



Andrzej Dyrzcz

BIOLOGIA PTAKÓW



Biologia ptaków to książka oparta na osiągnięciach współczesnej ornitologii, obejmująca dużą część wiedzy o naturze tych zwierząt. Porusza m.in. tematy:

- biologii rozrodu łącznie z systemami rozrodczymi,
- pokarmu i żerowania,
- ekologii populacji,
- behawioru i komunikacji ptaków.

Zawarte zostały również rozdziały dotyczące ogólnej charakterystyki anatomicznej ptaków, ich ewolucji, wędrówek, rozmieszczenia geograficznego, wymierania oraz ochrony. Pozycja adresowana jest do osób zainteresowanych życiem ptaków i obserwacjami ornitologicznymi, pragnących pogłębić wiedzę z tego zakresu, a nadto może stanowić ciekawe źródło informacji dla studentów i naukowców w dziedzinie biologii i leśnictwa.

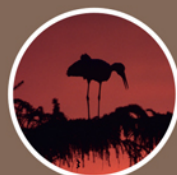


Andrzej Dyrce jest ornitologiem, emerytowanym profesorem i długoletnim kierownikiem Zakładu Ekologii Ptaków Uniwersytetu Wrocławskiego. Jego zainteresowania dotyczą biologii i ekologii awifauny Polski oraz systemów rozrodczych ptaków. Prowadził badania na Stawach Milickich, w Karkonoszach, na torfowiskach Biebrzy i Pojezierza Łęczyńsko-Włodawskiego, a także w Panamie, peruwiańskiej Amazonii, Andach Ekwadoru, Papui Nowej Gwinei i na jeziorach Szwajcarii i Japonii. Jest autorem 248 publikacji naukowych, współautorem książki *Ptaki Śląska – monografia faunistyczna*, autorem monografii *Wodniczka i Trzciniak*. Brał udział w utworzeniu Biebrzańskiego Parku Narodowego i był przewodniczącym jego Rady Naukowej.

PRZEJDŹ
do księgarni online:
www.sorus.pl


Sorus

[Kup książkę](#)



Andrzej Dyrzcz

BIOLOGIA PTAKÓW



[Kup książkę](#)

Redaktor prowadzący
Wojciech Nowakowski

Redakcja
Błażej Kuszczalski

Projekt okładki
Marcin Dolata

Zdjęcia na okładce
Artur Homan

Skład
Maciej Torz

Copyright © by Andrzej Dyrz 2023
Copyright © by Sorus 2023

Wydanie I, Poznań 2023

ISBN 978-83-67139-05-2

Wydaj z nami swoją książkę!
www.sorus.pl/formularz-zgloszeniowy

Wydawnictwo Sorus
Księgarnia internetowa: www.sorus.pl

Przygotowanie, druk i dystrybucja
DM Sorus Sp. z o.o.
ul. Bóżnicza 15/6, 61-751 Poznań
tel. +48 61 653 01 43
sorus@sorus.pl

Spis treści

1. Wstęp	9
2. Cechy charakterystyczne ptaków (Aves)	11
3. Pochodzenie ptaków	19
4. Rozród	25
4.1. Męski układ rozrodczy	25
4.2. Żeński układ rozrodczy	28
4.3. Drugorzędowe cechy płciowe	30
4.4. Konkurencja spermy	32
4.5. Tempo osiągnięcia dojrzałości płciowej	33
4.6. Proporcje liczbowe płci i alokacja płci u ptaków	34
4.7. Proporcje liczbowe płci a ochrona gatunków	39
5. Cykl rozrodczy ptaków	41
5.1. Fenologia lęgów	41
5.2. Pora lęgowa w tropikach	45
5.3. Fizjologiczne mechanizmy datowania pory lęgowej	46
5.4. Gniazdo	49
5.4.1. Rola płci w budowie gniazda	61
5.4.2. Bezpieczeństwo gniazd	62
5.5. Jajo	64
5.6. Wielkość zniesienia	72
5.7. Wysiadywanie jaj (inkubacja)	75
5.8. Wykluwanie się	76
5.9. Postembrionalny rozwój piskląt	77
5.10. Opieka nad potomstwem	80

6. Systemy rozrodcze	83
6.1. Monogamia	84
6.1.1. Monogamia socjalna a monogamia genetyczna	86
6.2. Poligynia	87
6.3. Poliandria	92
6.4. Poligynandria	94
6.5. Promiskuityzm	95
6.6. Łęgi zespołowe	97
6.7. Międzygatunkowe pasożytnictwo lęgowe	104
6.8. Wewnątrzgatunkowe pasożytnictwo lęgowe	111
7. Terytorializm	115
7.1. Terytorium a sukces rozrodczy	119
7.2. Terytorializm a regulacja liczebności populacji	121
7.3. Sposoby obrony terytorium	123
7.4. Terytorializm ptaków tropikalnych	125
7.5. Terytorializm międzygatunkowy	128
8. Gniazdowanie kolonijne	131
9. Pokarm i żerowanie	135
9.1. Przystosowania do pobierania pokarmu zwierzęcego	141
9.2. Przystosowania do pobierania pokarmu roślinnego	144
9.3. Niezwykłe obyczaje pokarmowe	147
9.4. Zespoły żerujących ptaków	150
9.5. Kształt dzioba a pokarm (patrz też rozdz. 10.1 i 10.2)	151
9.6. Energetyka odżywiania się	153
9.7. Bilans energetyczny i rezerwy energetyczne	155
9.8. Gromadzenie zapasów pokarmu	156
9.9. Skupiska ptaków jako centra informacyjne	159
10. Zapotrzebowanie na wodę	161
11. Ekologia populacji ptaków	167
11.1. Rozrodczość, śmiertelność i długowieczność	170
11.2. Czynniki ograniczające liczebność	174
11.2.1. Pokarm	174
11.2.2. Drapieżnictwo	178
11.2.3. Pasożyty i patogeny	182
11.2.4. Czynniki abiotyczne	183
11.2.5. Konkurencja	185
12. Strategie życiowe	191

13. Etologia (zachowanie się = behawior) ptaków	195
13.1. Czynniki bezpośrednie i czynniki podstawowe w etologii.	195
13.2. Uczenie się przez naśladowanie (social learning)	199
13.3. Używanie narzędzi przez ptaki.	200
13.4. Przybieranie rytualnych póz, toki i zaloty	203
13.5. Indywidualne różnice w zachowaniu się (osobowości) ptaków ..	208
13.6. Zachowania antydrapieżnicze	209
13.7. Obrona chemiczna u ptaków	214
13.8. Pielęgnacja piór	216
13.9. Mrówkowanie i zbliżony behawior	218
14. Komunikowanie się za pomocą dźwięków	219
14.1. Głosy kontaktowe.	222
14.2. Śpiew	225
14.2.1. Uczenie się śpiewu	225
14.2.2. Śpiew samic.	229
14.2.3. Duety i chóry ptasie.	230
14.3. Dźwięki powstające mechanicznie.	233
15. Wędrówki ptaków	237
15.1. Szlaki migracyjne i strategię przelotu	238
15.1.1. Wpływ epoki lodowcowej.	241
15.2. Fizjologiczne przystosowania do migracji	242
15.3. Wartość przystosowawcza migracji	243
15.4. Nawigacja	245
16. Rozmieszczenie ptaków na Ziemi i krainy zoogeograficzne.	247
17. Wymieranie i ochrona ptaków	257
17.1. Środki zaradcze.	271
17.2. Ochrona ptaków w Polsce.	277
Literatura	279
Indeks rzeczowy	311

1. Wstęp

Ptaki należą do najlepiej zbadanych grup zwierząt, ale trzeba pamiętać, że o biologii i ekologii niemal połowy z blisko 10 tys. znanych gatunków wiadomo bardzo mało. Dotyczy to zwłaszcza gatunków tropikalnych, bo najwięcej podstawowych badań ornitologicznych przeprowadzono w strefie klimatu umiarkowanego.

W Polsce ukazało się wiele książek o ptakach. Są to jednak głównie publikacje popularnonaukowe i różnego rodzaju przewodniki z ilustracjami ptaków. Brak natomiast podręcznika dotyczącego biologii ptaków, pomimo że w ostatnich kilkudziesięciu latach dokonano ważnych odkryć z zakresu biologii i ekologii tej grupy kręgowców. Książki „Z biologii ptaków” Sokołowskiego (1950) i „Biologia ptaków” Wesleya (1968) są już mocno przestarzałe. Podobnie jak dzieło Ferensa i Wojtusiaka (1960) „Ornitologia ogólna”, którego zresztą większa część poświęcona jest anatomii. Systematykę i polskie nazwy ptaków przyjęto według Mielczarka i Kuziemki (2018).

Książka, którą proponuję, pomyślana jest jako kompendium wiedzy o biologii ptaków, chociaż niektóre dziedziny, takie jak anatomia, zostały w zasadzie pominięte. Sądzę, że zagadnienie to zasługuje na osobne opracowanie.

W zamyśle publikacja ta jest przeznaczona dla osób zainteresowanych ornitologią (ornitologów amatorów) i ogólnie przyrodą, których liczebność w kraju rośnie lawinowo, a także dla studentów biologii, nauk rolniczych i leśnictwa.

Za wnikliwą recenzję maszynopisu tej książki pragnę podziękować prof. dr. hab. Mariuszowi Cichonowi, a także dziękuję prof. dr. hab. Andrzejowi Elżanowskiemu za konsultacje dotyczące rozdziału o pochodzeniu ptaków.

2. Cechy charakterystyczne ptaków (Aves)

Ptaki stanowią gromadę kręgowców wyraźnie różną od wszystkich innych zwierząt żyjących obecnie na Ziemi, a jeżeli już szukać podobieństw do innych grup, to bardziej zbliżone są do gadów niż do ssaków. Ich swoiste cechy wynikają ze zdolności do lotu (pokrycie ciała piórami, przekształcenie przednich kończyn w skrzydła oraz budowa układu oddechowego, w którym płuca przechodzą w worki powietrzne otaczające jelita, wnikaające między mięśnie i do wnętrza kości). Bezzębne szczęki pokryte pochwą rogową są przekształcone w dziób. O pokrewieństwie z gadami świadczą: posiadanie jednego kłykcia potylicznego łączącego czaszkę z kręgosłupem; żuchwa złożona z kilku kości (u ssaków tylko z jednej kości zębowej *dentale*); obecność stawu między kością stawową (*articulare*) i kością czworoboczną (*quadratum*); tylko jedna kostka słuchowa (*columella*) w uchu środkowym (odpowiada ona strzemiączku – *stapes* u ssaków); występowanie pierścienia płytek kostnych wokół oczodołu oraz jąder w czerwonych ciałkach krwi. Inaczej niż u gadów szyjny odcinek kręgosłupa jest długi i giętki, utworzony z 15–25 długich i ruchomo zestawionych kręgów. Natomiast odcinki piersiowy, lędźwiowo-krzyżowy i ogonowy są skrócone i sztywne na skutek zrostów. Kręgi ogonowe zrastają się w jedną kość – pygostyl, na którym osadzone są sterówki. Występuje też kompletna przegroda między prawą i lewą częścią serca (jak u ssaków) i krew tętnicza nie miesza się z krwią żylną.

Budowa szkieletu to połączenie wytrzymałości i lekkości osiągnięte przez łączenie i eliminację niektórych kości w toku ewolucji i pneumatyzację kości. Kości mózgowczone są u ptaków dorosłych zlane ze sobą bez śladów szwów. W kończynie przedniej kość ramieniowa (*humerus*) jest mocna, ma silny grzebień tworzący przyczep dla silnego mięśnia piersiowego większego, powodującego ruch skrzydła ku dołowi w trakcie lotu. Dobrze wykształcone są też kości przedramienia, a zwłaszcza kość łokciowa (*ulna*). Na tej części skrzydła osadzone są lotki 2. rzę-

du. Kostki nadgarstka, z wyjątkiem dwóch proksymalnych kostek (przyłokciowej i przypromiennej), zrastają się ze sobą i z kośćmi śródręcza w jedną, wydłużoną kość *carpometacarpus*. Ptaki mają tylko trzy palce w przedniej kończynie. Na krótkiej, pierwszej kości śródręcza (*metacarpale* I) osadzony jest ruchomo jedno-członowy palec I, który stanowi podstawę dla piór skrzydełka (*alula*). Na wydłużonych kościach śródręcza II i III (*metacarpalia*) osadzony jest dość długi, dwuczłonowy palec II oraz jednoczłonowy, krótki palec III. Te dwa palce zespolone są częściami miękkimi i nie wyodrębniają się na zewnątrz. W kończynie dolnej kość udowa (*femur*), dzięki temu, że ma główkę zwróconą dośrodkowo i od tego miejsca jest skierowana do przodu, podpira tułów w okolicy środka ciężkości, co zapewnia równowagę przy chodzeniu i bieganiu. W podudziu kość goleniowa jest długa i mocna, a cienka i krótka kość strzałkowa zrasta się z goleniową, do której przrastają też przyśrodkowe kostki stępu (*tarsalia proximalia*) i wszystkie te kości razem tworzą jedną kość: *tibiotarsus*. Natomiast dystalne kostki stępu (*tarsalia distalia*) łączą się ze zrośniętymi w jedną całość kośćmi śródstopia (II–IV) i tworzą jedną, długą i mocną kość skokową (*tarsometatarsus*). W pasie barkowym po każdej stronie występują trzy kości: kość krucza (*os coracoideum*), łopatka (*scapula*) i obojczyk (*clavicula*). Prawy i lewy obojczyk zrastają się u dołu, formując widełki. Długa, szablowatego kształtu łopatka jest ułożona na żebrach równolegle do kręgosłupa. Grube kości krucze stanowią mocne związanie obręczy barkowej z kręgosłupem. Staw barkowy znajduje się bardzo wysoko (blisko kręgosłupa). Wysokie umieszczenie nasady skrzydeł ułatwia lot i umożliwia silny rozwój mięśni piersiowych. Mostek, który tworzy przednią część klatki piersiowej ptaka, przypomina kil okrętu. Ma kształt łódkowato wysklepionej dużej płyty ze sterczącym od spodu potężnym grzebieniem (*carina* [*crista*] *sterni*), służącym jako przyczep dla mięśni piersiowych. Grzebień mostka posiadają wszystkie ptaki, które używają skrzydeł do latania lub tylko nurkowania (pingwiny, Sphenisciformes), i dlatego obejmuje się je wspólną nazwą grzebieniwców (Carinata) w odróżnieniu od bezgrzebieniwców (Ratitae). Do tych ostatnich należą ptaki nielatające – strusie (Struthioniformes). Pas biodrowy ma także specyficzną budowę. Kości miednicy stanowią zwartą całość, rozbudowaną wzdłuż kręgosłupa i na dużej przestrzeni z nim połączoną. Jest ona podporą dla silnie rozwiniętych, w związku z dwunożnością, nóg ptaka i dla mięśni poruszających kończyną.

Skóra ptaków (podobnie jak gadów) jest pozbawiona gruczołów, z wyjątkiem gruczołu kuprowego. Znajduje się on w skórze ponad kością ogonową i nasadą sterówek. Ptak zbiera wydzielinę tego gruczołu i rozprowadza dziobem po piórach, co zabezpiecza je przed zamoczeniem. Zawarty w wydzielinie ergosterol zmienia się pod wpływem promieni ultrafioletowych w witaminę D, którą ptaki bezwiednie połykają, zaopatrując się w ważny dla gospodarki wapniowej związek. Produktem skórnym są pióra. Przeważa opinia, że wyewoluowały one z łusek gadów.

Spełniają podwójną rolę. Są najważniejszą częścią aparatu umożliwiającego latanie i doskonałym izolatorem termicznym. Chociaż nie wiadomo, czy w procesie ewolucji pierwsze były pióra, a potem stałocieplność, czy też odwrotnie, to w każdym razie upierzenie czyni stałocieplność mniej kosztowną energetycznie. Stałocieplność pozwoliła ptakom na opanowanie najrozmaitszych środowisk na całej kuli ziemskiej.

Pióro składa się z martwych zrogowaciałych komórek. Wyróżnia się pióra konturowe i puchowe. **Pióra konturowe** można podzielić na pióra pokrywowe, lotki i sterówki. Pióro konturowe składa się z osi (*scapus*) i chorągiewki (*vexillum*). Dolna część osi, czyli dutka (*calamus*), tkwi w skórze, a jej przedłużeniem jest stosina (*rhachis*), na której rozpięta jest chorągiewka. Chorągiewka zbudowana jest z gałęzi (*rami*) ustawionych równolegle do siebie w jednej płaszczyźnie. Od gałęzi odchodzą promienie (*radii*), a wyrastające z promienia haczyki (*hamuli*) łączą się z listewkami (*radioli*) sąsiedniego promienia. W przypadku rozluźnienia tych połączeń ptak przywraca właściwy stan, gładząc pióra dziobem. Na pograniczu dudki i stosiny często wyrasta **dodatkowa stosina**, z reguły znacznie mniejsza od właściwej. W miękkich piórach (np. u sów) promienie nie mają haczyków i listewek. Pióra konturowe pokrywające ciało, czyli pióra pokrywowe, nie wyrastają równomiernie na całym ciele, ale rosną pasami (*pterylia*), pozostawiając pasy nieporośnięte przez pióra (*apteria*). Na kościach palców, dłoni i napięstka osadzonych jest 10–12 lotek 1. rzędu (w tym opracowaniu lotki są numerowane od najbardziej zewnętrznej, będącej lotką pierwszą; w niektórych pracach numeracja jest odwrotna), a na kości łokciowej – 6–37 lotek 2. rzędu. Nasadową część lotek osłaniają od góry i od spodu, ustawione w szeregu, pióra pokrywowe. Wyróżniamy **skrzydło diastaktyczne**, w którym lotek drugorzędowych jest mniej niż odpowiednich pokryw skrzydłowych (brak 5. lotki 2. rzędu, licząc od środka skrzydła), oraz **skrzydło eutaktyczne**, w którym liczba pokryw skrzydłowych równa się liczbie lotek 2. rzędu. Cecha ta ma znaczenie w systematyce ptaków. Skrzydło typu diastaktycznego jest pierwotniejsze. **Pióro puchowe** (*pulma*) składa się z dudki i osadzonych na jej górnym końcu gałązek prostych lub rozwidlonych, zaopatrzonych w promienie lub ich pozbawionych. Można wyróżnić puch młodociany u piskląt i puch podszyciowy u ptaków dorosłych.

Szereg swoistych cech ma też układ oddechowy ptaków. Jama nosowa jest niewielka, a tchawica bardzo obszerna. W miejscu rozgałęzienia się tchawicy na dwa oskrzela znajduje się krtań dolna (*syrinx*), która jest narządem do wydawania głosu (właściwa krtań ptaków nie bierze udziału w wydawaniu dźwięków). Rzadziej krtań dolna obejmuje tylko końcowy odcinek tchawicy lub tylko początkowe odcinki oskrzeli. Kondorowate (Cathartidae) i bociany (*Ciconia* spp.) nie mają krtani dolnej. Krtań dolna składa się z bębna oraz z elastycznych, łącznotkankowych błon wibracyjnych rozpiętych między występującymi tu chrząstkami. Bęben powstał ze

zrośniętych i skostniałych pierścieni dolnej części tchawicy. Pełni on rolę rezonatora i jest ruchomo połączony z sąsiednimi pierścieniami oskrzeli. Przyśrodkowe końce półpierścieni oskrzeli połączone są z kolei błoną bębenkową, a na ich bocznych powierzchniach również występują małe błony bębenkowe. W kącie między dwoma oskrzelami obie błony bębenkowe przyśrodkowe łączą się, tworząc błonę półksiężycowatą leżącą w świetle krtani dolnej. Poprzez część podstawową tchawicy biegnie często chrzęstna lub kostna beleczka (*pessulus*) oddzielająca od siebie wewnętrzne błony bębenkowe. Drgania błony bębenkowej współdziałają przy wydawaniu dźwięków. Na ruchy składników krtani wpływają niedużych rozmiarów mięśnie w liczbie 1–9 par (u śpiewających *Oscines* 8–9 par). Każde z dwóch ujść oskrzeli może wydawać głos niezależnie. Płuca zajmują niewielką przestrzeń w klatce piersiowej. Są zrośnięte z jej ścianą grzbietową, ponieważ u ptaków brak opłucnej. Ponadto są sztywne i w czasie oddychania nie zmieniają swej objętości. Z płucami łączą się worki powietrzne. Leżą one w jamie ciała po grzbietowej stronie przewodu pokarmowego, także między niektórymi mięśniami, a ich uchylki wnikają do kości, obniżając ciężar szkieletu. Szczegóły ich rozmieszczenia są różne u różnych grup systematycznych ptaków. Worki powietrzne spełniają główną rolę przy oddychaniu, a poza tym mogą być wykorzystane do obniżenia temperatury ciała poprzez parowanie z ich powierzchni. Niektóre ptaki wodne (np. perkozy, Podicipedidae) mogą zmieniać objętość worków powietrznych, a co za tym idzie – regulować swą wyporność, zanurzając się głębiej lub płycej w trakcie pływania.

Względny ciężar mózgu (tj. proporcja jego ciężaru do ciężaru ciała) ptaków nie różni się wiele od tego ciężaru u ssaków. Kora mózgowa ptaków (w odróżnieniu od ssaków) jest bardzo słabo rozwinięta, niemniej niektóre ptaki są bardzo inteligentne (uczenie się, zapamiętywanie), nie ustępując pod tym względem nawet ssakom naczelnym. Odpowiednikiem kory przedczołowej ssaków jest u ptaków nidopallium tylnoboczne.

Ptaki mają najlepszy wzrok ze wszystkich zwierząt. Ich oczy najczęściej są bardzo duże w stosunku do rozmiarów ciała. U niektórych gatunków para oczu waży więcej niż cały mózg. Gałka oczna ma zewnętrzną ścianę zbudowaną z chrzęstnej twardówki, której przednia, przeźroczysta część tworzy rogówkę. Pod rogówką leży silnie ukrwiona naczyniówka, która w przedniej części przekształca się w tęczęwkę, nadającą ubarwienie oku. Pośrodku tęczęwki znajduje się otwór zwany źrenicą. Najbardziej wewnętrzną warstwę gałki ocznej tworzy siatkówka. Zawiera ona komórki zmysłowe odbierające bodźce świetlne. Pomiędzy rogówką i tęczęwką położona jest przednia komora oka wypełniona płynem. Ku tyłowi od tęczęwki znajduje się soczewka, do której z obu stron przylegają mięśnie rzęskowe zawarte w naczyniówce; umożliwiają one akomodację. Wnętrze gałki ocznej wypełnione jest przeźroczystą substancją, ciałem szklistym. Rogówka, soczewka i ciało szkliste stanowią aparat optyczny załamujący promienie świetlne i rzucający obraz przed-

miotów na światłoczułą siatkówkę połączoną z mózgiem nerwem wzrokowym. Oko osłaniają powieki. U większości ptaków dolna powieka jest ruchliwsza od górnej i osłanianie oka dokonuje się przez pociągnięcie jej w górę. Ptaki mają też trzecią powiekę zwaną migotką. Leży ona w przyśrodkowym kącie oka i może być nasuwana na oko. U większości ptaków jest przeźroczysta i być może chroni oko w czasie lotu. Poza tym oczyszcza ona i nawilża powierzchnię rogówki. Charakterystyczny dla ptaków jest tzw. grzebień oczny (*pecten*), który znajduje się na dnie gałki ocznej, w miejscu, gdzie wychodzi z niej nerw wzrokowy. Ów grzebień stanowi wachlarzowatą, silnie unaczynioną i pigmentowaną strukturę. Jej funkcją jest odżywanie siatkówki i utrzymywanie odpowiedniego pH w cieple szklistym. Być może grzebień ma jeszcze dodatkowe funkcje: ogrzewa wnętrze oka, bierze udział w akomodacji i stanowi rodzaj przesłony redukującej odbłaski.

Większość ptaków widzi monokularnie, tj. oczy są umieszczone po bokach głowy i dany obiekt jest widziany przez jedno tylko oko. Dzięki temu pole widzenia ptaka jest bardzo rozległe, u niektórych gatunków sięga 340°, czyli ptak może równocześnie widzieć obiekty z tyłu i z przodu.

Słuch ptaków jest dobrze rozwinięty, a budowa ucha nie odbiega wiele od tej u ssaków. Wyróżnia się ucho zewnętrzne, środkowe i wewnętrzne. To pierwsze jest pozbawione małżowiny usznej, chociaż u sów (*Strigiformes*) występują dwa umięśnione fałdy skórne, które mogą być ustawiane w kierunku źródła dźwięku. Brak małżowiny usznej daje bardziej aerodynamiczną sylwetkę w locie. Zewnętrzny otwór słuchowy prowadzi do krótkiego przewodu słuchowego zewnętrznego zakończonego błoną bębenkową, która oddziela go od ucha środkowego wypełnionego powietrzem. Jama ucha środkowego ma połączenie z gardzielią przez przewód (trąbkę) Eustachiusza, dzięki czemu ciśnienie po obu stronach błony bębenkowej jest wyrównane. W uchu środkowym mieści się pojedyncza kosteczka słuchowa – słupek. Drgania błony bębenkowej wywołane falami dźwiękowymi za pośrednictwem słupka przenoszą się na płyn wypełniający ucho wewnętrzne. To ostatnie mieści się w kości skroniowej i składa się z błędnika błoniastego wypełnionego cieczą – endolimfą, który leży wewnątrz błędnika kostnego wypełnionego perylimfą. Błędnik składa się z przedsionka, trzech kanałów półkolistych i ślimaka. Z kolei przedsionek składa się z pęcherzyka górnego (łagiewki) i dolnego (woreczka). Wewnątrz przedsionka położone są skupienia komórek zmysłowych z rzęskami, na których leżą grudki węglanu wapnia (otolity). Nacisk otolitów na rzęski wywołuje bodźce informujące o położeniu ciała i stanie napięcia mięśni. Od łagiewki odchodzą trzy ułożone prostopadle do siebie kanały półkoliste. W kanałach półkolistych też znajdują się skupienia komórek czuciowych, na które w czasie ruchów głowy wywiera nacisk płyn wypełniający kanały, w efekcie czego ptak otrzymuje informację o ruchach i położeniu swego ciała. Bodźce czuciowe z narządu równowagi docierają do mózgu przez oddzielny nerw. W przewodzie ślimakowym znajduje

się narząd Cortiego odbierający bodźce dźwiękowe, które dochodzą tu jako drgania przekazywane z błony bębenkowej przez kosteczkę słuchową do cieczy w uchu wewnętrznym. Bodźce czuciowe z narządu Cortiego przewodzone są do mózgu przez jedną z gałązek nerwu mózgowego.

Zakres słyszalności dźwięków o różnej częstotliwości jest u większości ptaków zbliżony do zakresu słyszalności u człowieka. Jednak niektóre ptaki (np. gołębie, Columbinae) słyszą infradźwięki, zbyt niskie, by słyszał je człowiek, a inne (np. zięba *Fringilla coelebs*) słyszą ultradźwięki, zbyt wysokie, by były słyszane przez człowieka.

Nieliczne ptaki (tłuszczak *Steatornis caripensis* i salangana zielonawa *Collocalia linchi*) do omijania przeszkód w ciemności posługują się echolokacją, podobnie jak nietoperze.

Węch to zmysł chemiczny, który jest wrażliwością na lotne substancje będące w skrajnym rozproszeniu. W każdej z dwóch jam nosowych występują po trzy komory nosowe z silnie pofałdowanymi ścianami, które noszą nazwę małżowin nosowych. Komora przednia i środkowa pozbawione są nabłonka zmysłowego i jedynie przeprowadzają i oczyszczają wdychane powietrze. Tylna komora jest wyścielona nabłonkiem zmysłowym. Informacje odbierane przez komórki węchowe przekazywane są przez nerw węchowy do płatów węchowych przodomózgowia. To, jak ważnym zmysłem jest węch dla danego gatunku ptaka, ocenia się na podstawie stopnia rozwoju nerwów węchowych i ośrodku węchowego w mózgu. Są one dobrze rozwinięte u niektórych ptaków wodnych: pingwinów, rurkonosych (Procellariiformes), blaszkodziobych (Anseriformes), mew (Larinae) i rybitw (Sterninae). Poza tym wykazano eksperymentalnie, że niektóre kondorowate (Cathartidae), sępy (Gypini) i kiwi (Apterygidae) też mają dobry węch. Posługiwanie się węchem wykryto również u niektórych gołębi (Columbinae), kakapo *Strigops habroptila*, a nawet u niektórych wróblowych (Passeriformes) (McWilliams i in. 2017). Węch może być ważny przy lokalizacji pokarmu. Burzykowate (Procellariidae) i nawałnikowate (Hydrobatidae) (rurkonose) posługują się węchem do znajdowania planktonu, którym się żywią. Kondory wykrywają w ten sposób padlinę z dużej odległości. Prowadzące nocny tryb życia kiwi za pomocą węchu lokalizują swoją zdobycz (zwłaszcza dżdżownice) znajdujące się w ziemi.

Drugim zmysłem chemicznym jest smak. Służy do oceny właściwości substancji rozpuszczonych lub rozdrobnionych. Receptorami smaku są kubki smakowe. Większość ptaków ma około 300 kubków smakowych rozmieszczonych głównie na podniebieniu oraz głęboko w jamie ustnej u nasady języka. W odróżnieniu od ssaków ptaki nie posiadają lub mają bardzo mało kubków smakowych na języku. Te, które połykają pokarm, nie żując go, prawdopodobnie mają bardzo ubogie doznania smakowe. Ale wygląda na to, że inne, np. papugowate (Psittacidae), smakują pokarm, zanim go połkną.

Ptaki mają dużo różnych rodzajów nerwów czuciowych, które kończą się w skórze, języku, podniebieniu, w mięśniach, stawach, u nasady piór i w innych miejscach. Odbierają one takie bodźce jak: kontakt powierzchniowy z przedmiotami, urazy bólowe, drgania, zmiany temperatury, a także różne chemiczne czynniki.

U różnych gatunków pisklęta w momencie wykluwania się mogą bardzo różnić się stopniem rozwoju, stąd zasadniczy podział na gniazdowniki i zagniazdowniki. Pisklęta gniazdowników (np. wróblowych, papugowatych, dzięciołowatych – Picidae, kraskowych – Coraciiformes) wykluwają się nagie lub pokryte rzadkim puchem i muszą być ogrzewane i karmione, dopóki nie osiągną stopnia rozwoju umożliwiającego opuszczenie gniazda. Natomiast pisklęta zagniazdowników (np. nogale – Megapodiidae, blaszkodziobe, kurowate – Phasianidae, chruściele – Rallidae, siewieczkowate – Charadriidae), wykluwając się, są silnie zaawansowane w rozwoju i opuszczają gniazdo, jak tylko obeschnie im puch. Pokryte obfitym puchem, posiadają już często zdolność do termoregulacji i na ogół potrafią samodzielnie żerować.

3. Pochodzenie ptaków

Żeby prześledzić ewolucję ptaków, należy się cofnąć o około 230 mln lat, do epoki triasu w początkach ery mezozoicznej, kiedy pojawiły się pierwsze dinozaury. Szereg skamielin przemawia za poglądem, że ptaki wyewoluowały z *Theropoda* – grupy niewielkich, naziemnych i drapieżnych dinozaurów (Brusatte i in. 2015). Najwcześniejszym zdobytym znaleziskiem na ewolucyjnej drodze między dinozaurami a ptakami pozostaje praptak *Archaeopteryx lithographica*, którego wiek ocenia się na około 150 mln lat (Feduccia 1999). W latach 1861–1973 w Bawarii, w łupkach litograficznych pochodzących z górnej jury, znaleziono pięć okazów tego gatunku. Były to fragmenty szkieletu i odciski piór. Do 2009 r. znano już 10 okazów. Pierwszego praptaka odkryto w kamieniołomach w pobliżu miejscowości Solnhofen, drugiego w 1877 r. w innym kamieniołomie w odległości 17 km od pierwszego. Są to najbardziej kompletne znaleziska, bardzo mało się od siebie różniące. Pierwszy okaz znajduje się w muzeum w Londynie, drugi w muzeum w Berlinie. *Archaeopteryx* był wielkości ptaka krukowatego i posiadał więcej cech gada niż ptaka. Do cech ptasich zaliczono występowanie lotek pierwszo- i drugorzędowych oraz połączenie obojczyków w kość widełkową. Do cech typowo gadzich należał brak typowego dla ptaków dziobu i małe zęby w szczęcie i żuchwie. Czaszka miała także wiele cech gadzich, ale mózg osiągnął wielkość pośrednią między gadzimi przodkami z *Theropoda* a współczesnymi nam ptakami. Dotyczyło to również mózdzku – narządu, w którym znajdują się centra koordynacji ruchowej. Używając nowoczesnej tomografii komputerowej do analizy puszeki mózgowej i ucha wewnętrznego londyńskiego okazu, stwierdzono, że *Archaeopteryx* odznaczał się wyostrzonym wzrokiem i słuchem, porównywalnym z doskonałym rozwojem tych zmysłów u współczesnych ptaków. Miał kręgi platyceliczne (płaskie), bez soczewkowatych wgłębień na trzonach. Kręgi szyjne nie były siodełkowato połączone między sobą jak u dzisiejszych ptaków. Podobnie reszta kręgosłupa miała prymitywną budowę. Długi tułów i krótkie synsacrum nie tworzyły silnego oparcia dla klatki piersiowej i lędźwi. Zamiast pygostylu posiadał długi jak

u jaszczurki ogon, złożony z 18–21 kręgów ogonowych. Z każdego takiego kręgu (prócz kilku pierwszych) odchodziła symetrycznie para piór, tworząc układ jak w liściu paproci. Staw barkowy niewiele się różnił od stawu tego typu u *Theropoda*. Brakowało kostnego grzebienia (sternum) na mostku oraz wyrostków haczykowatych na żebrach, które wzmacniają klatkę piersiową u dzisiejszych ptaków. Przedramię pozostawało wydłużone, ale kości śródręcza (metacarpalia) i kości palców nie były zrośnięte, a każdy z trzech palców posiadał na końcu zakrzywiony ostry pazur (Feduccia 1999).

Na ogół przyjmuje się, że *Archeopteryx* miał ograniczone zdolności do latania. Wskazuje na to szereg szczegółów budowy, a zwłaszcza brak grzebienia na mostku. W czasach archeopteryksów Europa była archipelagiem dużych wysp pooddzielanych płytkim, tropikalnym morzem. Wyniki badań paleontologicznych nad różnymi grupami roślin i zwierząt sugerują, że klimat panował tam gorący, ale suchy, z krótkim okresem monsunowym z ograniczonymi opadami, a brzegi zatoczek w rejonie obecnego Solnhofen porośnięte były kępami drzew iglastych i zaroślami paproci. Być może praptak przemieszczał się lotem ślizgowym z jednej kępy drzew do drugiej.

Pochodzenie ptaków od dinozaurów było jeszcze w połowie ubiegłego wieku kwestionowane przez wielu paleontologów, ale późniejsze odkrycia przekonały większość sceptyków. We wschodniej części Ameryki Północnej natrafiono na szczątki kostne dinozaura *Deinonychus*, który miał zadziwiająco dużo cech ptasich (Ostrom 1969). Z końcem lat 1990. w Chinach odkryto liczne szczątki bez wątpienia kopalnych dinozaurów, ale pokrytych piórami, co jest dowodem na istnienie form prowadzących od dinozaurów do ptaków. Obecnie wiadomo, że poza tym istniało wiele innych nieptasich dinozaurów, które były pokryte piórami i wyglądały bardziej jak dzisiejsze ptaki niż dzisiejsze jaszczurki czy też krokodyle. Prawdopodobnie pióra te miały znaczenie przy regulacji temperatury ciała, tokach, wysiadywaniu jaj, a później ewoluowały, umożliwiając lot. Chociaż nie można wykluczyć, że pewne nieptasie dinozaury potrafiły latać. U niektórych z nich pióra na ramionach tworzyły rodzaj skrzydła, a ponadto umieszczone też były na nogach i długim ogonie (Brusatte i in. 2015).

Jak wspomniano, rodowód ptaków wywodzi się z grupy dinozaurów teropodów. Jest to najliczniejsza podgrupa w grupie drapieżnych dinozaurów, do której należy m.in. olbrzymi *Tyrannosaurus*, ale też znacznie mniejsze i bardziej podobne do ptaków gady, takie jak np. *Velociraptor*. W przypadku wielu nowych znalezisk paleontolodzy debatuja, czy mamy do czynienia jeszcze z gadem dinozaurem czy już z ptakiem. *Archaeopteryx* jest ciągle uważany za najwcześniejszego ptaka, chociaż odkryto jeszcze inne niewielkie i upierzone teropody, takie jak *Anchiornis* i *Xiaotingia*, które są starsze i bardziej prymitywne niż *Archeopteryx*. W każdym razie istnieje zgoda co do tego, że pierwsze ptaki pojawiły się w okresie środkowej

lub późnej jury około 165–150 mln lat temu. Były to ptaki niewielkie, wielkości wrony, lekko zbudowane, z długimi kończynami, posiadały skrzydła i upierzenie reszty ciała.

We wczesnej kredzie nastąpiła dywersyfikacja ptaków. Wskazują na to zwłaszcza szczątki z północno-wschodnich Chin, z obszaru znanego jako Jehol Biota (tą nazwą określa się czasem cały ówczesny ekosystem tego terenu). W rejonie tym znaleziono tysiące prawie kompletnych ptasich szkieletów datowanych na 131–120 mln lat temu, wśród których najliczniejsze należały do rodzaju *Confuciusornis*. Ptaki te wykazywały mniejsze zróżnicowanie z ekologicznego punktu widzenia niż ptaki dzisiejsze. Wyróżniono tam małe ptaki nadrzeczne, ptaki półwodne i większe ptaki nieprzystosowane do określonego środowiska, ale brak było np. żerujących w powietrzu lub w pełni przystosowanych do środowiska wodnego (Mitchell i Makovicky 2014). Obok siebie żyły ptaki niewiele odbiegające budową od archeopteryksa, np. *Jeholornis* – ptak z długim kostnym ogonem oraz ptaki z pygostylem (krótkka, zrośnięta kość ogonowa u współczesnych ptaków). Do tych ostatnich należeli np. przedstawiciele rzędu Sapeornithiformes, a także przedstawiciele ważnych grup wczesnych ptaków, jakimi były Enantiornithes i Ornithuromorpha. Te pierwsze dominowały liczebnie, i to zarówno ze względu na liczbę znalezisk, jak i liczbę gatunków (ok. 50) (Zhou, Zhang 2006). Odkryto je na wszystkich kontynentach oprócz Antarktydy. Przedstawiciele tych dwóch grup prawdopodobnie lepiej latały od innych wczesnych ptaków, na co wskazują „nowoczesne” rozwiązania w budowie szkieletu: występowanie grzebienia na mostku, wydłużone kości krucze, wąskie kości widełkowe (furcula) i zredukowane kości dłoni (O'Connor i in. 2011). Przedstawicielem Ornithuromorpha był *Ichthyornis* z późnej kredy, który mocno przypominał dzisiejsze ptaki (Neornithes). Był to ptak rozmiarów małej mewy, związany ze środowiskiem morskim, dobrze latający, z silnym grzebieniem na mostku. Prawdopodobnie płcie różniły się wielkością. Pod wieloma względami jego szkielet przypominał szkielet współczesnych ptaków, ale szereg szczegółów wskazuje, że nie można go zaliczyć do Neornithes. Posiadał bowiem zęby w tylnej części szczęki i w żuchwie. Do prymitywnych cech należała też struktura dziobu: kość szczękowa (*maxillare*) większa niż przedszczękowa (*premaxillare*), a także pierwotny sposób połączenia żuchwy z czaszką. Kości były w mniejszym stopniu pneumatyczne, a miednica i synsacrum bardziej prymitywne niż u dzisiejszych ptaków. Spokrewnionym gatunkiem okazał się *Hesperornis regalis* i bliskie mu gatunki z późnej kredy. Był ptakiem zbliżonym budową i trybem życia do dzisiejszych nurów. Posiadał jednak szczątkowe skrzydła i był nielotny. Długość jego ciała sięgała 2 m. Dziób miał uzbrojony w zęby. Torpedowaty kształt ciała i bardzo silne nogi, służące jako napęd, ułatwiały mu pływanie i nurkowanie. Posiadał raczej krótki ogon, ale stosunkowo długą szyję. Ogon, inaczej niż u współczesnych ptaków, składał się z większej liczby stawowo połączonych kręgów. Przy nurkowa-

niu mógł on spełniać rolę steru. Ptak ten najprawdopodobniej odżywiał się rybami. Zamieszkiwał płytkie morza półkuli północnej. Niektórzy paleontolodzy przypuszczają, że gniazdował w koloniach usytuowanych na płaskich wybrzeżach lub wysepkach w pobliżu brzegu. Jednakże przeczy temu fakt, że większość szczątków kopalnych tego gatunku znajdowano w stromych urwiskach schodzących bezpośrednio do morza, gdzie trudno o miejsce na gniazdo. Szczątki kopalne *Hesperornis regalis* odnajdywano w środkowej części Ameryki Północnej oraz na obrzeżach Europy i Azji, w miejscach gdzie wąskie pasma wód morskich łączyły tropikalny ocean Tetydy z poprzednikiem Oceanu Arktycznego (Feduccia 1999).

Radiacja nowożytnych ptaków (Neornithes) nastąpiła głównie po okresie kredy, chociaż są bardzo niekompletne szczątki ptaków sugerujące, że pierwsze Neornithes żyły już w późnej kredzie, np. *Vegavis* z Antarktydy sprzed 68–66 mln lat.

Około 66 mln lat temu, na przełomie kredy i trzeciorzędu, miał miejsce kataklizm, który zmiotł z powierzchni Ziemi wiele grup zwierząt, w tym wszystkie nieptasie dinozaury. Przyczyną najprawdopodobniej było zderzenie Ziemi z asteroidą lub kometą, co wywołało katastrofalne zmiany klimatu, kwaśne deszcze, tsunami, trzęsienia ziemi i pożary (Alvarez i in. 1980). Wiele dominujących grup zwierząt wyginęło, stwarzając przestrzeń, w której inne zwierzęta mogły wypełniać wolne nisze ekologiczne, co sprzyjało tworzeniu się nowych gatunków. Liczne archaiczne gatunki ptaków wyginęły, ale niektóre przeżyły, dając początek fali powstawania nowych gatunków. Rodowód niektórych żyjących dziś ptaków nowoczesnych (Neornithes) sięga górnej kredy. Stopień pokrewieństwa między różnymi ich liniami rozwojowymi jest ciągle sprawą dyskusyjną. Jednak systematycy zgadzają się od dawna co do podstawowego podziału tych ptaków na Palaeognathae i Neognathae. Zasadność takiego podziału potwierdzają wszystkie dane morfologiczne, behawioralne i molekularne. Palaeognathae obejmują wszystkie bezgrzebieniowce (Ratitae), do których należą: strusie (Struthionidae), nandu (Rheidae), kazuary (Casuariinae), emu (Dromainae), kiwi (Apterygidae) oraz wymarłe moa (Dinornithiformes) i mamutaki (Aepyornithidae), a także słabo latające kusacze (Tinamidae) z Ameryki Środkowej i Południowej. Z drugiej strony mamy Neognathae, do których należą wszystkie pozostałe Neornithes.

Badacze są na ogół zgodni, że Neornithes (ptaki nowoczesne) pojawiły się w późnej kredzie i przez dłuższy czas nie wykazywały większego zróżnicowania gatunkowego. Jednakże w osadach sprzed 55 mln lat, a więc we wczesnym trzeciorzędzie, pojawia się wiele skamieniałości nowoczesnych ptaków, co sugeruje rodzaj eksplozji w różnicowaniu się Neornithes na odrębne gatunki. Z drugiej strony wiele ptaków, które pojawiają się w tym czasie, wymarło w miarę upływu milionów lat. Dotyczy to zwłaszcza linii rozwojowych prowadzących do nielotności i gigantyzmu zarówno roślinożerców, jak i ptaków drapieżnych. Przykładem może być rodzaj *Gastornis* (*Diatryma*) spokrewniony z kurogęsiowymi (Galloanseres).

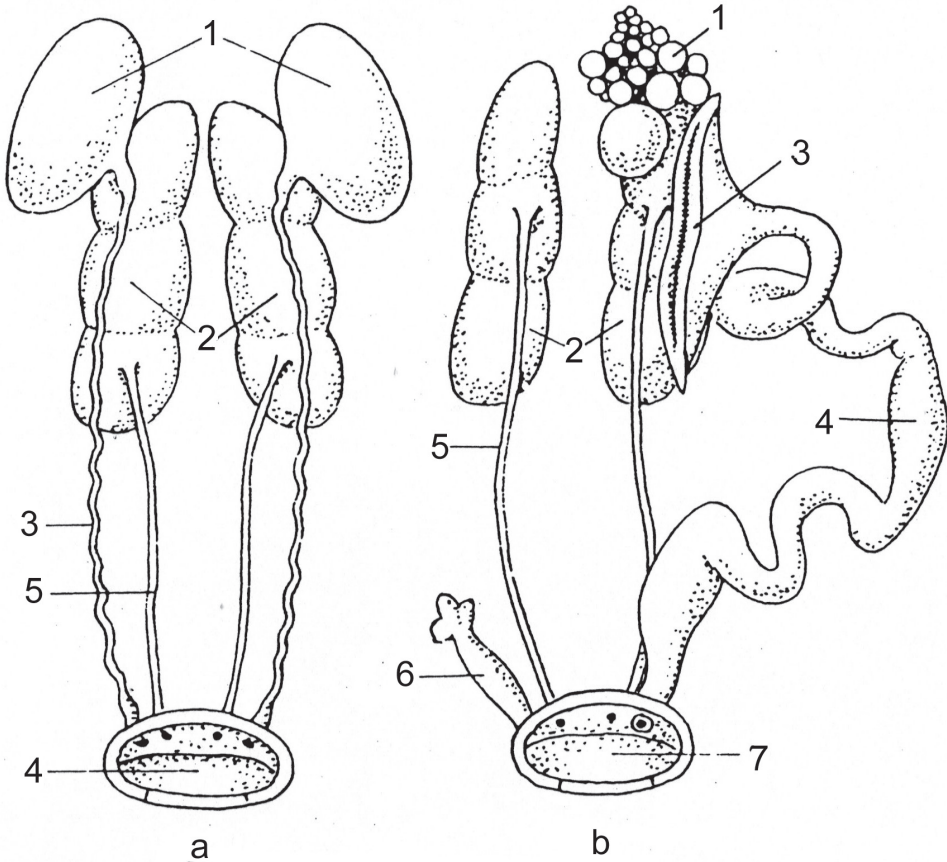
Szkielety tych ptaków znajdowano w paleogenie w Ameryce Północnej i Europie. Każdy z nich miał przeszło 2 m wysokości, głowa – osiągała prawie 0,5 m długości, a skrzydła były szczątkowe. Na ogół uważane są za drapieżniki i padlinożerców, które zajęły wolną niszę ekologiczną po wymarciu dużych, drapieżnych dinozaurów, a występujące wtedy ssaki były niewielkich rozmiarów. Niektórzy paleontolodzy sugerują jednak, że mogły być roślinożercami. Południowoamerykańskim odpowiednikiem gastornisów są Phorusrhacidae, wśród nich np. *Titanis walleri* o wysokości około 3 m. Najbliższymi żyjącymi dziś krewniakami forusracidów są kariamy (Cariamidae), których dwa gatunki żyją w Ameryce Południowej. Dromornithidae z plejstocenu żyły w Australii. Różne ich gatunki miały od 1,5 do 3 m. Były to ptaki naziemne, które wymarły niedawno, około 26 tys. lat temu. Odkrywane pojedyncze kości sugerują, że niektóre z nich to największe ptaki, jakie zna nauka.

Według Jarvisa i in. (2014) wspólny przodek nowoczesnych ptaków żył w okresie kredy. Najwcześniejsze zróżnicowanie pozwala wyróżnić dwie grupy: Columbea (gołębiowate – Columbidae, flamingi – Phoenicopteridae, perkozy – Podicipedidae i stepówki – Pteroclididae) oraz Passerea (wszystkie pozostałe gatunki). Jednakże nowsze badania genetyczne nad 198 gatunkami ptaków podważyły monofiletyzm (wspólne pochodzenie) tych dwóch grup (Prum i in. 2015). Autorzy ci zaproponowali nowy podział na pięć następujących kładów: (1) lelkowate – Caprimulgidae i pokrewne, jerzykowate – Apodidae i kolibry – Trochilidae; (2) kukułkowate – Cuculidae, dropie – Otididae, turakowate – Musiphagidae, gołębiowate, madagaskarniki – Mesitornithidae i stepówki; (3) żurawie – Gruidae i pokrewne; (4) ptaki wodne – kład obejmujący wszystkie ptaki nurkujące i siewkowe (Charadiiformes) (również te nienurkujące); (5) ptaki lądowe – pozostałe gatunki. Systematyka około 10 tys. gatunków żyjących obecnie ptaków ulega ciągłym zmianom w miarę postępu badań genetycznych.

4. Rozród

4.1. Męski układ rozrodczy

Podstawową częścią męskiego układu rozrodczego (ryc. 1) jest para jąder (lewe jest najczęściej większe od prawego) usytuowanych do przodu względem przedniego końca nerek. Jądra mają najczęściej fasolowaty kształt, a ich wielkość silnie zmienia się sezonowo: maksymalny rozmiar w porze lęgowej może być 200–300 razy większy niż w pozostałych okresach. Jądro składa się z licznych kanalików nasiennych, w których produkowane są plemniki. Podobnie jak u innych kręgowców plemniki te przechodzą trzy stadia. Pierwsze to spermatogonia – małe komórki wyściełające ściany kanalików, które szybko się mnożą przez mitotyczne podziały komórki i są produkowane w milionach. W drugim stadium część starszych spermatogoniów przechodzi w stronę środkowej części kanalików i zaczyna rosnąć, zwiększając dwukrotnie swoją średnicę. Nazywa się je teraz spermatocytami. W trzecim stadium spermatocyty stają się plemnikami (spermatozoa) poprzez podział mejotyczny, który redukuje o połowę liczbę chromosomów w ich komórkach, przekształcając je z diploidalnych w haploidalne. Plemniki przemieszczają się wibrującymi ruchami nici komórkowej „ogona”, opuszczają jądro i przechodzą do *vas deferens*, czyli pokarbowanego i orzęsionego przewodu, gdzie gromadzą się gotowe do zapłodnienia samicy. *Vas deferens*, podobnie jak jądro, powiększa się co najmniej kilkadziesiąt razy w porze lęgowej. W końcowej części nasieniowodów znajdują się rozszerzenia (pęcherzyki nasienne) będące magazynem spermy, która jest tu przetrzymywana w temperaturze o około 4°C niższej od temperatury ciała. Pęcherzyki nasienne otwierają się do komory zwanej kloaką, do której oprócz nasieniowodów uchodzą też moczowody. U samców ptaków wróblowych (*Passeriformes*) w okresie lęgowym kloaka nabrzmiewa, tworząc wypukłość. W czasie **kopulacji** kloaka samca może się wynicować i nieco wchodzić do kloaki samicy.



Ryc. 1. Schemat układu moczopłciowego ptaków a) samca: 1 – jądra, 2 – nerki, 3 – nasieniowód, 4 – kloaka, 5 – moczowody; b) samicy: 1 – jajnik, 2 – nerki, 3 – lejek, 4 – jajowód, 5 – moczowody, 6 – szczątkowy prawy jajowód, 7 – kloaka

U niektórych gatunków część kloaki rozwija się w swoistą strukturę, jaką jest kloakalne prącie (*phallus*). U kaczkowatych (*Anatidae*) ma ono spiralny kształt, u jego nasady otwierają się brodawki, którymi sperma wydostaje się z kanałków nasiennych i sływa po prąciu. Prącie ptaków nie jest homologiczne do prącia ssaków, bo brak tu wewnętrznych przewodów prowadzących spermę i mocz. Prącie kloakalne jest zdolne do erekcji i penetracji końcowego odcinka dróg rodnych samicy. Organ ten występuje u ptaków paleognatycznych (*Ratitae*) (struś *Struthio camelus*, nandu – *Rheidae*, kazuary – *Casuariinae*, emu *Dromaius novaehollandiae*, kiwi – *Apterygidae* i kusacze – *Tinamidae*), bocianowatych

(Ciconiidae), flamingów (Phoenicopteridae), kaczkowatych, grzebiących (Galliformes) i kulonów (Burhinidae). Wiadomo, że u Ratitae, kaczkowatych i grzebiących prącie w czasie erekcji napęśnia się chłonką (limfą), a nie krwią. Jest to na ogół niewielki organ, chociaż np. u strusia ma około 20 cm długości. U gatunków pozbawionych prącia kopulacja polega na zetknięciu kloaki samicy i samca. Akt ten trwa kilka sekund i jest powtarzany wielokrotnie. Większość takich kopulacji jest zazwyczaj nieudana z powodu braku idealnej synchronizacji przy zetknięciu nabrzmiątych warg kloak obu partnerów. W trakcie kopulacji kończącej się zapłodnieniem ogony ptaków są przesunięte na boki, a pióra dookoła kloaki skierowane do tyłu, przez co następuje odsłonięcie tego organu i „pocałunek” warg kloakalnych jest skuteczny, bo sperma przepływa od kloaki samca do kloaki samicy. Podczas kopulacji zazwyczaj to samiec siada na grzbiecie samicy, chociaż zdarza się odwrotnie. Obserwowano również kopulacje homoseksualne. Ptaki kopulują na gałęziach, na ziemi, na wodzie (np. kaczki), a nawet w powietrzu (jerzyki). Uważa się, że obecność prącia jest ewolucyjnie starsza niż jego brak i występuje ono u bardziej prymitywnych grup ptaków. Brak prącia niektórzy badacze interpretują jako przystosowanie antydrapieżnicze (np. Wesołowski 1999). W razie ataku drapieżnika kopulujące w otwartym terenie ptaki mogą natychmiast się rozdzielić i ratować ucieczką. Wróblowe są najmłodszą ewolucyjnie grupą ptaków i na ogół nie mają prącia, z jednym wyjątkiem – występuje ono u afrykańskich bawolików (*Bubalornis*) należących do rodziny wikłaczowatych (Ploceidae). Kopulacje prowadzą do zapłodnienia produkowanego przez samicę jaja przez plemnik produkowany przez samca. Zazwyczaj najczęstsze są kopulacje na 1–2 dni przed złożeniem jaja. Każde jajo składane przez samicę wymaga oddzielnego zapłodnienia. W jajowodzie samic ptaków występują ślepo zakończone kanaliki, w których gromadzi się sperma. U ptaków sperma może przeżyć dłużej w jajowodzie niż u ssaków. Plemniki są uwalniane z tych kanałików, gdy jajo przesuwają się przez jajowód. Samica indyka *Meleagris gallopavo* jest w stanie złożyć 15 zapłodnionych jaj przy jednorazowej tylko inseminacji (zaplemnieniu). Nawet po 30 dniach 83% składanych przez indyczkę jaj może być zapłodnionych, a sęp płowy *Gyps fulvus*, który składa tylko jedno jajo w sezonie lęgowym, może kopulować na miesiąc przed złożeniem przez samicę zapłodnionego jaja (Evans 2016).

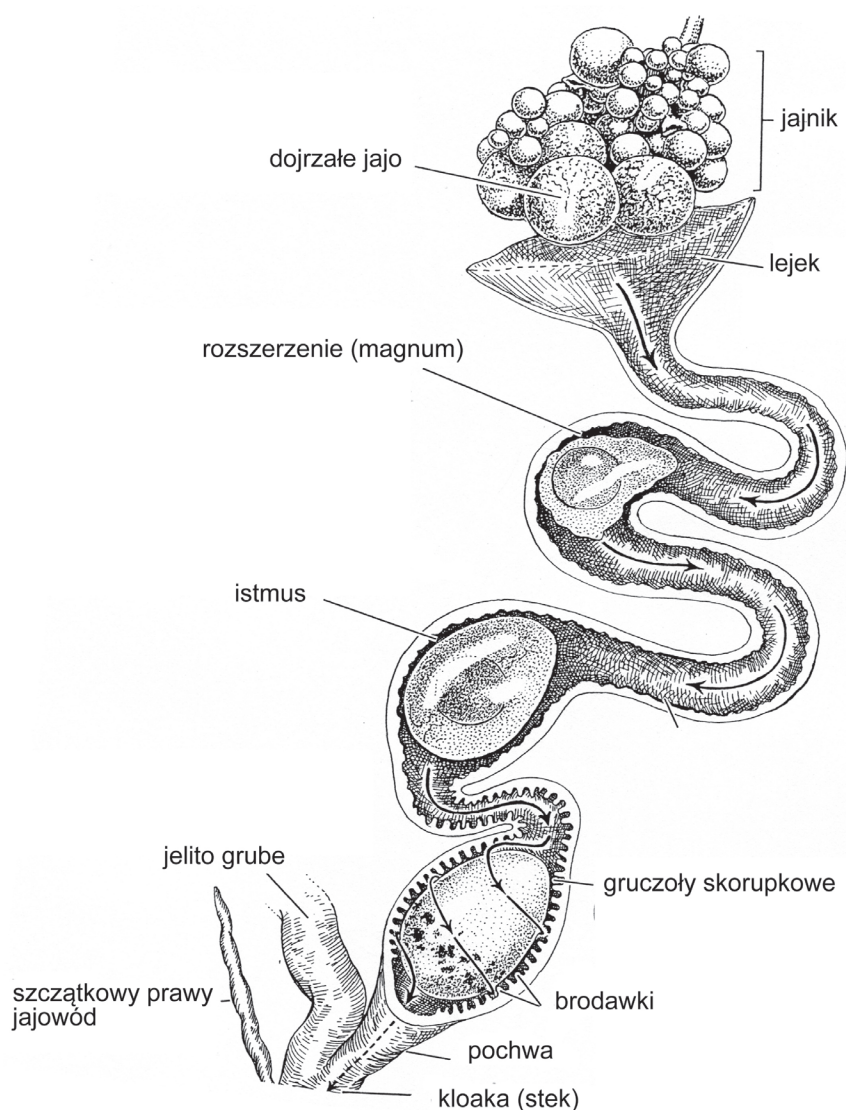
Po inseminacji sperma jest gromadzona przez jakiś czas w rozszerzeniu dolnej części jajowodu, a następnie plemniki przemieszczają się w górę jajowodu i na jego końcu zapładniają jajo. Pokonują tę odległość w kilkanaście–kilkadziesiąt minut. U niektórych gatunków sperma może być przechowywana przez dłuższy czas, nie tracąc żywotności. Zostało to stwierdzone u wielu rurkonosych (Procellariiformes). Np. u petrela długoskrzydłego *Pterodroma macroptera* okres ten może trwać nawet 60 dni. Umożliwia to oddzielne żerowanie obu płci na rozległych obszarach

oceanu w okresie między kopulacją a składaniem jaj. Czas, jaki upływa między początkiem kopulacji a złożeniem pierwszego jaja, jest różny u różnych gatunków. U kury może to być tylko 20 godzin (choć średnio 72 godziny), u niektórych głuptaków (Sulidae) – około tygodnia, ale u nurzyka *Uria aalga* – kilka miesięcy. Czasami zdarza się, zwłaszcza u ptactwa domowego, że w jaju rozwija się zarodek i wykluwa się pisklę bez zapłodnienia (partenogeneza).

Jądra ptaków nie tylko produkują plemniki, ale także spełniają rolę gruczołów dokrewnych wytwarzających męskie hormony (androgeny). Są one produkowane w komórkach interstycjalnych (komórki Leydiga) znajdujących się pomiędzy kanalikami nasiennymi. Wraz ze wzrostem jąder w okresie rozrodczym zwiększa się aktywność tych komórek, produkowane hormony dostają się do krwi i ich koncentracja w ciele ptaka wzrasta, co powoduje uwypuklenie drugorzędnych cech płciowych, rozpoczęcie toków i śpiewu samców.

4.2. Żeński układ rozrodczy

Odpowiednikiem jąder samca jest jajnik samicy umieszczony wysoko w jamie brzusznej (ryc. 1). Produkuje on żeńskie komórki płciowe – jaja. U ptaków rozwija się tylko lewy jajnik, a prawy wraz z jego jajowodem jest szczątkowy. Interpretuje się to jako przystosowanie zmniejszające ciężar ciała i przez to ułatwiające latanie. Jajnik, podobnie jak jądra, zwiększa się wielokrotnie w okresie rozrodczym, a przez resztę roku jest prawie niewidoczny. W pełni rozrośnięty jajnik przypomina kiść winogron z poszczególnymi owocami o różnej wielkości. Pojedyncze „winogrono” staje się żółtkiem w rozwiniętym jaju. W rzeczywistości żółtko jest ogromną komórką jajową mieszczącą substancje zapasowe, otoczoną przez komórki tkanki łącznej, nabłonkowej i naczyniowej spełniające rolę odżywczą. Ta otoczka to pęcherzyk jajowy. Jajo rozwija się z niewielkich pęcherzyków umiejscowionych w zewnętrznej warstwie jajnika. Środkowa część jajnika – medulla – składa się głównie z tkanki łącznej i naczyń krwionośnych. Np. jajnik gawrona *Corvus frugilegus* może zawierać przeszło 25 tys. pęcherzyków jajowych, z których w ciągu roku dojrzewa tylko 5–6, a większość nigdy nie osiąga stadium dojrzałości. Te, które osiągną dojrzałość, początkowo rosną bardzo powoli (u gawrona w ciągu 9 miesięcy ich średnica zwiększa się od 0,05 mm do 3,5 mm), a potem ich wzrost gwałtownie przyspiesza, osiągając maksymalną średnicę 14,6 mm w ciągu 4 dni (Benoit 1950). Ten szybki wzrost jest głównie spowodowany koncentrycznym odkładaniem się w pęcherzyku warstw tłuszczu i białka syntetyzowanych w wątrobie. U kury domowej żółtko w jaju składa się z 48,7% wody, 32,6% tłuszczu, 16,6% białka, 1% węglowodanów i 1,1% soli mineralnych (Welty 1962).



Ryc. 2. Formowanie się jaja w kolejnych odcinkach jajowodu. (Wg Evans i Heiser 2004)

Wzrost i dojrzewanie pęcherzyków jajowych jest stymulowane przez hormony wydzielane w przednim płacie przysadki mózgowej (lutropina – LH oraz folitropina – FSH). U samców podobny hormon powoduje wzrost jąder. Inny hormon wydzielany przez przysadkę, luteina, pobudza wzrost i aktywność komórek interstycjalnych zarówno w jajniku, jak i w jądrze, i kieruje uwolnieniem się jaja z jego

pęcherzyka. Później z przysadki uwalnia się trzeci hormon – prolaktyna, która hamuje wydzielanie dwóch poprzednich hormonów i wyzwała w ptaku gotowość do wysiadywania jaj. Prolaktyna stymuluje także produkcję wydzieliny wola u gołębi („ptasie mleko”) i mleka u ssaków. W dojrzałym pęcherzyku jajowym pęka zewnętrzna osłonka i jajo (żółtko) wydostaje się do otwartego końca jajowodu. Proces ten nazywamy owulacją i u kury domowej *G. gallus* ma on miejsce w 15–75 minut po złożeniu poprzedniego jaja. U gołębia domowego *Columba livia* f. *domestica* owulacja następuje po 4–5 godzinach od złożenia poprzedniego jaja (Sturkie 1976). Jajo, podobnie jak plemnik, jest haploidalne, tj. ma o połowę mniejszą liczbę chromosomów niż inne komórki ciała.

Jajniki podobnie jak jądra są źródłem hormonów płciowych, nie tylko żeńskich (estrogeny), ale także męskich (androgeny) oraz progesteronu.

Jajowód jest długim, pozakręcanym przewodem, w którym jajo otrzymuje kolejno: warstwy białka, błonę skorupową, skorupkę i pigmentację. Składa się on z trzech warstw: warstwy zewnętrznej, zbudowanej z tkanki łącznej, warstwy mięśniowej, której perystaltyka przesuwają jajo, i wewnętrznej warstwy nabłonka gruczołowego, który wydziela rozmaite substancje dodawane do jaja. Jajowód można podzielić na kilka odcinków (ryc. 2). Poszczególne odcinki pełnią różne funkcje w dodawaniu kolejnych warstw wokół żółtka. U kury domowej jajo przechodzi przez jajowód w ciągu około 24 godzin, u gołębia przez około 41 godzin.

Składanie jaj wiąże się z wysokimi nakładami energetycznymi i przyspieszonym metabolizmem. Np. u kropiatki *Porzana porzana* pełne zniesienie, składające się z 12 jaj, waży o jedną czwartą więcej niż sam ptak. Około 35% masy jaja stanowi żółtko syntetyzowane w jajniku, a 65% białko albumina, błony i skorupka powstające w jajowodzie. Ponieważ poszczególne jaja są składane codziennie lub co drugi dzień, oznacza to, że materiały do budowy jaja muszą być dostarczane w szybkim tempie i w dużej ilości.

4.3. Drugorzędowe cechy płciowe

Są to cechy inne niż organy płciowe, ale którymi samce różnią się od samic. W zależności od gatunku dotyczą one ubarwienia i kształtu niektórych piór, koloru dzioba, wielkości ciała i wydawanych głosów oraz posiadania lub braku ozdób, takich jak grzebienie i ostrogi u kurowatych lub korale np. u indyka *Meleagris gallopavo*. Rozwój drugorzędowych cech płciowych następuje pod wpływem działania testosteronu i estrogeny. Rozwój szaty godowej u samców wiąże się ze wzrostem poziomu testosteronu we krwi. U wykastrowanego samca bataliona *Philomachus pugnax*, pozbawionego w ten sposób źródła hormonu męskiego, nie rozwija się ozdobna kryza z piór. Działanie testosteronu powoduje także wiosną żółte ubar-

wienie dziobu szpaka *Sturnus vulgaris*, a u wikłacza czerwodziobego *Quelea quelea* – zmienia w porze lęgowej kolor dzioba z czerwonego na żółty. Podobnie jest w przypadku ozdób dzioba u maskonura *Fratercula arctica*. Rzadziej spotykaną sytuację mamy u płatkodziobów (*Phalaropodini*), u których samice są kolorowo ubarwione i bronią terytorium, a skromniej ubarwione samce wysiadują jaja i opiekują się potomstwem. Samice tego gatunku posiadają bowiem wyższą zawartość testosteronu we krwi niż samce, ale wstrzyknięcie samcowi dodatkowej porcji testosteronu powoduje również u niego rozwój kolorowych piór, takich jak u samicy. U niektórych gatunków wikłaczy (*Ploceinae*) nie tylko testosteron i estrogen wpływają na drugorzędowe cechy płciowe, ale także hormon luteinizujący (lutropina), który przyczynia się do rozwoju kolorowego upierzenia w porze lęgowej.

Na ogół silny dymorfizm płciowy zaznacza się u gatunków, u których występuje poligamiczny system rozrodczy. W przypadku poligynii samce w porównaniu z samicami są większe, barwniejsze i mają dodatkowe ozdoby, a w przypadku poliandrii jest odwrotnie.

Drugorzędowe cechy płciowe wyewoluowały wskutek działania doboru płciowego. Potwierdzono to eksperymentalnie. Klasyczne są badania Anderssona (1982) nad wikłaczem długoogonowym *Euplectes progne*. Jest to niewielki (ok. 15 cm), poligyniczny ptak, u którego występuje wyraźny dymorfizm płciowy. Samica jest brązowa z krótkim ogonkiem, samiec w szacie godowej głównie lśniąco czarny z bardzo długim ogonem sięgającym 50 cm. Badacz wydłużał lub skracał samcom ogon i obserwował, jaki jest ich sukces w zdobywaniu samic. Samce, których ogon został wydłużony o 25 cm przez doklejanie dodatkowych piór, zyskiwały więcej samic – średnio 1,89 na samca. Samce kontrolne, których ogon obcięto, a potem dolepiono do wyjściowej długości, i samce, których ogony pozostawiono bez zmian, zdobywały średnio 0,67 samicy, a samce ze skróconym sztucznie o 14 cm ogonem – 0,44 samicy/samca. Ten eksperyment wskazuje, że dymorfizm płciowy u tego ptaka utrzymuje się, ponieważ samice wolą łączyć się z samcami o dłuższym ogonie. Zbliżone wyniki dały podobne badania nad dymówkami. Samice preferowały samce o najdłuższych skrajnych sterówkach, które powodują widełkowaty kształt ogona, ale dodatkowo rolę odgrywała symetria ogona. Preferowane były ogony o równej długości skrajnych sterówek.

Tego rodzaju cechy, o jakich była mowa wyżej, czyli atrakcyjne dla drugiej płci, noszą nazwę cech epigametycznych (ang. *epigametic*). Wybieranie przez samice samców z wyolbrzymionymi cechami epigametycznymi powinno prowadzić do spadku zmienności wśród samców i braku możliwości dalszego wyboru. Jednakże ten spadek nie następuje w obserwowanych populacjach, co nazwano **paradoksem tokowiska** (ang. *lek paradox*). Na pytanie, dlaczego zmienność cech epigametycznych utrzymuje się w populacji, odpowiedź daje hipoteza upośledzenia (*handicapu*) sformułowana przez izraelskiego biologa Zahaviego (1975). Zauważył on,

że cechy epigametyczne wcale nie ułatwiają ich właścicielowi życia, a wręcz przeciwnie – są dodatkowym balastem zmniejszającym szanse przeżycia. Jeżeli mimo to ich właściciel żyje i cieszy się dobrym zdrowiem, stanowi to pośredni dowód, że ma wyjątkowo dobry zestaw genów i jest w świetnej kondycji. Czyli cechy epigametyczne mogą być sygnałem jakości samca. Są one kosztowne energetycznie i u samców słabszych słabiej rozwinięte. Dodatkowo Hamilton i Zuk (1982) zwrócili uwagę, że zarażenie pasożytami wpływa ujemnie na cechy epigamiczne. A więc bogate ozdoby świadczą o braku pasożytów, a słaby rozwój tych cech lub ich brak może wynikać z obciążenia pasożytami i samice takich samców nie wybierają.

4.4. Konkurencja spermy

Z konkurencją spermy mamy do czynienia, gdy więcej niż jeden samiec kopuluje z samicą i w związku z tym dochodzi do konkurencji plemników różnych samców w drogach rodnych samicy. Ptaki są dobrym obiektem do badań konkurencji spermy, ale jest ona znana u wszystkich innych kręgowców, owadów, pajęczaków i mięczaków (Birkhead i Møller 1992). Prawdopodobnie do konkurencji spermy dochodzi u wielu gatunków ptaków, u których samica w krótkim czasie kopuluje z więcej niż jednym samcem, ale najwyraźniej zaznacza się ona w przypadku promiskuitycznego systemu rozrodczego. Klasycznym przykładem jest wodniczka *Acrocephalus paludicola*. U tego gatunku rola samca w inwestowaniu w potomstwo ogranicza się tylko do kopulacji. Samiec nie angażuje się w budowę gniazda, wysiadywanie i karmienie piskląt. W odróżnieniu od innych ptaków, u których kopulacja jest krótkotrwała, kopulujący samiec wodniczki przebywa na grzbiecie samicy średnio około 24 minut, w czasie których dochodzi średnio do sześciu inseminacji. Tak długie przebywanie samca na grzbiecie samicy można uznać za próbę jej monopolizacji, bo w tym czasie inne samce nie mają do niej dostępu. Jądra i pęcherzyki nasienne samca wodniczki są niezwykle duże w stosunku do rozmiarów ptaka i jądra produkują wyjątkowo dużo spermy. Na podstawie porównania z 18 innymi gatunkami stwierdzono, że liczba plemników w pęcherzykach nasiennych samca wodniczki jest 23 razy wyższa niż można by się spodziewać po ptaku jego rozmiarów (Schulze-Hagen i in. 1995).

Jednak rekordzistą pod względem rozmiaru jąder i produkcji spermy jest pokrzywnica *Prunella modularis* (wodniczka dopiero na drugim miejscu). U pokrzywnicy samce i samice mają niezależne terytoria, których bronią przed przedstawicielami tej samej płci. Terytoria samic i samców zachodzą na siebie. Można tu wyróżnić cztery systemy rozrodcze: monogamię, poligynię, poliandrię i poligynandrię. W tym ostatnim przypadku terytoria dwóch samców nakładają się na terytoria dwóch lub więcej samic. Kopulacje pokrzywnic trwają krótko, ale w odróżnieniu od wodniczki

są bardzo częste. W okresie składania jaj przez samicę samce kopulują średnio co 28 minut, ale samica jeszcze częściej (średnio co 18 minut) próbuje sprowokować kopulację przez przyjmowanie zachęcającej pozycji. Częste kopulacje zwiększają szanse samca na to, że to jego plemniki zapłodnią jajo. Drugą formą zapewnienia sobie wyłączności jest pilnowanie samicy. Samiec przez większość czasu postępuje za samicą „krok w krok” i odgania inne samce, które próbowałyby kopulować. Wiadomo, że na zapłodnienie jaja największe szanse ma samiec, który ostatni kopulował z daną samicą. W związku z tym opisano ciekawe zachowanie samca pokrzywnicy. Do samicy, która przyjęła postawę przyzwolenia na kopulację (podniesiony i poruszający się na boki ogon i półotwarte skrzydła), zbliża się od tyłu samiec i stuka dziobem w jej wyeksponowaną kloakę. W efekcie samica obniża tułów i wystrzeliwuje z kloaki drobną kroplę płynu zawierającą plemniki z poprzedniej kopulacji. Samiec przygląda się temu i następnie kopuluje. Prawdopodobnie w ten sposób pozbywa się spermy konkurenta, który wcześniej kopulował z samicą (Davies 1992).

4.5. Tempo osiągnięcia dojrzałości płciowej

Tempo to jest różne u różnych gatunków. Ogólnie małe gatunki ptaków dojrzewają szybciej niż duże. Niektóre tropikalne wikłacze po raz pierwszy składają jaja już w wieku dwóch miesięcy, papużka falista *Melopsittacus undulatus* po trzech miesiącach życia, a przepiórnik *Turnix sylvatica* przed ukończeniem czwartego miesiąca. Kilka australijskich gatunków astryldów (Estrildinae) może przystępować do składania jaj, będąc jeszcze w upierzeniu młodocianym – w wieku 11 tygodni. Ma to miejsce, gdy po długotrwałej suszy zaczyna padać deszcz, stwarzając warunki do lęgów. Bocian biały uzyskuje dojrzałość płciową na ogół w wieku 4–5 lat. Podobnie jest w przypadku altannika lśniącego *Ptilonorhynchus violaceus* – jak na niewielkiego ptaka z rzędu wróblowych dojrzewa on bardzo późno. Późne przystępowanie do pierwszego w życiu lęgu jest też właściwością wielu długowiecznych ptaków oceanicznych z rzędu rurkonosych (Procellariiformes). Np. burzyk cienkodzioby *Puffinus tenuirostris* przystępuje po raz pierwszy do gniazdowania w wieku 5–7 lat, a albatros królewski *Diomedea epomophora* w wieku około 8 lat. Różne wstępne zachowania związane z rozrodem mogą pojawiać się, zanim ptak jest zdolny do rzeczywistej reprodukcji. Mewy srebrzyste *Larus argentatus* w upierzeniu młodocianym mogą łączyć się w pary, kopulować i budować gniazdo, ale do składania jaj nie dochodzi. Jednoroczne bociany białe *C. ciconia* nie podejmują wędrówki wiosennej na obszary lęgowe, lecz pozostają na zimowisku. Dwulatki mogą powrócić i zająć gniazdo, ale nie przystępują do lęgów. Ptaki trzyletnie przystępują do lęgów często niezakończonych sukcesem, a w każdym razie produkują mniej potomstwa niż ptaki starsze. Samce i samice mogą różnić się szybkością dojrzewania płciowego.

U pingwina żółtookiego *Megadyptes antipodes* trzyletnie samce są mniej dojrzałe niż trzyletnie samice. Tylko 7% trzyletnich samców gnieździ się, podczas gdy robi to 48% samic. Dojrzewanie może być różne u różnych populacji tego samego gatunku lęgnących się w różnych częściach zasięgu geograficznego. Późne dojrzewanie płciowe jest dodatnio skorelowane z długowiecznością.

4.6. Proporcje liczbowe płci i alokacja płci u ptaków

Ideałem byłoby znać proporcje liczbowe samców do samic wśród zapłodnionych jaj jako rzeczywistą początkową proporcję płci (pierwszorzędowe proporcje płci), ale z powodu trudności metodycznych jest to rzadko możliwe. Częściej można ustalić te proporcje wśród wykluwających się piskląt (drugorzędowe proporcje płci) lub wśród młodych jakiś czas po wykluciu. Im późniejszych klas wieku dotyczy ocena proporcji liczbowych płci, tym większym może być obciążona błędem z powodu różnej śmiertelności samców i samic. Zaznacza się to np. u wielu gatunków kaczek (Anatinae), u których wśród ptaków dorosłych samice stanowią tylko około 40% populacji. Wyjaśnieniem jest wyższa śmiertelność samic spowodowana przez drapieżniki. Tylko samice wysiadują jaja, a naziemne gniazda są łatwo dostępne dla drapieżników. Wśród zwierząt, w tym i ptaków, najczęściej pierwszorzędowe proporcje płci są wyrównane: około 50% samców i około 50% samic. Dlaczego tak się dzieje, wyjaśniała teoria Fishera (1930). Podkreślał on, że proporcje płci w jednej generacji mają wpływ na sukces rozrodczy następnej generacji i proporcje płci są kształtowane przez dobór naturalny. Płeć mniej liczna ma wyższy sukces rozrodczy niż liczniejsza, toteż dobór prowadzi do zwiększenia jej liczebności, w efekcie staje się ona liczniejsza niż płeć przeciwna i dobór zaczyna popierać tę drugą płeć, która stała się mniej liczna. W efekcie proporcje płci oscylują wokół proporcji 50% samców / 50% samic. W teorii tej nie była brana pod uwagę rola kosztów (energetycznych) wyprodukowania danej płci i potencjalnych korzyści z produkcji danej płci. W związku z różnymi systemami rozrodczymi u ptaków ważna jest liczebność tej frakcji danej płci, która rzeczywiście przystępuje do rozrodu (ang. *operational sex ratio*). U gatunków poligamicznych jeden osobnik może monopolizować większą liczbę płci przeciwnej. W systemie poligynicznym dominujący samiec może mieć wiele samic i eliminuje z rozrodu część samców, a w systemie poliandrycznym może być odwrotnie: dominująca samica eliminuje część samic z rozrodu.

Nie jest jasne, jak wygląda mechanizm manipulowania płcią potomstwa przez samicę u wyższych kręgowców. U ptaków, w odróżnieniu do ssaków, samice są płcią heterogametyczną (posiadają chromosom W oraz Y), co teoretycznie umożliwia taką manipulację. Trudno orzec, czy samica może wpływać na płeć potomstwa przed owulacją czy też później poprzez różną śmiertelność embrionów męskich

i żeńskich. Badania nad namorzynkiem seszelskim *Acrocephalus sechellensis* potwierdziły pierwszą możliwość (Komdeur i in. 2002). Ptak ten jest rzadkim endemitem, do 1988 r. występującym na jednej tylko wysepce (Cousin, 29 ha) w archipelagu Seszeli na Oceanie Indyjskim. Na wyspie tej nastąpiło wysycenie wszystkich środowisk namorzynka i wiele par lęgowych miało dodatkowych pomocników, którymi były zazwyczaj córki z poprzednich lęgów. Na dobrych z punktu widzenia obfitości pokarmu terytoriach obecność pomocników jest korzystna, ponieważ zwiększa sukces rozrodczy pary lęgowej. Jednak na uboższych w pokarm terytoriach pomocnicy są zbyt kosztowni, bo przyczyniają się do wyeksploatowania pokarmu (Komdeur 1994). Pary lęgowe na gorszych terytoriach maksymalizowały swoje łączne dostosowanie, modyfikując proporcje liczbowe płci w stronę synów (77%), którzy są płcią rozpraszającą się, a na dobrych terytoriach w stronę córek (87%), które często pozostają na rodzinnym terytorium (Komdeur 1997). Samica namorzynka z reguły składa tylko jedno jajo. Przeniesienie części ptaków na dwie sąsiednie wysepki, gdzie przedtem ten gatunek nie występował mimo bardzo sprzyjającego środowiska, pobudziło samice do składania dwóch jaj w zniesieniu. W tych optymalnych warunkach wyraźna była tendencja do produkowania większej liczby córek niż synów, a co ważniejsze, utrzymywała się ona zarówno przy składaniu pierwszego, jak i drugiego jaja. Jeżeli przy pierwszym jaju to odchylenie od zrównoważonych proporcji płci mogło być rezultatem jednoczesnego działania mechanizmów przedowulacyjnych i poowulacyjnych, to odchylenie przy drugim jaju mogło wynikać wyłącznie z regulacji przed owulacją.

Oprócz opisanego wyżej przeprowadzono też eksperymenty na innych gatunkach ptaków, które potwierdzają hipotezę, że samica aktywnie wpływa na płeć swego potomstwa. Tymi gatunkami były: głupek niebieskonogi *Sula nebouxii*, wydrzyk wielki *Stercorarius skua*, mewa żółtonoga *Larus fuscus*, kakapo *Strigops habroptilus*, muchołówka białoszyja *Ficedula albicollis*, modraszka *Parus caeruleus* i zeberka *Poephila guttata*. U samca muchołówki białoszyjej na czole występuje biała plama, która jest u tego gatunku drugorzędową cechą płciową. Ellegren i in. (1996) eksperymentalnie manipulowali wielkością tej plamy. Samice, które kopulowały z samcem o powiększonej plamie, wykazały odchylenie proporcji płci swego potomstwa w kierunku samców. Jest to zgodne z hipotezą „atrakcyjnego syna”, który zwiększa dostosowanie matki (patrz str. 89). Podobnie Griffith i in. (1999) stwierdzili u modraszek, że samice łączące się z samcami o najbardziej żywym niebieskim ubarwieniu, widocznym w ultrafiolecie, produkują więcej piskląt płci męskiej. U głupeka niebieskonogiego samica jest o około 31% cięższa niż samiec. W latach o złych warunkach pokarmowych wśród piskląt przeważają samce. Sugeruje to, że albo samice dostosowują proporcje płci do własnej kondycji (przewidując trudności z wychowaniem bardziej kosztownego energetycznie potomstwa), albo że potomstwo o różnej płci podlega różnej śmiertelności w wieku, kiedy jego płeć

nie była jeszcze znana. Velando i in. (2002) badali, czy kondycja samicy ma większy wpływ na dostosowanie jej córek czy synów. Manipulowali nakładem energii przez samice w wychowanie piskląt przez przycinanie lotek samicom, przez co zużywały one więcej energii w czasie żerowania i karmienia młodych. Pod koniec pory lęgowej samice z przyciętymi lotkami były w słabszej kondycji (masa ciała) niż samice kontrolne. Młode ptaki płci żeńskiej wychowane przez samice podlegające eksperymentowi, przed opuszczeniem gniazda były w słabszej kondycji fizycznej (masa, długość lotek) niż młode płci żeńskiej samic kontrolnych. W przypadku młodych płci męskiej nie było takich różnic. Poza tym stwierdzono, że wśród samic niepodlegających eksperymentowi lęgi samic w złej kondycji miały przewagę liczebną płci męskiej, a w dobrej kondycji – płci żeńskiej. Wszystko to razem wskazuje, że zmienność proporcji liczbowych płci wśród młodych głuptaków ma wartość przystosowawczą. Wydrzyk wielki jest przykładem innego morskiego ptaka, u którego występuje dymorfizm płciowy, ale w tym przypadku samice są mniejsze. W niekorzystnych warunkach pokarmowych produkują one nieproporcjonalnie dużo córek. Kalmbach i in. (2001) przez podbieranie jaj zmuszali samice do składania większej niż zwykle liczby jaj, a tym samym do większych nakładów energetycznych i w efekcie znajdowały się one w słabszej kondycji. Manipulowane samice składały nieproporcjonalnie dużo jaj, z których miały się wykluczyć samice, natomiast wśród jaj samic kontrolnych proporcje płci były wyrównane.

Jednakże badania nad proporcjami płci w lęgach włóchatki *Aegolius funereus* dały zupełnie inne wyniki (Hörnfeldt i in. 2000). W północnej Szwecji badano populację tego ptaka zamieszkującą budki lęgowe. U włóchatki samice są w porze lęgowej o około 50% cięższe niż samce. Celem badań było wykazanie wpływu dostarczania dodatkowego pokarmu na proporcje płci. Co drugi dzień w gnieździe umieszczano martwą mysz z hodowli laboratoryjnej (ciemno ubarwioną). Sytuacja taka nie odbiegała zbytnio od naturalnej, kiedy samiec przynosi martwą zdobycz i przekazuje ją przy wejściu do dziupli samicy, która karmi pisklęta. Porównano następnie wielkości lęgów i proporcje płci w lęgach ptaków dodatkowo karmionych i ptaków kontrolnych. Okazało się, że w obu grupach w momencie wykluwania się odsetek samców wynosi 65%. Ta ich przewaga liczebna utrzymuje się aż do dnia wylotu z gniazda. Dlaczego u tego gatunku mamy tak duże odstępstwo od zrównoważonych proporcji płci, nie jest jasne. Nie są znane ani mechanizmy fizjologiczne, które do tego prowadzą, ani ewentualna wartość przystosowawcza nierównowagi płci.

Jest wiele gatunków, u których proporcje liczbowe płci są wyrównane i nie podlegają wpływowi czynników w środowisku. Są to np. kukułka *Cuculus canorus* (Kasumovic i in. 2002), trzcinia *Acrocephalus arundinaceus* (Westerdahl i in. 1997, Bensch i in. 1999), trznadel *Emberiza citrinella* (Pagliani i in. 1999), a z dziuplaków szarytka *Poecile palustris* (Czyż i in. 2012). Dotyczy to też gatunku skrajnie promiskuitycznego – wodniczki (Dyrz i in. 2004).

Korzystając z różnych dostępnych źródeł, można wyrazić pogląd, że około 1/3 zbadanych pod tym względem gatunków wykazuje odchylenia od zrównoważonych proporcji płci; przeważnie z przewagą liczebną samców. Odchylenia te występują częściej u gatunków z wyraźnym dymorfizmem płciowym dotyczącym masy ciała.

Znaczenie przystosowawcze nierównych proporcji płci zdaje się polegać głównie na reagowaniu na aktualne warunki pokarmowe w postaci odchylenia w stronę płci energetycznie tańszej lub kosztowniejszej i dotyczy gatunków, u których przedstawiciele płci różnią się rozmiarami. Te warunki mogą się też odbijać lub nie odbijać na kondycji samicy karmiącej młode lub na kondycji obojga rodziców. U niektórych gatunków proporcje płci odchylają się okresowo w stronę jednej lub drugiej płci, ale ogólnie są wyrównane. U innych nadprodukcja jednej płci jest regułą, co niekoniecznie znaczy, że proporcje płci wśród dorosłych osobników nie mogły być wyrównane z powodu wyższej śmiertelności lub większej tendencji do dyspersji (migracji) jednej z płci. Permanentne odstępstwo od zbalansowanych proporcji płci na korzyść płci męskiej stwierdzano najczęściej u ptaków drapieżnych, u których samce są znacznie mniejsze od samic (błotniak łąkowy *Circus pygargus*, krogulec *Accipiter nisus*, krogulec czarnołbisty *Accipiter cooperii*, myszołowiec towarzyski *Parabuteo unicinctus*, orzeł przedni *Aquila chrysaetos*). Ale u błotniaka zbożowego *Circus cyaneus* występuje nadprodukcja samic, pomimo że są większe od samców (Bednarz i Hayden 1991, Koenig 2016).

Specyficzne znaczenie przystosowawcze ma nierówna liczebność płci w przypadku niektórych gatunków, które odbywają lęgi zespołowe. Oprócz omówionego wyżej namorzynka seszelskiego warto wspomnieć dzięcioła skromnego *Picoides borealis*. Proporcje płci są znacznie odchyłone na korzyść samców. Przedstawiciele płci są mniej więcej jednakowych rozmiarów, a śmiertelność w stadium jaj i młodych nie zależy od płci. Jednak córki opuszczają jesienią terytorium, na którym w tym samym roku się wykluły, natomiast samce są filopatryczne i to one z reguły zostają pomocnikami (Gowaty i Lennartz 1985). U każdego z trzech gatunków miodojadów (Melliphagidae) z rodzaju *Manorina* badanych w Australii proporcje płci są inne. U miodożera zielonego *Manorina melanophrys* 58% przebadanych piskląt było samcami. Na parę lęgową przypada średnio 6,8 pomocnika płci męskiej i 0,3 pomocnika płci żeńskiej. Pisklęta obu płci są tej samej wielkości, co powoduje, że wychowanie synów jest mniej kosztowne, bo dodatkowo „odpłacają się” jako pomocnicy, przyczyniając się do wzrostu dostosowania rodziców (Clarke i in. 2002). U miodożera maskowego *Manorina melanocephala* proporcje płci wśród piskląt są wyrównane, ale wśród dorosłych na każdą samicę przypada 2,31 samca i 99% pomocników to samce. We wszystkich niemal gniazdach pierwsze wykluwające się pisklę miało płeć męską. Takie pisklę na krótko przed opuszczeniem gniazda było istotnie większe i cięższe od swoich siostr (u ptaków dorosłych brak dymorfizmu płciowego dotyczącego rozmiarów). Duży i zdrowy synowie poprzez

pomaganie zwiększają przyszły sukces rozrodczy swoich rodziców. W tym przypadku manipulowanie kolejnością wykluwania się synów i córek pomaga w większym inwestowaniu w płeć, z której rekrutują się pomocnicy (Arnold i in. 2001). U miodożera czarnouchego *Manorina melanotis*, podobnie jak u innych miodożerów, proporcje płci wśród ptaków dorosłych są silnie odchylone na korzyść samców (64,4%), jednakże – w odróżnieniu od innych gatunków tego rodzaju – proporcje płci wśród piskląt są silnie odchylone w stronę samic (62,5%). Brak za to różnic w rozmiarach płci. Podobnie jak u innych miodożerów pomocnicy rekrutują się w większości z osobników płci męskiej. Przyczyny tej dramatycznej zmiany proporcji płci nie są znane. Prawdopodobnie młodociane samice podlegają silniejszej śmiertelności niż samce (Ewen i in. 2001).

Inna wartość adaptacyjna manipulowania płcią wiąże się z hipotezą jakości genetycznej samca (patrz str. 89). Ogólnie samce, w porównaniu z samicami, mają dużo bardziej zmienny sukces rozrodczy (a więc i dostosowanie). Dlatego produkowanie synów z samcem o wysokiej jakości genetycznej może zapewnić samicy znacznie wyższe dostosowanie niż produkowanie córek. Można więc przypuszczać, że samice w parze z takim samcem będą produkować więcej synów. Tak rzeczywiście było w przypadku wspomnianych wcześniej badań nad muchołówką białoszyją i modraszką.

Chociaż mechanizm kierowania płcią potomstwa przez samicę nie jest do końca znany, można coś niecoś powiedzieć o czynnikach wyzwalających, które umożliwiają to kierowanie. Jednym z tych czynników jest wspomniana już manipulacja kolejnością wykluwania się piskląt o określonej płci. Innym jest data składania jaj. Na przykład u kormorana czubatego *Phalacrocorax aristotelis* samce okazują się cięższe od samic o około 20%. Ptaki wcześniej przystępujące do lęgów są w dobrej kondycji i w ich lęgach synowie stanowią około 63%, podczas gdy w późnych lęgach tylko 36% (Velandi i in. 2002). W przypadku pustułki *Falco tinnunculus*, u której samice są większe od samców, w latach słabych lub tylko średnich warunków pokarmowych udział synów w potomstwie zwiększa się w miarę upływu sezonu lęgowego, a w latach obfitujących w pokarm zaznacza się trend odwrotny (Korpimäki i in. 2000).

Dysproporcje liczbowe płci na korzyść samców zauważono u wielu gatunków i tłumaczone to jest wyższą śmiertelnością samic z powodu ich większego inwestowania w wychowanie potomstwa (Welty, Batista 1988). Wykryto też jeszcze jedną prawidłowość: przewaga liczebna samców występuje u gatunków, u których płcią bardziej skłonną do dyspersji są samice. A dotyczy to większości badanych pod tym względem gatunków. Samce są bardziej „wierne” miejscu, gdzie gniazdowały w poprzednim roku. Ma to związek z ich silniejszym na ogół niż u samic terytorializmem. Można przypuścić, że z dyspersją samic, a więc ich osiedlaniem się w nieznanym sobie miejscu, wiąże się ich wyższa śmiertelność, podobnie jak ze zwiększonym wkładem w wychowanie potomstwa.

Dla dynamiki liczebności populacji istotna może być tzw. operacyjna proporcja płci, którą można zdefiniować jako proporcję możliwych do zapłodnienia samic do seksualnie aktywnych samców w określonym momencie.

4.7. Proporcje liczbowe płci a ochrona gatunków

W przypadku gdy cały gatunek to jedna niewielka i izolowana populacja, proporcje płci mogą mieć decydujący wpływ na przeżycie takiego gatunku. O rozrodczości populacji decyduje udział samic (czyli jaj). Nie jest tak tylko w przypadku ścisłej socjalnej i genetycznej monogamii, co zdarza się rzadko. Są badania wskazujące, że w populacjach gatunków na krawędzi wyginięcia występuje duża przewaga liczebna samców. W takich sytuacjach istnieje możliwość przeprowadzenia nieinwazyjnej zmiany proporcji płci w populacji.

Najbardziej spektakularny przykład dotyczy kakapo *Strigops habroptilus* (Clout i in. 2002; Sutherland 2002). Jest to nielotna papuga z Nowej Zelandii o nocnym trybie życia, która znalazła się na krawędzi wymarcia. Dawniej była liczny ptakiem na wszystkich trzech największych wyspach Nowej Zelandii, ale jej rozmieszczenie skurczyło się bardzo silnie z powodu drapieżnictwa szczurów i gronostajów przywiezionych z Europy w latach 1870. Do 1950 r. kakapo wyginęła na Wyspie Północnej, a jedynie 18 ptaków przeżyło w odległych górach Wyspy Południowej. Gronostaje nie tylko zjadały jaja i pisklęta, ale także wysiadujące samice. Stąd z 18 ptaków, które przetrwały, wszystkie były samcami. Jedyne samice ocalały na Wyspie Stewarta, gdzie nie dotarły gronostaje, ale szczury i zdziczałe koty były obecne. W 1982 r. wszystkie żyjące jeszcze kakapo zostały schwytane i przeniesione na wolną od drapieżników wysepkę. W 2001 r. populacja ta wzrosła do 62 ptaków, w tym samic było tylko 21. U tego gatunku występują gromadne tokowiska, na których dochodzi do śmiertelnych czasem walk między samcami. Samce ważą 30–40% więcej niż samice. Ptaki te przystępują do rozrodu wyłącznie w latach urodzaju orzeszków na pewnym gatunku drzewa. Kakapo na wysepce były dokarmiane, co wprawdzie nie spowodowało częstszego gniazdowania, ale wpływało na dobrą kondycję samic, które w latach, gdy przystępowały do rozrodu, produkowały więcej synów niż córek. Jest to zgodne z hipotezą, że u gatunków poligynicznych – z dużą zmiennością sukcesu rozrodczego samców – mogą samice będące w dobrej kondycji maksymalizować swoje dostosowanie, produkując więcej potomstwa większej i bardziej kosztownej płci. W związku z tym w latach urodzaju orzeszków zaprzestano dokarmiania i rezultatem były bardziej wyrównane proporcje płci w potomstwie kakapo, co z ochroniarskiego punktu widzenia jest ważne, bo – jak wiadomo – liczebność zdolnych do rozrodu samic decyduje o rozrodczości populacji.