

Uniwersytet Warszawski
Wydział Matematyki, Informatyki i Mechaniki

Dariusz Leniowski

Nr albumu: 236088

Matematyczny opis strategii zebrania
o pokarm i dystrybucji pokarmu w
gniazdach ptaków

Praca magisterska
na kierunku MATEMATYKA

Praca wykonana pod kierunkiem
prof. Mirosława Lachowicza
Instytut Matematyki
Uniwersytetu Warszawskiego

Październik 2011

Oświadczenie kierującego pracą

Potwierdzam, że niniejsza praca została przygotowana pod moim kierunkiem i kwalifikuje się do przedstawienia jej w postępowaniu o nadanie tytułu zawodowego.

Data

Podpis kierującego pracą

Oświadczenie autora (autorów) pracy

Świadom odpowiedzialności prawnej oświadczam, że niniejsza praca dyplomowa została napisana przeze mnie samodzielnie i nie zawiera treści uzyskanych w sposób niezgodny z obowiązującymi przepisami.

Oświadczam również, że przedstawiona praca nie była wcześniej przedmiotem procedur związanych z uzyskaniem tytułu zawodowego w wyższej uczelni.

Oświadczam ponadto, że niniejsza wersja pracy jest identyczna z załączoną wersją elektroniczną.

Data

Podpis autora (autorów) pracy

Streszczenie

Sposoby rozdziału pokarmu pomiędzy pisklęta są ważnym elementem gniazdowych zachowań ptaków. W pracy zaproponowano nowy model karmienia młodych w gnieździe oparty na danych terenowych dotyczących trzciniaka zwyczajnego (łac. *Acrocephalus arundinaceus*). Kluczowym elementem było uwzględnienie opóźnienia w zebraniu, które występuje tuż po nakarmieniu piskląt, wynikającego z małej efektywności ich układu pokarmowego. Przy użyciu modelu analizowano, co może mieć znaczenie przy odrzucaniu piskląt, których nie da się wyżywić. Między innymi badano rozmiar cząstek pokarmu używanych do karmienia, a także wpływ różnic w wielkościach piskląt w zależności od dostępności pożywienia.

Słowa kluczowe

behawior ptaków, zachowania gniazdowe, karmienie piskląt, strategie zebrania

Dziedzina pracy (kody wg programu Socrates-Erasmus)

11.1 Matematyka

Klasyfikacja tematyczna

92D50 [Biology and other natural sciences]:

Genetics and population dynamics — Animal behavior;

J.3 [Computer Applications]:

Life and Medical Sciences — Biology and genetics;

Tytuł pracy w języku angielskim

Mathematical description of begging behavior and food distribution in nests of birds

Podziękowania

Serdeczne podziękowania chciałbym złożyć Panu Profesorowi Mirosławowi Lachowiczowi, promotorowi, za opiekę i poświęcony mi czas.

Chciałbym podziękować także Konradowi Leniowskiemu oraz Ewie Węgrzyn za wszystkie rozmowy, które umożliwiły mi poznanie biologicznej strony problemu, jak również za udostępnienie danych terenowych, które stanowiły podstawę do przeprowadzonych badań. Bez ich pomocy ukończenie pracy byłoby niemożliwe.

Spis treści

Wprowadzenie	5
1. Strategie żebrania u ptaków	7
1.1. Konflikt rodzic-potomstwo	7
1.2. Konflikt pomiędzy potomstwem	8
1.3. Sygnały	8
1.3.1. Dlaczego sygnały	9
1.3.2. Co to są sygnały	9
1.3.3. Koszt sygnałów	10
1.4. Konkurencja	11
1.5. Bardziej skomplikowane strategie	12
2. Przegląd dotychczasowych badań	13
2.1. Artykuły badające zachowanie	13
2.2. Artykuły badające koszt zachowania	15
2.3. Artykuły wprowadzające model matematyczny.	16
3. Model	19
3.1. Motywacja	19
3.2. Najważniejsze obserwacje	19
3.3. Podejście pierwsze	20
3.4. Szansa na zagłodzenie	21
3.5. Podejście drugie	23
3.6. Implementacja	24
4. Wyniki	25
4.1. Wyniki z pierwszego modelu	25
4.2. Wyniki z drugiego modelu	26
4.2.1. Odczekiwanie kolejki	26
4.2.2. Różnice pomiędzy pisklętami	27
4.2.3. Wielkość cząstki pokarmu	29
4.2.4. Staranie się głodnych piskląt	30
4.2.5. Osobliwości	31
4.2.6. Wartości wykraczające poza dziedzinę	31
Podsumowanie i wnioski	33
Bibliografia	38

Wprowadzenie

Strategie żebrania o pokarm (ang. *begging behaviour*) u ptaków fascynują ludzi od wielu lat. Już w 1974 Trivers [55] postawił i próbował odpowiedzieć na pierwsze interesujące pytania. Mimo dużej dostępności przykładów podobnych zachowań nie tylko od ptaków, ale również od ssaków, bezkręgowców, a nawet roślin [25], nadal nie rozumiemy podstawowych zasad rządzących tym mechanizmem.

W kontekście teorii ewolucji sukces osobnika mierzy się jego przystosowaniem do środowiska i liczbą wydanego potomstwa. Ukształtowany przez dobór naturalny ptak-rodzic chce więc zapewnić przeżycie i możliwość reprodukcji możliwie największej liczbie wychowywanych młodych. Nie znaczy to jednak, że będzie karmił wszystkie swoje dzieci — kilka dobrze silnych i dobrze odżywionych piskląt będzie zdecydowanie lepszą inwestycją niż cały lęg, ale słabych i zagłodzonych.

Ze względu na to, że dostępność pokarmu w sezonie lęgowym nie jest łatwa do przewidzenia, rodzice stosują skomplikowane strategie rozdziału pokarmu pomiędzy pisklęta tak, aby ograniczyć straty do minimum i w miarę możliwości wyprowadzić jak najwięcej zdrowych dzieci. Celem niniejszej pracy jest zbadanie jakie strategie umożliwiają dobrą dystrybucję pokarmu w gnieździe i co jest potrzebne, aby takie strategie były możliwe.

Autor buduje model matematyczny, którego podstawową różnicą w stosunku do wcześniejszych badań jest uwzględnienie stanów i charakterystyk oddzielnie dla każdego pisklęcia. O ile autorowi wiadomo, ta praca jest pierwszą, która bada wpływ różnic pomiędzy pisklętami, wielkości cząstki pokarmowej, opóźnienia związanego z układem trawiennym oraz dostępności pokarmu na mechanizm dystrybucji pożywienia. Niestety, ze względu na skomplikowanie układu otrzymano jedynie wyniki symulacyjne; autor żywi nadzieję, że w przyszłości uda się wrócić do matematycznych źródeł i uzyskać wyniki analityczne. Praca bazuje na współpracy z ornitologami mgr Konradem Leniowskim¹ i dr Ewą Węgrzyn².

Podstawowe informacje na temat żebrania o pokarm są przedstawione w rozdziale pierwszym. W rozdziale drugim zawarty jest przegląd prac opisujących najważniejsze zjawiska zachodzące w gniazdach ptaków, a także dotychczasowych modeli matematycznych używanych w tej dziedzinie. W rozdziale trzecim zaprezentowane zostały modele opracowane przez autora i składniki, z których zostały one zbudowane, natomiast wyniki symulacji opisane są w rozdziale czwartym, ostatnim.

¹Uniwersytet Adama Mickiewicza w Poznaniu

²Uniwersytet Rzeszowski

Rozdział 1

Strategie zebrania u ptaków

W tym rozdziale zostaną omówione podstawowe sytuacje i problemy mające miejsce wśród ptaków karmiących pisklęta. Większość informacji do tego rozdziału została zaczerpnięta z bardzo rzetelnej, przeglądowej pracy Ambera E. Buddena oraz Jonathana Wrighta pt. „Begging in Nestling Birds” [6].

1.1. Konflikt rodzic-potomstwo

Najbardziej interesującym problemem dotyczącym strategii zebrania u ptaków jest konflikt dotyczący alokacji zasobów¹ pomiędzy pisklętami i rodzicami. Zasugerowany przez Triversa w 1974 [55], dotyczy m.in. różnicy w oczekiwaniach rodziców i potomstwa, co do tego, jak długo będzie trwać opieka rodzicielska, ile rodzic powinien zainwestować, oraz altruizmu i egoizmu potomstwa.

W kontekście teorii ewolucyjnej, każda ze stron walczy o lepsze przystosowanie do środowiska, czyli o pozyskanie dla swoich genów jak największej części dostępnych zasobów, a później jak najoptymalniejsze ich spożytkowanie. Zarówno rodzice jak i pisklęta zyskałyby na większej ilości zasobów (zwiększona szansa na przeżycie, szansa na wydanie potomstwa w przyszłości); każdy osobnik jest bardziej spokrewniony ze sobą (100%) niż z innymi (rodzic-dzieci 50%, dzieci-dzieci 25-50%). W badanym przypadku sytuacja ma miejsce podczas wychowania piskląt przez rodziców, a głównym zasobem decydującym o powodzeniu jest pokarm. Sugerowane jest, że pisklę jest w stanie konkurować z rodzicami poprzez formę manipulacji psychologicznej oraz szantaż w postaci zwabiania drapieżników.

Istnieją badania, z których wynika, że dana teoria nie jest bezpodstawna, m.in. obserwowano wzrost drapieżnictwa przy wzroście natężenia wokalizowania [6]. Znane są także przypadki piskląt, które zdechły z przejedzenia, gdyż zwykle liczne rodzeństwo nie wyklucza się, zostało upolowane, zachorowało, albo zdechło z innych przyczyn [31]. Jednym z możliwych wyjaśnień jest genetyczne uwarunkowanie ptaków, które nie pozwala im nie karmić potomstwa, a to może znowu prowadzić do nadużyć ze strony piskląt.

Nawet, jeżeli niektórzy argumentują, że rodzic, jako bardziej rozwinięty i kontrolujący zasoby, powinien zawsze wygrywać, a pisklęta, które staną się ptakami, same później padną ofiarą tej samej strategii [1], konflikt pomiędzy rodzicem, a potomstwem oraz jego natura jest cały czas ważnym, otwartym problemem.

¹Problem alokacji zasobów to zagadnienie podziału pewnej skończonej puli tak, aby otrzymać jak największy zysk.

1.2. Konflikt pomiędzy potomstwem

Drugim istotnym zagadnieniem pojawiającym się w ptasim gnieździe jest konflikt pomiędzy rodzeństwem. Rodzic chce zapewnić przeżycie jak największej liczbie swoich dzieci, ale to nie znaczy, że będzie karmił je wszystkie — wręcz odwrotnie, gdyż kilka dobrze odżywionych piskląt będzie miało większe szanse niż cała masa, ale zagłodzonych. Ze względu na to, że dostępność pokarmu nie jest z góry znana, rodzice stosują skomplikowane strategie przydziału zasobów. Kluczem jest, aby przy dużej dostępności pożywienia wszystkie pisklęta wyfrunęły zdrowe, a przy małej, aby jak najszybciej odrzucić te, które nie mają szans na przeżycie.

Rozróżnia się dwie podstawowe metody rozdziału pokarmu wśród potomstwa: sygnalizację i konkurencję. Pierwsza z nich występuje, gdy wyboru pisklęcia do karmienia dokonuje rodzic, druga, gdy selekcja następuje pomiędzy potomstwem.

Przy sygnalizacji, pisklęta wysyłają różnego rodzaju sygnały (por. roz. 1.3.2) i na tej podstawie rodzic wybiera osobnika do karmienia. Trzeba zaznaczyć, że potrzeby piskląt mogą od siebie znacznie odbiegać, szczególnie, jeżeli nie wykluwały się one jednocześnie. Dodatkowo część z nich może być głodna w sensie krótkoterminowym, i równocześnie znajdować się w ogólnie dobrej kondycji długoterminowej; znowu inne może być najedzone, ale przez chorobę czy niedobory odpowiednich minerałów, może posiadać wielkie potrzeby długoterminowe.

To wszystko musi brać pod uwagę rodzic, który ma bardzo mało czasu (w przypadku trzciniaaka zwyczajnego jest to około 1-3 sekund [31]) na spojrzenie na pisklęta i podjęcie odpowiedniej decyzji. Błędy w ocenie były już brane pod uwagę w literaturze, ale do tej pory rola przypadku podczas karmienia nie jest dokładnie zbadana.

Inaczej wygląda to w przypadku konkurencji. Najczęściej polega ona na tym, że pisklę, które wygrało, okupuje najlepsze miejsce w gnieździe, np. tymal arabski (łac. *Turdoides squamiceps*) [38], choć waha się od zachowań ekstremalnie agresywnych, takich jak zadziobowanie u żołą modrogardłej (łac. *Merops viridis*) [5] lub kukabury chichotliwej (łac. *Dacelo novaeguineae*) [37], do zupełnie nieszkodliwych, jak pogonie w przypadku pingwinów antarktycznych (łac. *Pygoscelis antarcticus*) [8]. Choć ten sposób dystrybucji pokarmu może być realizowany poprzez zupełnie odmienne zachowania, ogólny schemat jest prosty: pisklęta walczą między sobą, a zwycięzca odbiera nagrodę. Dwie najważniejsze cechy mające wpływ na wynik konfrontacji to możliwości piskląt (wielkość, masa i inne podobne) oraz ich motywacja (głód, obecność innych osobników), okazuje się jednak, że owe charakterystyki mają znaczący wpływ również dla zachowań sygnalizacyjnych [39]. Podobieństw jest na tyle dużo, że pojawiły się teorie sugerujące, że sygnalizacja wyewoluowała z konkurencji [45], a także modele łączące obydwie strategie [46].

Okazuje się, że znalezienie w przyrodzie gatunków, które łączą sygnalizację i konkurencję nie jest takie trudne, np. ma miejsce u tak pospolitego ptaka jak szpak [23]. W świetle tego, w celu uproszczenia modelu, w niniejszej pracy strategii sygnalizacji i konkurencji zostały potraktowane jako szczególne przypadki tego samego mechanizmu.

1.3. Sygnały

Sygnalizacja wśród ptaków to forma komunikacji opartej głównie na bodźcach wizualnych i dźwiękowych. Może mieć wiele funkcji, od zachowań godowych, do zawołań ostrzegawczych i alarmowych. W kontekście dystrybucji pokarmu najbardziej interesują nas informacje przekazywane przez pisklę rodzicowi.

O ile wokalizacja dotyczy głównie ptaków śpiewających, sygnały mogą być wysyłane również w inny sposób, jak np. poprzez kolor dzioba, zajmowanie odpowiedniego miejsca w gnieździe, czy nawet samo istnienie pisklęcia w gnieździe. Listę najważniejszych z nich można znaleźć w rozdziale 1.3.2.

Bardzo ważnym zagadnieniem jest uczciwość sygnałów wysyłanych przez młode. Obecnie istnieje szereg kontrowersji dotyczących tego tematu, gdyż problem jest trudny do zbadania eksperymentalnie, a obecne w literaturze modele nie prowadzą do wspólnych wniosków. Wprawdzie zaobserwowano wzrost intensywności sygnałów wraz ze wzrostem poziomu głodu, ale tak naprawdę nie wiadomo jak ona zależy od poziomu nasycenia, ani w jakim stopniu jest brana pod uwagę przez rodziców przy rozdzielaniu pokarmu. Panujące w przyrodzie zależności okazują się jak na razie zbyt skomplikowane, aby je rzetelnie określić.

1.3.1. Dlaczego sygnały

Na obecną chwilę naukowcy nie wiedzą jakie jest źródło ewolucyjne wokalizacji piskląt. Istnieją badania, które pokazują, że mogły pojawić się samoczynnie [42] inne teorie twierdzą, że sygnały mogły wyewoluować z konkurencji jako jej mniej drastyczna forma [45], choć cały czas nie wiadomo, dlaczego bez sygnalizacji nie byłoby optymalniej [15].

Sygnalizacja u piskląt jest przede wszystkim formą komunikacji. Młode, być może bierne, przekazują swoje potrzeby, a rodzic ocenia, które z dzieci wymagają największej troski. Otwartym problemem pozostaje to, jakie informacje są przekazywane, w jakim stopniu odpowiadają one rzeczywistości, a także na ile rodzic potrafi je zinterpretować.

Wiadomo jednak, że im pisklę głodniejsze, tym większa intensywność sygnalizacji (o ile nie jest mocno osłabione np. na skutek choroby lub niedożywienia). Prowadzi to do konkurencji w lęgu, którą najczęściej wygrywają najsilniejsze młode i dzięki temu to one przeżyją przy braku pokarmu. Charakterystycznym zachowaniem spotykanym w takich sytuacjach u niektórych gatunków jest przepychanie się na bardziej dogodną pozycję (np. ku centralnemu miejscu w gnieździe) i to również może być sygnał dla rodzica.

1.3.2. Co to są sygnały

Sygnały mogą być bardzo różne, bierne i aktywne, ale w przeważającej części są to bodźce wizualne i dźwiękowe. Najważniejsze z nich wymieniono poniżej:

- otwieranie dzioba,
- wstawanie,
- machanie skrzydłami,
- gonienie rodziców,
- kształt (szerokość) dzioba,
- kolor dzioba i jego powierzchnia,
- kolor skóry,
- wielkość pisklęcia,

- istnienie pisklęcia,
- pozycja/miejsce w gnieździe.

Naturalnie powyższe sygnały mogą się różnić intensywnością, lub wręcz mogą występować w grupach, aby zwiększyć natężenie przekazu. Warty wspomnienia przykładem może być dość popularna klasyfikacja intensywności sygnału wysyłanego przez pisklę (w tym przypadku najczęściej dotyczącego głodu) według Redondo oraz Castro [43]:

1. siedzi cicho,
2. otwiera dziób,
3. piszczy siedząc na brzuchu,
4. piszczy i podnosi się,
5. podnosi się, piszczy i macha skrzydłami.

Jeden sygnał może nieść naraz wiele sygnałów [32], jak np. wokalizacje. Podobnie, wiele sygnałów może zawierać tę samą informację [27], np. kolor dzioba, kolor skóry oraz wielkość i brak ruchliwości pisklęcia mogą świadczyć o chorobie czy zakażeniu pasożytami.

1.3.3. Koszt sygnałów

Wiele modeli dotyczących wzajemnych interakcji piskląt wprowadza koszty sygnału [6]. Do tychczas rozważano dwa podstawowe źródła kosztu: drapieżnictwo i zużycie energii. Oczywiście, każdy z nich różni się w zależności od gatunku, środowiska, a także od stosowanych metod sygnalizacji.

Zagadnienie to jest istotne, gdyż duża część dotychczasowych modeli wymaga kosztu sygnału, aby uzyskać uczciwość sygnalizacji [6]. Z drugiej strony istnieją inne, które pokazują, że przy odpowiednich warunkach nie jest to konieczne [4, 22]. Niestety danych eksperymentalnych jest mało i nie pozwalają one jednoznacznie określić sytuacji.

Koszt drapieżnictwa różni się co do gatunku i środowiska, ale zaobserwowano intuicyjną regułę, że im głośniejsze kwilenie, tym większe zagrożenie [29, 19, 30]. Argumentem, który potwierdza istnienie kosztu drapieżnictwa są również różnice w piskach ptaków zamieszkujących różne obszary — np. w przypadku gniazd znajdujących się na ziemi, trawie i niskich krzakach, tam gdzie jest bardziej niebezpiecznie, wokalizacje mają większą częstotliwość, co ogranicza ich zasięg. Znowu w gniazdach umieszczonych na drzewach, gdzie jest znacznie bezpieczniej, ptaki pozwalają sobie na niższą częstotliwość i głośniejsze piski, które łatwiej rozpoznać [20]. Istnieją również zarzuty, na przykład to, że dostępne w literaturze modele rzadko biorą pod uwagę, że przy zwiększonej głośności wokalizacji (i większym koszcie drapieżnictwa) rodzice przynoszą w sumie więcej pokarmu [18].

Drugim najczęściej rozpatrywanym kosztem jest koszt energetyczny. Oczywiście, wydawanie dźwięków przez pisklęta musi mieć jakieś źródło, choćby z fizycznego punktu widzenia, niestety dokonanie bilansu energetycznego piskląt graniczy z niemożliwością. Ograniczając się do miar pośrednich, można rozważyć zużycie tlenu jako odzwierciedlenie prędkości metabolizmu. Dla przykładu, dla nadobniczki drzewnej, podczas żebrania piskląt wzrosło ono o 28% [28]. Jednakże, jako zużycie dzienne, był to wydatek mniejszy niż 0.3% dziennej

energii [2]. Podobne badania dla szpaków zarejestrowały jedynie 5% wzrostu wydatku energetycznego [35]. Z drugiej strony odpowiednia jednostka powinna odzwierciedlać względne poprawienie lub obniżenie przystosowania do środowiska, a nie indywidualne zmiany — w ten sposób przyspieszenie metabolizmu może nie być duże, ale nawet drobne różnice mogą mieć przecież duże znaczenie dla rozwoju szybko rosnącego pisklęcia [56].

Ze względu na powyższe argumenty, w modelu rozważanym w rozdziale 3 założono pozytywny koszt reprezentujący wspólnie drapieżnictwo, wydatki energetyczne i inne potencjalne nakłady.

1.4. Konkurencja

Konkurencja między pisklętami i między młodymi a rodzicem może przybierać różne formy. W pierwszym przypadku najczęściej jest to forma fizyczna, zaczynając od wokalizacji, poprzez lekkie przepychanie się, do ekstremalnych przypadków, jak bratobójstwo [6]. Drugi przypadek jest mniej uchwytny i do tej pory spośród wielu istniejących hipotez, żadna nie została ostatecznie przyjęta.

Przykładem może być problem pasożytów lęgowych, takich jak Kukułka zwyczajna (łac. *Cuculus canorus*). Ptaki zagrożone przez kukułkę często potrafią rozpoznać podrzucone jajo i wyrzucić je lub zniszczyć, a gdy nie są w stanie tego zrobić, opuszczają gniazdo. Jednakże, gdy pisklę pasożyta wykluje się, rodzic nie opuści małego, nawet gdy pozostanie ono jedynym pisklęciem w gnieździe (kukułki, które wykluwają się wcześniej, niszczą jaja gospodarzy i zabijają inne młode pisklęta wypychając je poza gniazdo). Czy rodzic może nie zauważać różnicy pomiędzy własnym gatunkiem, a inaczej ubarwionym młodym kukułki, często większym nawet niż karmiący je dorosły ptak? Jest to mało prawdopodobne i dotąd nie wiadomo dlaczego opuszczenie gniazda okazuje się być ponad możliwości gospodarzy; widać jednak, że pisklę potrafi efektywnie konkurować z dorosłym osobnikiem.

Jedno z wyjaśnień tego ewenementu dostarczane jest przez hipotezę ewolucyjnego wyścigu zbrojeń [10]. W teorii tej konkurujące gatunki nawzajem uczą się siebie, zdobywając — coraz lepszych sposobów ucieczki, drapieżnik — bardziej efektywnych metod polowania. Ta rekurencyjna zależność może (choć nie musi) prowadzić do eskalacji wzajemnej adaptacji, którą często określa się mianem wyścigu zbrojeń. W przypadku pasożytów lęgowych może oznaczać to, że kukułki nauczyły się imitować takie zachowania, które powodują uzależnienie się gospodarza. Nawet gdy wykształcił on jakąś obronę przeciwko byciu wykorzystywanym, kukułki nauczą się jeszcze lepszych sposobów manipulacji.

Pytaniem, które się tu nasuwa jest, czy podobna sytuacja zachodzi pomiędzy ptakiem rodzicem, a jego naturalnymi dziećmi? Oczywiście pisklęta, które otrzymają więcej pokarmu będą silniejsze i będą miały lepsze szanse na przeżycie oraz wydanie potomstwa. Z perspektywy rodzica jednak zbyt wielka inwestycja w jedno z dzieci jest negatywna. Z pomocą przychodzi hipoteza wielowarstwowej teorii doboru (ang. *multilevel selection theory*), według której nawet jeżeli zmiana jest pozytywna z punktu widzenia osobnika, może być negatywna ze względu na większą społeczność (np. gniazdo lub populację), gdy zmniejsza jej szanse przetrwania w starciu z innymi gatunkami. Wielowarstwowa teoria doboru jest tematem kontrowersyjnym; początkowo, bazująca na bardzo prostych równaniach, została zdyskredytowana i odrzucona. W tej chwili, odpowiednio poprawiona i oparta na nowych modelach [54], znajduje sobie nowych zwolenników [53]. Jeżeli prawdziwa, byłaby ważnym elemen-

tem dynamiki rozwoju ptaków, gdyż w przypadku niektórych gatunków ilość potencjalnych poziomów (od pojedynczego osobnika, przez gniazdo, społeczność, stada migracyjne, aż do całej populacji) jest duża w porównaniu z innymi zwierzętami [59].

Przykładem podobnego wzorca może być wyewoluowanie nierównoczesnego wykluwania. Pierwsze wrażenie może być takie, że nierównomierne wykluwanie dyskryminuje młode, które wykluły się później, gdyż są one słabsze i mogą zostać poświęcone, przy mniejszej dostępności pożywienia. Z drugiej strony różnice pomiędzy pisklętami pomagają zmniejszyć potrzeby pokarmowe gniazda w sumie; ponadto, gdyby wszystkie pisklęta były takie same, ewolucyjnie promowałoby to szybki wzrost i w wyniku krótkie życie [44]. Dodatkowo, nierównomierne wykluwanie powoduje wydłużenie cyklu rozrodczego — przez to mniejsze obciążenie i wykorzystanie rodzica, a w wyniku dłuższe życie oraz możliwość wydania potomstwa w następnym roku.

1.5. Bardziej skomplikowane strategie

Dokładniejsze badania pokazują, że interakcje w gniazdach ptaków są dużo bardziej skomplikowane. Bardzo dobrym przykładem są zjawiska z dziedziny psychologii tłumu — obserwacje pokazują, że zebranie pojedynczego pisklęcia może skłonić inne do podobnego zachowania, nawet gdy rodzic jeszcze nie przyleciał. Inne badania w przypadku niektórych gatunków stwierdzają korelacje pomiędzy siłą zebrania, a kondycją innych piskląt w gnieździe [14, 41].

Kolejnym często nieuwzględnianym elementem jest płeć ptaków, zarówno u rodziców, jak i u piskląt. Wprawdzie z dotychczasowych badań nie wynika żaden konkretny trend czy preferencje, jednak u niektórych gatunków zdarzają się istotne różnice w traktowaniu pomiędzy ptakami odmiennych płci [6].

Największe komplikacje wprowadza jednak fakt, że ptaki uczą się. Do powszechnej wiedzy należą możliwości naśladowcze papug, jednak mało kto wie, że np. samce trzciniaka zwyczajnego (łac. *Acrocephalus arundinaceus*), aby zapewnić sobie sukces rozrodczy, świadomie trenują wydobywanie pewnych dźwięków (syłab) [60]. Nauka dotyczy również piskląt — przykłady obejmują uczenie się reagowania na sygnały ostrzegawcze [7], naśladowanie wzorców [21], a nawet karanie przez rodziców niepoprawnych zachowań [33]. Z punktu widzenia modelowania szczególnie kłopotliwe zachowania udokumentowano w [24], gdzie pisklęta wróbla zwyczajnego (łac. *Passer domesticus*) dostosowywały sposób zebrania do zachowania rodziców. Podważa to możliwości oceniania potrzeb potomstwa i sugeruje, że dorosłe ptaki, aby odpowiednio nakarmić pisklęta, również adoptują się do zmiennych sposobów sygnalizacji swoich dzieci.

Przy tak skomplikowanych zachowaniach pomocne może okazać się potraktowanie zebrania u piskląt jako pewnego rodzaju polowania. Zwiększona aktywność potomstwa odzwierciedlałaby intensywniejsze poszukiwania, a okupowanie najlepszych miejsc w gnieździe — żerowanie na najobfitszych terenach. Nawet skomplikowane strategie znajdują swoje odpowiedniki: różnice dotyczące płci w polowaniu u dorosłych ptaków są ogólnie znane, podobnie nikt nie kwestionuje możliwości uczenia się u ptaków, ani ich zachowań stadnych.

Rozdział 2

Przegląd dotychczasowych badań

W tym rozdziale dokonuje przeglądu literatury dotyczącej żebrania u ptaków. Artykuły zostały podzielone na trzy rozdziały dotyczące odpowiednio zachowania, kosztów i modeli matematycznych. Zaprezentowany materiał został przedstawiony chronologicznie.

2.1. Artykuły badające zachowanie

Jednym z pierwszych artykułów, które badają wpływ zachowania piskląt na dystrybucję pokarmu jest praca Susan B. McRae, Patricia J. Weatherheada oraz Roberta Montgomerie'ego [36]. Autorzy obserwowali 20 gniazd drozda wędrownego, które ze względu na ułożenie, nie posiadają swobodnego dostępu ze wszystkich stron. Zauważono, że rodzice istotnie częściej przylatują do gniazda z niezablokowanej strony, a pisklęta okupujące miejsca centralne dostają pokarm dużo częściej niż inne. Najważniejsze spostrzeżenie jednak dotyczyło tego, że głodne pisklęta konkurowały o miejsca centralne i o pozycje znajdujące się najbliżej niezablokowanej strony.

Podobne wyniki są opisane dla Lasówki złotawej (łac. *Dendroica petechia*) w pracy [50]. Badano w niej wpływ na otrzymaną od rodzica ilość pokarmu mają:

- szybkość reakcji,
- wysokość podniesienia głowy,
- intensywność żebrania (w skali podobnej do opisanej przez Redondo oraz Castro [43], por. roz. 1.3.2),
- pozycja w gnieździe.

Otrzymano silną korelację badanych zachowań, niestety dokładne informacje dotyczące znaczenia statystycznego nie zostały przedstawione.

Eksperyment przeprowadzony przez Arnona Lotema [34] rozważa potrzeby krótkoterminowe i długoterminowe. Dane zebrane na podstawie jaskółki dymówki (łac. *Hirundo rustica*) zgodnie z oczekiwaniami pokazują, że obydwa rodzaje potrzeb są pozytywnie skorelowane z intensywnością żebrania piskląt. Okazuje się jednak, że małe pisklęta z dużych lęgów zebrzą istotnie mniej, niż wynikałoby to z potrzeb długoterminowych. Autor sugeruje, że przyczyną może być nabyte doświadczenie, gdyż w większym gnieździe współczynnik skuteczności żebrania do jego kosztu był znacznie niższy.

Inny rodzaj potrzeb został uwzględniony w badaniach epoletnika krasnoskrzydłego (łac. *Agelaius phoeniceus*) [12], gdzie oprócz głodu uwzględniono potrzebę termalną. Autorka dodatkowo oddzieliła bodźce wizualne od werbalnych poprzez uciszanie niektórych piskląt. Pozwoliło jej to stwierdzić, że intensywność szukania pokarmu przez rodziców zależy przede wszystkim od całościowego natężenia wokalizowania, natomiast wybieranie piskląt do karmienia opiera się głównie na bodźcach wizualnych (w tym najbardziej na wielkości).

W latach 1997-1998 grupa w składzie: Hilla Kedar, Miguel A. Rodriguez-Girones, Shmulik Yedvab, David W. Winkler oraz Arnon Lotem, przeprowadziła bardzo interesujące doświadczenie [24]. Autorzy zademonstrowali, że pisklęta o tych samych potrzebach mogą nauczyć się żebrać na różnych poziomach. Eksperymenty z ręcznym karmieniem wróbla zwyczajnego (łac. *Passer domesticus*) pokazują, że pisklęta dostosowują swoje zachowanie w przeciągu kilku godzin. Na podstawie otrzymanych wyników naukowcy postulują, że zaobserwowane uczenie się jakby kwestionuje możliwości obserwacyjne rodzica i przez to, aby dowiedzieć się rzeczywistego stanu młodych, może wymagać od niego pewnego rodzaju filtracji sygnałów.

Wokalizacje piskląt jako źródło informacji były analizowane np. na podstawie dźwięków wydawanych przez młode nadobniczki drzewnej (łac. *Tachycineta bicolor*) [32]. Okazuje się, że rodzice bardziej troszczą się o pisklęta, które wokalizują częściej, co ważniejsze jednak, preferują sygnały tych, które nie były karmione, nad te, które karmione były.

Bardziej złożone sygnały rozważyła Rebecca M. Kilner w swoim artykule z 2002 roku [27]. Autorka na podstawie badań nad trzcinniczkiem zwyczajnym (łac. *Acrocephalus scirpaceus*) i kanarkami (łac. *Serinus canaria*) wnioskuje, że wiele różnych zachowań niosących tę samą informację (postura, rozwarcie i kolor dzioba oraz wokalizacje) powodują, że pisklętom jest trudniej oszukać rodzica.

W tym samym roku została podjęta próba analizy wokalizacji jaskółki dymówki [49]. Zaproponowano rozszerzony zbiór cech, w tym takie jak latencja, ilość sylab, interwały śródsylabowe, częstotliwość szczytowa oraz częstotliwość maksymalna. Wśród badanych motywacji były: głód, wielkość lęgu i infekcje (pisklętom wstrzykiwano czerwone krwinki pochodzenia owczego). Na podstawie doświadczenia autorzy stwierdzają, że najsilniejszą i najłatwiej rozróżnialną przyczyną jest głód, niestety, ze względu na wzajemne korelacje, inne znalezione różnice nie posiadały znaczenia statystycznego.

Inne badanie, na podstawie podrózniczka (łac. *Luscinia svecica*) [51], pokazuje jednak, że wokalizacje nie muszą być najważniejszym sygnałem. Naukowcy weryfikowali model popularnie określany jako *scramble competition*, z którego wynika, że nierównomierne wykluczanie piskląt jest najprawdopodobniej metodą redukcji lęgu przy niedoborze pokarmu. Rzeczywiście, przy symulowanym braku jedzenia starsze pisklęta były odżywiane częściej. Znaczące jest to, że nie wynikało to z ich odmiennych zachowań, w tym głośniejszych pisków, czy wyżej wyciąganej szyi, ale preferencji rodziców, najprawdopodobniej na podstawie innych, niezbadanych dokładnie bodźców niewerbalnych.

Jeszcze w tym samym roku opublikowano wyniki bardzo rzetelnego badania o dużym znaczeniu statystycznym na podstawie nadobniczki drzewnej (łac. *Tachycineta bicolor*) [57]. Z zaprezentowanych danych wynika, że najczęściej karmione były pisklęta, które odezwały się najszybciej (65%) lub znajdowały się najbliżej rodzica (44%), przy czym względna ważność przeważa na korzyść pozycji w gnieździe. Mierzona masa pisklęcia była bardzo dobrze skorelowana z czasem wyklucia i nie powodowała dużych zmian. Płeć nie grała w karmieniu roli, a w większości rozkład karmienia wśród piskląt był jednorodny.

Analogiczne badania przeprowadzone na pleszce zwyczajnej (łac. *Phoenicurus phoeni-*

curus) [40] pokazują, że dla rodziców pleszki najważniejsze są szerokość rozwarcia dzioba i zajmowane miejsce w gnieździe.

W 2005 roku Uri Grodzinski oraz Arnon Lotem przeprowadzili kolejny eksperyment dotyczący ręcznego karmienia wróbla zwyczajnego (łac. *Passer domesticus*) [17]. Doświadczenie polegało na dwóch podejściach do karmienia: pierwsza część gniazd miała „rodzica”, który normalnie reaguje na wokalizacje, a druga część takiego, który karmi od nich niezależnie. W trakcie eksperymentu zbadano, że głodne pisklęta wcale nie trawią szybciej, a reagowanie nie obniża poziomu ich pizczenia. Biorąc to pod uwagę, autorzy wyróżniają dwie najbardziej prawdopodobne przyczyny większego wzrostu masy dla gniazd z reagującym rodzicem: nie-marnowanie pożywienia na przekarmianie już nasyconych piskląt (przy losowym rozkładzie zdarzało się, że wybrane do karmienia młode odmawiało przyjęcia pokarmu) oraz nieomijanie żadnego z nich pod rząd zbyt wiele razy.

Rok później ci sami autorzy z pomocą Marka E. Haubera przeprowadzili kolejny test, tym razem badający wpływ regularności karmień na zdrowie piskląt, sprawność przewodu pokarmowego i intensywność żebrania [16]. Podobnie jak wcześniej eksperyment polegał na ręcznym karmieniu piskląt wróbla zwyczajnego z minimalnymi zmianami. Wyniki pokazują, że ani prędkość przyrastania, ani sprawność układu pokarmowego, ani intensywność żebrania nie zostały w żaden sposób zaburzone przez sposób karmienia, jego regularność lub jej brak. Jednakże, w ramach gniazd o „regularnym rodzicu” skuteczność przewodu pokarmowego była pozytywnie skorelowana z intensywnością żebrania i negatywnie z tym, jak bardzo trzeba było nalegać, aby pisklę przyjęło pokarm. Sugeruje to, że pisklęta są odporne na zmienność w odstępach pomiędzy kolejnymi posiłkami i rodzice nic nie zyskują, pod warunkiem, że w sumie dostarczają wystarczające dawki jedzenia całemu lęgowi. Dodatkowo zaobserwowano, że pisklęta, które są karmione, gdy są całkowicie nasycone, wolniej trawią, inaczej mówiąc sprawność układu pokarmowego zmniejsza się tylko wtedy, gdy pisklę jest bardzo najedzone. Autorzy widzą w tym czynnik, który sprzyja sygnalizacji w kontekście ewolucyjnym, gdyż nawet mały wzrost efektywności wykorzystania dostępnego pokarmu może, w przypadku procesów długotrwałych, przełożyć się na dużą przewagę gatunku w środowisku.

2.2. Artykuły badające koszt zachowania

Niezależnie od tego, czy opisane w poprzednim rozdziale zachowania mają znaczące efekty pozytywne, większość z nich wiąże się także z kosztem.

W 1997 roku Susan M. Leech oraz Marty L. Leonard przeprowadzili doświadczenie, w którym w sztucznych gniazdach nadobniczki drzewnej (łac. *Tachycineta bicolor*) zainstalowano odtwarzacze z taśmami symulującymi żebrzące młode. Odtwarzanie dźwięków spowodowało, że drapieżniki odnajdowały głośnie gniazda częściej, niż dla gniazd bez odtwarzaczy [29]. Nie jest to jedyne badanie tego rodzaju i wszystkie inne, podobne artykuły dostępne autorowi tej pracy zawierały analogiczne wyniki.

Inny koszt opisuje Alexandre Roulin w swojej pracy z 2001 [48], gdzie przedstawia trzy podstawowe jego rodzaje: drapieżnictwa, kary rodzicielskiej (np. strofowanie młodych sikory jasnoskrzydłej (łac. *Poecile atricapillus*) [33]) oraz fizyczny. Dodatkowo rozważa koszt czuwania i podaje argumenty (dla płomykówki zwyczajnej (łac. *Tyto alba*)) za tym, że czuwające pisklęta są karmione pierwsze w kolejności. Podaje również powody, dla których czuwanie może być kosztowne, niestety przedstawione rozumowanie nie jest poparte danymi

eksperymentalnymi.

Metodę opartą wyłącznie na doświadczeniu zastosowano znowu do badania kosztu wzrostu [26]. Dwie grupy piskląt kanarków zmuszono do zebrania przez odpowiednio około 10 i 60 sekund. Po uwzględnieniu masy pokarmu i fekalii autorka wyliczyła, że ptaki zebrzące intensywniej zyskały na masie średnio o 0.42g mniej. Niestety wyniki te nie są statystycznie istotne.

Bardzo podobny eksperyment przeprowadzili Miguel A. Rodriguez-Girones, Jesus M. Zúñiga oraz Tomas Redondo, którzy badali synogarlice (łac. *Streptopelia risoria*) oraz dwie grupy srok zwyczajnych (łac. *Pica pica*) [47]. Otrzymano wyniki znaczące statystycznie, w tym, że intensywnie zebrzące pisklęta przybierały na wadze średnio o 0.8g mniej, co stanowi około 8% dziennego przyrostu masy.

Niestety dokładne zbadanie kosztu zachowań dotyczących zebrania piskląt nie jest łatwe. Naukowcy stosują w tym celu najróżniejsze metody, od zwykłej obserwacji, do mierzenia zużycia tlenu w gnieździe i pomimo tego nie są znane nawet dokładne oszacowania. Nie bardzo wiadomo także jak połączyć ze sobą różne rodzaje kosztów, na ile są one współmierne, jak skorelowane są między sobą, ani jak przełożyć je na ewolucyjny sukces w środowisku.

Jedno jednak jest ustalone i naukowcy nie poddają tego już pod wątpliwość. Zebranie u ptaków wiąże się z konkretnymi kosztami i z pewnością nie są one zaniechywalne.

2.3. Artykuły wprowadzające model matematyczny.

Standardowym obiektem modelującym strategię zebrania piskląt i konflikt rodzica-pisklęcia jest gra Sir Philipa Sidney'a. Zaproponowana w 1991 roku przez Johna Maynarda Smitha w [52], została nazwana po Sir Philipie Sidney'u, który według podań wykazał się altruistycznym zachowaniem i będąc ciężko ranny, oddał swoją sakwę wody bardziej potrzebującemu koledze.

W grze uczestniczy dwóch graczy: dawca i beneficjent. Pierwszy z nich posiada zasób, którego oddanie kosztuje d . Beneficjent, godząc się na dodatkowy koszt c , może wysłać sygnał o swojej potrzebie. Jeżeli otrzyma zasób, jego fitness będzie wynosił 1 (lub $1 - c$ jeżeli wysłał sygnał). W przeciwnym wypadku, $1 - a$ (odpowiednio $1 - a - c$) lub $1 - b$ (odpowiednio $1 - b - c$), w zależności, czy beneficjent był wcześniej potrzebujący, czy nie ($a > b$). Fitness dawcy wynosi 1 lub $1 - d$. Dodatkowo wprowadza się współczynnik pokrewieństwa, dzięki któremu dawcy może opłacać się przekazać zasób.

Za pomocą tej gry John Maynard Smith pokazał, że gdy wysłanie sygnału jest kosztowne, uczciwe sygnalizowanie swojego stanu stanowi equilibrium.

W tym samym roku Hugh C. J. Godfray zaproponował inny model [13], który również pokazuje potrzebę kosztu dla uczciwej sygnalizacji. Niestety Miguel A. Rodríguez-Gironés, Petter A. Cotton oraz Alex Kacelnik pokazują w 1996 roku, że ten sam model:

$$f(x, y, c) = U \cdot (1 - e^{-cy}) - V \cdot x,$$

gdzie funkcja f opisuje fitness pisklęcia o kondycji c , które zebrząc z intensywnością x otrzymuje y pokarmu ($V > 0$ to współczynnik proporcjonalności pomiędzy kosztem zebrania, a jego intensywnością; U to współczynnik skalujący) posiada bezsygnałowe equilibrium o większym fitnessie [45]. W świetle wyników sugerują oni, że sygnalizacja mogła wyewoluować z konkurencji.

Dwa lata później Carl T. Bergstrom i Michael Lachman pokazują używając gry Sir Philipa Sidney'ego, że koszt sygnalizacji względem niesygnalizowania nie musi być dodatni dla istnienia equilibrium [4].

Podobny wynik uzyskuje Rufus A. Johnstone, który używa ciągłej wersji gry (wartości fitness nieuwzględniające zasobu są dane poprzez rozkład, a koszt sygnalizacji jest dany jako funkcja zdrowia beneficjenta). Podstawiając różne rozkłady pokazuje, że koszt zebrania potrzebny do uzyskania equilibrium może być dużo mniejszy, tym bardziej, jeżeli pisklęta muszą konkurować o uwagę rodzica [22].

Ten sam autor w roku 2000 wraz z Hugh C. Godfray'em wskazują na inne, bezsygnałowe equilibria o mniejszym koszcie w ciągłej grze Sir Philipa Sidney'ego [15]. Dodatkowo podają całą klasę nieciągłych (do tej pory rozważano tylko ciągłe) rozwiązań równania, które mogą mieć koszt różny od wcześniej zaproponowanych. Wśród wielu zawartych w artykule ciekawych pomysłów i uwag warto wyróżnić problem pewności i szacowania otrzymywanego sygnału, który został poruszony również w [24]. Niestety, artykuł nie prezentuje żadnych konkretnych wniosków.

Pomimo znacznej przewagi teorii gier, w dziedzinie tej pojawiają się i inne modele. Przykładem może być praca Karen Price, Rona Ydenberga oraz Dave'a Dausta [42]. Zastosowany model genetyczny można przedstawić w punktach:

- losowe strategie są kodowane jako chromosomy;
- są one parowane losowo;
- konstruuje się z nich dwóch potomków, którzy mogą mutować;
- podczas etapu symulacji pisklęta zebrzą, a rodzice odpowiadają im stosownie do strategii zapisanej w ich chromosomie;
- prawdopodobieństwo zagłodzenia, bycia upolowanym czy przeżycia zależą od zachowania młodych;
- te pisklęta, które przeżyły przechodzą do następnej epoki;
- cały proces powtarzany jest 500 razy.

W około połowie symulacji wyewoluowało karmienie głośnych piskląt, tzn. były one głośnie, gdy głodne i tylko trochę cichsze, gdy nasycone. W drugiej połowie wykształcił się układ paradoksalny, tzn. nasycone pisklęta wokalizowały tylko troszkę, natomiast głodne nie odzywały się w ogóle. Ewolucje zbiegały dość szybko i były stabilne przez ponad 200 epok. Przy zebraniu, które powoduje wzrost drapieżnictwa „normalny” wzorzec pojawia się około 70% razy, a układ paradoksalny dodatkowo w 10% przypadków przeskakuje na normalny (normalny nigdy nie przeskakuje, nawet gdy przy jego użyciu ginie więcej piskląt). Wnioski autorów z przeprowadzonych symulacji są takie, że ogólnie paradoksalne strategie mają większy fitness, ale nie są stabilne po uwzględnieniu drapieżnictwa.

Rozdział 3

Model

W tym rozdziale zostaną przedstawione modele zaproponowane w niniejszej pracy, a najważniejszy z nich opisany jest w części 3.5. Wyniki przeprowadzonych symulacji zaprezentowano w rozdziale 4.

3.1. Motywacja

Znakomita większość dotychczasowych modeli dotyczyła przede wszystkim konfliktu pomiędzy rodzicem a pisklęciem (por. roz. 2.3). Rozwodziły one dorosłego ptaka oraz jedno lub parę młodych, natomiast większe lęgi symulowano jedynie za pomocą dodatkowych współczynników.

Model prezentowany w tej pracy traktuje pisklęta jako oddzielne byty, każde z własnymi charakterystykami. Spowodowało to znaczne skomplikowanie równań i niepowodzenie przy próbie otrzymania rozwiązań analitycznych — zaprezentowane wyniki były otrzymane metodą symulacji. Ze względu na matematyczne korzenie modelu, autor żywi nadzieję, że w przyszłości uda się go uprościć na tyle, aby możliwy był rachunek, który poprowadzi rozwiązania symbolicznego (niekoniecznie jawnego).

Kolejną różnicą jest modelowane zjawisko. Nie jest to konflikt między rodzicem a młodymi, ale konkurencja o pożywienie w samym lęgu, pomiędzy pisklętami. Ze względu na podobieństwo jakościowe model nie rozróżnia, czy odbywa się to poprzez konkurencję opisaną w rozdziale 1.4, czy może sygnalizację na podobieństwo tej przedstawionej w części 1.3.1.

Ostateczną motywacją jest fakt, że jest to ciekawy, nietrywialny i nierozwiązany problem, a wiedza na temat dystrybucji pokarmu w gnieździe może rzucić nowe światło na problem kosztu zebrania i konfliktu z rodzicem.

3.2. Najważniejsze obserwacje

Poniżej znajduje się podsumowanie najważniejszych obserwacji na temat zachowań gniazdowych ptaków i ich piskląt. Nie wszystkie zostały uwzględnione w modelach, z różnych powodów. Na przykład nie wprowadzono uczenia się piskląt ze względu na brak rodzica, którego zachowania małe mogłyby się uczyć. Założony brak rozróżnienia ze względu na: szybkość reakcji, miejsce w gnieździe, podniesienie głowy i intensywność śpiewania wynika z chęci uproszczenia i tak już zawiłych wzorów. Poniższa lista stara się grupować związane

ze sobą podpunkty, ale wskutek braku jednolitego klucza, nie została posortowana w żadnej znaczącej kolejności.

- Pisklęta są tym głośniejsze im głodniejsze.
- Znaczenie mają: szybkość reakcji, miejsce w gnieździe, podniesienie głowy i intensywność śpiewania.
- Ilość dostarczanego przez rodziców jedzenia najbardziej zależy od sumarycznej głośności lęgu, ale decyzje dotyczące karmienia podejmowane są przede wszystkim w oparciu o bodźce wizualne.
- Pisklęta uczą się i modyfikują swoje zachowanie tak, aby dostać jak najwięcej pokarmu.
- Wokalizacje zawierają dużo różnych informacji dotyczących stanu pisklęcia.
- Różnorodne bodźce często przekazują te same informacje, powoduje to, że rodzicowi jest łatwiej oszacować stan pisklęcia i trudniej go oszukać.
- Młode, które są nasycone nie żebrzą, bo trawią.
- Dzięki niejednoczesnemu wykluwaniu zapotrzebowanie na jedzenie rozkłada się w czasie i rodzicom jest przez to łatwiej.
- W przypadku mniejszej ilości jedzenia, starsze pisklęta są preferowane przez rodziców.
- Żebranie jest związane z kosztem, różnym w zależności od przyjętej strategii, mechanizmu konkurencji w gnieździe i intensywności samej czynności.
- Różne są koszty drapieżnictwa, strat energetycznych, kar rodziców i czuwania, natomiast nie wiadomo na ile te koszty są współmierne i łączą się ze sobą.

3.3. Podejście pierwsze

W trakcie prac badawczych autor testował wiele różnych modeli. Ten fragment opisuje pierwszy z nich, któremu poświęcono więcej uwagi. Niestety, ze względu na problemy przedstawione w części 4.1 prace nad nim nie były dalej kontynuowane.

Pierwszy model starał się uwzględnić jak najwięcej ważnych parametrów. Pisklęta różniły się rozmiarem, stanem, a także wyglądem funkcji uzależniającej intensywność żebrania od poziomu najedzenia (nazywanej dalej funkcją sygnału).

Założono, że koszt sygnalizacji jest proporcjonalny do jej poziomu natężenia, a także proporcjonalność dziennego wydatku energetycznego do wielkości pisklęcia.

Młode były podzielone na gniazda, a w ramach każdego z nich karmione porcjami o zmiennej wielkości z prawdopodobieństwem proporcjonalnym do intensywności żebrania.

Dalej następowała symulacja, po której gniazda były sortowane względem ilości przeżytych w nich piskląt. Następnie z całej tak uzyskanej kolekcji ptaków wybierano rodziców następnego pokolenia, próbując szereg rozmaitych funkcji preferujących gniazda o większej

przeżywalności. Gdy rodzice przekazali dzieciom swoje profile funkcji sygnału (odpowiednio skrzyżowane i z małym prawdopodobieństwem zmutowane) epoka¹ kończyła się i cała procedura zaczynała się od początku.

Niestety, pomimo testowania szerokiego zakresu współczynników, danych startowych, a także profili funkcji sygnału, przeżywalność była wyjątkowo niska nawet po wielu epokach. Nawet po wielu iteracjach profile funkcji sygnału nie zbiegały do zadowalających kształtów i w żaden sposób nie poddawały się interpretacji. Badania nad tym modelem nie były dalej kontynuowane.

3.4. Szansa na zagłodzenie

Okazuje się, że kluczową obserwacją jest fakt, że pisklęta, które zostały nakarmione trawią i przez to nie sygnalizują. Odczekanie jednej kolejki znacznie zwiększa przeżywalność piskląt. Aby podkreślić znaczenie tego zachowania poniżej został przedstawiony prosty rachunek.

Rozważmy gniazdo, w którym znajduje się 5 piskląt o prawdopodobieństwie nakarmienia przez rodzica równym odpowiednio $\frac{1}{\mu}$, $\frac{\lambda}{\mu}$, $\frac{\lambda^2}{\mu}$, $\frac{\lambda^3}{\mu}$ oraz $\frac{\lambda^4}{\mu}$, gdzie $\mu = 1 + \lambda + \lambda^2 + \lambda^3 + \lambda^4$ jest współczynnikiem normalizującym. Niech A_k i B_k oznaczają macierze z wyzerowaną k-tą kolumną, gdzie

$$A = \begin{pmatrix} \frac{1}{\mu} & \frac{\lambda}{\mu} & \frac{\lambda^2}{\mu} & \frac{\lambda^3}{\mu} & \frac{\lambda^4}{\mu} \\ \frac{1}{\mu} & \frac{\lambda}{\mu} & \frac{\lambda^2}{\mu} & \frac{\lambda^3}{\mu} & \frac{\lambda^4}{\mu} \\ \frac{1}{\mu} & \frac{\lambda}{\mu} & \frac{\lambda^2}{\mu} & \frac{\lambda^3}{\mu} & \frac{\lambda^4}{\mu} \\ \frac{1}{\mu} & \frac{\lambda}{\mu} & \frac{\lambda^2}{\mu} & \frac{\lambda^3}{\mu} & \frac{\lambda^4}{\mu} \\ \frac{1}{\mu} & \frac{\lambda}{\mu} & \frac{\lambda^2}{\mu} & \frac{\lambda^3}{\mu} & \frac{\lambda^4}{\mu} \end{pmatrix} \quad B = \begin{pmatrix} \frac{0}{\mu-1} & \frac{\lambda}{\mu-1} & \frac{\lambda^2}{\mu-1} & \frac{\lambda^3}{\mu-1} & \frac{\lambda^4}{\mu-1} \\ \frac{1}{\mu-\lambda} & \frac{0}{\mu-\lambda} & \frac{\lambda^2}{\mu-\lambda} & \frac{\lambda^3}{\mu-\lambda} & \frac{\lambda^4}{\mu-\lambda} \\ \frac{1}{\mu-\lambda^2} & \frac{\lambda}{\mu-\lambda^2} & \frac{0}{\mu-\lambda^2} & \frac{\lambda^3}{\mu-\lambda^2} & \frac{\lambda^4}{\mu-\lambda^2} \\ \frac{1}{\mu-\lambda^3} & \frac{\lambda}{\mu-\lambda^3} & \frac{\lambda^2}{\mu-\lambda^3} & \frac{0}{\mu-\lambda^3} & \frac{\lambda^4}{\mu-\lambda^3} \\ \frac{1}{\mu-\lambda^4} & \frac{\lambda}{\mu-\lambda^4} & \frac{\lambda^2}{\mu-\lambda^4} & \frac{\lambda^3}{\mu-\lambda^4} & \frac{0}{\mu-\lambda^4} \end{pmatrix}$$

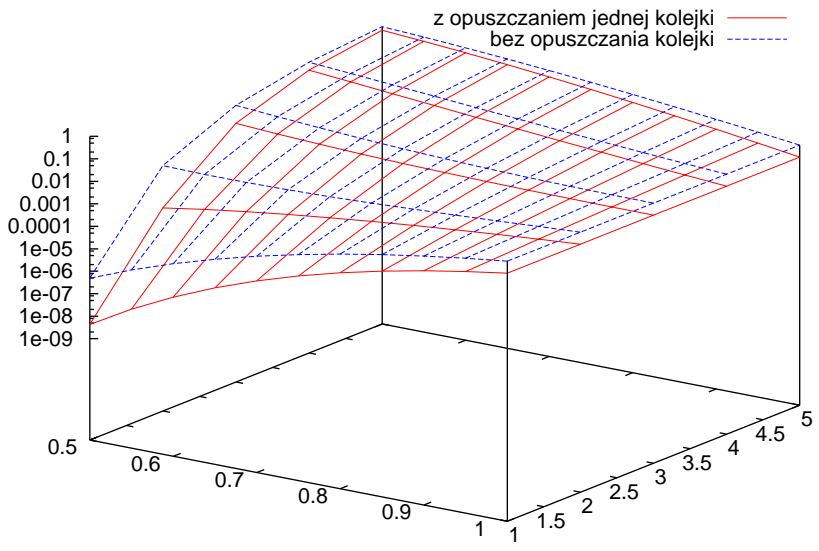
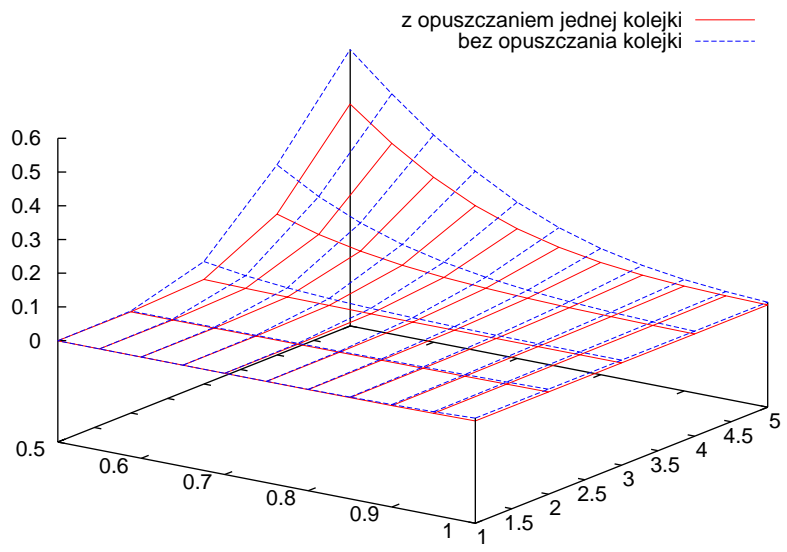
Wtedy prawdopodobieństwo ominięcia k-tego pisklęcia przez kolejnych 20 karmień wynosi

$$[1, 1, 1, 1, 1] A_k^{20} \begin{bmatrix} 1 \\ 5 \\ 5 \\ 5 \\ 5 \end{bmatrix}^T$$

$$[1, 1, 1, 1, 1] B_k^{20} \begin{bmatrix} 1 \\ 5 \\ 5 \\ 5 \\ 5 \end{bmatrix}^T$$

odpowiednio bez opuszczania kolejek i z odczekiwaniem jednej tury. Poniższe wykresy pokazują wyliczone prawdopodobieństwa dla wartości λ od 0.5 do 1.0 (oś X) dla pięciu piskląt (oś Y). Na drugim wykresie użyto skali logarytmicznej, aby uwypuklić fakt, że wynik z odczekiwaniem jest nawet w najgorszym miejscu około półtora raza lepszy.

¹ Jest to żargonowe określenie na cykl algorytmu genetycznego.



3.5. Podejście drugie

Podejście do drugiego modelu było diametralnie różne od sposobu budowy modelu pierwszego. Wprowadzono jak najwięcej danych rzeczywistych opartych na danych terenowych dotyczących trzciniaka zwyczajnego (łac. *Acrocephalus arundinaceus*) [31], a z symulacji uzyskiwano tylko te brakujące. Jak wspomniałem w poprzednim rozdziale, kluczową obserwacją było wprowadzenie opóźnienia dla piskląt trawiących, co zdecydowanie poprawiło przeżywalność w symulowanych lęgach i w ten sposób zbliżyło model do rzeczywistości.

Każde pisklę rozważane w drugim modelu jest charakteryzowane przez cztery współczynniki:

1. *siłę* — w przybliżeniu przekłada się ona na szansę nakarmienia,
2. *prędkość metabolizmu* — opisuje jak szybko pisklę trawi,
3. *aktualne najedzenie* — wpływa jedynie na to czy pisklę chce zebrać,
4. *masę* — określa względny stan zdrowia pisklęcia.

Z obserwacji trzciniaka zwyczajnego wynika, że pisklęta nie zebrzą cicho — gdy chcą jeść, wokalizują od razu głośno. Wyjątkiem są jedynie bardzo głodne młode, dla których wprowadzono stopień trzeci. Na tej podstawie w modelu pisklęta mogą podejmować jedną z trzech akcji:

1. nic nie robić,
2. sygnalizować na zwykłym poziomie,
3. sygnalizować bardzo intensywnie.

Piskląt w lęgu trzciniaka zwyczajnego jest najczęściej pięć i taką liczbę przyjęto w modelu. Ich siła² wynosi odpowiednio 1.0, 1.0, $1.0 - \delta$, $1.0 - \delta$ oraz $1.0 - 2\delta$, natomiast prędkość metabolizmu 1.0, 1.0, 0.9, 0.9 i 0.8 — jest to przybliżenie średniego rozkładu wielkości piskląt w gnieździe.

Wzorując się na danych terenowych, symulowanych jest pierwszych 7 dni opieki nad pisklętami. Wirtualny rodzic w kolejnych dniach przeprowadza kolejno 12, 17, 22, 27, 32, 37 i 42 karmienia, podczas których ze zbioru piskląt sygnalizujących wybiera jedno z prawdopodobieństwem proporcjonalnym do jego siły. Pisklęta sygnalizują, gdy poziom ich najedzenia spadł poniżej ustalonego poziomu (innego dla piskląt zdrowych lub przejedzonych, a innego dla słabych). Wynikiem karmienia jest wzrost wagi pisklęcia o odpowiednią część (zależną od ilości karmień na dany dzień) modelowego średniego dziennego przyrostu masy, który na kolejne dni wynosi odpowiednio 1.78, 2.92, 3.15, 3.19, 2.89, 4.01 oraz 3.41 grama.

Status potomstwa jest przypisywany według poniższej tabeli.

waga pisklęcia	status
$105\% < \omega$	przejedzone
$95\% \leq \omega \leq 105\%$	zdrowe
$85\% \leq \omega < 95\%$	słabe
$\omega < 85\%$	martwe

²Konkretne wartości współczynnika δ będą zaprezentowane w rozdziale 4.

Symulacje przeprowadzono na 2000 gniazd, czyli w sumie 10000 wirtualnych piskląt. Drobne modyfikacje modelu polegało na wprowadzeniu opcjonalnie większych szans dla piskląt o dużej motywacji (zagrożonych śmiercią), jak również odpowiednio większe koszty energetyczne. Szczegóły przedstawiono w rozdziale 3.6.

3.6. Implementacja

Istnieje wiele narzędzi, które umożliwiają zaimplementowanie przedstawionego modelu. Ze względu na prostotę i elastyczność, do zbudowania prototypu wybrano język programowania Ruby [61]. Ze względu na dużą liczbę zmian i częste modyfikacje, pozostał on językiem głównej implementacji.

Symulacje były wykonywane na komputerach laboratoryjnych Wydziału Matematyki, Informatyki i Mechaniki Uniwersytetu Warszawskiego. Ze względu na czasochłonne symulacje i jednocześnie dobrą skalowalność problemu, obliczenia wykonywano równoległe na wielu jednostkach na raz. Podstawa algorytmiczna została zaczerpnięta z [3] i [9].

Ze względu na niską jakość wyników w pierwszych wersjach modelu, do symulacji wprowadzono szumy uśredniające i dodatkową randomizację polegającą na dodawaniu małych wartości losowych (o rozkładzie jednostajnym) do większości zmiennych stanu symulacji (w tym ilości karmień na gniazdo, prędkości metabolizmu, prognozy śmierci i innych). W symulacji nie było zmian jakościowych, natomiast pozwoliło to wyłagodzić część osobliwości modelu wynikających z nadmiernej synchronizacji procesów.

Praca została złożona w systemie składu $\text{L}^{\text{A}}\text{T}_{\text{E}}\text{X}$, natomiast wykresy zostały wygenerowane przy użyciu programu gnuplot [58]. Wszystkie części pracy i modelu zostały napisane w edytorze vim [11].

Rozdział 4

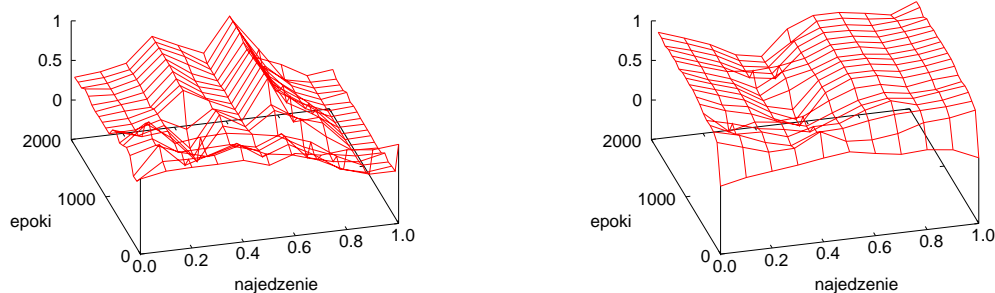
Wyniki

W niniejszym rozdziale zostaną zaprezentowane wyniki z przeprowadzonych symulacji.

4.1. Wyniki z pierwszego modelu

Wyniki z pierwszego modelu były niezadowalające, gdyż nawet przy bardzo dużej dostępności pokarmu przeżywalność piskląt nie wychodziła ponad 50%.

Zbyt duża liczba zmiennych i parametrów spowodowały, że model nie działał poprawnie, a krzywe otrzymane z ewolucyjnego algorytmu nie poddawały się interpretacji. Poniżej znajdują się wykresy funkcji sygnału w kolejnych epokach pochodzące z przykładowych symulacji.



Na osi oznaczonej *najedzenie* widnieje nasycenie pisklęcia, gdzie 0 oznacza umiarkowane z głodu, a 1 bardzo pełne. Na osi *epoki* zaznaczone są kolejne cykle algorytmu (dla czytelności tylko niektóre), w sumie było ich blisko 2000. Na osi z przedstawiona jest siła sygnału w zakresie od 0 do 1.

Jednym z problemów było przypisanie konkretnych wartości parametrom, dla których nie było danych terenowych. Nawet przeszukiwanie bardzo dużej przestrzeni ustawień nie doprowadziło do znalezienia takich wartości, które by istotnie poprawiły przeżywalność piskląt.

Innym problemem była niewspółmierność cech piskląt, na podstawie której rodzic miał dokonać dystrybucji pokarmu. Ze względu na wybrany algorytm wyboru, cechy przenoszone w genach wypaczały się i prowadziły do dziwnych profili funkcji sygnału.

Model ten został porzucony, jako nieadekwatny.

4.2. Wyniki z drugiego modelu

Drugi model zachowywał się znacznie lepiej, przeżywalność piskląt sięgała 100% przy pełnej dostępności pokarmu i naturalnie spadała do 0% przy braku jedzenia. Na wszystkich przytoczonych poniżej wykresach przedstawiona jest przeżywalność piskląt w zależności od dostępności pokarmu w zakresie od 50% do 100% (oś x) oraz wielkości cząstki pokarmowej (oś y) w zakresie od 1 (pokarm naturalnej wielkości) do 10 (bardzo duże cząstki pokarmowe podawane odpowiednio rzadko). Ponieważ najbardziej interesujące były rozmiary bliskie naturalnym, skala na osi y nie jest liniowa¹.

Model drugi dzieli pisklęta na kilka kategorii:

- pisklęta zdrowe (masa mieści się w przedziale 95%-105% masy modelowej),
- pisklęta przejedzone (masa jest większa niż 105% masy modelowej),
- pisklęta słabe (masa mieści się w przedziale 85%-95% masy modelowej),
- pisklęta martwe (gdy ich masa spadła poniżej 85% masy modelowej).

W związku z tym przeżywalność piskląt może być zaprezentowana na wykresach w trzech odmianach:

- przeżywalność wszystkich piskląt,
- przeżywalność piskląt zdrowych lub przejedzonych,
- przeżywalność wyłącznie piskląt zdrowych,

gdzie przeżywalność oznacza ilość odpowiednich młodych na koniec symulacji przy zadanych parametrach.

Dla ustawień symulacji mających znaczenie odpowiednie adnotacje będą robione pod wykresami. W każdej symulacji było w sumie 10000 piskląt.

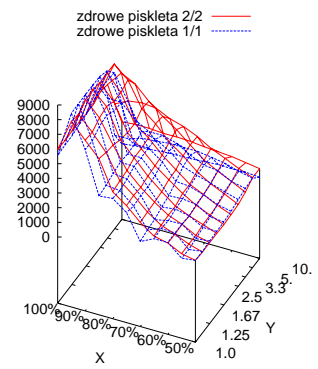
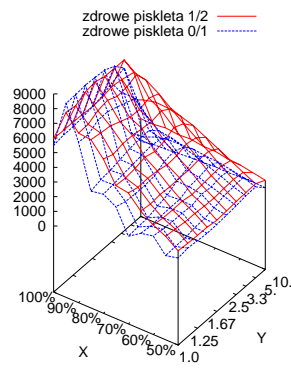
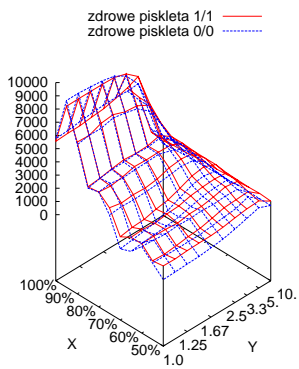
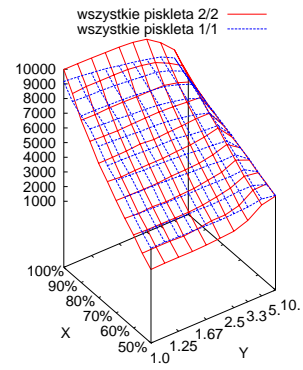
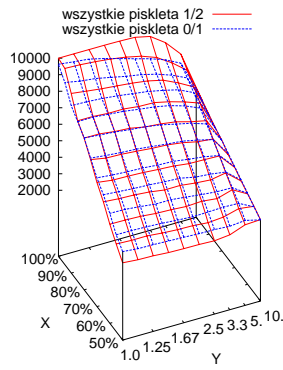
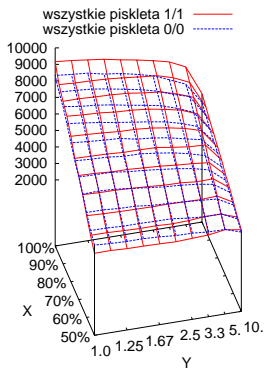
4.2.1. Odczekiwanie kolejki

Jak zostało to opisane w rozdziale 3, odczekiwanie kolejki było tym, co spowodowało, że model drugi zaczął przypominać rzeczywistą sytuację.

Na zamieszczonych poniżej wykresach (pierwszy wiersz) przedstawiono przeżywalność wszystkich piskląt. Parametry oczekiwania dane są w tabeli, gdzie zapis a/b oznacza ilość oczekiwanych kolejek odpowiednio dla piskląt słabych i dla piskląt zdrowych lub przejedzonych. Drugi wiersz wykresów przedstawia przeżywalność wyłącznie piskląt zdrowych z tych samych symulacji.

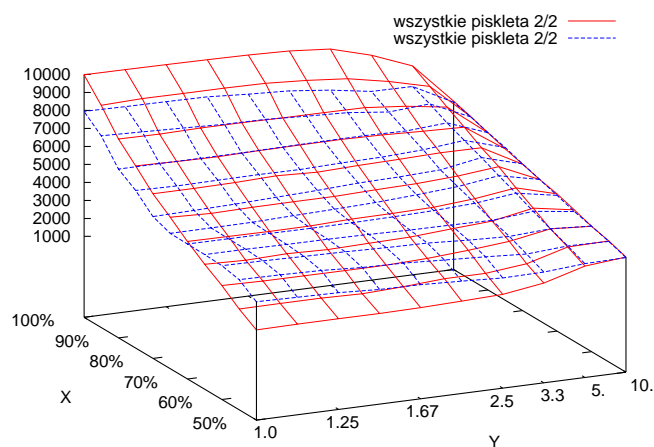
wykres	lewy	środkowy	prawy
czerwony	1/1	1/2	2/2
niebieski	0/0	0/1	1/1

¹Dokładnie odpowiada ona liczbom $\frac{10}{10}, \frac{10}{9}, \frac{10}{8}, \dots, \frac{10}{2}, \frac{10}{1}$.



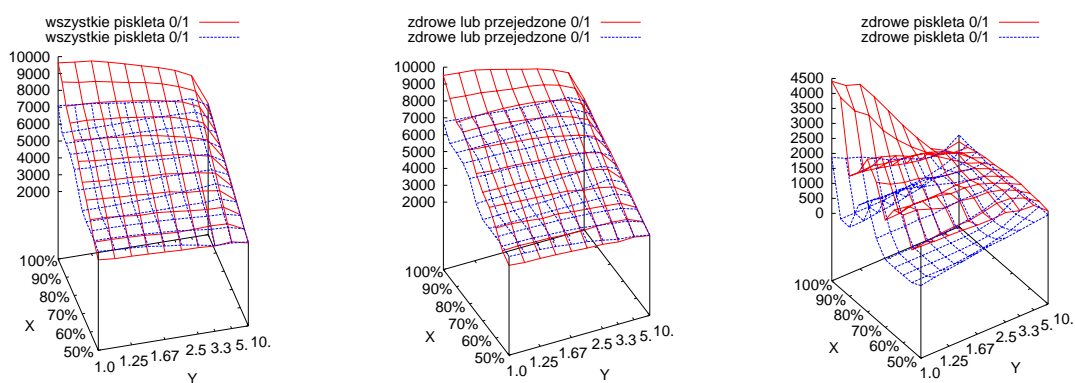
4.2.2. Różnice pomiędzy piskletami

Istotne różnice pomiędzy piskletami (najczęściej na skutek nierównomiernego wykluwania się) sprawdzają się w przypadku małej dostępności pokarmu. Pozwala to na szybkie odrzucenie piskląt, które nie są w stanie przeżyć i odpowiednio wyżywić pozostałe. Poniżej pisklęta, które zawsze czekają dwie kolejki, wykres czerwony — brak różnic, wykres niebieski — spore różnice. Jak widać poniżej powierzchnia niebieska wypłaszcza się wraz ze spadkiem ilości jedzenia i przecina powierzchnię czerwoną w okolicach 70%.



Niestety, przy dużej dostępności pokarmu silne pisklęta nie pozwalają mniejszym na dostęp do jedzenia i powodują mniejszą efektywność mechanizmu w takiej sytuacji. Nawet dla pełnej obfitości niebieska powierzchnia nie przekracza progu 8000 piskląt, gdyż piąte, najmniejsze z młodych w gnieździe, nie przeżyło ani razu.

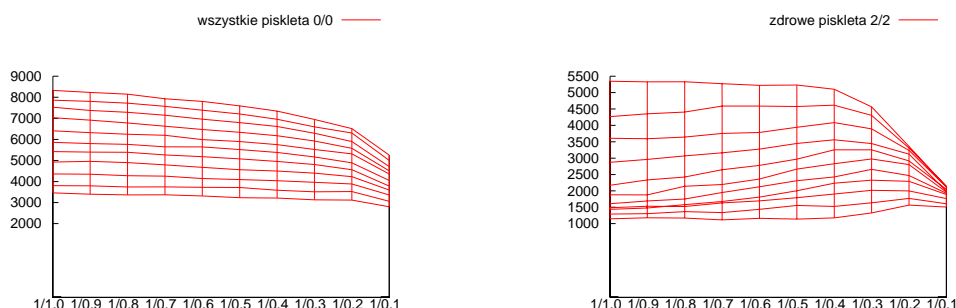
Jeszcze bardziej uwypuklone jest to, gdy pisklęta nie odczekują kolejek i większe „monopolizują” rodzica. Poniżej porównanie ilości wszystkich, zdrowych i przejezonych oraz wyłącznie zdrowych piskląt. Charakterystyczne fałdy na prawym wykresie wynikają z tego, że pisklęta przy większej ilości jedzenia przeżerają się.



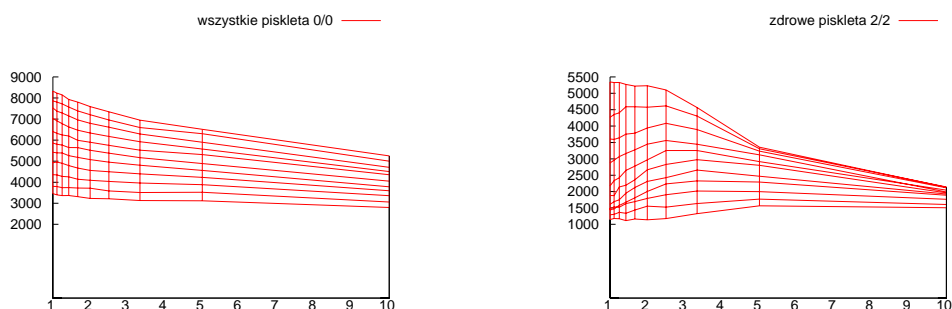
Można wyciągnąć z tego wniosek, że przy sporych różnicach pomiędzy młodymi i dużej dostępności pokarmu, sygnalizacja lub konkurencja mają negatywny wpływ, gdyż istotnie zmniejszają szanse najmniejszych piskląt na otrzymanie pożywienia. Pozostaje jednak pytanie jak radzą sobie z tym ptaki w rzeczywistości: czy ich sposób dystrybucji pożywienia, choć jest suboptymalny dla tego konkretnego przypadku, dostatecznie dobrze sprawdza się w ogólności, czy może strategia jest bardziej skomplikowana i ptaki zmieniają swoje zachowanie w zależności od zaistniałej sytuacji?

4.2.3. Wielkość cząstki pokarmu

Wielkość cząstki pokarmowej, jaką dostarczają rodzice działa w dwojaki sposób. Jeden z nich jest taki, że im mniejsza cząstka, tym bardziej równomierny rozkład karmień i mniejsze prawdopodobieństwo zagłodzenia któregoś z nich przez przypadek. Bardzo dobrze to widać w przypadku niecierpliwych piskląt — przeżywalność wyraźnie maleje wraz ze wzrostem wielkości cząstki (na wykresie przeżywalność wszystkich piskląt).



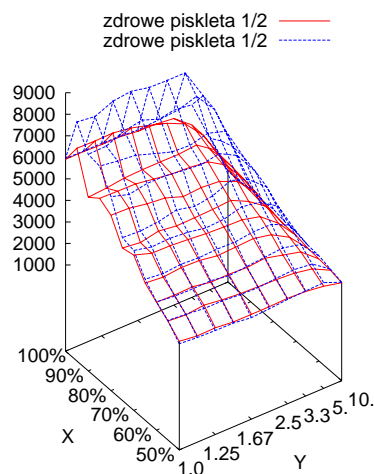
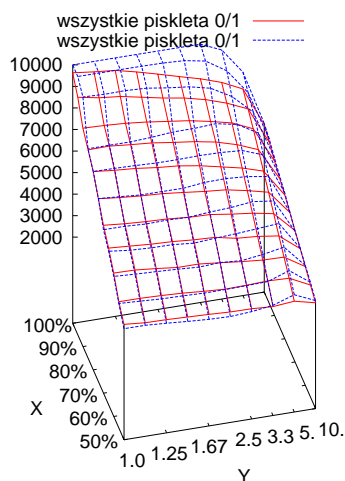
Z drugiej strony, duża wielkość cząstki pomaga szybciej odrzucić pisklęta, których nie jesteśmy w stanie wyżywić. Widać to na drugim wykresie przedstawiającym przeżywalność zdrowych piskląt innej symulacji. Przy pełnej dostępności pokarmu (najwyższa krzywa) widać poprzedni wzorec, ale przy mniejszej ilości jedzenia optimum pojawia się w okolicach cząstki 3 razy większej niż normalna. Jest to wyraźne, jeżeli zmienimy skalę na osi wielkości cząstki pokarmu:



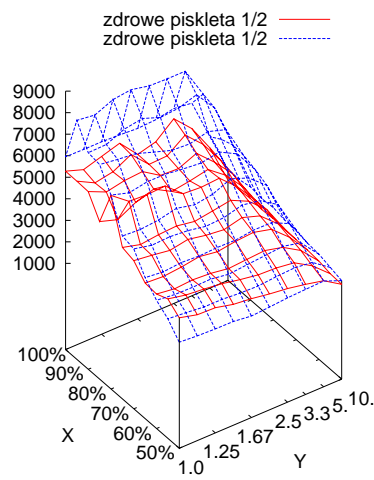
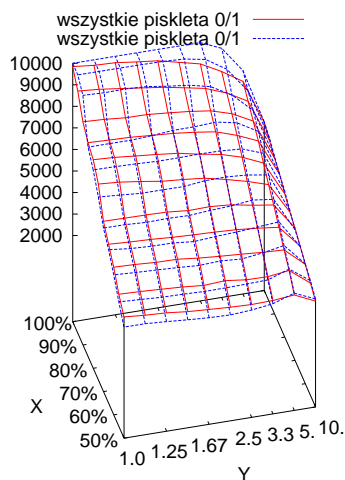
Warto zauważyć, że nawet jeżeli cząstka 3 razy większa niż normalna byłaby optymalna z perspektywy piskląt, trzeba wziąć jeszcze po uwagę to, czy rodzic jest w stanie taką ilość jedzenia zdobyć i przynieść podczas jednego lotu. Być może to i koszt całej operacji to powody, dla których przeciętne porcje pożywienia są jednak mniejsze.

4.2.4. Staranie się głodnych piskląt

Gdy głodne pisklęta walczą o pokarm wyjątkowo zaciekle (sygnalizują bardzo intensywnie w skali z rozdziału 3.5), ogólnie wzrasta przeżywalność lęgu. Poniżej przeżywalność wszystkich i przeżywalność zdrowych w przypadku możliwości sygnalizacji bardzo intensywnej (niebieski) i jej braku (czerwony).

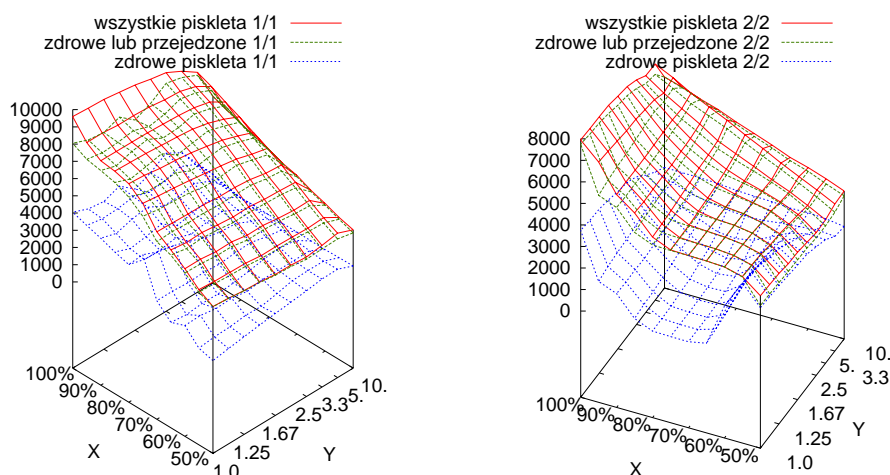


Własność ta jest w zasadzie niezależna od innych zmian w parametrach. Dla przykładu symulacje po dodaniu różnic pomiędzy pisklętami: podobnie jak poprzednio kolor niebieski oznacza możliwość bardzo intensywnej sygnalizacji dla słabych piskląt, a czerwony jej brak.



4.2.5. Osobliwości

Na poniższych wykresach przedstawiono przeżywalność wszystkich piskląt (czerwony), zdrowych lub przejeżdżonych (zielony) oraz wyłącznie zdrowych (niebieski).



Sprzeczny z intuicją profil powierzchni (np. lokalne maksima) można by uznać za osobliwości modelu. Okazuje się jednak, że wynika to przede wszystkim z tego, że dopuszczalna masa piskląt zdrowych jest ograniczona z dwóch stron. Większa ilość pokarmu może spowodować równie dobrze przejedzenie, co przeżycie większej ilości piskląt i przez to mniejsze przydziały. W związku z niewielką liczebnością startową lęgów konkretne ułożenie granic przeżywalności następnego pisklęcia nie uśrednia się w symulacjach i w ten sposób objawiają na wykresach. Dla przeżywalności wszystkich piskląt oraz piskląt zdrowych lub przejeżdżonych podobne zjawiska nie zachodzą.

4.2.6. Wartości wykraczające poza dziedzinę

O ile parametry modelu wzorowane na przetworzonych rzeczywistych danych mają konkretne zakresy, można się zapytać, jak model zachowa się, gdy podamy na wejściu ustawienia wykraczające poza dziedzinę.

Model przedstawiony w rozdziale 3.5 okazuje się być wrażliwy na takie zmiany. Testy dla wartości nawet trochę wykraczających poza rzeczywiste zakresy prowadzą do zupełnie bezsensownych wyników. Jedną interpretacją jest to, że równowaga w gniazdach ptaków jest wyjątkowo delikatna. Z drugiej strony, przedstawiony model jest tak wielkim uproszczeniem rzeczywistości, że najprawdopodobniej wspomniane zachowanie wynika z dużo bardziej prozaicznych powodów i w żaden sposób nie odzwierciedla zależności w ekosystemie realnego świata.

Podsumowanie i wnioski

W pracy zanalizowano różne strategie żebrania piskląt i zamodelowano sposób dystrybucji pokarmu opierając się na danych terenowych dotyczących trzciniaka zwyczajnego (łac. *Acrocephalus arundinaceus*). Jeden z zaproponowanych modeli nie działał z powodu zbyt dużego skomplikowania i nieznanymi wielkościami dla większości potrzebnych parametrów. Kluczem było uwzględnienie opóźnienia w żebraniu spowodowane małą efektywnością układu pokarmowego piskląt. Drugi model, mimo swojej prostoty, poprawnie przewidywał dane znane już z innych obserwacji i pozwolił na otrzymanie kilku interesujących wyników.

Pierwszym z nich jest wspomniana już istotność krótkiej przerwy w żebraniu występującej tuż po nakarmieniu pisklęcia. Informacja ta nieuwzględniana wcześniej w żadnych modelach, wraz z [17] i [16], może rzucić nowe światło na kwestie żebrania.

Różnice w wielkości piskląt mają korzyści przy małej dostępności pokarmu, choć mogą wpływać negatywnie przy pełnej obfitości. Podobną rolę może mieć wielkość cząstek pokarmowych, które pozwalają szybciej zdecydować, które z piskląt zostaną poświęcone.

Zwiększona intensywność żebrania ogólnie poprawia przeżywalność, jednakże w bardzo małym stopniu. Przy uwzględnieniu różnic i opóźnienia, system bez sygnalizacji nie jest istotnie gorszy.

Wszystkie prezentowane wyniki należy jednak brać z lekkim sceptycyzmem. Zaprezentowany model nie uwzględniał żadnych z zaawansowanych zachowań zaobserwowanych u piskląt. Nie przewidywał różnic pomiędzy płciami piskląt, ani ich uczenia się. Ponadto jako model dyskretny nie odzwierciedla dobrze sytuacji w przyrodzie, wykazywał szczególną wrażliwość na wprowadzanie danych spoza dziedziny modelu, a dodatkowa randomizacja nie poprawiała istotnie jakości symulacji.

Z wykonanych badań wynika, że w dotychczasowych modelach przeoczono istotny szczegół, dodanie go może pozwolić na uzyskanie jeszcze bardziej realistycznych rezultatów. Widać również, że badanie dystrybucji pokarmu wśród samych piskląt może mieć duże znaczenie dla całego problemu.

Problem żebrania u ptaków, a także strategii, które są stosowane, okazuje się wyjątkowo trudny. Ponad 30 lat obserwacji i eksperymentów nie przybliżyły nas istotnie do zrozumienia jego istoty. Niektóre artykuły sugerują jeszcze większy poziom komplikacji, niż pierwotnie rozważano, co zmusza nas do zrewidowania dotychczasowych poglądów i prowadzenia dalszych badań.

Bibliografia

- [1] Richard D. Alexander. The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3:325–384, 1974.
- [2] Gwendolyn C. Bachman and Mark A. Chappell. The energetic cost of begging behaviour in nestling house wrens. *Animal Behaviour*, 55(6):1607–1618, 1998.
- [3] Lech Banachowski, Krzysztof Diks, and Wojciech Rytter. *Algorytmy i struktury danych*. Wydawnictwa Naukowo-Techniczne, Warszawa, 1996.
- [4] Carl T. Bergstrom and Michael Lachmann. Signaling among relatives. III. Talk is cheap. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(9):5100–5105, 1998.
- [5] David M. Bryant and Paul Tatner. Hatching asynchrony, sibling competition and siblicide in nestling birds: Studies of swiftlets and bee-eaters. *Anim. Behav.*, 39(4):657–671, 1990.
- [6] Amber E. Budden and Jonathan Wright. Begging in nestling birds. In Val Nolan Jr. and Charles F. Thompson, editors, *Current Ornithology*, volume 16, chapter 2, pages 83–118. Plenum Press, New York, 2001.
- [7] Deborah Buitron and Gary L. Nuechterlein. Parent-young vocal communication in eared grebes. *Behaviour*, 127(1/2):1–20, 1993.
- [8] Javier Bustamante, José J. Cuervo, and Juan Moreno. The function of feeding chases in the chinstrap penguin, *pygoscelis antarctica*. *Animal Behaviour*, 44(4):753–759, 1992.
- [9] Thomas H. Cormen, Charles E. Leiserson, and Ronald L. Rivest. *Wprowadzenie do algorytmów*. Wydawnictwa Naukowo-Techniczne, Warszawa, 2001.
- [10] R. Dawkins and J. R. Krebs. Arms races between and within species. *Royal Society of London Proceedings Series B*, 205:489–511, 1979.
- [11] Bram Moolenaar et al. VIM – Vi IMproved. <http://www.vim.org>, 2011.
- [12] Barb C. Glassey. *Resource Competition among Nestling Red-winged Blackbirds*. PhD thesis, University of Manitoba, Winnipeg, Manitoba, 2000.
- [13] H. C. J. Godfray. Signalling of need by offspring to their parents. *Nature*, 352(6333):328–330, 1991.
- [14] H. C. J. Godfray. Signaling of need between parents and young: Parent-offspring conflict and sibling rivalry. *The American Naturalist*, 146(1):1–24, 1995.

- [15] H. C. J. Godfray and R. A. Johnstone. Begging and bleating: The evolution of parent-offspring signalling. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 355(1403): 1581–1591, 2000. Fifty Years of Evolution: Essays in Honor of John Maynard Smith.
- [16] Uri Grodzinski, Mark E. Hauber, and Arnon Lotem. The role of feeding regularity and nestling digestive efficiency in parent-offspring communication: an experimental test. *Functional Ecology*, 23(3):569–577, 2009.
- [17] Uri Grodzinski and Arnon Lotem. The adaptive value of parental responsiveness to nestling begging. *Proceedings: Biological Sciences*, 274(1624):2449–2456, 2007.
- [18] Konrad Halupka. Vocal begging by nestlings and vulnerability to nest predation in meadow pipts *Anthus pratensis*; to what extent do predation costs of begging exits? *Ibis*, 140:144–149.
- [19] David Haskell. Experimental evidence that nestling begging behaviour incurs a cost due to nest predation. *Proceedings: Biological Sciences*, 257(1349):161–164, 1994.
- [20] David Haskell. The effect of predation on begging-call evolution in nestling wood warblers. *Animal Behaviour*, 57(4):893–901, 1999.
- [21] J. A. Horsfall. Brood reduction and brood division in coots. *Animal Behaviour*, 32(1):216–225, 1984.
- [22] Rufus A. Johnstone. Signaling of need, sibling competition, and the cost of honesty. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(22):12644–12649, 1999.
- [23] Alex Kacelnik, Peter A. Cotton, Liam Stirling, and Jonathan Wright. Food allocation among nestling starlings: Sibling competition and the scope of parental choice. *Proceedings: Biological Sciences*, 259(1356):259–263, 1995.
- [24] Hilla Kedar, Miguel A. Rodriguez-Girones, Shmulik Yedvab, David W. Winkler, and Arnon Lotem. Experimental evidence for offspring learning in parent-offspring communication. *Proceedings: Biological Sciences*, 267(1454):1723–1727, 2000.
- [25] Rebecca Kilner and Rufus A. Johnstone. Begging the question: are offspring solicitation behaviours signals of need? *Trends in Ecology & Evolution*, 12(1):11–15, 1997.
- [26] Rebecca M. Kilner. A growth cost of begging in captive canary chicks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(20):11394–11398, 2001.
- [27] Rebecca M. Kilner. The evolution of complex begging displays. In Jonathan Wright and Marty L. Leonard, editors, *The Evolution of Begging*, pages 87–106. Springer Netherlands, 2002.
- [28] Susan M. Leech and Marty L. Leonard. Is there an energetic cost to begging in nestling tree swallows (*tachycineta bicolor*)? *Proceedings: Biological Sciences*, 263(1373): 983–987, 1996.
- [29] Susan M. Leech and Marty L. Leonard. Begging and the risk of predation in nestling birds. *Behavioral Ecology*, 8(6):644–646, 1997.

- [30] Susan M. Leech and Marty L. Leonard. Begging and the risk of predation in nestling birds. *Behavioral Ecology*, 8(6):644–646, 1997.
- [31] Konrad Leniowski. Korespondencja z autorem w latach 2009–2011.
- [32] Marty L. Leonard and Andrew G. Horn. Begging calls and parental feeding decisions in tree swallows (*tachycineta bicolor*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49(2/3): 170–175, 2001.
- [33] Marty L. Leonard, Andrew G. Horn, and Laurene M. Ratcliffe. Parental aggression in black-capped chickadees. *Behavioral Ecology*, 2(3), 1991.
- [34] Arnon Lotem. Differences in begging behaviour between barn swallow, *hirundo rustica*, nestlings. *Animal Behaviour*, 55(4):809–818, 1998.
- [35] John P. McCarty. The energetic cost of begging in nestling passerines. *The Auk*, 113(1):178–188, 1996.
- [36] Susan McRae, Patrick Weatherhead, and Robert Montgomerie. American robin nestlings compete by jockeying for position. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33(2): 101–106, 1993.
- [37] Anjeli Nathan, Sarah Legge, and Andrew Cockburn. Nestling aggression in broods of a siblicidal kingfisher, the laughing kookaburra. *Behavioral Ecology*, 12(6):716–725, 2001.
- [38] Roni Ostreiher. The importance of nestling location for obtaining food in open cup-nests. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49(5):340–347, 2001.
- [39] Geoff A. Parker, Nick J. Royle, and Ian R. Hartley. Begging scrambles with unequal chicks: interactions between need and competitive ability. *Ecology Letters*, 5(2): 206–215, 2002.
- [40] Jiří Porkert and Marek Špinko. Begging in common redstart nestlings: Scramble competition or signalling of need? *Ethology*, 112(4):398–410, 2006.
- [41] Karen Price and Ron Ydenberg. Begging and provisioning in broods of asynchronously-hatched yellow-headed blackbird nestlings. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37(3):201–208, 1995.
- [42] Karen Price, Ron Ydenberg, and Dave Daust. State-dependent begging with asymmetries and costs: A genetic algorithm approach. In Jonathan Wright and Marty L. Leonard, editors, *The Evolution of Begging*, pages 21–42. Springer Netherlands, 2002.
- [43] Tomás Redondo and Francisca Castro. Signalling of nutritional need by magpie nestlings. *Ethology*, 92(3):193–204, 1992.
- [44] Robert E. Ricklefs. Sibling competition and the evolution of brood size and development rate in birds. In Jonathan Wright and Marty L. Leonard, editors, *The Evolution of Begging*, pages 283–301. Springer Netherlands, 2002.

- [45] Miguel A. Rodríguez-Gironés, Petter A. Cotton, and Alex Kacelnik. The evolution of begging: Signaling and sibling competition. *The National Academy of Sciences of the United States of America*, 93(25):14637–14641, December 1996.
- [46] Miguel A. Rodríguez-Gironés, M. Enquist, and M. Lachmann. Role of begging and sibling competition in foraging strategies of nestlings. *Animal Behaviour*, 61(Part 4): 733–745, 2001.
- [47] Miguel A. Rodríguez-Gironés, Jesús M. Zúñiga, and Tomás Redondo. Effects of begging on growth rates of nestling chicks. *Behavioral Ecology*, 12(3):269–274, 2001.
- [48] Alexandre Roulin. On the cost of begging vocalization: implications of vigilance. *Behavioral Ecology*, 12(4):506–511, 2001.
- [49] Roberto Sacchi, Nicola Saino, and Paolo Galeotti. Features of begging calls reveal general condition and need of food of barn swallow (*hirundo rustica*) nestlings. *Behavioral Ecology*, 13(2):268–273, 2002.
- [50] Cori Schuster. The role of nonvocal begging behaviour in food allocation in nestling yellow warblers (*dendroica petechia*). *UFS Annual Report*, 31:103–106, 1996.
- [51] Per T. Smiseth, Rolf J. Bu, Aase K. Eikenæs, and Trond Amundsen. Food limitation in asynchronous bluethroat broods: effects on food distribution, nestling begging, and parental provisioning rules. *Behavioral Ecology*, 14(6):793–801, 2003.
- [52] John M. Smith. Honest signalling: The Philip Sidney game. *Anim. Behav.*, 42(6), 1991.
- [53] Elliott Sober and David S. Wilson. *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*. Harvard University Press, 1999.
- [54] Arne Traulsen and Martin A. Nowak. Evolution of cooperation by multilevel selection. *Proceedings of National Academy of Sciences of USA*, 103(29):10952–10955, 2006.
- [55] Robert L. Trivers. Parrent-offspring conflict. *American Zoologist*, 14(1):249–264, 1974.
- [56] Simon Verhulst and Popko Wiersma. Is begging cheap? *The Auk*, 114(1):134, 1997.
- [57] Linda A. Whittingham, Peter O. Dunn, and Ethan D. Clotfelter. Parental allocation of food to nestling tree swallows: the influence of nestling behaviour, sex and paternity. *Animal Behaviour*, 65(6):1203–1210, 2003.
- [58] Thomas Williams and Colin Kelley. Gnuplot. <http://www.gnuplot.info>, 2011.
- [59] David Sloan Wilson and Anne B. Clark. Begging and cooperation: An exploratory flight. In Jonathan Wright and Marty L. Leonard, editors, *The Evolution of Begging*, pages 43–64. Springer Netherlands, 2002.
- [60] Ewa Węgrzyn, Konrad Leniowski, and Tomasz S. Osiejuk. Whistle duration and consistency reflect philopatry and harem size in great reed warblers. *Animal Behaviour*, 79(6):1363–1372, 2010.
- [61] Yukihiro „matz” Matsumoto. Ruby programming language. <http://www.ruby-lang.org>, 2011.