged blackbirds revealed by DNA markers – Science (Wash.), 250: 1394–1397.
- Gyllensten U. B., Jacobsson S., Temrin H. 1990 – No evidence for illegitimate young in monogamous and polygynous warblers – Nature, 343: 168–170.
- Gyllensten U. B., Jacobsson S., Temrin H., Wilson A. C. 1989 – Nucleotide sequence and genomic organisation of bird minisatellites – Nucl. Acids Res. 17: 2203–2214.
- Hałupka K. 1991 – „Niewierność małżeńska” u ptaków – Przegl. Zool. 35: 221–244.
- Hanotte O., Cairns E., Robson T., Double M. C., Burke T. 1992 – Cross-species hybridization of a single-locus minisatellite probe in passerine birds – Mol. Ecol. 1: 127–130.
- Heisler I. L. 1981 – Offspring quality and the polygyny threshold: A new model for the "sexy son hypothesis" – Am. Nat. 117: 316–328.
- Hunter F. M., Burke T., Watts S. E. 1992 – Frequent copulations as a method of paternity assurance in the Northern Fulmar – Anim. Behav. 44: 149–156.
- Jacob F. 1977 – Evolution and tinkering – Science, 196: 1161–1166.
- Lack D. 1968 – Ecological adaptations for breeding in birds – Chapman and Hall, London.
- Lifjeld J. T., Slagsvold T., Dale S., Ellegren H. 1997 – A sexually selected paradox in the Pied Flycatcher: Attractive males are cuckolded – Auk, 114: 112–115.
- Ligon J. D. 1993 – The role of phylogenetic history in the evolution of contemporary avian mating and parental care systems (W: Current ornithology. 10. Red. D. M. Power) – Plenum Press, New York, London, 1–46.
- Lubjuhn T. 1997 – Genetyczny odcisk palca – Nowocz. Lab. 3: 28–33.
- Morton E. S., Forman L., Braun M. 1990 – Extrapair fertilizations and the evolution of colonial breeding in purple martins – Auk, 107: 275–283.
- Orians G. H. 1969 – On the evolution of mating systems in birds and mammals – Am. Nat. 103: 589–603.
- Oring L. W. 1986 – Avian polyandry (W: Current ornithology. 3. Red. R. F. Johnston) – Plenum Press, New York, London, 309–351.
- Pemberton J., Amos B. 1990 – DNA fingerprinting: A new dimension – Trends Ecol. Evol. 5: 132–134.
- Petrie M., Møller A. P. 1991 – Laying eggs in other's nests: Intraspecific brood parasitism in birds – Trends Ecol. Evol. 6: 315–320.
- Pleszczyńska W. K. 1978 – Microgeographic prediction of polygyny in the lark bunting – Science, 201: 935–937.
- Price D. K., Collier G. E., Thompson C. F. 1989 – Multiple parentage in broods of house wrens: genetic evidence – J. Hered. 80: 1–5.
- Saetre G.-P., Dale S., Slagsvold T. 1994 – Female Pied Flycatcher prefer brightly coloured males – Anim. Behav. 48: 1407–1416.
- Schulze-Hagen K., Swatschek I., Dyrzcz A., Wink M. 1993 – Multiple Vaterschaften in Brutten des Seggenrohrsängers *Acrocephalus paludicola*: Erste Ergebnisse des DNA-Fingerprintings – J. Ornithol. 134: 145–154.

- Searcy W. A., Yasukawa K. 1995 – Polygyny and sexual selection in Red-winged Blackbirds – Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Slagsvold T., Amundsen T., Dale S., Lampe H. 1992 – Female–female aggression explains polyterritoriality in male pied flycatchers – *Anim. Behav.* 43: 397–407.
- Stempniewicz L. 1989 – Życie intymne ptaków – *Wiad. Ekol.* 35: 219–234.
- Stempniewicz L. 1996 – Systemy rozrodcze kręgowców ze szczególnym uwzględnieniem ptaków i ssaków – *Kosmos*, 45: 467–486.
- Stobo W., McLaren I. A. 1975 – The Ipswich Sparrow – Halifax: Nova Scotia Institute of Science.
- Swatschek I., Ristow D., Wink M. 1994 – Mate fidelity and parentage in Cory's Shearwater (*Calonectris diomedea*) – Field studies and DNA-fingerprinting – *Mol. Ecol.* 3: 131–134.
- Temrin H. 1992 – The influence of nest predation on mating strategies under polygyny – *Behav. Ecol.* 4: 340–344.
- Trivers R. L. 1972 – Parental investment and sexual selection (W: Sexual selection and descent of man. Red. B. Campbell) – Aldine, Chicago, 136–179.
- Vehrencamp S. L. 1982 – Body temperatures of incubating versus nonincubating Roadrunners – *Condor*, 84: 203–207.
- Verner J. 1964 – The evolution of polygamy in the long-billed marsh wren – *Evolution*, 18: 252–261.
- Warkentin I. G., Curzon A. D., Carter R. E., Wetton J. H., James P. C., Oliphant L. W., Parkin D. T. 1994 – No evidence for extrapair fertilization in the merlin revealed by DNA fingerprinting – *Mol. Ecol.* 3: 229–234.
- Weatherhead P. J., Robertson R. J. 1979 – Offspring quality and the polygyny threshold: "The sexy son hypothesis" – *Am. Nat.* 113: 201–208.
- Wesołowski T. 1994 – On the origin of parental care and the early evolution of male and female parental roles in birds – *Am. Nat.* 143: 39–58.
- Westneat D. F. 1990 – Genetic parentage in the indigo bunting: a study using DNA fingerprinting – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27: 67–76.
- Wittenberger J. F. 1981 – Animal social behaviour – Duxbury Press, Boston.

Summary

This review aims at presenting the influence of new study techniques on our understanding of avian mating systems. According to sociobiological attitude, various forms of social behaviour (including mating systems) are adaptive and have been shaped by the natural selection, similarly like, e.g. anatomical characters. The evidence for the conflict between sexes was crucial in the progress of research on mating systems. In this paper, a history of studies on polygyny, specially a facultative polygyny, has been presented in detail. Till recently, mating systems were classified basing on the observation of behaviour (e.g. the existence of pair bond, displaying, mate guarding, feeding nestlings and others). The applying of molecular markers enabled us to improve our understanding of gene flow in populations of some bird species. More precisely, it made possible to compare the estimation of an individual's contribution to next generations based on behavioural observation and genetical analysis. This is important because sociobiological research base on the information about an individual's fitness. For example, a monogamy defined basing on the behavioural observation turned out to be a mixture of various mating systems as a result of frequent extra-pair copulations. The applying of molecular markers shed also a new light on the active role of

females in extra-pair copulations and extra-pair fertilisation. Nest parasitism has been found to be much more common than we previously supposed. All these findings suggest that sex conflict is much more widespread than formerly thought. The studies on sperm competition demonstrated that the competition between males does not finish at the moment of copulation but may be prolonged by the sperm inside the females' reproductive tracts. Therefore, sperm competition may be crucial for fertilization of female's eggs. It creates an opportunity for a wide variety of adaptive behaviours, which we did not think of, until recently. Including the ability of females to manipulate sperm from different ejaculations to maximize the likelihood of fertilizing their eggs by the highest-quality male.

(wpłynęło: 22 IX 1997 r.)