Spis treści

Podziękowania . . . . . **XII**

Od tłumacza . . . . . **XIII**

Wstęp **1**

1 Dobór naturalny, ekologia i zachowania **5**
Pytania o zachowanie 5
Zachowania rozrodcze lwów 6
Dobór naturalny 9
Geny a zachowanie 11
(a) Wykorzystanie mutantów genetycznych 11
(b) Doświadczenia ze sztuczną selekcją 12
(c) Badanie populacji genetycznie różnych 12
Samolubne osobniki czy korzyść grupy? 15
Zastrzeżenia teoretyczne 16
Badania doświadczalne 17
Zachowanie, ekologia i ewolucja 22
Podsumowanie 23
Dalsze lektury 23
Zagadnienia do omówienia 24

2 Testowanie hipotez w ekologii behawioralnej **25**
Podejście porównawcze 26
Organizacja socjalna u wikłaczy 26
Organizacja socjalna u afrykańskich kopytnych 29
Adaptacja, czy dziwne opowieści? 30
Hipotezy alternatywne 30
Przyczyna i skutek 31
Mylące zmienne 31
Alternatywne szczyty adaptacyjne albo różnice bez znaczenia adaptacyjnego 32
Organizacja socjalna u naczelnych 33
Wielkość areału 37
Dymorfizm płciowy pod względem masy ciała 37
Dymorfizm płciowy pod względem wielkości zębów 40
Wielkość jąder a system rozrodczy 41
Ocena metody porównawczej 43

Doświadczalne badanie adaptacji . . . 43
Modele optymalizacji . . . 45
Zdobywanie pokarmu . . . 46
Wrony i trąbiki . . . 46
Podsumowanie . . . 47
Dalsze lektury . . . 48
Zagadnienia do omówienia . . . 49

3 Osobnik i decyzje ekonomiczne . . . 50
Ekonomika przenoszenia ładunku . . . 50
Szpaki . . . 50
Pszczoły . . . 55
Ekonomika wyboru ofiary . . . 61
Próby i informacja . . . 64
Ryzyko śmierci głodowej . . . 66
Zmienność czasu poszukiwania i manipulowania ofiarą . . . 67
Zmienność środowiska, rezerwy ciała i przechowywanie pokarmu . . . 68
Pokarm i niebezpieczeństwo: kompromis . . . 70
Ograniczenia związane z wartością odżywczą: roślinożercy i rośliny . . . 73
Modele optymalizacji a zachowania — przegląd . . . 76
Podsumowanie . . . 77
Dalsze lektury . . . 78
Zagadnienia do omówienia . . . 79

4 Drapieżcy kontra ofiary: ewolucyjne wyścigi zbrojeń . . . 80
Drapieżniki kontra kryptyczne ofiary . . . 82
Testowanie funkcjonalnych hipotez dotyczących adaptacji . . . 82
Czy nawet proste maskowanie niesie z sobą korzyści? . . . 87
Zalety i ewolucja ubarwienia ostrzegawczego . . . 89
Ewolucja ubarwienia ostrzegawczego . . . 92
Kompromis pomiędzy jaskrawością a kryptycznością . . . 93
Wyścigi zbrojeń między drapieżnikami a ofiarami . . . 94
Pasożyty lęgowe i ich gospodarze . . . 96
Kukułki kontra gospodarze . . . 97
Stan ewolucyjnej równowagi czy ciągły wyścig zbrojeń? . . . 99
(a) Ciągły wyścig zbrojeń . . . 100
(b) Stan ewolucyjnej równowagi . . . 101
Wnioski . . . 103
Podsumowanie . . . 104
Dalsze lektury . . . 104
Zagadnienia do omówienia . . . 105

5 Konkurencja o zasoby . . . 106
Konkurencja poprzez eksploatację: idealne swobodne rozmieszczenie . . . 106
Konkurencja poprzez obronę zasobów: rozmieszczenie despotyczne . . . 109
Idealne swobodne rozmieszczenie nierównych konkurentów . . . 110
Ekonomika obrony zasobów . . . 115
(a) Opłacalna obrona . . . 115

(b) Optymalna wielkość terytorium 117
(c) Graficzne modele optymalnej wielkości terytorium (sprzeciw) 119
Wspólna obrona zasobów 119
Terytorializm międzygatunkowy 121
Podsumowanie 122
Dalsze lektury 122
Zagadnienia do omówienia 123

6 Życie w grupach 124
Życie w grupach i unikanie drapieżnictwa 124
Podwyższona czujność 124
Rozproszenie i ukrycie 127
Obrona grupowa 130
Koszty życia w grupie 130
Życie w grupach i zdobywanie pokarmu 130
Znalezienie dobrego miejsca 130
Łapanie trudnej zdobyczy 134
Korzystanie z odnawiającej się zdobyczy 135
Koszty związane ze zdobywaniem pokarmu 136
Porównywanie kosztów i korzyści — optymalna wielkość grupy 137
Badania porównawcze 137
Kolonijność wśród jaskółek rdzawoszyich: analiza przypadku 139
Budżet czasu 142
Czy grupy o optymalnej wielkości są stabilne? 147
Różnice osobnicze w obrębie grupy 148
Ewolucja życia w grupie: łączenie się w ławice u gupików . . . 149
Podsumowanie 150
Dalsze lektury 150
Zagadnienia do omówienia 151

7 Walka i ocena 152
Wojna na wyczerpanie, albo „zabawa w wyczekiwanie" 152
(a) Problem 152
(b)Teoria 153
(c) Testowanie teorii 155
Ewolucja walki konwencjonalnej 155
Jastrzębie i gołębie 157
Jastrząb, gołąb i legalista 159
Proste modele a rzeczywistość 160
Przykłady rozgrywek między zwierzętami 162
(a) Poważne walki 162
(b) Szacunek dla prawa własności 162
(c) Wpływ wartości zasobu 165
(d) Zawody siłaczy 165
Etapowe ocenianie 169
Turnieje przy różnicach zarówno pod względem wartości zasobu, jak i zdolności bojowych 170
Teoria: asymetryczna wojna na wyczerpanie 171

Dane: turnieje samców pająków . . . 172
(a) Pomiar wartości zasobu, V . . . 173
(b) Pomiar kosztów walki, K . . . 173
(c) Rezultaty aranżowanych pojedynków . . . 174
Oznaki statusu . . . 176
Podsumowanie . . . 178
Dalsze lektury . . . 178
Zagadnienia do omówienia . . . 179

8 Konflikt płci i dobór płciowy . . . 180
Samce i samice . . . 180
Samice jako rzadkie zasoby . . . 181
Proporcja płci . . . 184
(a) Lokalna konkurencja o partnerów . . . 185
(b) Lokalna konkurencja o zasoby, albo wzmocnienie . . . 186
(c) Kondycja macierzyńska . . . 187
(d) Proporcja płci w populacji . . . 188
Dobór płciowy . . . 188
Żarliwe samce . . . 189
Niechętne samice . . . 192
(a) Niegenetyczne korzyści: dobre zasoby i zdolności rodzicielskie . . . 192
(b) Korzyści genetyczne . . . 195
Wyszukane ornamenty: hipoteza Fishera i hipoteza upośledzenia . . . 195
(a) Przykłady preferowania przez samice wyszukanych popisów samców . . . 196
(b) Hipoteza Fishera . . . 196
(c) Hipoteza upośledzenia . . . 198
(d) Dowody potwierdzające hipotezę Fishera i hipotezę upośledzenia . . . 201
Inwestycje samców . . . 206
Konflikt płci . . . 207
(a) Decyzje o wyborze partnera . . . 208
(b) Inwestycje rodzicielskie . . . 209
(c) Dzieciobójstwo . . . 209
(d) Wielokrotne kopulacje . . . 209
Znaczenie zalotów . . . 210
Podsumowanie . . . 211
Dalsze lektury . . . 211
Zagadnienia do omówienia . . . 212

9 Opieka rodzicielska i systemy rozrodcze . . . 213
Bezpośrednie ograniczenia opieki rodzicielskiej . . . 214
Ptaki . . . 214
Ssaki . . . 215
Ryby . . . 216
Hipoteza 1. Pewność rodzicielstwa . . . 216
Hipoteza 2. Kolejność wypuszczania gamet . . . 217
Hipoteza 3. Związek . . . 217
Pochodzenie ewolucyjne opieki jednego rodzica . . . 218
Model ESS inwestycji rodzicielskich . . . 218

Systemy rozrodcze bez opieki rodzicielskiej samca 220
(a) Nornice, *Clethrionomys rufocanus* 220
(b) Talasoma sinogłowa, *Thalassoma bifasciatum* 221
Zmienność systemów rozrodczych 222
Porównawczy przegląd systemów rozrodczych ssaków . . . 223
(a) Przewidywalne ruchy dobowe samic 224
(b) Nieprzewidywalne ruchy dobowe samic 225
Tokowiska i chóry 226
Systemy rozrodcze z opieką ojcowską 230
Monogamia 230
Kopulacja poza parą i wewnątrzgatunkowe pasożytnictwo lęgowe 232
Poligynia 236
(a) Samice nie ponoszą kosztów poligynii 236
(b) Koszty poligynii dla samic 237
Konflikt płci i poligamia 240
Muchołówka żałobna, *Ficedula hypoleuca* 240
Pokrzywnica, *Prunella modularis* 243
Odejście samicy i odwrócenie roli płci 244
Ekologia i dyspersja 245
Konsekwencje różnic w dyspersji obu płci 247
Wnioski 247
Podsumowanie 248
Dalsze lektury 249
Zagadnienia do omówienia 249

10 Alternatywne strategie rozrodcze 250
Hipotezy dotyczące występowania alternatywnych strategii w obrębie gatunku 251
Zmienne środowisko 251
Najlepsze wyjście z kiepskiej sytuacji 252
Alternatywne strategie w stanie ewolucyjnej równowagi . . 255
(a) Łososie: krzywonosy i krasnale 255
(b) Osy *Idarnes* spp.: wojownicy i wędrowcy 258
(c) Strategie gniazdowe u samic grzebaczowatych: kopaczki i włamywaczki 259
Problemy związane z mierzeniem kosztów i korzyści strategii alternatywnych 263
Zmiana płci jako strategia alternatywna 266
Zmiana z samicy w samca 266
Zmiana z samca w samicę 268
Zmiana płci a podkradanie się 268
Podsumowanie 269
Dalsze lektury 270
Tematy do omówienia 270

11 O samolubach i altruistach 271
Dobór krewniaczy 272
Przykłady altruizmu między krewnymi 275
(a) Kooperacja i okrzyki alarmowe u susłów i nieświszczuków 275
(b) Wspólne żony u kokoszki tasmańskiej 279

W jaki sposób osobniki rozpoznają swoich krewnych? . . . 279
Podsumowanie teorii doboru krewniaczego 284
Mutualizm 284
Manipulacja 286
Wzajemność 286
Dylemat więźnia 286
Przewidywania modelu 290
Przykłady wzajemności 291
(a) **Tarło** u ryb *Hypoplectus nigricans* 291
(b) Zwracanie krwi u nietoperzy wampirów 292
(c) Przymierza u naczelnych 293
Podsumowanie 294
Dalsze lektury 296
Zagadnienia do omówienia 296

12 Kooperacja i pomoc wśród ptaków, ssaków i ryb 297
Predyspozycje genetyczne i ekologiczne ograniczenia 297
Przykład pomocy wśród ptaków — modrowronki zaroślowe . 299
(a) Rodzice korzystają na obecności pomocników . . . 300
(b) Wysycenie środowiska stanowi ograniczenie ekologiczne 301
(c) Samce korzystają na dziedziczeniu przestrzeni rozrodczej 302
Wzorzec modrowronek u innych gatunków 305
Czy pomocnicy rzeczywiście pomagają? Dane doświadczalne 306
Eksperymentalne potwierdzenie istnienia ograniczeń rozrodczych 307
Pomocnicy nie zawsze są krewniakami 310
(a) Mangusty karłowate: niespokrewnieni pomocnicy i pseudociąże 310
(b) Amfipriony 312
(c) Rybaczek srokaty: pomocnicy pierwszego i drugiego rzędu 312
Alternatywna hipoteza dotycząca ewolucji pomagania 315
Konflikt w grupach rozrodczych 317
(a) Kleszczojady bruzdodziobe 318
(b) Dzięciury żołędziowe 319
Podział pracy i wyspecjalizowani pomocnicy 321
Wnioski 322
Podsumowanie 323
Dalsze lektury 323
Zagadnienia do omówienia 324

13 Altruizm wśród owadów społecznych 325
Owady społeczne 325
Problem 325
Definicja „owada społecznego" 326
Cykl życiowy i biologia owada społecznego 328
W jaki sposób wyewoluowała eusocjalność — dwie ścieżki . . . 329
Hipoteza 1. Pozostawanie w domu do pomocy 330
(a) Ograniczenia ekologiczne 330

(b) Predyspozycje genetyczne . . . 331
Hipoteza 2. Wspólne gniazdo . . . 332
(a) Ograniczenia ekologiczne . . . 332
(b) Predyspozycje genetyczne . . . 334
Haplodiploidalność i altruizm . . . 336
Konflikt między robotnicami i królową . . . 339
Konflikt o proporcje pici . . . 340
Testowanie konfliktu robotnicy z królową . . . 341
Haplodiploidalność i pochodzenie eusocjalności . . . 344
Manipulacja rodzicielska, czy korzyść córek? . . . 351
Znaczenie demografii . . . 351
Porównanie kręgowców i owadów . . . 352
Podsumowanie . . . 353
Dalsze lektury . . . 355
Zagadnienia do omówienia . . . 356

14 Powstanie sygnałów — ekologia i ewolucja . . . 357
Ograniczenia ekologiczne i komunikacja . . . 358
Komunikacja wśród mrówek . . . 359
Głosy ptaków i naczelnych . . . 360
Odbiorcy i kształtowanie się sygnałów . . . 366
Skąd się biorą sygnały . . . 366
W jaki sposób sygnały są modyfikowane w czasie ewolucji: rytualizacja . . . 369
Hipotezy dotyczące ewolucji kształtowania sygnałów . . . 371
(a) Redukowanie dwuznaczności . . . 371
(b) Manipulacja . . . 373
(c) Uczciwość . . . 375
Przykłady współczesnych sygnałów . . . 375
Przykład blefu lub sygnalizacji manipulatywnej — rawki . . . 375
Uczciwa sygnalizacja — gazele thompsona . . . 376
Psychologia odbiorcy — żaby i mieczyki . . . 376
Zmienność sygnałów i informacji . . . 377
Sygnalizacja, manipulacja i zwierzęcy umysł . . . 379
Podsumowanie . . . 381
Dalsze lektury . . . 382
Zagadnienia do omówienia . . . 382

15 Podsumowanie . . . 383
Na ile wiarygodne są najważniejsze z naszych przesłanek? . . . 383
Samolubne geny . . . 383
Dobór grupowy . . . 384
Modele optymalizacji i ESS . . . 386
Wytłumaczenia przyczynowe i funkcjonalne . . . 390
Komentarz końcowy . . . 392
Podsumowanie . . . 394
Dalsze lektury . . . 394

Literatura . . . 395

Indeks . . . 415