

Joanna Gliwicz

Katedra Zoologii Leśnej
i Łowiectwa SGGW-AR
ul. Rakowiecka 26/30
02-528 Warszawa

Życie intymne myszy

The private life of mice

1. Wstęp

Tytuł uczonych na całym świecie od przeszło pół wieku zajmuje się badaniem myszy¹, iż wydawać by się mogło, że wiemy o tych zwierzętach wszystko, a przynajmniej znamy tajemnice ich życia codziennego: odżywiania się, poruszania czy rozmnażania. Tymczasem okazuje się, że nasza wiedza o drobnych gryzoniach jest bardzo niepełna. Więcej wiemy o życiu rodzinnym egzotycznych lwów (Bertram 1975) i małp (Clutton-Brock i Harvey 1977) czy swojskich, ale przecież niezbyt licznych jeleni (Clutton-Brock i in. 1982) lub wilków (Mech 1970) niż pospolitych nornic, norników i myszy leśnych.

Czy są mono- czy poligamiczne? Na ile trwałe są mysie pary i stadła? Jak ostra jest konkurencja pomiędzy samcami o prawo do pokrycia samicy w rui i jak się rozgrywa? Jakie są różnice w sukcesie rozrodczym wśród dorosłych samców, samic i pomiędzy nimi? Chęć znalezienia odpowiedzi na te pytania nie tyle płynie z perwersyjnych zainteresowań mysim seksem czy z potrzeby wyszukiwania na siłę i zapełniania „białych plam” w naszej wiedzy, ile z przekonania, że są to pytania zasadnicze. Życiowy sukces rozrodczy osobnika, mierzony liczbą pozostawionego po sobie potomstwa jest miarą jego dostosowania (fitness). Wśród osobników, którym udało się przeżyć do momentu osiągnięcia dojrzałości płciowej, wszelkie zachowania związane z poczęciem i wychowaniem potomstwa decydują o ich sukcesie rozrodczym, podlegają więc intensywnemu doborowi i kształtują stosunki przestrzenne i socjalne w populacji. Właśnie celem tego artykułu jest omówienie zależności pomiędzy sposobem kojarzenia się i sukcesem rozrodczym myszy a ich behawiorem przestrzennym i socjalnym.

2. Trudności obiektywne

Jeszcze do niedawna, do początku lat siedemdziesiątych, badacze gryzoni zadowalali się opisem zmian liczebności populacji, niekiedy w powiązaniu ze zmianami jej struktury w przestrzeni i w czasie, ale

¹ Myszami nazywam w tekście, w potocznym znaczeniu tego słowa, wszystkie drobne gryzoni, czyli przedstawiciele *Rodentia* charakteryzujących się niewielkimi rozmiarami ciała i należących przede wszystkim do trzech rodzin: myszowatych (*Muridae*), nornikowatych (*Arvicolidae*) i chomikowatych (*Cricetidae*).

tylko bardziej wnikliwi proponowali hipotezy, które wyjaśniałyby dostrzegane zjawiska populacyjne zachowaniem osobników (agresywność, stres, terytorializm), nie próbując jednak sprawdzać proponowanych hipotez ani szukać głębszych przyczyn obserwowanych zachowań osobników. Był to zarazem złoty wiek badań gryzoniarskich, bo żadne inne ssaki nie stanowiły tak dogodnego obiektu badań jak myszy, ze względu na ich dostępność, krótkotrwałość życia i tempo rozrodu. Nic więc dziwnego, że w erze populacjologii opisowej badacze gryzoni stanowili awangardę.

Kiedy jednak nastąpiła era ekologii wyjaśniającej, kiedy zrozumieliśmy, że ostatecznych wyjaśnień obserwowanych zjawisk demograficznych należy szukać na gruncie zachowań osobniczych, kształtowanych przez siły doboru naturalnego, kiedy zaczęła zanikać granica pomiędzy etologią a ekologią, wówczas okazało się, że myszy są nadzwyczaj trudnymi i niewdzięcznymi organizmami do prowadzenia badań populacyjnych, i że nie uda się nadażyć z odpowiedziami na lawinę pytań, które posypały się pod adresem gryzoni w wyniku nowego, ewolucyjnego spojrzenia na górę faktów i hipotez nagromadzonych w trakcie półwiecznych połowów myszy w pułapki przez setki badaczy.

Myszy — organizmów małych, aktywnych nocą, spędzających większość życia pod ziemią, przemykających po jej powierzchni pojedynczo, szybko i pod osłoną roślinności; jednym słowem organizmów ukształtowanych przez ewolucję tak, by były trudno dostrzegalne — człowiek — wielki, powolny i hałaśliwy bastard ewolucji i cywilizacji, o dużej głowie, ale słabym wzroku, węchu i refleksie — nie ma szansy oglądać w naturze.

Dlatego też wielu ekologów populacji zmieniło obiekt badań, próbując znaleźć odpowiedzi na nurtujące ich pytania w populacjach łatwiejszych do obserwacji ptaków, ssaków drapieżnych i kopytnych, oraz dużych, kolonijnych i aktywnych w dzień gryzoni.

3. Chwyty metodyczne

Ci, którzy chcieli jednak poznać prywatne życie myszy, przystąpili do poszukiwania takich metod badań, które zastąpiłyby bezpośrednią obserwację w terenie. Jedną z nich jest radiotelemetria. Miniaturyzacja i doskonalenie aparatury telemetrycznej poszły tak daleko, że są już na rynku nadajniki (à 100 dol. sztuka), które można mocować na obrożach na szyjach nieco większych norników (Madison 1980a). Jeszcze mniejsze nadajniki można implantować w jamie brzusznej gryzoni wielkości nornicy rudej (*Clethrionomys glareolus*, Schreber) (Karlsson 1986), a następnie za pomocą precyzyjnego odbiornika z anteną (1000—2000 dol.) można śledzić ruchy ok. 20 osobników równocześnie. Posłu-

giwanie się tą niestety nie dla wszystkich dostępną metodą umożliwia m.in. rejestrowanie kontaktów pomiędzy osobnikami w czasie ich aktywności na ziemi oraz wspólnego korzystania z gniazd. Na tej podstawie można się wiele dowiedzieć o wielkości grup rozrodczych, trwałości więzów między partnerami, strategiach stosowanych przez samce, by znaleźć dostęp do jak największej liczby samic w rui, i przez samice, żeby pomyślnie odchowić jak najwięcej potomstwa.

Aby jednak stwierdzić, ilu samcom udało się zostać szczęśliwymi ojcami i ile młodych odchowają poszczególne samice, potrzebne są metody pozwalające w terenie ustalić z pewnym prawdopodobieństwem pokrewieństwo pomiędzy dorosłymi i młodymi osobnikami. Bardzo pomysłową i prostą metodę wymyślili Amerykanie (K a u f m a n 1985), używając do znakowania zwierząt kolorowego, fluorescencyjnego proszku, mocno przyczepiającego się do sierści. Każdą złowioną karmiącą samicę zanurzali w takim proszku po czubek nosa, stosując w każdym przypadku inny kolor, a następnie puszczały ją wolno z nadzieją, że popieszy wprost do swojego gniazda. Otrząsając tam z siebie proszek, znakuje ona swe młode, w których sierści można potem (przy pierwszych złowieniach) znaleźć jego ślady i w ten sposób zidentyfikować potomstwo każdej matki. Metoda ta ma jednak spore ograniczenia: jest mało skuteczna w czasie wilgotnej pogody, nie mówiąc już o deszczu czy o obfitej rosie, wymaga ciągłych połowów, aby uchwycić moment wyjścia młodych z gniazda, no i pozwala stwierdzić (z pewnym prawdopodobieństwem) macierzyństwo, nie informując o ojcostwie.

Trwalsze znakowanie samic i pewność przy ustalaniu związku matka—dzieci zapewnia metoda radioizotopowa. Karmiącą samicę znakuje się radioizotopem, a następnie szuka się jego śladów w tkankach młodych osobników, dokąd mogły trafić wraz z mlekiem (S h e r i d a n i T a m a r i n 1985). Podobno czynione są próby analogicznego ustalania ojcostwa przez radioizotopowe znakowanie plemników, ale na temat skuteczności tej metody brak jeszcze doniesień.

No a co mają robić ci badacze, którzy nie posiadają ani magicznego proszku (kolorowe budynie i galaretki w proszku nie nadają się do tego celu — sprawdzone!), ani sprzętu telemetrycznego, ani radioizotopów? Pozostają im żywołowne pułapki i analiza zebranego za ich pomocą materiału, co przy pewnej dozie pomysłowości, brawury i kobiecej intuicji pozwala na wnioskowanie o przestrzenno-socjalno-rozrodczych stosunkach wśród myszy. Amerykańscy koledzy nazywają co prawda tak zgromadzone dowody anegdotycznymi lub poszlakowymi, ale z braku lepszych — cytują je.

Można się jeszcze pocieszać tym, że tak samo nazywane są wyniki laboratoryjnych obserwacji i eksperymentów na ten temat. To jedyna okazja, aby podpatrzeć życie myszy: poznać skład grup rodzinnych, par czy haremów, obejrzyć reakcję mieszkańców gniazda na pojawienie się

intruza, przyjrzeć się karmieniu i pielęgnowaniu młodych itp. Duża część naszej wiedzy o gryzoniach pochodzi właśnie z badań laboratoryjnych, ale coraz częściej zdajemy sobie sprawę z tego, że stosunki pomiędzy osobnikami mogą być znacznie zmienione przez warunki życia w laboratorium, w nieporównywalnych zagęszczeniach i przy nadmiarze pokarmu.

Na zakończenie tego rozdziału trzeba powiedzieć, że choć w badaniach zachowań zwierząt nic nie zastąpi ludzkiego oka i bezpośredniej obserwacji w terenie, stosowane metody zastępcze okazują się skuteczne i w ciągu ostatnich dziesięciu lat dowiedzieliśmy się nieco o intymnym życiu myszy.

4. System kojarzenia się osobników, czyli kto z kim i dlaczego

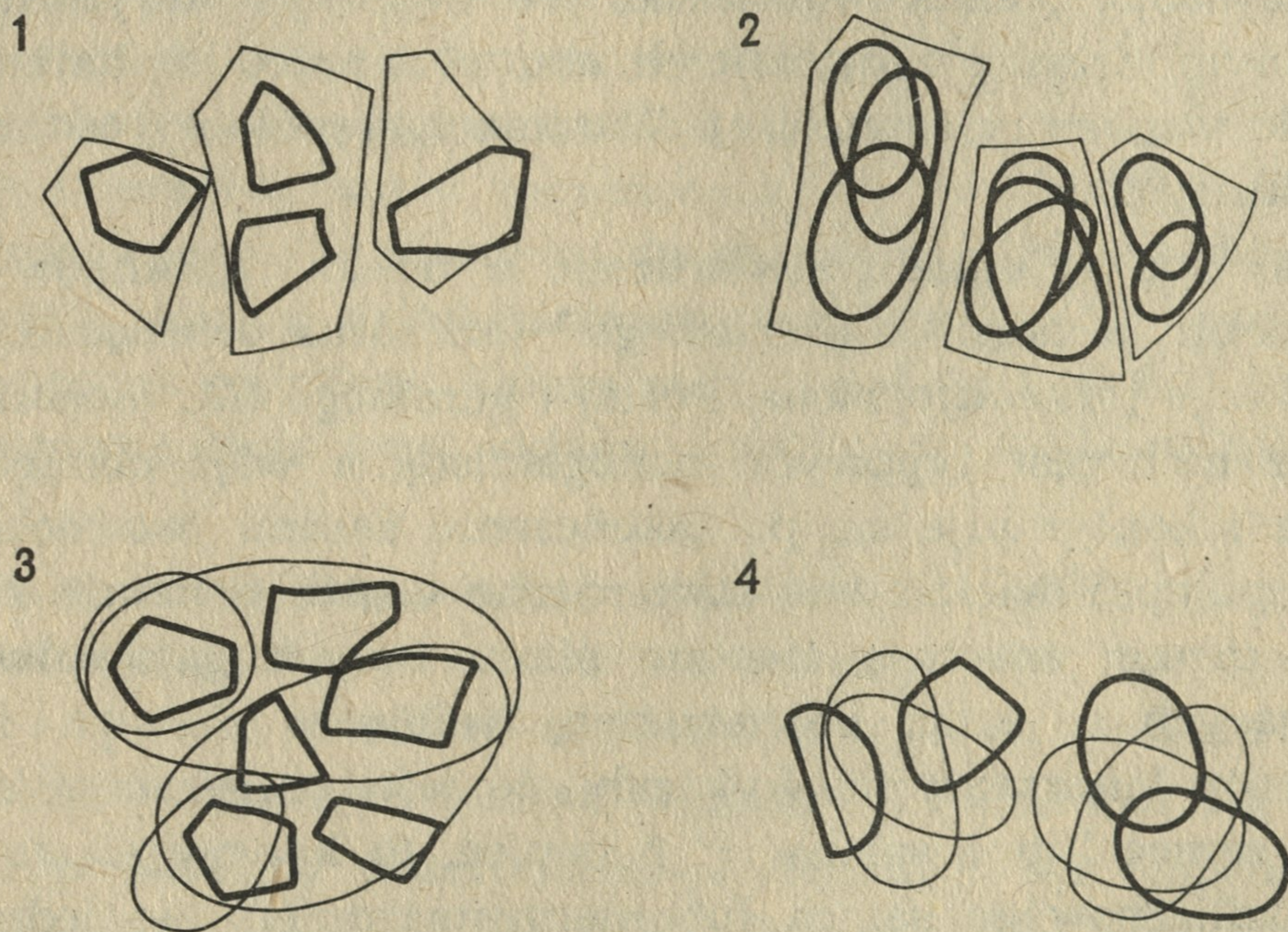
Dla zwykłego śmiertelnika, w tym także przeciętnego biologa, wszystkie drobne gryzonie są podobne do siebie jak krople wody. Nawet my specjaliści, choć wiemy, że znacznie różnią się od siebie pod względem taksonomicznym, cech budowy i preferencji siedliskowych, w głębi duszy uważamy je za grupę zwierząt bardzo jednorodną. Dlatego też coraz częściej zaskakiwani bywamy odkryciem ogromnej różnorodności zachowań gryzoni. Ostatnio takim zaskoczeniem była wiadomość, że u drobnych gryzoni istnieją trzy odmienne systemy kojarzenia się osobników w sezonie rozrodczym: są gatunki monogamiczne, poligamiczne i promiskuityczne², a co więcej, że te trzy systemy kojarzeń nie korespondują ani z pokrewieństwem taksonomicznym, ani z zajmowanym siedliskiem, ani z gradientem geograficznym występowania poszczególnych gatunków. Z dwóch gatunków norników morfologicznie bardzo do siebie podobnych i występujących często razem na tej samej łące jeden okazał się ściśle monogamiczny, a drugi promiskuityczny. Z kolei podobny system poligamiczny stwierdzono u przedstawicieli dwóch odległych rodzin (chomikowatych i nornikowatych) zamieszkujących odmienne siedliska i różne kontynenty.

System kojarzenia się osobników w sezonie rozrodczym rzutuje bezpośrednio na sposób wzajemnego rozmieszczenia samców i samic w przestrzeni, jednym słowem na to, co zwykliśmy w ekologii nazywać strukturą lub organizacją przestrzenną populacji, co było wielokrotnie opisywane u różnych gatunków, bez wnikania wszakże w przyczyny takiego czy innego behawioru przestrzennego zwierząt. Najdokładniej pod tym

² Promiskuityzm = swoboda seksualna. Promiskuityczny sposób kojarzenia się osobników jest właściwie formą poligamii, która jednak różni się od tradycyjnego wielożeństwa dużą częstotliwością zmian partnerów i krótkotrwałością więzi pomiędzy nimi. Dlatego też wyróżniana bywa często jako trzeci (obok monogamii i typowej poligamii) sposób kojarzenia się osobników.

względem poznane zostały norniki północnoamerykańskie (przeгляд u Wolffa 1985), mamy także pewne informacje o nornikowatych z Europy oraz o przedstawicielach innych rodzin Starego i Nowego Świata.

Generalnie można u drobnych gryzoni wyróżnić cztery następujące typy układów przestrzenno-rozrodczych (rys. 1).



Rys. 1. Arealy i terytoria samców i samic w populacjach gryzoni o różnej organizacji przestrzennej. Typy 1—4 jak w tekście. Terytoria oznaczono wielokątami, a arealy elipsami. Arealy lub terytoria samic narysowano grubą linią

Home ranges and territories of males and females in rodent populations with different spatial organization. Types 1—4 as in the text. Territories are represented by polygons and home ranges by ellipses. Borders of female ranges are drawn as thick lines

1. Każda dojrzała samica posiada własne terytorium, nie nakładające się na terytoria sąsiadek. Każdy aktywny samiec posiada własne terytorium, na teren którego nie zachodzą inne aktywne samce. Terytorium samca pokrywa się w przestrzeni z terytorium najczęściej jednej, rzadziej paru samic. Taki obraz przestrzeni odpowiada monogamii lub fakultatywnej poligamii.

2. Dojrzałe samce są terytorialne (jak wyżej). Terytorium każdego samca zamieszkuje kilka samic, których arealy osobnicze wzajemnie się na siebie nakładają. Właściciel terytorium ma wyłączność na krycie samic zamieszkujących jego teren. Jest to obraz przestrzenny typowego układu poligamicznego.

3. Dojrzałe samice są terytorialne (patrz p. 1), a arealy dojrzałych samców nakładają się na siebie, przy czym każdy z nich obejmuje swym zasięgiem terytoria kilku samic. O tym, który samiec ma pierwszeństwo do krycia samicy znajdującej się w areale kilku samców, decyduje

prawdopodobnie jego pozycja w hierarchii dominacyjnej samców. Jeśli hierarchia ta jest bardzo ostra, a samice kopulują tylko z jednym partnerem, układ rozrodczy będzie raczej typu poligamicznego, jeśli natomiast podporządkowane samce mają łatwy dostęp do samic, które nie wykazują wyraźnej preferencji jednego partnera, będzie panował promiskuityzm.

4. Kilka samic i samców mieszka we wspólnym terytorium, aktywnie bronionym przez przedstawicieli obu płci przed osobnikami nie należącymi do wspólnoty rozrodczej. W ramach wspólnoty osobniki kojarzą się promiskuitycznie.

Pierwszy rodzaj układu stwierdzono u trzech gatunków norników amerykańskich: u nornika preriowego³ (*Microtus ochrogaster*, Wagner), kalifornijskiego (*M. californicus*, Peale) i górskiego (*M. montanus*, Peale). Pierwszy z nich jest typowym monogamistą, a więź pomiędzy parami jest trwała i kontynuuje się po zakończeniu sezonu rozrodczego. W polowach w pułapki wielołówne stwierdzono częste łowienie się tych samych par razem, znacznie częstsze niż u innych gatunków norników zamieszkujących tę samą powierzchnię badawczą (Getz i in. 1981). Eksperymenty laboratoryjne wykazały, że jeśli umieścić w klatce 1 samicę + 2 samce lub 1 samca + 2 samice, to kończy się to zazwyczaj śmiercią nadliczbowego samca lub nierozmnażaniem się jednej z samic (a czasem nawet jej śmiercią). Jedynie w przypadku, gdy samice były siostrami, obie wyprowadzały potomstwo (Gavish i in. 1981). Ponadto stwierdzono, że samiec dużo czasu poświęca swemu potomstwu, pielęgnując je i strzegąc, a nawet — gdy miot jest wyjątkowo duży — zakładając własne gniazdo z kilkoma oseskami, które matka odwiedza tylko w celu karmienia (Thomas i Birney 1979).

Gatunkowi temu poświęciłam stosunkowo dużo miejsca, jest on bowiem jedynym znanym dotychczas nauce monogamicznym drobnym gryzoniem, a zarazem jednym z nielicznych ssaków o tym systemie kojarzeń. Uważa się jednak, że w warunkach wysokiego zagęszczenia populacji samce stają się poligamistami, przy czym samice w haremie są najprawdopodobniej spokrewnione. U dwóch pozostałych gatunków, u których i samce i samice są terytorialne, system kojarzeń oscyluje pomiędzy mono- i poligamią w zależności od zagęszczenia lokalnej populacji (Jannett 1980, Lidicker 1980). Nie stwierdzono jednak u nich ani silnych więzi pomiędzy partnerami, ani ojcowskiej opieki nad potomstwem, toteż należy sądzić, że układy poligamiczne (bigamiczne) są stosunkowo częste.

³ Tworząc polskie nazwy gatunków gryzoni (w przypadku gdy dotychczas nie były używane) posługiwałam się pięciojęzycznym (łacińsko-rosyjsko-angielsko-niemiecko-francuskim) słownikiem nazw zwierząt (Sokolov 1984), tłumacząc na polski nazwę, która przyjęła się w większości tych języków.

Drugi typ systemu przestrzenno-rozrodczego został stwierdzony przez Wolffa (1980) u nornika żółtopoliczkowego (=tajgowego, *Microtus xanthognathus*, Leach), przez Myllymakię (1977) u europejskiego nornika burego (*M. agrestis* L.) oraz przez Mihokę (1979) u myszaka jeleniego (*Peromyscus maniculatus*, Wagner). Ponadto, jak wynika z moich nie publikowanych materiałów, można się go spodziewać u naszej myszy leśnej (*Apodemus flavicollis*, Melchior). Nigdzie nie został jednak szczegółowo zbadany w warunkach terenowych. Charakteryzuje się on bardzo dużą agresywnością dojrzałych samców względem siebie, dużą tolerancją samic zamieszkujących terytorium jednego samca i ich agresywnością w stosunku do obcych samic i ich młodych. Wydaje się to być typowy układ haremów, w którym samce nieterytorialne nie mają szans na ojcostwo. Należy sądzić, że w dalszych badaniach wykaże się istnienie tego typu układu u znacznie większej liczby gatunków gryzoni.

Agresywne stosunki pomiędzy osobnikami i oparte na nich grupy rozrodcze istnieją tylko w sezonie reprodukcyjnym. Po tym okresie eks-rywale i rywalki wspólnie zamieszkują zimowe gniazda, razem korzystają z nagromadzonych jesienią zapasów i wzajemnie się ogrzewają.

Trzeci typ układów przestrzenno-rozrodczych jest zapewne równie pospolity wśród gryzoni jak typ poprzedni. Doczekał się on najbardziej szczegółowych analiz i dlatego poświęcę mu cały następny rozdział.

System czwarty jest najlepiej znany z badań nad myszą domową (*Mus musculus* L.) (przeгляд u Zegerena 1980), ale został też stwierdzony przez Fitzgeralda i Madisona (1983) u nornika sosnowego (*M. pinetorum*, le Conte) i być może występuje także u nornika polnego (*M. arvalis*, Pallas), choć za mało na razie wiemy o tym gryzoni. Poszczególne gatunki mogą różnić się pomiędzy sobą zarówno wielkością wspólnot rozrodczych (demów), jak i stopniem ich integracji. W niewielkich demach norników sosnowych wszyscy członkowie wspólnoty najczęściej zamieszkują wspólną norę, co oznacza, że kilka samic wychowuje swoje młode w jednym gnieździe. U myszy domowej dzieje się tak tylko przy bardzo wysokich zagęszczeniach (Southwick 1955).

5. Strategie samców w populacjach gryzoni z terytorialnymi samicami

Przestrzenna organizacja populacji oparta na terytorializmie samic i nieterytorialnych arealów samców charakteryzuje wszystkie gatunki nornic (rodzaj *Clethrionomys*) (patrz przeгляд u Bujalskiej 1985), kilka gatunków norników, np. nornika pensylwańskiego (*M. pennsylvanicus*, Ord) (Madison 1980a), nornika północnego (*M. oeconomus*,

Pallas) (Tast 1966) oraz mysz zaroślową (*Apodemus sylvaticus*, L.) (Wolton i Flowerdew 1985).

Jak wspomniano wcześniej, stosunki pomiędzy samcami spotykającymi się ze sobą w przestrzeni oparte są na panującej między nimi hierarchii socjalnej. Rozważając teoretycznie, jaka powinna być strategia samców gwarantująca im łatwy dostęp do samic w rui, a co za tym idzie duży sukces rozrodczy, postawiono hipotezę, że w takich populacjach powinny istnieć dwie różne strategie samców (Gliwicz w druku a). Samiec dominujący powinien poruszać się po jak największym areale, pokrywającym się przestrzennie z wieloma terytoriami samic. Pozycja dominująca zapewnia mu pierwszeństwo krycia samicy, jeśli znajdzie się przy niej równocześnie z innymi samcami. Samce podporządkowane, czyli takie, którym nie udało się założyć areału osobniczego w miejscu nie penetrowanym przez osobniki stojące wyżej w hierarchii dominacyjnej, mogą uzyskać dostęp do samic w rui tylko wtedy, gdy samiec dominujący będzie akurat nieobecny w pobliżu takiej samicy.

Przy takich założeniach najlepszą strategią samców podporządkowanych jest (1) spędzanie w terytorium potencjalnej partnerki dużo czasu (przez co zwiększa swe szanse na kopulację z nią, gdy dominant będzie zajęty gdzie indziej), co oznacza zarazem poruszanie się po niewielkim areale, oraz (2) lokowanie swego areału w największym areale dominanta, który tym samym mniej czasu będzie spędzał z każdą ze swych samic. Pełne potwierdzenie prawdziwości tej hipotezy byłoby możliwe tylko przez przeprowadzenie dość skomplikowanych technicznie eksperymentów terenowych. Natomiast pośrednie dowody na stosowanie przez samce takich strategii, jak opisane powyżej, można znaleźć wertując prace poświęcone różnym aspektom struktury przestrzennej gryzoni z terytorialnymi samicami (patrz przykłady u Gliwicz w druku a).

Przeprowadzono również szczegółową analizę wzajemnych relacji przestrzennych pomiędzy dojrzałymi samcami i samicami w populacji nornicy rudej, zamieszkującej 0,7-hektarową powierzchnię badawczą w lesie olsowym (Gliwicz w druku b). Analizą objęto cały sezon rozrodczy. W tym okresie na powierzchni mieszkało 11 dorosłych samic i 8 samców, z tym że w jednym czasie nie rezydowało więcej niż 5 samic i 5 samców. Wszystkie terytoria samic były prawie tej samej wielkości, natomiast areały poszczególnych samców bardzo różniły się wielkością, w krańcowym przypadku aż 9-krotnie. Stwierdzono wysoką korelację pomiędzy wielkością areału a wielkością ciała jego właściciela. Arealy samców zachodziły na terytoria od 1 do 4 samic. Samice utrzymywały stałą lokalizację swoich terytoriów, ale w ciągu sezonu samice-przezimki (tj. urodzone w poprzednim roku) sukcesywnie wymierały, a ich miejsce zajmowały młodsze samice. Podobna wymiana miała miejsce u samców, a przy tym kształt i lokalizację ich arealów cechowała duża zmienność w czasie. W efekcie powiązania przestrzenne pomię-

dzy poszczególnymi samcami i samicami także charakteryzowały się dużą zmiennością: w okresie całego sezonu dorosłe samce miały od jednej do sześciu partnerek, z którymi były przestrzennie stowarzyszone przez dłuższy lub krótszy czas.

Jeśli dalej przyjąć, że każdy z samców obejmujących swym areałem terytorium samicy próbuje (z lepszym lub gorszym skutkiem) pokryć ją w czasie rui, i jeśli uznać za *Madisonem* (1980b), że przy takiej organizacji przestrzennej dla samicy może być korzystne kopulowanie ze wszystkimi wielbicielami (po to, by przekonani o ojcostwie nie usiłowali zjeść jej młodych zaraz po urodzeniu), to otrzymujemy pełny obraz promiskuitycznego systemu kojarzeń.

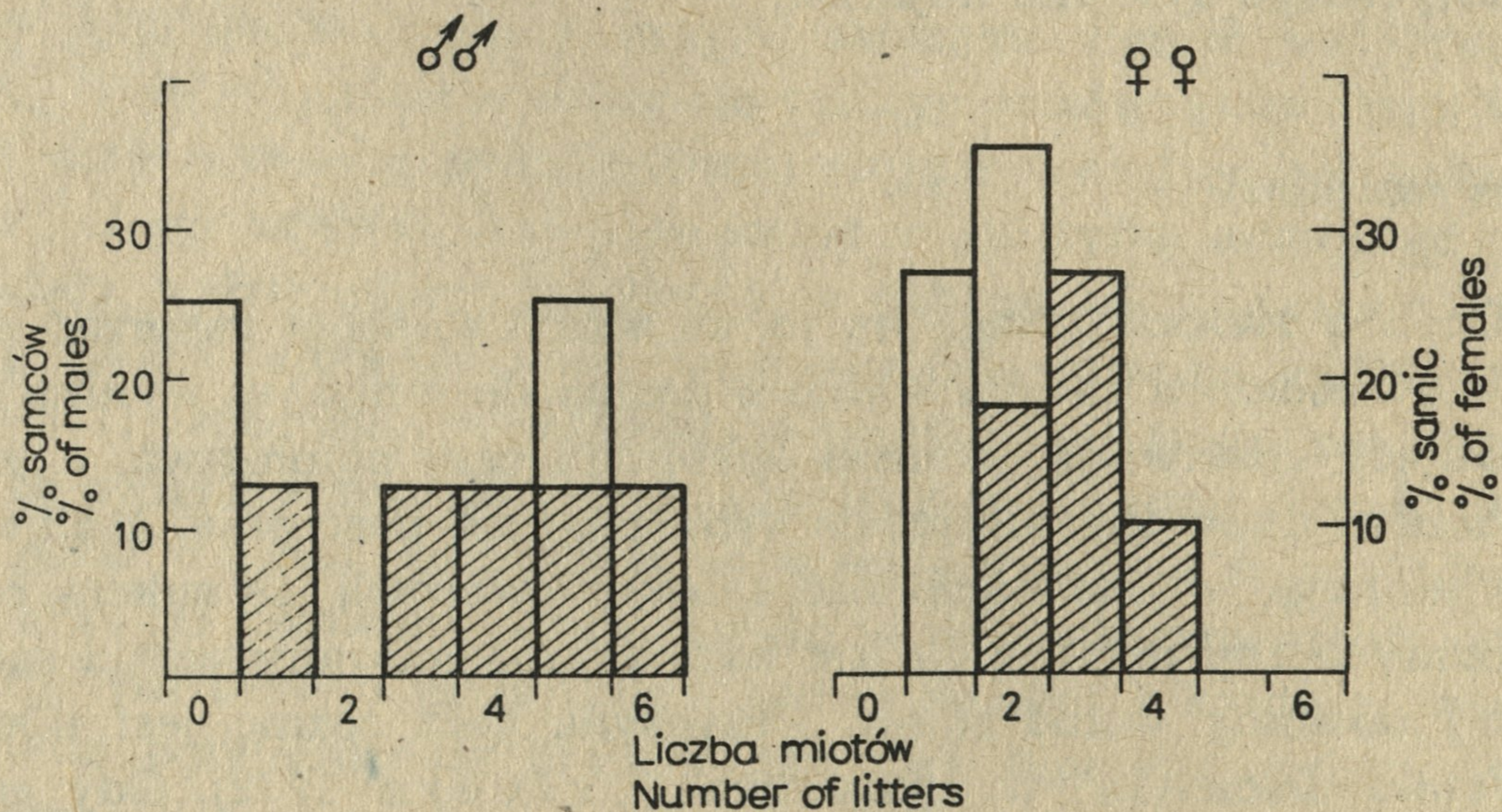
6. Sukces rozrodczy

Już Darwin zwrócił uwagę na to, że wśród samców zwierząt istnieje w okresie rozrodczym zacięta walka o dostęp do samic, w wyniku której przegrywający zostawiają po sobie mało lub zero potomstwa, a wygrywający bardzo dużo. Zagadnieniem tym zajął się następnie *Bateman* (1948), wykazując w badaniach nad muszką owocową, że sukces rozrodczy mierzony liczbą potomstwa jest bardzo zróżnicowany wśród samców, a bardziej podobny wśród samic. Przyczyną tych różnic jest nierówna „inwestycja rodzicielska” w potomstwo (*Trivers* 1972). Gdy energetyczno-czasowy wkład samic w wyprodukowanie i odchowanie potomstwa jest większy niż samców, stają się one zasobem ograniczającym możliwości rozrodcze samców, i te ostatnie muszą ze sobą konkurować o dostęp do gotowej do rozrodu samicy. Z kolei możliwości reprodukcyjne samic ograniczone są w pewnym stopniu zasobami środowiska i ich własnym budżetem energetycznym (i te decydują o różnicach w sukcesie rozrodczym poszczególnych samic), a za to bez trudu znajdują partnerów i w dodatku mogą czasem w nich przebierać, zapewniając swemu potomstwu ojca o najlepszych cechach. Taki obraz nierównych inwestycji rodzicielskich, z większym wkładem ze strony samic, jest bardzo rozpowszechniony w świecie zwierząt, a już szczególnie nierówność ta jest ewidentna w świecie ssaków, gdzie samice nie tylko inwestują w jajo (którego wyprodukowanie jest droższe niż plemnika), ale także w rozwój embrionu przez cały okres ciąży i w rozwój oseska przez okres laktacji. Stąd też wynika fakt, że ssaki są z reguły poligamiczne (promiskuityczne), a monogamiczne wyjątki są bardzo rzadkie.

Sukces reprodukcyjny zwykle się mierzy liczbą odchowanego potomstwa wydanego w czasie życia osobnika rodzicielskiego. W zależności od tego, który okres w życiu potomstwa jest najbardziej krytyczny, a także od tego, kiedy badacz może policzyć odchowane potomstwo, u różnych gatunków, rzędów i gromad ocenia się to w różnych momen-

tach. Najbardziej prawidłową i porównywalną miarą sukcesu jest liczba potomstwa odchowanego do osiągnięcia wieku rozrodczego.

O tym, co decyduje u ssaków o wielkości sukcesu rozrodczego samców i jak duże jest zróżnicowanie sukcesu u przedstawicieli obu płci, wiemy na razie niewiele. Najpełniejsze badania na ten temat przeprowadzone zostały w populacji jelenia szlachetnego (*Cervus elaphus*, L.), zamieszkującej wyspę Rhum przez Clutton-Brocka i in. (1982). Badania nad sukcesem rozrodczym różnych gatunków gryzoni przy wykorzystaniu wszystkich wspomnianych już metod są obecnie w toku, ale na ich wyniki trzeba będzie jeszcze trochę poczekać.



Rys. 2. Sukces rozrodczy dojrzałych samców i samic w populacji nornicy rudej, mierzony liczbą wyprodukowanych miotów (wg Gliwicz w druku b). Pola zakreskowane wskazują osobniki starsze (przezimki), a białe — tegoroczne osobniki dojrzałe

Reproductive success of mature males and females, estimated in the bank vole population; the success is expressed as a number of litters produced (after Gliwicz in press b). Hatched bars indicate older (overwintered) individuals, white bars — young mature individuals

Spróbowano jednak oszacować przybliżony sukces rozrodczy samic i samców nornicy rudej na podstawie informacji o przestrzennym stowarzyszeniu osobników zamieszkujących powierzchnię badawczą (tę samą, co powyżej) oraz o liczbie i czasie ciąży poszczególnych samic — mieszanek tej powierzchni (Gliwicz w druku b). Poczyniono tu szereg uproszczonych założeń odnośnie do (1) ojcostwa, (2) zależności pomiędzy jednosezonowym a życiowym sukcesem rozrodczym osobników oraz (3) zastosowano uproszczoną miarę sukcesu, mierząc go liczbą młodych w momencie urodzenia; toteż uzyskane wyniki mają tylko wartość przybliżoną. Wskazują one jednak wyraźnie (rys. 2), że udział poszczególnych samców w wyprodukowaniu 24 miotów (średnio po 5 młodych) urodzonych na badanej powierzchni był bardzo nierówny (przy tym naj-

silniej skorelowany z wielkością areału samca), natomiast udział samic był znacznie bardziej wyrównany (różnice wynikały przede wszystkim z okresu życia samicy w stadium dojrzałości). Średni sukces samców i samic był podobny (♀ — 11 młodych z wariancją 4,8; ♂ — 15 młodych z wariancją 28,5). Takiego wyniku należało się spodziewać w populacji gatunku poligamiczno-promiskuitycznego, w której stosunek płci osobników dojrzałych był bliski 1:1.

W kontekście tych wyników warto zwrócić uwagę na dwie sprawy związane ze specyfiką biologii (life history) drobnych gryzoni. Oceną sukcesu rozrodczego objęto tylko osobniki dojrzałe, posiadające areały i terytoria rozrodcze w określonym miejscu lasu będącego optymalnym siedliskiem nornicy rudej. Jednak z wyników przedstawionych badań i z kilku innych prac wynika, że tylko niewielka część gryzoni urodzonych w siedliskach optymalnych ma szansę znaleźć tam miejsce na założenie własnego areału czy terytorium rozrodczego. Większość musi migrować i szukać miejsca gdzie indziej (Gliwicz 1986). Ich sukces rozrodczy zależeć będzie od szczęścia w czasie pełnej niebezpieczeństw wędrówki i od powodzenia w znalezieniu odpowiedniego miejsca na osiedlenie się. Ta składowa sukcesu reprodukcyjnego nigdy dotychczas nie była brana pod uwagę, a nawet trudno byłoby wskazać rozwiązania metodyczne, które pozwoliłyby prześledzić sukcesy reprodukcyjne wszystkich samców i samic — gryzoni urodzonych w wybranej do badań populacji, bez względu na to, czy zostały w niej czy wyemigrowały, tak jak mógł to ocenić Bateman dla muszek owocowych zamkniętych w butelce z pożywką.

Druga sprawa dotyczy cech samca skorelowanych z jego sukcesem reprodukcyjnym. Clutton-Brock wykazał, że u długowiecznych jeleni każdy samiec, który żył dostatecznie długo, miał pewność pozostawienia po sobie dużej liczby potomstwa, bowiem wszystkim samcom w wieku 7—11 lat udawało się w którymś z sezonów rozrodczych zmonopolizować największą liczbę płodnych samic. Takie cechy, jak wielkość ciała czy poroża decydowały tylko o tym, czy stało się to wcześniej czy później, czy raz czy kilkakrotnie. Biorąc pod uwagę fakt, że młody samiec przystępuje praktycznie do rozrodu w wieku 5 lat, można stwierdzić, że gwarantowany sukces wcale nie przychodzi mu łatwo, ale przynajmniej wiadomo, że wystarczy mieć cierpliwość. Inaczej jest natomiast w przypadku krótko żyjących samców drobnych gryzoni, z których ogromna większość ma tylko jeden sezon na odniesienie sukcesu lub poniesienie klęski w rozrodzie. Wśród dojrzałych płciowo samców w każdym sezonie połowa jest takich, które przeżyły zimę i od wczesnej wiosny gotowe są do rozrodu (ale tylko bardzo nieliczne z nich rozmnażały się w poprzednim sezonie); a połowa młodych, które przystępują do rozrodu w środku lata (i mają minimalne szanse na przeżycie do następnego

sezonu rozrodczego). Młode urodzone w drugiej połowie sezonu rozrodczego nie dojrzewają płciowo w tym sezonie. Powodzenie w rozrodzie jest więc już od razu w dużym stopniu zdeterminowane przez wiek, a właściwie przez termin narodzin samca (Gliwicz 1979). Z przytoczonych już szacunkowych danych wynika, że o sukcesie rozrodczym dojrzałego samca najbardziej decyduje wielkość areału i jego lokalizacja w stosunku do terytoriów samic i arealów innych samców. To z kolei jest wysoce skorelowane z wielkością (ciężarem) ciała samca. Największe sukcesy rozrodcze odnoszą najcięższe przezimki (a o ich ciężarze decyduje zdolność utrzymania dobrej kondycji przez zimę) i zaraz po nich najcięższe, czyli najstarsze tegoroczne samce. Jednym słowem młodemu samcowi pełną gwarancję sukcesu daje jedynie przeżycie zimy, i to w dobrej kondycji. Jest to warunek bardzo ciężki do spełnienia (ok. 70% populacji ginie w okresie zimowym) i dlatego należy przypuszczać, że przy wszystkich innych warunkach podobnych, krótkowieczne ssaki o sezonowym rozrodzie będą miały znacznie bardziej zróżnicowany sukces rozrodczy niż ich długowieczni krewni.

7. Od czego zależy układ przestrzenno-rozrodczy?

Opisana tu zdumiewająca różnorodność systemów rozrodczych i behawioru przestrzennego gryzoni wymaga wyjaśnienia. Szukać go możemy na razie jedynie w sferze przypuszczeń, hipotez i teorii.

Na uwagę zasługuje fakt, że w przypadku drobnych gryzoni, które rodzą wiele miotów w jednym sezonie rozrodczym, nie może być przebudowy struktury przestrzennej pomiędzy okresem rui a czasem wychowania młodych, tak jak się to dzieje u wielu ssaków rodzących młode tylko jeden raz w roku. W populacjach gryzoni te dwa procesy odbywają się równolegle, toteż organizacja przestrzenna musi być uniwersalna: gwarantująca równocześnie samicom odpowiednie warunki do wychowania młodych, a samcom — dostęp do płodnych samic.

Dlaczego jednak u jednych gatunków rozradzające się samice są terytorialne, a u innych nie? Można sądzić, że w populacjach ograniczonych przez pokarm zachowanie terytorialne samic ma na celu zapewnienie potomstwu dostatecznej ilości pokarmu (Ostfeld 1985). To wyjaśnienie nie jest jednak uniwersalne, bowiem podział na gatunki z terytorialnymi i nieterytorialnymi samicami nie w pełni odpowiada podziałowi na gatunki odżywiające się zasobami rozproszonymi, wolno się regenerującymi i zmieniającymi się w czasie w sposób trudny do przewidzenia (a takie uważa się za zasoby ograniczające) oraz gatunki żyjące w nadmiarze łatwo dostępnego pokarmu. Ponadto gdyby rzeczywiście pokarm decydował o terytorializmie, można by oczekiwać, że

samice przeganiałyby ze swych terytoriów nie tylko inne rozradzające się samice, ale także wszystkie inne osobniki, tymczasem mogą one swobodnie poruszać się po nich (W o l t o n i F l o w e r d e w 1985). W dodatku zachowanie przestrzenne samic powinno zmieniać się z terytorialnego na nieterytorialne na terenach (w okresach) o niskim zagęszczeniu, tymczasem takie zmiany nie były notowane. Alternatywnym wyjaśnieniem przyczyn terytorializmu samic jest sugerowana przez W e b s t e r a i B r o o k s a (1981) hipoteza zapobiegania dzieciobójstwu lub utracie ciąży u tych gatunków, u których inne samice często oddziałują w ten sposób na potomstwo swoich sąsiadek.

Zachowanie przestrzenne samców da się natomiast wytłumaczyć rozmieszczeniem w przestrzeni ich partnerek (O s t f e l d 1985) na gruncie teorii E m l e n a i O r i n g a (1977) rozważającej możliwość obrony zasobów przed konkurentami (resource defensibility). Otóż według tej teorii zwierzę może monopolizować dostęp do zasobów wtedy, gdy korzyści z wyłącznego korzystania z zasobu są na tyle duże, że opłaca się poświęcać energię i czas na jego obronę. Gdy jednak zasobu nie da się skutecznie bronić i inne osobniki nie obciążone wydatkami na jego obronę znajdują do niego skuteczny dostęp, odnosząc netto (po odjęciu kosztów obrony) większe lub podobne korzyści, strategia obrony i monopolizowania zasobu przestaje być opłacalna.

W omawianym przypadku takim zasobem są zdolne do rozrodu samice. Jeśli samcowi uda się znaleźć na stosunkowo niewielkiej przestrzeni kilka samic, to może skutecznie bronić do nich dostępu innym samcom, wyznaczając terytorium i strzegąc nienaruszalności jego granic. Takim rozwiązaniom przestrzennym sprzyja sytuacja, gdy samice jest w ogóle dużo i nie izolują się od siebie w przestrzeni, a więc odpowiednie zagęszczenie i struktura płci w rozradzającej się części populacji i sprzyjająca struktura przestrzenna samic.

Gdy jednak samice rezydują na izolowanych od siebie terytoriach, samiec chcący zmonopolizować wiele takich samic musiałby mieć bardzo duże i trudne do obrony terytorium. W praktyce ponosząc znaczne koszty na znakowanie, patrolowanie i obronę granic swego terytorium nie mógłby mieć pewności, czy skutecznie ochronił swe samice przed intruzami i czy wszystkie dzieci urodzone w jego terytorium są jego. Dlatego też w takim przypadku lepsze okazały się strategie alternatywne: albo porzucenie myśli o zmonopolizowaniu dużej liczby samic i zapewnienie sobie sukcesu rozrodczego na drodze doraźnego rozstrzygnięcia, kto jest dominantem i ma pierwszeństwo do pokrycia samicy w ruinie (strategia nachodzących na siebie areałów samców), albo zapewnienie sobie wyłączności krycia bardzo małej liczby samic — w skrajnym przypadku tylko jednej — których terytoria jest w stanie włączyć w swoje niewielkie terytorium (strategia monogamii i fakultatywnej poligamii).

8. Uwagi końcowe

Jak wynika z przedstawionego artykułu, życie intymne myszy jest niezwykle skomplikowane, a przy tym mało poznane. Ciąg: sukces rozrodczy → stosunki socjalno-przestrzenne → zjawiska demograficzne był tradycyjnie przedmiotem badań trzech różnych dyscyplin: ewolucjonizmu, etologii i ekologii, które dopiero niedawno zintegrowały się w postaci ekologii ewolucyjnej i ekologii behawioralnej. Przypadek gryzoni jest szczególny, bowiem tradycyjnej ekologii udało się zgromadzić olbrzymią liczbę faktów opisujących zjawiska demograficzne w różnych strefach geograficznych, siedliskach i warunkach pokarmowych. Żadna inna grupa ssaków nie posiada tak bogatej dokumentacji na ten temat.

Rozgrzeszając tych, którzy w poszukiwaniu szybkich rozwiązań nurtujących ich problemów ekologiczno-ewolucyjnych odstępili od badania gryzoni i wybrali łatwiejsze metodycznie obiekty, solidaryzuję się z tymi, którzy uważają, że szkoda byłoby zaprzepaścić ogromną wiedzę zgromadzoną na temat zjawisk demograficznych w populacjach gryzoni, że stanowi ona nieprzebrany skarbiec, z którego można pełnymi garściami czerpać pomysły i hipotezy do rozważań behawioralnych i ewolucyjnych; i że po pokonaniu problemów technicznych znowu wyjdziemy do przodu.

A poza tym, czyż myszy nie są piękne, a ich życie nadzwyczaj ciekawe?!

Praca była finansowana z problemu CPBP 04.10.02.

Piśmiennictwo

- Bateman A. J. 1948 — Intra-sexual selection in *Drosophila* — *Heredity*, 2: 349—368.
- Bertram B. C. R. 1975 — Social factors influencing reproduction in wild lion — *J. Zool. (Lond.)* 177: 463—482.
- Bujalska G. 1985 — Regulation of female maturation in *Clethrionomys* species, with special reference to an island population of *C. glareolus* — *Ann. zool. fenn.* 22: 331—342.
- Clutton-Brock T. H., Guinness F. E., Albon S. D. 1982 — Red deer. Behavior and ecology of two sexes — Edinburgh University Press, Edinburgh, ss. 378.
- Clutton-Brock T. H., Harvey P. H. 1977 — Primate ecology and social organisation — *J. Zool. (Lond.)* 183: 1—39.
- Emlen S. T., Oring L. W. 1977 — Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems — *Science*, 197: 215—223.
- Fitzgerald R. W., Madison D. M. 1983 — Social organization of a free-ranging population of pine voles, *Microtus pinetorum* — *Behav. Ecol. Sociobiol* 13: 183—187.

- Gavish L., Carter C. S., Getz L. L. 1981 — Further evidences for monogamy in the prairie vole — *Anim. Behav.* 29: 955—957.
- Getz L. L., Carter C. S., Gavish L. 1981 — The mating system of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*: field and laboratory evidence for pair-bonding — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8: 189—194.
- Gliwicz J. 1979 — Struktura wiekowa a organizacja socjalna w populacjach gryzoni — *Wiad. ekol.* 25: 9—17.
- Gliwicz J. 1986 — Migracja w populacjach gryzoni — dwadzieścia lat później — *Wiad. ekol.* 32: 137—154.
- Gliwicz J. w druku a — Male strategies in rodents with territorial females: a hypothesis — *Holarct. Ecol.*
- Gliwicz J. w druku b — Spatial organization and reproductive success in a small herbivour mammal — the bank vole — *Proceedings of XVIII Congress of International Union for Game Biologists, Cracow.*
- Jannett F. J. 1980 — Social dynamics of the montane vole, *Microtus montanus*, as a paradigm — *Biologist*, 62: 3—19.
- Karlsson A. F. 1986 — Social structure in a population of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* — Ph. D. Thesis, University of Uppsala.
- Kaufman G. A. 1985 — Use of fluorescent pigment to study social interaction in a small nocturnal rodent under natural condition — *Abstracts IV I.T.C. Edmonton*, no. 338.
- Lidicker W. Z. jr 1980 — The social biology of the California vole — *Biologist*, 62: 46—55.
- Madison D. M. 1980a — Space use and social structure in meadow vole, *Microtus pennsylvanicus* — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7: 65—71.
- Madison D. M. 1980b — An integrated view of the social biology of *Microtus pennsylvanicus* — *Biologist*, 62: 20—33.
- Mech L. D. 1970 — *The wolf: the ecology and behavior of an endangered species* — Natural History Press, New York, ss. 201.
- Mihok S. 1979 — Behavioral structure and demography of subarctic *Clethrionomys gapperi* and *Peromyscus maniculatus* — *Can J. Zool.* 57: 1520—1535.
- Myllymaki A. 1977 — Interspecific competition and home range dynamics in the field vole, *Microtus agrestis* — *Oikos*, 29: 553—569.
- Ostfeld R. S. 1985 — Limiting resources and territoriality in microtine rodents — *Am. Nat.* 126: 1—15.
- Sheridan M., Tamarin R. H. 1985 — Demographic factors affecting the social structure of meadow vole population — *Abstracts IV I.T.C. Edmonton*, no. 571.
- Sokolov V. E. 1984 — *Pjatijazyčnyj slovar' nazvanii životnych. Mlekopitajuščie* — Ruskij jazyk, Moskva, ss. 352.
- Southwick C. H. 1955 — Regulatory mechanisms of house mouse populations: social behavior affecting litter survival — *Ecology*, 36: 627—634.
- Tast O. 1966 — The root vole, *Microtus oeconomus* Pallas, as an inhabitant of seasonally flooded land — *Ann. zool. fenn.* 3: 127—171.
- Thomas J. A., Birney E. C. 1979 — Parental care and mating system of the prairie vole, *Microtus ochrogaster* — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 5: 171—186.
- Trivers R. L. 1972 — Parental investment and sexual selection (W: *Sexual selection and the descent of man 1871—1971*. Red. B. Campbell) — *Aladine*, Chicago, 136—179.
- Webster A. B., Brooks R. J. 1981 — Social behaviour of *Microtus pennsylvanicus* in relation to seasonal changes in demography — *J. Mammal.* 62: 738—751.

Wolff J. O. 1980 — Social organization of the taiga vole (*Microtus xanthognathus*) — *Biologist*, 62: 34—45.

Wolff J. O. 1985 — Behavior (W: *Biology of New World Microtus*. Red. R. H. Tamarin) — Special Publication No. 8, The American Society of Mammalogists: 340—372.

Wolton R. J., Flowerdew J. R. 1985 — Spatial distribution and movements of wood mice, yellow-necked mice and bank voles — *Symp. Zool. Soc. Lond.* 55: 249—275.

Zegeren von K. 1980 — Variation in aggressiveness and the regulation of numbers in house mouse populations — *Neth. J. Zool.* 30: 635—770.

Summary

This article summarizes our knowledge of mating systems in small rodents, and demonstrates how they are related to spatial and social behaviour of mice. Behavioural studies of these small, nocturnal and secretive mammals require use of sophisticated methods and techniques. In different species of small rodents four social-spatial systems were found (Fig. 1), corresponding to certain types of mating systems: (1) territorial females and territorial males — monogamy or facultative polygamy, (2) territorial males and non-territorial females — polygamy, (3) territorial females and non-territorial males — polygamy or promiscuity, and (4) non-territorial females and males forming a spatial commune and together defending the commune territory — promiscuity within the commune. The theories and hypotheses explaining high diversity in spatial organization and mating systems found in small rodents are presented.

Life reproductive success is a measure of individual fitness. According to a theory, in polygamic or promiscuous species the success among males should be highly diversified, and among females much more equal. The intimated success for one rodent species — the bank vole was 0—30 newborn young to an adult male and 5—20 to an adult female (Fig. 2).

(wpłynęło: 3 XI 1987 r.)