

PAWEŁ REK

*Zakład Ekologii Behawioralnej
Instytut Biologii Środowiska
Wydział Biologii Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu
Umultowska 89, 61-614 Poznań
E-mail: rek@amu.edu.pl*

KOMUNIKACJA I SYGNALIZACJA ZWIERZĄT

WPROWADZENIE

Pomimo że komunikacja zwierząt nie jest dziedziną nauki nową, nie jest też dziedziną ustabilizowaną. Większość hipotez zaproponowanych kilkanaście lat temu została do dnia dzisiejszego albo znacznie zmodyfikowana albo odrzucona. Nie byłoby w tym nic szczególnego, gdyby nie fakt, iż ewolucyjna teoria gier, mająca przyczynić się do uproszczenia i ściślejszego zrozumienia komunikacji, stała się źródłem sporych komplikacji. Łatwość tworzenia logicznych (przynajmniej teoretycznie) scenariuszy zachowań, a jednocześnie brak dostatecznej liczby badań empirycznych, doprowadziła do dużego roz-

dźwięku między teoretycznym rozumieniem komunikacji i stanem faktycznym. Efekt tego jest taki, że pojawiające się wyniki badań empirycznych częściej dzisiaj podważają teorię, znajdując w niej mniejsze bądź większe luki, niż ją potwierdzają. W rezultacie, to co wiemy obecnie o komunikacji zwierząt jest nie tylko sprzeczne z potocznym pojmowaniem komunikacji, ale także znacznie odbiega od rozumienia komunikacji wśród naukowców zajmujących się zachowaniem zwierząt, ale niezainteresowanych bezpośrednio tym zjawiskiem.

KOMUNIKACJA

Komunikacja zwierząt jest zjawiskiem intuicyjnie łatwym do zrozumienia, ale trudnym do jednoznacznego zdefiniowania. Istnieje cała gama definicji komunikacji, od bardzo szerokich do bardzo wąskich (WILSON 1975, HAILMAN 1977, MARLER 1977, JOHNSON-LAIRD 1990, DUSENBERY 1992, KIMURA 1993, WILEY 1994, HAUSER 1996, KREBS i DAVIES 1997, BRADBURY i VEHCENCAMP 1998). W najszerszej perspektywie o komunikacji mówimy, kiedy działanie lub wskazówka (definicja poniżej) jednego organizmu jest odebrane i w efekcie zmienia wzorec prawdopodobieństwa zachowania drugiego organizmu, w sposób korzystny dla jednej bądź obu stron (WILSON 1975). W znacznie węższym wymiarze komunikacja jest rozumiana jako przekaz

informacji za pośrednictwem sygnałów między nadawcą i odbiorcą, przy czym potwierdzeniem zajścia aktu komunikacji jest zmiana zachowania odbiorcy po odebraniu sygnału (HAILMAN 1977). Jeszcze węższej komunikację definiujemy jako proces przekazania informacji przez nadawcę do odbiorcy w celu zwiększenia prawdopodobieństwa reakcji odbiorcy, korzystnej dla nadawcy, zakładając jednocześnie, że odbiorca odnosi (przeciętnie) korzyść z uzyskanej informacji (BRADBURY i VEHCENCAMP 1998).

Dla wyjaśnienia różnic między powyższymi definicjami niezbędne jest zdefiniowanie czym jest sygnał (ang. signal) oraz wskazówka (ang. cue). Sygnał jest to behawioralna, fizjologiczna lub morfologiczna cecha,

ukształtowana bądź utrzymywana przez selekcję naturalną, ponieważ przekazuje informacje do innych organizmów (OTTE 1974). Sygnał jest zatem nie tylko nośnikiem informacji między nadawcą i odbiorcą, ale także środkiem do osiągnięcia określonej korzyści przez nadawcę. Dlatego wabienie niektórych owadów przez substancje chemiczne zawarte w pocie ssaków nie jest przykładem sygnalizacji, gdyż oddziaływanie tych substancji na owady nie jest celowe i nie przynosi żadnej korzyści nadawcy. Takie oddziaływania, których odbiór przez inne zwierzęta nie jest korzystny dla ich wytwórcy, określa się jako wskazówki (SELEEY 1989). Należy jednak zachować ostrożność w stosowaniu powyższego nazewnictwa, ponieważ wielu autorów definiuje je odmiennie (GREEN i MARLER 1979, HAUSER 1996). Terminu wskazówka używa się na przykład w szerszym znaczeniu, jako permanentny przekaz informacji (np. wzór ubarwienia), powiązany długotrwale z

fenotypem osobnika, którego ekspresja nie jest powiązana z chwilowymi zmianami kosztów (HAUSER 1996). Termin sygnał natomiast może być rozumiany wąsko, jako potencjalnie krótkotrwały przekaz informacji (np. głos alarmowy), wykonywany w odpowiedzi na chwilowe zmiany w środowisku i w stanie samego nadawcy, a przez co powiązany z chwilowymi kosztami produkcji (HAUSER 1996). Takie zdefiniowanie sygnałów i wskazówek jest jednak krytykowane (BRADBURY i VEHCENCAMP 1998), gdyż zarówno nośniki informacji permanentnych, jak i chwilowych, wyewoluowały w celu wywarcia określonego wpływu na nadawców (co jest zgodne z wcześniejszą definicją sygnałów) (DAWKINS i KREBS 1978). Natomiast wskazówki, zgodnie z przedstawioną wcześniej definicją, przenoszą informacje, które są efektem ubocznym zachowania nadawcy, a nie wynikiem działania doboru naturalnego (HASSON 2000, MAYNARD SMITH i HARPER 2003).

WIARYGODNOŚĆ

Wracając do przedstawionych definicji komunikacji, różnica między definicją pierwszą i drugą polega na tym, że w pierwszej uwzględniono zarówno intencjonalne, jak i przypadkowe akty przekazu informacji, natomiast w drugiej uwzględniono tylko celowe przekazywanie informacji do odbiorcy. Definicja trzecia z kolei, poza celowością przekazu informacji (korzyść dla nadawcy), uwzględnia dodatkowe kryterium – celowość odbioru informacji (korzyść dla odbiorcy). Tak zdefiniowaną komunikację określa się jako prawdziwą (ang. true communication), dla odróżnienia jej od manipulacji (korzyść dla nadawcy, strata dla odbiorcy) (WILEY 1983). Powstaje jednak pytanie, czy oba zjawiska mogą w ogóle istnieć niezależnie, jeśli przyjąć, że rywalizacja jest podstawą działania doboru naturalnego (DAWKINS i KREBS 1978). Odpowiedź na to pytanie jest ściśle powiązana z takimi elementami komunikacji jak wiarygodność i oszustwo, a w gruncie rzeczy zależy przede wszystkim od charakteru relacji między nadawcą i odbiorcą (SEARCY i NOWICKI 2005).

Z technicznego punktu widzenia sygnał można uznać za wiarygodny, jeśli jest silnie skorelowany z pewnym parametrem nadawcy albo jego środowiska, oraz jeśli odbiorca odnosi korzyść z posiadania informacji o tym parametrze (SEARCY i NOWICKI 2005). Ponie-

waż wysokość korelacji między sygnałem i parametrem zależy nie tylko od uczciwości nadawcy, ale także od innych czynników (np. błędów odbiorcy) (DAWKINS i GUILFORD 1991), korelacje te nigdy nie są idealne. Stąd też terminu wiarygodność używa się raczej w znaczeniu statystycznym niż ścisłym (JOHNSTONE i GRAFEN 1993, KOKKO 1997). Przyjmuje się, że sygnał jest wiarygodny przeciętnie, jeśli odbiorca istotnie częściej uzyskuje korzystną dla siebie informację o nadawcy niż jej nie uzyskuje, przez co opłaca mu się reagować na taki sygnał. Na przykład, u samców świerszcza domowego (*Acheta domestica*) liczba pulsów na cyknieniu jest skorelowana średnio ($r \approx 0,4$) z masą samca, co jednak nie przeszkadza samicom preferować samców o większej liczbie pulsów na cyknieniu (GRAY 1997). Z oszustwem mamy do czynienia, kiedy odbiorca reaguje na sygnał w sposób korzystny dla nadawcy i niekorzystny dla siebie, na skutek nieprawdziwej informacji zawartej w sygnale (SEARCY i NOWICKI 2005). Przykładem oszustwa w komunikacji jest nadawanie fałszywych głosów alarmowych (MØLLER 1990, FITCH i HAUSER 2003, MAYNARD SMITH i HARPER 2003). Niektórzy wyróżniają także drugi typ oszustwa, związany z zatajaniem informacji (HAUSER 1997), np. z niepoinformowaniem członków grupy socjalnej o znalezionym pożywieniu (HAU-

SER 1992, HAUSER i MARLER 1993). Tam, gdzie cele obu stron są zbieżne, tam nie powinniśmy spodziewać się oszustw, ale ewolucji sygnałów o optymalnej wartości informacyjnej, gdyż oszustwo odbiorcy byłoby jednocześnie szkodliwe dla nadawcy (CHARNOV i KREBS 1975, SHERMAN 1985, MAYNARD SMITH 1991, BERGSTROM i LACHMANN 1998). Tam, gdzie cele obu stron nie są zbieżne, powinniśmy spodziewać się ewolucyjnego wyścigu zbrojeń między wyrafinowaniem oszustw nadawców i powściągliwością reakcji odbiorców (KREBS i DAWKINS 1984).

Ponieważ cele nadawcy i odbiorcy rzadko są zbieżne, nadawcy powinni mieć skłonność do nadinterpretacji rzeczywistości (DAWKINS i KREBS 1978). Odbiorcy natomiast powinni być sceptyczni i ignorować sygnały, których przeciętna wiarygodność jest niska (CLUTTON-BROCK i ALBON 1979, HINDE 1981,

KREBS i DAWKINS 1984). Komunikacja w takim układzie może być stabilna tylko wtedy, kiedy strategie nadawcy i odbiorcy osiągną stan równowagi. O stanie równowagi w komunikacji mówimy wtedy, kiedy nadawca odnosi korzyść z sygnalizowania, a odbiorca z reagowania na sygnał (HASSON 1994, MAYNARD SMITH i HARPER 1995), ale żadna ze stron nie odnosi korzyści z jednostronnej zmiany własnej strategii na inną (BERGSTROM i LACHMANN 1998). Sygnały ulegną inflacji i ewentualnemu zanikowi, jeśli jedna ze stron znajdzie strategię korzystniejszą dla siebie, ale jednocześnie mniej korzystną dla strony przeciwnej. A zatem, by odbiorcy w ogóle reagowali na sygnały, te powinny być przeciętnie wiarygodne. Żeby jednak sygnały były wiarygodne, musi istnieć dodatkowy mechanizm równoważący pokusę manipulacji odbiorców przez nadawców.

KOSZT

Postawiono hipotezę, że zrównoważenie systemów komunikacji jest wynikiem kosztowności sygnalizowania (ZAHAVI 1975, 1977, 1980, 1993; ZEHAVI i ZAHAVI 1997). Zasada upośledzenia (ang. handicap principle), bo tak nazwano tą hipotezę, w swojej pierwotnej formie zakładała, że upośledzenie jest swoistym testem przetrwania dla osobnika (ZAHAVI 1975). Osobnik ponoszący wysoki koszt (np. noszący duże poroże lub długi ogon) dowodziłby swojej wysokiej jakości w sposób, który byłby letalny dla osobnika niskiej jakości. Idea ta spotkała się jednak z krytyką, wynikającą z niezgodności takich założeń z modelami genetycznymi (MAYNARD SMITH 1976, 1985; BELL 1978). Problem polegał na tym, że dla samic, zysk z posiadania synów zdolnych do silnego upośledzenia się nie zrównoważyłby strat wynikających z ich niskiej przeżywalności. W kolejnych latach upośledzenie zdefiniowano bardziej ogólnie, jako koszt proporcjonalny do istotności przekazywanej informacji (ZAHAVI 1977, NUR i HASSON 1984, GRAFEN 1990, GODFRAY 1991, MAYNARD SMITH 1991, JOHNSTONE i GRAFEN 1992). Zmiana ta znalazła także uzasadnienie w modelach genetycznych (ANDERSON 1986, IWASA i współaut. 1991).

Zasada upośledzenia nie jest jedyną hipotezą wyjaśniającą wiarygodność sygnałów. Zamiast pozytywnej zależności między kosztem sygnału i jego intensywnością,

wiarygodność sygnału może wynikać z pozytywnej zależności między korzyścią z jego nadania i jego intensywnością, nawet jeśli sygnały o różnej intensywności obciążone są podobnymi kosztami (JOHNSTONE 1997). Hipoteza ta bazuje na założeniu, że spodziewany zysk z reakcji odbiorcy jest różny dla różnych nadawców. Nadawcy różniący się spodziewanym zyskiem, powinni więc sygnalizować z różną intensywnością. Kolejna hipoteza odnosi się do sytuacji, w której osobniki wchodzi z sobą w interakcje wielokrotnie (SILK i współaut. 2000). Odbiorca, pamiętający oszustwo konkretnego nadawcy, może zignorować jego sygnał w przyszłości, pomimo reagowania na identyczne sygnały od innych nadawców. Tak więc w grupach socjalnych sygnały mogą być przeciętnie wiarygodne, ponieważ oszust ryzykowałby ostracyzmem współtowarzyszy. Hipoteza upośledzenia zakładała, że sygnały muszą być kosztowne, by były wiarygodne. Okazuje się jednak, że koszty nie są warunkiem koniecznym do utrzymania stanu równowagi sygnalizacyjnej tak długo, jak kosztowne jest sygnalizowanie poza stanem równowagi (LACHMANN i współaut. 2001). Innymi słowy, jeśli znaczenie sygnału i jego koszty są rozdzielone (hipoteza Zahaviego zakłada, że są one nieodłączne) oraz jeśli nadawca płaci koszt jedynie, gdy oszukuje, to zysk nadawcy jest największy, jeśli sygnalizuje on wiary-

godnie. Hipoteza ta stanowi adaptację teorii sygnałów kosztownych na grunt sygnałów tanich (np. tworzących mowę ludzką). Poza mechanizmami równoważącymi zysk z manipulacji postuluje się, że wiarygodność niektórych sygnałów (tzw. indeksów) może wynikać z faktu ścisłej zależności sygnału od fizycznych parametrów nadawcy (MAYNARD SMITH i HARPER 2003). Ponieważ forma indeksów jest z definicji ściśle powiązana z przekazywaną informacją, sygnały takie powinny być zawsze wiarygodne. Do indeksów zaliczono np. częstotliwość fundamentalną głosów godowych u żab i ropuch (DAVIES i HALLIDAY 1978, RAMER i współaut. 1983, ROBERTSON 1986), ponieważ jest ona fizjologicznie powiązana z masą nadawcy, a ta z kolei ma znaczenie epigamiczne. Okazuje się jednak, iż pewien poziom nieuczciwości jest nie do uniknięcia nawet w tym przypadku (WAGNER 1989, 1992).

Powyższe hipotezy stawiają odmienne ograniczenia własnościom sygnałów. Widać, że różne mechanizmy stabilizujące sprawdzają się lepiej bądź gorzej w zależności od funkcji sygnału. Z drugiej strony widać także, że zapewnienie wiarygodności pociąga za sobą ograniczenie funkcjonalności sygnału. Ograniczenia tego typu określa się ogólnie jako koszty sygnalizacji i mierzy w kategoriach spadku dostosowania ze wzrostem poziomu sygnalizowania, przy założeniu, że jakość nadawcy i odbiorcy pozostają stałe (GRAFEN 1990). Koszt, w rozumieniu zasady upośledzenia, stanowią zatem jedną z kategorii kosztów sygnalizacji.

Tak jak dla większości funkcji można dosyć precyzyjnie przewidzieć parametry sygnału, gdyż własności te często wynikają wprost z fizycznych właściwości sygnału i biologii gatunku (BRADBURY i VEHRENCAMP 1998), tak przewidzenie cech sygnału niezbędnych do zapewnienia mu wiarygodności jest zadaniem o wiele trudniejszym. Istnieje spora liczba cech sygnałów mogących posłużyć do opisu ich funkcji i budowy (MARLER 1961, OTTE 1974, HOCKETT i ALTMAN 1968). Wszystkie sygnały można jednak opisać względnie precyzyjnie na podstawie sześciu parametrów: zasięgu, namierzalności (np. w jakim stopniu struktura sygnału pozwala na określenie położeniu nadawcy), aktywności (ang. duty cycle) (np. stosunek długości sygnału do czasu sygnalizowania), indywidualności (np. stosunek liczby wariantów sygnału do liczby

osobników), potencjału modulacji (liczba możliwych wariantów sygnału wykonywanych przez jednego osobnika) oraz powiązania formy z zawartością (arbitralność lub powiązanie funkcji sygnału z formą) (BRADBURY i VEHRENCAMP 1998). Liczba kombinacji tych parametrów jest znaczna, choć tylko część z nich może być funkcjonalna w danych warunkach.

Istnieje także wiele kategorii kosztów stabilizujących wiarygodność sygnałów (SEARCY i NOWICKI 2005). Główna linia podziału biegnie między kosztami niezależnymi i zależnymi od odbiorcy (GUILFORD i DAWKINS 1995, VEHRENCAMP 2000). Te pierwsze mogą powstawać w momencie produkcji sygnału (koszt produkcji), tj. w wyniku poniesionych wydatków energetycznych, straty czasu bądź poniesionego ryzyka (HACK 1998); mogą gromadzić się w trakcie wytwarzania struktur sygnalizacyjnych lub podczas nauki (koszt rozwoju) (ANDERSON 1986; NOWICKI i współaut. 1998, 2002); mogą także być ponoszone na utrzymanie struktur nadających sygnał, bez względu na to, czy ten jest w danym momencie wytwarzany (ang. maintenance cost, koszt utrzymania) (EVANS i THOMAS 1992). Koszty zależne od odbiorcy nie są bezwzględnie atrybutami sygnałów, ale powstają „po fakcie”, na skutek reakcji odbiorcy. Dotychczas zaproponowano dwie podkategorie takich kosztów: powstające na skutek wzrostu prawdopodobieństwa odniesienia rany w wyniku bezpośredniej reakcji odbiorcy na sygnał (ang. vulnerability cost, koszt narażenia) (VEHRENCAMP 2000), oraz na skutek odwetowej reakcji odbiorcy na sygnał (ang. retaliation cost, koszt odwetu)) (ENQUIST 1985). Różnica między kosztem narażenia i odwetu jest subtelna, ale niewątpliwa. Miarą kosztu narażenia jest różne prawdopodobieństwo odniesienia rany w wyniku ataku odbiorcy po odebraniu sygnału natomiast miarą kosztu odwetu jest różne prawdopodobieństwo ataku odbiorcy w reakcji na sygnał.

Dopiero zastosowanie teorii gier do teorii komunikacji (MAYNARD SMITH 1982, PARKER 1984) pozwoliło na stworzenie klarownego obrazu powiązań funkcjonalności sygnałów z ich wiarygodnością. W szczególności okazało się, że czym większa rozbieżność interesów nadawcy i odbiorcy, tym funkcjonalność sygnału powinna bardziej odbiegać od optymalnej (BRADBURY i VEHRENCAMP 1998).

SYGNAŁY

Sygnały można sklasyfikować w oparciu o zawartość informacyjną, budowę i typ kosztu. W tym miejscu niezbędne jest jednak pewne uściślenie. Przekaz informacji jest z natury stratny, a progi reaktywności odbiorców ustawione powyżej wartości minimalnej (JOHNSTONE 1998, WILEY 1994). Dlatego nie ma sygnałów całkowicie darmowych, gdyż nadanie sygnału o określonej intensywności lub jakości będzie zawsze kosztowne. Taki koszt skutecznego nadania informacji określa się mianem kosztu efektywności (ang. efficacy cost), dla odróżnienia go od wymienionych w poprzednim akapicie kosztów strategicznych (ang. strategic cost), których funkcją jest zapewnienie wiarygodności sygnałom (MAYNARD SMITH i HARPER 2003). W modelach ewolucyjnej teorii gier koszty efektywności są zwykle pomijane; zamiast tego można spotkać się z mylącym terminem sygnał darmowy (ang. cost-free signal), który oznacza ni mniej ni więcej, że sygnał nie posiada jedynie kosztu strategicznego.

Pierwszą kategorię sygnałów stanowią indeksy (MAYNARD SMITH i HARPER 2003), czyli wspomniane wcześniej wskaźniki jakości osobników. Drugą kategorię stanowią sygnały minimalne, czyli sygnały posiadające tylko koszt efektywności. Choć istnieją teoretyczne przesłanki by sygnały takie występowały w interakcjach antagonistycznych (SZÁMADÓ 2003), wydaje się, że są one (np. głosy alarmowe w grupach rodzinnych) wytwarzane głównie w układach o zbieżnych interesach nadawcy i odbiorcy (SEARCY i NOWICKI 2005). Trzecią grupę stanowią sygnały o ujemnym koszcie strategicznym (ang. negative handicap signal) (SZÁMADÓ 2003). W interakcjach agresywnych istnieją sygnały nie tylko przekazujące informację skutecznie, ale także posiadające dodatkowy element taktyczny, stawiający nadawcę albo w pozycji ułatwiającej wymuszenie określonej reakcji na odbiorcy, albo zwiększający szanse skutecznej obrony. Sygnały tego typu określane są jako groźby taktyczne bądź sygnały ryzykownego zbliżenia (ang. proximity-risk signal), i są to np. ruchy imitujące zamiar ataku (VEHRENCAMP 2000, SZÁMADÓ 2008). Czwartą kategorię stanowią sygnały obarczone kosztem strategicznym. W zależności od typu kosztu (zależne, niezależne od odbiorcy), sygnały te dzieli się na kilka podkategorii. Sygnały stabilizowane kosztem niezależnym od odbiorcy określa się ogólnie jako sygnały typu obciążenia

(ang. handicap signal), przy czym dzieli się je na dwie grupy: sygnały typu obciążenia jakościowego (ang. quality handicap signal) i obciążenia ogólnego (ang. general handicap signal) (HASSON 1997, JOHNSTONE 1997, VEHRENCAMP 2000). Pierwszą grupę stanowią sygnały, których intensywność jest proporcjonalna do jakości nadawcy, a forma jest wyraźnie powiązana z celem nadania sygnału. Na przykład, utrzymanie wysokiego tempa śpiewu przez dłuższy czas może sygnalizować samicy kondycję samca. Kosztem jest produkcja sygnału, proporcjonalna do sygnalizowanej jakości; forma sygnału jest zaś ewidentnie powiązana z celem, którym jest zaprezentowanie swojej kondycji. Drugą grupę stanowią sygnały, których intensywność jest proporcjonalna do potrzeb nadawcy. Żebranie o pokarm przez pisklęta jest przykładem obciążenia ogólnego, gdyż bardziej głodne pisklęta muszą zebrać z większą intensywnością, płacąc za to wyższy koszt (MONDLOCH 1995). Sygnały stabilizowane kosztem zależnym od odbiorcy dzieli się na sygnały typu obciążenia zagrożeniem (ang. vulnerability handicap signal) oraz sygnały obarczone kosztem odwetu (VEHRENCAMP 2000). Sygnały stabilizowane kosztem narażenia mają na celu poinformowanie odbiorcy o poziomie ryzyka jakie nadawca jest w stanie ponieść. Gazela podskakująca wysoko w pobliżu geparda płaci koszt efektywności sygnału informując o swojej sprawności, ale nie ponosi żadnego kosztu niezależnego od odbiorcy. Sygnał ten natomiast jest stabilizowany ryzykiem odniesienia rany (bądź śmierci) przez nadawcę w wyniku reakcji odbiorcy. Zysk nadawcy jest proporcjonalny do poniesionego ryzyka, ale ryzyko rośnie nieproporcjonalnie szybciej dla osobników oszukujących (ryzykujących ponad swoją miarę) (ADAMS i MESTERTON-GIBBONS 1995). Sygnały obarczone kosztem odwetu, podobnie jak poprzednie, są względnie tanie w produkcji, jednakże w odróżnieniu od nich, nie wystawiają nadawcy bezwzględnie na ryzyko. Tutaj koszt jest generowany względnie, to znaczy, że zależy od różnicy między nadawcą i odbiorcą i od efektywności nadawanych przez nich sygnałów. Interakcje agresywne są często silnie zrytualizowane i samce zamiast walczyć mogą np. przybierać specyficzne pozy (POPP 1987) lub zmieniać jedną piosenkę na inną (VEHRENCAMP 2001), informując odbiorcę o własnej motywacji lub zdolności do wal-

ki. Odwet stanowi swoiste zabezpieczenie przed oszustami i jego siła jest tym wyższa im większe oszustwo (ENQUIST 1985). Dostyc specyficzną grupę sygnałów stanowią tzw. sygnały konwencjonalne (ang. *conventional signal*). Ich nazwa wynika z arbitralnej konwencji wiążącej formę sygnału ze znaczeniem (np. słowa u ludzi) (GUILFORD i DAWKINS 1995). Kategoria ta plasuje się niejako w poprzek powyższej klasyfikacji, ponieważ sygnały takie mogą występować w układach, w których cele obu stron są zbieżne (i wtedy mają charakter sygnałów minimalnych) (DAVIES 1981, MAYNARD SMITH 1994), ale także, kiedy są sprzeczne (VEHRENCAMP 2001, RĘK i

OSIEJUK 2010). W tym drugim przypadku ich wiarygodność jest utrzymywana przez koszt odwetu (ENQUIST 1985, HURD 1997, HURD i ENQUIST 1998). W związku z tym, w niektórych opracowaniach zawęża się zakres sygnałów konwencjonalnych jedynie do sygnałów obarczonych kosztem odwetu (VEHRENCAMP 2000). Nie jest to jednak właściwe, gdyż istnieją sygnały stabilizowane przez odwet, ale jednocześnie o niearbitralnym związku formy ze znaczeniem, np. oznaki statusu (plamy na upierzeniu o różnie intensywnym zabarwieniu) o rozmiarze proporcjonalnym do statusu osobnika (LEMEL i WALIN 1993, MØLLER 1987, QVARNSTRÖM 1997, ROHWER 1982).

PODSUMOWANIE

Proces komunikacji wiąże się z obecnością nadawcy i odbiorcy. W komunikacji prawdziwej przekazanie informacji jest korzystne dla nadawcy, a uzyskanie informacji jest korzystne dla odbiorcy. Informacja przekazywana w ten sposób, to sygnał. Przy uwzględnieniu ograniczeń mechanistycznych, charakter sygnalizacji zależy od natężenia konfliktu między nadawcą i odbiorcą (jeśli ten w ogóle ma miejsce) oraz mechanizmu stabilizującego wiarygodność sygnału w skali ewolucyjnej. Komunikacja może być stabilna tylko wtedy, gdy strategie nadawcy i odbiorcy osiągną stan równowagi sygnalizacyjnej.

Zapewnienie wiarygodności pociąga za sobą ograniczenie funkcjonalności sygnału. Ograniczenia tego typu określa się ogólnie jako koszty sygnalizacji i mierzy w kategoriach spadku dostosowania ze wzrostem

poziomu sygnalizowania, przy założeniu, że jakość nadawcy i odbiorcy pozostają stałe. Koszty stabilizujące wiarygodność sygnałów, to koszty strategiczne, a główna linia ich podziału biegnie między kosztami niezależnymi i zależnymi od odbiorcy. Te pierwsze są bezwzględnie atrybutami sygnałów, te drugie powstają w następstwie wytworzenia sygnału. Koszt skutecznego nadania informacji nie jest kosztem sygnalizacji.

Sposób płacenia kosztu strategicznego jest funkcją formy i celu wytworzenia sygnału. Istnieją sygnały o wysokim koszcie strategicznym albo bezwzględnie obciążającym nadawcę, albo stawiającym go w obliczu kosztownych konsekwencji swojego działania. Istnieją także sygnały o ujemnym koszcie strategicznym, których wykonanie daje nadawcy dodatkową korzyść oraz sygnały pozbawione kosztu strategicznego.

COMMUNICATION AND SIGNALLING IN ANIMALS

Summary

Communication involves two individuals, a sender and a receiver. In true communication, transfer of information is beneficial to the sender and access to information is beneficial to the receiver. The information transmitted in this way is the signal. Considering mechanistic limitations, the character of signalling depends on the level of conflict between the sender and receiver (if such conflict occurs) and the mechanism stabilizing the reliability of the signal in evolutionary scale. Communication is stable only if strategies of the sender and receiver reach signaling equilibrium.

Signal reliability limits signal functionality. Such limitations are generally described as costs of sig-

naling and are measured as the decrease in fitness with the increase in signal intensity, assuming that the quality of the sender and receiver are constant. Costs stabilizing the reliability of signals are strategic costs and they can be divided into two general categories: receiver-dependent and receiver-independent costs. The first are inseparable qualities of signals, the second arise as a consequence of signaling. The cost, which is necessary to convey the information unambiguously, is not a cost of signaling.

The way in which the costs are paid is a function of the form of the signal. There are signals with high strategic cost, which either directly handicap the sender or charge the sender necessarily with the

costly consequences of its behavior. Moreover, there are signals with negative strategic cost, i.e. displays

that confer some other advantage to the sender, and signals devoid of strategic costs.

LITERATURA

- ADAMS E., MESTERTON-GIBBONS M., 1995. *The cost of threat displays and the stability of deceptive communication*. J. Theor. Biol. 175, 405–421.
- ANDERSON M., 1986. *Evolution of condition-dependent sex ornaments and mating preferences: sexual selection based on viability differences*. Evolution 40, 804–816.
- BELL G., 1978. *Handicap principle in sexual selection*. Evolution 32, 872–885.
- BERGSTROM C. T., LACHMANN M., 1998. *Signaling among relatives. III. Talk is cheap*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 95, 5100–5105.
- BRADBURY J. W., VEHRNCAMP S. L., 1998. *Principles of animal communication*. Sinauer Associates, Sunderland.
- CHARNOV E. L., KREBS J. R., 1975. *The evolution of alarm calls: altruism or manipulation?* Am. Nat. 109, 107–112.
- CLUTTON-BROCK T. H., ALBON S. D., 1979. *The roaring of red deer and the evolution of honest advertising*. Behaviour 69, 145–170.
- DAVIES N., 1981. *Calling as an ownership convention on pied wagtail territories*. Anim. Behav. 29, 529–534.
- DAVIES N. B., HALLIDAY T. R., 1978. *Deep croaks and fighting assessment in toads Bufo bufo*. Nature 274, 683–285.
- DAWKINS M. S., GUILFORD T., 1991. *The corruption of honest signalling*. Anim. Behav. 41, 865–873.
- DAWKINS R., KREBS J. R., 1978. *Animal signals: information or manipulation?* [W:] *Behavioural Ecology*. KREBS J. R., DAVIES A. C. (red.). Blackwell, Oxford, 282–309.
- DUSENBERY D. B., 1992. *Sensory ecology : how organisms acquire and respond to information*. W.H. Freeman, New York.
- ENQUIST M., 1985. *Communication during aggressive interactions with particular reference to variation in choice of behavior*. Anim. Behav. 33, 1152–1161.
- EVANS M. R., THOMAS A. L. R., 1992. *The aerodynamic and mechanical effect of elongated tails in the scarlet-tufted malachite sunbird: measuring the cost of a handicap*. Anim. Behav. 43, 337–347.
- FITCH T. W., HAUSER M. D., 2003. *Unpacking "Honesty": Vertebrate Vocal Production and the Evolution of Acoustic Signals*. [W:] *Acoustic Communication*. SIMMONS A., FAY R. R., POPPER A. N. (red.). Springer, New York, 65–137.
- GODFRAY H. C. J., 1991. *Signalling of need by offspring to their parents*. Nature 352, 328–330.
- GRAFEN A., 1990. *Biological signals as handicaps*. J. Theor. Biol. 144, 517–546.
- GRAY D. A., 1997. *Female house crickets, Acheta domesticus, prefer the chirps of large males*. Anim. Behav. 54, 1553–1562.
- GREEN S., MARLER P. M., 1979. *The analysis of animal communication*. [W:] *Social Behavior and Communication*. MARLER P., VANDEBERGH J. G. (red.). Plenum Press, New York, 73–158.
- GUILFORD T., DAWKINS M. S., 1995. *What are conventional signals?* Anim. Behav. 49, 1689–1695.
- HACK M. A., 1998. *The Energetics of Male Mating Strategies in Field Crickets (Orthoptera: Gryllidae)*. J. Insect Behav. 11, 853–867.
- HAILMAN J. P., 1977. *Optical signals : animal communication and light*. Indiana University Press, Bloomington.
- HASSON O., 1994. *Cheating signals*. J. Theor. Biol. 167, 223–238.
- HASSON O., 1997. *Towards a general theory of biological signaling*. J. Theor. Biol. 185, 139–156.
- HASSON O., 2000. *Knowledge, information, biases and signal assemblages*. [W:] *Animal signals*. ESPMARK Y., AMUNDSEN T., ROSENQVIST G. (red.). Tapir Academic Press, Trondheim, 445–463.
- HAUSER M. D., 1992. *Costs of deception: cheaters are punished in rhesus monkeys*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 89, 12137–12139.
- HAUSER M. D., 1996. *The evolution of communication*. MIT Press, Cambridge.
- HAUSER M. D., 1997. *Minding the behavior of deception*. [W:] *Machiavellian Intelligence II*. WHITEN A., BYRNE R. W. (red.). Cambridge University Press, Cambridge, 112–143.
- HAUSER M. D., MARLER P., 1993. *Food-associated calls in rhesus macaques (Macaca mulatta). II. Costs and benefits of call production and suppression*. Behav. Ecol. 4, 206–212.
- HINDE R. A., 1981. *Animal signals: ethological and games-theory approaches are not incompatible*. Anim. Behav. 29, 535–542.
- HOCKETT C. F., ALTMAN S. A., 1968. *A note on design features*. [W:] *Animal Communication*. SEBEOK T. A. (red.). Indiana University Press, Bloomington, 61–72.
- HURD P. L., 1997. *Is signalling of fighting ability costlier for weaker individuals?* J. Theor. Biol. 184, 83–88.
- HURD P. L., ENQUIST M., 1998. *Conventional signalling in aggressive interactions: the importance of temporal structure*. J. Theor. Biol. 192, 197–211.
- IWASA Y., POMIANOWSKI A., NEE S., 1991. *The evolution of costly mate preferences. II. The "handicap" principle*. Evolution 45, 1431–1442.
- JOHNSON-LAIRD P. N., 1990. *What is communication? An introduction*. [W:] *Communication: Fourth Darwin Lecture Series*. MELLOR H. (red.). Cambridge University Press, Cambridge, 1–13.
- JOHNSTONE R. A., 1997. *The evolution of animal signals*. [W:] *Behavioural Ecology*. KREBS J. R., DAVIES N. B. (red.). Blackwell, Oxford, 155–178.
- JOHNSTONE R. A., 1998. *Conspiratorial whispers and conspicuous displays: games of signal detection*. Evolution 52, 1554–1563.
- JOHNSTONE R. A., GRAFEN A., 1992. *The continuous Sir Philip Sidney game: A simple model of biological signalling*. J. Theor. Biol. 156, 215–234.
- JOHNSTONE R. A., GRAFEN A., 1993. *Dishonesty and the handicap principle*. Anim. Behav. 46, 759–764.
- KIMURA D., 1993. *Neuromotor mechanisms in human communication*. Oxford psychology series no. 20. Oxford University Press, Oxford.
- KOKKO H., 1997. *Evolutionary stable strategies of age-dependent sexual advertisement*. Behav. Ecol. Sociobiol. 41, 99–107.
- KREBS J. R., DAVIES N. B., 1997. *Behavioural ecology : an evolutionary approach*. Blackwell Science, Cambridge.

- KREBS J. R., DAWKINS R., 1984. *Animal signals: Mind reading and manipulation*. [W:] *Behavioural Ecology*. KREBS J. R., DAVIES A. C. (red.). Sinauer Associates, 380–402.
- LACHMANN M., SZÁMADÓ S., BERGSTROM C. T., 2001. *Cost and conflict in animal signals and human language*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98, 13189–13194.
- LEMEL J., WALIN K., 1993. *Status signalling, motivational condition and dominance: an experimental study in the great tit, Parus major*. *Anim. Behav.* 45, 549–558.
- MARLER P., 1961. *The logical analysis of animal communication*. *J. Theor. Biol.* 1, 295–317.
- MARLER P., 1977. *The evolution of communication*. [W:] *How Animals Communicate*. SEBEOK T. A. (red.). Indiana University Press, Bloomington, 45–70.
- MAYNARD SMITH J., 1976. *Sexual selection and the handicap principle*. *J. Theor. Biol.* 57, 239–242.
- MAYNARD SMITH J., 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MAYNARD SMITH J., 1985. *Sexual selection, handicaps and true fitness*. *J. Theor. Biol.* 115, 1–8.
- MAYNARD SMITH J., 1991. *Honest signalling: The Sir Philip Sidney game*. *Anim. Behav.* 42, 1034–1035.
- MAYNARD SMITH J., 1994. *Must reliable signals be costly?* *Anim. Behav.* 47, 1115–1120.
- MAYNARD SMITH J., HARPER D., 1995. *Animal signals: Models and terminology*. *J. Theor. Biol.* 177, 305–311.
- MAYNARD SMITH J., HARPER D., 2003. *Animal signals. Oxford series in ecology and evolution*. Oxford University Press, New York.
- MØLLER A. P., 1987. *Social control of deception among status signalling house sparrows Passer domesticus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20, 307–311.
- MØLLER A. P., 1990. *Deceptive use of alarm calls by male swallows Hirundo rustica: A new paternity guard*. *Behav. Ecol.* 1, 1–6.
- MONDLOCH C. J., 1995. *Chick hunger and begging affect parental allocation of feeding in pigeons*. *Anim. Behav.* 49, 601–613.
- NOWICKI S., PETERS S., PODOS J., 1998. *Song learning, early nutrition and sexual selection in songbirds*. *Am. Zool.* 38, 179–190.
- NOWICKI S., SEARCY A. W., PETERS S., 2002. *Brain development, song learning and mate choice in birds: a review and experimental test of the "nutritional stress hypothesis"*. *J. Comp. Physiol.* A 188, 1003–1014.
- NUR N., HASSON O., 1984. *Phenotypic plasticity and the handicap principle*. *J. Theor. Biol.* 110, 275–297.
- OTTE D., 1974. *Effects and Functions in the Evolution of Signaling Systems*. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5, 385–417.
- PARKER G. A., 1984. *Evolutionarily stable strategies*. [W:] *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. KREBS J. R., DAVIES N. B. (red.). Blackwell Scientific Publications, Oxford, 30–61.
- POPP J. W., 1987. *Risk and effectiveness in the use of agonistic displays by American goldfinches*. *Behaviour* 103, 141–156.
- QVARNSTRÖM A., 1997. *Experimentally increased badge size increases male competition and reduces male paternal care in the collared flycatcher*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 264, 1225–1231.
- RAMER J. D., JENSSEN T. A., HURST C., 1983. *Size-related variation in the advertisement call of Rana clamitans (Anura: Ranidae) and its effect on conspecific males*. *Copeia* 1983, 141–155.
- REK P., OSIEJUK T. S., 2010. *Sophistication and simplicity: conventional communication in a rudimentary system*. *Behav. Ecol.* 21, 1203–1210.
- ROBERTSON J. G. M., 1986. *Male territoriality, fighting and assessment of fighting ability in the Australian frog Uperoleia rugosa*. *Anim. Behav.* 34, 763–772.
- ROHWER S. A., 1982. *The evolution of reliable and unreliable badges of fighting ability*. *Am. Zool.* 32, 1325–1331.
- SEARCY W. A., NOWICKI S., 2005. *The evolution of animal communication: reliability and deception in signaling systems. Monographs in behavior and ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- SELEBY T. D., 1989. *The Honey Bee Colony as a Superorganism*. *Am. Sci.* 77, 546–553.
- SHERMAN P. W., 1985. *Alarm calls of Belding's ground squirrels to aerial predators: nepotism or self-preservation?* *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17, 313–323.
- SILK J. B., KALDOR E., BOYD R., 2000. *Cheap talk when interests conflict*. *Anim. Behav.* 59, 423–432.
- SZÁMADÓ S., 2003. *Threat Displays are not Handicaps*. *J. Theor. Biol.* 221, 327–348.
- SZÁMADÓ S., 2008. *How threat displays work: species-specific fighting techniques, weaponry and proximity risk*. *Anim. Behav.* 76, 1455–1463.
- VEHRENCAMP S. L., 2000. *Handicap, index, and conventional signal elements of bird song*. [W:] *Animal Signals: Signalling and Signal Design in Animal Communication*. ESPMARK Y., AMUNDSEN T., ROSENQVIST G. (red.). Tapir Academic Press, Trondheim, 277–300.
- VEHRENCAMP S. L., 2001. *Is song-type matching a conventional signal of aggressive intentions?* *Proc. R. Soc. Lond. B* 268, 1637–1642.
- WAGNER W. E., 1989. *Fighting, assessment, and frequency alteration in Blanchard's cricket frog*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 25, 429–436.
- WAGNER W. E., 1992. *Deceptive or honest signalling of fighting ability? A test of alternative hypotheses for the function of changes in call dominant frequency by male cricket frogs*. *Anim. Behav.* 44, 449–462.
- WILEY R. H., 1983. *The evolution of communication: Information and manipulation*. [W:] *Communication*. HALLIDAY T. R., SLATER P. J. B. (red.). W. H. Freeman, New York, 156–189.
- WILEY R. H., 1994. *Errors, exaggeration, and deception in animal communication*. [W:] *Behavioral Mechanisms in Evolutionary Ecology*. REAL L. (red.). University of Chicago Press, Chicago, 157–189.
- WILSON E. O., 1975. *Sociobiology: the new synthesis*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- ZAHAVI A., 1975. *Mate selection: a selection for a handicap*. *J. Theor. Biol.* 53, 205–214.
- ZAHAVI A., 1977. *The cost of honesty (further remarks on the handicap principle)*. *J. Theor. Biol.* 67, 603–605.
- ZAHAVI A., 1980. *Ritualization and the evolution of movement signals*. *Behaviour* 72, 77–81.
- ZAHAVI A., 1993. *The fallacy of conventional signalling*. *Philos. T. R. Soc. B* 340, 227–230.
- ZEHAVI A., ZAHAVI A., 1997. *The handicap principle: a missing piece of Darwin's puzzle*. Oxford University Press, New York.