

KOMMUNIKÁCIÓ AZ ÁLLATVILÁGBAN: AZ ŐSZINTESÉG ÉS CSALÁS PROBLÉMÁJA

Számadó Szabolcs

tudományos munkatárs, Eötvös Loránd Tudományegyetem
Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék – szamszab@ludens.elte.hu

Az állatok kommunikációját sokféle szempontból lehet vizsgálni. Az alapvető irányokat még Nikolaus Tinbergen vázolta fel négy kérdésben, amelyek négy megközelítési módot takarnak: a felépítés, a funkció, az egyedfejlődés és a törzsfjlődés tanulmányozását. Minden viselkedés, de bármely más biológiai struktúra vizsgálatakor az első lépés az adott struktúra részletes leírása, jellemzése. A következő lépés az adott viselkedés funkciójának kiderítése és vizsgálata, azaz hogyan járul hozzá az egyed túléléséhez, az egyed génjeinek a továbbadásához. Az egyedfejlődés szempontjából való vizsgálat a viselkedés kialakulásának folyamataira kérdez rá, illetve például az egyedi vagy szociális tanulás szerepére. Végül, de nem utolsósorban az adott viselkedést lehet tanulmányozni az evolúció szemszögéből. Ez utóbbiak alapvetően két részre bonthatók. Egyrészt az ún. törzsfjlődési kényszerekre (például csak már meglévő struktúrák módosulhatnak), másrészt a funkcióhoz kapcsolható optimalizációs problémákra (miért vált olyanná a madarak szárnya, amilyen; miért hasonlít a cápák, delfinek, halak uszonyainak felépítése?). Ezeknek az optimalizációs problémáknak nagy része költség-haszon analízisként szokott megjelenni. Ez a szemlélet elég hamar utat talált az etológiában (táplálkozási stratégiák, territóriumválasztás, stb.), aminek a legfényesebb bizonyítéka a viselkedés-ökológia mint tudomány jelenleg is tartó virágzása. A játékelmélet ennek az opti-

malizációs megközelítésnek egy speciális eseteként fogható fel, melynek specialitása, hogy olyan problémákkal foglalkozik, ahol a biotikus környezeti tényezők (saját vagy más faj egyedeinek tulajdonsága vagy viselkedése), melyek az adott viselkedés hatékonyságát (így költség/haszon arány) befolyásolják, nem vehetők állandónak, hanem változnak az adott viselkedés függvényében. Teljesen más megközelítést igényel a madárszárny formájának optimalizációs vizsgálata (ahol elég tudni a szárnyat alkotó, befedő anyag aerodinamikai tulajdonságait, illetve a légkör releváns tulajdonságait, melyek állandónak vehetők), vagy egy adott faj párválasztási stratégiáinak vizsgálata, ahol a hímek optimális viselkedése függ a nőstények viselkedésétől és fordítva (Maynard Smith, 1982). Ez a „stratégiai” megközelítésmód kezd meghonosodni az állati kommunikáció vizsgálatában is, és ennek egyik vetülete az ún. „csalás-őszinteség” problémája.

Ennek a problémakörnek két alapkérdése van: (1) Őszintén kommunikálnak-e az állatok? Azaz a kommunikáció során a fogadó fél számára releváns információt közöl-e a szignált adó egyed vagy sem. (2) Ha az első kérdésre igen a válasz, akkor mi biztosítja a kommunikáció őszinteségét? A továbbiakban második kérdést szeretném röviden és tömören körüljárni, itt is elsősorban a kérdéskörben meghatározónak számító Zahavi-féle hátrányelv (Zahavi – Zahavi, 1997) érvényességét.

Mi számít csalásnak?

Mielőtt továbblépnénk, érdemes meghatározni, mi számít csalásnak (lásd: Grafen, 1990). Képzeljünk el egy kommunikációs helyzetet egy szignált adó és egy szignált vevő egyeddel. Tegyük fel, hogy ugyanazt a szignált kétféle típusú egyed is képes leadni. Ha feltesszük, hogy a szignál vevője nem rendelkezik kimerítő információval a szignált adóról, hanem csak annyit tud, amennyit a szignál közöl vele, akkor a vevő kénytelen ezt a két típust egy kategóriába sorolni. Könnyű belátni ugyanis, hogy teljes tájékozottság esetén mindenféle csalás lehetetlen volna. Valószínű, hogy a kétféle típus egybemosásából az egyik hasznot húz, a másiknak viszont kára származik. Csalónak általában az első, a haszonélvezőt szoktuk nevezni.

A hátrányelv

Nem véletlen, hogy a csalás problémája a játékelméleti szemléletmód bevezetésével egy időben jelent meg. Maynard Smith (1982) az állati konfliktusok egyik fajtáját leíró „anyagháború” modell (war of attrition) kapcsán arra a konklúzióra jutott, hogy az állatoknak nem érdekük szándékaikat az ellenfél tudomására juttatni. Ebben a modellben két egyed küzd egy erőforrásért igen egyszerű módon: mindketten várnak, hogy a másik elmenjen, aki tovább bírja, az nyer. Nyilvánvaló, hogy a küzdő feleknek a küzdelemre szánt időt nem érdekük előre elárulni a másik félnek, hiszen az kicsit tovább várakozva biztosan megnyerheti a küzdelmet. Ebből következtetett Maynard Smith arra, hogy az ilyen esetekben vagy egyáltalán nincs kommunikáció, vagy ha mégis van, akkor az valószínűleg az ellenfél megtévesztését szolgálja. Persze az „anyagháború” elég speciális eset, számunkra azonban nem is a részletek, hanem a mögöttük meghúzódó logika az érdekes. Ez pedig azt mondja, hogy

versenyhelyzetben általában rosszul jár az a fél, amelyik szándékait a másik tudomására hozza.

Richard Dawkins és John R. Krebs (1984) sokkal drasztikusabban fogalmazzák meg, mint Maynard Smith. Mivel az egyedek viselkedését géneik határozzák meg, szerintük az állati kommunikáció egyik elsődleges célja a többi egyed manipulálása az éppen kommunikáló egyed génjei javára. Persze nem zárják ki az őszinteség lehetőségét sem, csak azt mondják, hogy akit be lehet csapni, azt be is fogják csapni. Az evolúció során ezért „fegyverkezési verseny” jön létre a manipulátorok és áldozataik között. A manipulátorok egyre újabb trükköket fejlesztenek ki, az áldozatok pedig igyekeznek átlátni a szítán.

Ennek ellenére sok esetben megfigyelhető a szándékok kommunikációja, még versenyhelyzetekben is. Ezért mindenképpen magyarázatra szorul, hogy mi garantálja az ilyen rendszerek őszinteségét és evolúciós stabilitását. Amotz Zahavi ennek a problémának a feloldására javasolta az ún. „hátrányelvet” (handicap principle). E szerint a kommunikáció őszinteségét a kommunikáció során használt szignálok költsége garantálja. A szignálköltségnek az őszinte egyedek számára elfogadhatónak, a lehetséges csalók számára pedig elriasztónak kell lennie. Az egyik klasszikus példa a pávakakasok farkdísze. Ez a díz jelentősen megnehezíti a kakashoz mozgását, de Zahavi szerint a hímek túlélőképességét csökkentő hasonló jellegzetességek nem pusztán kellemetlen mellékhatások, hanem a szexuális szelekció esszenciális elemei. A fark viselésének hátrányát ugyanis csak a legjobbak élik túl. Ezzel a logikával érvel Zahavi amellett, hogy hasonlóképp a szexuális szelekcióhoz, a szignál költsége minden egyes kommunikációs helyzetben egyfajta tesztet kell hogy jelentsen a szignált feladó egyed számára. Így a fiókák táplálékkeregető viselkedése költséges mivel a hangoskodás odavonzza a raga-

dozókat a fészekhez; a fenyegető pózok költségesek, mert a fenyegető egyed sebezhető részeit mutatja a megfélemlítendő egyed felé; a ragadozó jelenlétét jelző vészjelzések költségesek, mert felfedik a szignált adó egyed jelenlétét; stb.

Játékelméleti megközelítés

Zahavi nem aratott osztatlan sikert elméletével. A kezdeti nehézséget az jelentette, hogy az elv igen egyszerű genetikai modellek kezei között nem működött (Maynard Smith, 1982). Tíz évvel Zahavi publikációja után jelent meg az első modell (Pomiankowski, 1987), mely kimutatta, hogy a hátrányelv bizonyos körülmények mellett érvényes lehet. Három évvel ezután Alan Grafen (1990) dolgozta ki azt a játékelméleti modellt, amely a szerző szándéka szerint a hátrányelv általános érvényességét igazolja. Grafen a hátrányelv lényegét három pontban foglalta össze:

1. minden kommunikáció (legalábbis általában) őszinte;
2. a szignálok költségesebbek, mint ahogy azt pusztán az információ-átvitel megbízhatósága indokolná;
3. a szignálok költségesebbek a rosszabb genetikai háttérrel rendelkező egyedek számára.

Zahavi és Grafen is úgy gondolja, hogy a hátrányelv minden típusú állati kommunikációra igaz: „Ha a természetben egy szignált látunk, akkor az biztos, hogy 'handicap'.” (Grafen, 1990).

A további vizsgálatok alapkérdése általában az volt, hogy igaz-e Grafen következtetése, és ha igen, akkor milyen feltételek mellett. Az első – és talán az egyik legfontosabb – eredmény Maynard Smith-től (1991) származik, aki egy igen egyszerű modell segítségével (Sir Philip Sidney game: SPS) – mely egyben a hátrányelv működését is demonstrálta – bebizonyította, hogy ha a kommunikáló felek között nincs konfliktushelyzet,

akkor a szignálnak nem kell költségesnek lennie. Maynard Smith (1991) modellje után több olyan cikk is megjelent, amelyben a szerzők a költségmentes, ámde őszinte kommunikáció lehetőségét vizsgálják konfliktushelyzetben. Egy egyszerű „szignál-válasz” modell (action-response game) segítségével ki lehet mutatni, hogy költségmentes szignálok evolúciósan stabilak lehetnek még akkor is, ha érdekellentét van a szignált adó és a szignált vevő egyed között. Ennek a modellnek az egyik sajátossága, hogy diszkrét tulajdonságokat, illetve diszkrét szignálokat feltételez. Ez nem tűnik túlságosan realiztikusnak, és felmerül a kérdés, hogy az eredmény mennyiben függ ezektől az egyszerűsítő feltevésektől (e modellnek illetve Maynard Smith SPS-játékának általános verzióját lásd Számadó, 1999). A következő fontos fejlemény a Carl T. Bergstrom és Michael Lachmann (1998) szerzőpáros nevéhez fűződik, akik kimutatták, hogy a költségmentes ún. „gyűjtő” (pooling) szignálok evolúciósan stabilak lehetnek folytonos modellek esetében is (ahol mind a tulajdonság, mind a lehetséges szignálok folytonosan változhatnak), feltéve, ha a szignált adó és a szignált vevő egyedek között *általában* nincs érdekellentét. A „gyűjtő” elnevezés azt a tényt takarja, hogy ebben az esetben eltérő tulajdonságokkal rendelkező egyedek adják ugyanazt a szignált, tulajdonképpen a közel hasonló egyedek egyforma szignált használnak. A költségmentes szignálok „térnyerése” azonban nem állt meg. Lachmann, Számadó és Bergstrom kimutatták (2001), hogy konfliktushelyzetben a költségmentes szignálok őszinték és evolúciósan stabilak lehetnek, még akkor is, ha az egyedek nem „gyűjtő” szignálokat használnak, feltéve, ha a szignálok költsége függ a szignált adó egyed releváns tulajdonságától.

Az eddig felsorolt modellek mind ún. aszimmetrikus kommunikációs helyzetekre vonatkoztak, ahol a szignált adó illetve a

szignált vevő egyednek eltérő választási lehetőségeik vannak (például párválasztás vagy szülő-utód kommunikáció). Azonban kiderült, hogy szimmetrikus helyzetekben (például agresszív kommunikáció) is lehet evolúciósan stabil költségmentes szignálokat használni az egyedek szándékainak őszinte kommunikációjára. E modellek értelmezése azonban nem volt egyértelmű, néhányan (köztük értelemszerűen Zahavi is) a hátrányelv megerősítéseként fogták fel. Ennek a félreértésnek a lehetőségét küszöbölte ki Szamadó (megjelenés alatt), amikor különböző költséggel rendelkező fenyegető pózok evolúciós stabilitását vizsgálta Magnus Enquist modelljének segítségével. Az eredeti modell költségmentes szignáljaihoz tetszőleges költséget hozzáadva, illetve levonva meg lehet nézni, hogy az így kapott szignálok evolúciósan stabilak-e a költségmentes szignálokkal szemben. Kiderült, hogy a költséges (handicap) fenyegető pózok nem evolúciósan stabilak, szemben az olyan pózokkal, melyek költségmentesek vagy ún. negatív költséggel bírnak, azaz a szignál funkción kívül még valamilyen más funkciót is ellátnak. Ennek következtében olyan fenyegető pózok elterjedését várjuk, melyek a fajra jellemző harci viselkedés első lépésének „kimerevített” változatai (ez a konklúzió egybevág számos etológiai megfigyeléssel). Ezzel egyrészt a fogadó fél tudára adják harci szándékaikat, másrészt felkészülnek a küzdelemre, ha a pusztá fenyegetés nem lenne elég. Az esetek többségében ez az első lépés a fajra jellemző „fegyverek” harcra kész állapotba helyezését jelenti, például íny felhúzása, szarvak leengedése, csáprágók felmutatása, stb. Az evolúciós stabilitást a szituációban rejlő kockázat garantálja, ugyanis ha az ellenfél is hasonló készültségbe helyezte magát, akkor már általában igen nehéz a megtorlás kockázata nélkül megszakítani az interakciót. Más szóval általában számítani kell arra, hogy a győztes fél

üldözni fogja a vesztes felet, s ebben mindig benne van a menekülő fél sérülésének kockázata.

Összegezve elmondhatjuk, hogy Grafen eredményei csak korlátozott feltevések mellett igazak: mindenekelőtt, ha nincs érdeellentét a kommunikáló felek közt, akkor a szignáloknak nem kell költségeseknek lenniük, azonban ezen túlmenően is sikerült kimutatni, hogy bizonyos feltételek mellett a költségmentes kommunikáció lehet evolúciósan stabil mind diszkrét, mind pedig folytonos modellek esetében. Természetesen a kulcskérdés itt is az, hogy lehet-e tesztelni az alternatív modellek predikcióit, illetve a már meglévő ismereteink mely modelleket támasztják inkább alá. Mielőtt erre rátérnénk, előbb meg kell ismerkednünk a szignálok és a szignálköltség különböző típusaival.

Szignálköltség – a szignálok típusai

Hogyan definiáljuk egy szignál költségét? „*A priori*”, azaz minden költség, ami a szignál előállításához szükséges; vagy pedig vegyük figyelembe a szignál következményeit is? Akkor sem könnyű a helyzetünk, ha az első variációhoz ragaszkodunk. Maynard Smith és David Harper (1995) ebben az értelemben kétféle költséget különböztet meg. Az első az a minimális ráfordítás, ami a szignál hatékony működéséhez szükséges, azaz ahhoz, hogy az üzenet egyértelmű legyen a fogadó fél számára (efficacy cost). A ráfordítás második fajtája a lehetséges csalók ellen véd, ha konfliktus van a két kommunikáló fél között. Ez a stratégiai költség (strategic cost). Első hallásra nem tűnik lehetetlennek, hogy a következményeket is a stratégiai költségek közé soroljuk, például a szignál felmutatásának kockázatát. Ezzel azonban rögtön két probléma adódik. Egyrészt nem könnyű megmondani, hogy mely események sorolhatóak a szignál következményei közé és melyek nem. A második – sokkal fontosabb – ellenvetés, hogy nemcsak negatív, hanem

pozitív következmények is lehetségesek. A pozitív következmények viszont negatív költséget jelentenek. Ez azt is jelentheti, hogy egy adott szignálnak összességében negatív költsége is lehet, ami ellentmond a hátrányelvnek. Viszont ez egyáltalán nem meglepő, ha figyelembe vesszük, hogy az állatoknak hosszú távon csak akkor éri meg egymással információt cserélniük, ha ebből átlagosan valamilyen hasznuk származik. Ez viszont azt jelenti, hogy a következmények figyelembevételével minden szignál negatív költséggel (pozitív következményekkel) jár a szignált adó egyedre, legalábbis átlagosan. Összességében elmondható, hogy a következményt csak akkor érdemes a szignálköltséghez sorolni, ha az ebből származó haszon vagy veszteség egyértelműen köthető az szignálhoz.

A kétféle költségnek megfelelően Maynard Smith és Harper (1995) három alapvető szignáltípust különböztet meg. (1) Első a „minimális szignál” (minimal signal), ahol a szignál költsége csak az első költségítípust foglalja magában. Ez csak akkor lehetséges, ha a kommunikáló felek közt nincs konfliktushelyzet. Ilyen a csoportkohéziót fenntartó szignálok zöme, mint például a téli cinegecsapatok halk cserregése. (2) A „költség-növelt” szignálok (cost-added signals) alkotják a második típust. Itt az árban már a stratégiai költség is benne van, ami a lehetséges csalás ellen véd. Klasszikus példa a pávakakasok tolldíszje, amely lerontja a kakasok röpképességét, viszont megbízhatóan jelzi fitnessüket. (3) A harmadik szignáltípus szintén használható konfliktushelyzetben, azonban itt a megbízhatóságot nem a stratégiai költség, hanem a szignál és a szignált adó egyed közötti fizikai kapcsolat biztosítja. Ez az „index”. Erre lehet példa a tigriseknek az a territóriumjelölési szokása, hogy fák törzseit kaparással jelölik meg, olyan magasan, amilyen magasan csak bírják. Az összefüggés nyilvánvaló. Nagyobb tigris magasabbra ér fel, csalini

nem lehet. Aki nem éri el az előtte jelölő állat kaparását, az jobb, ha nem is találkozik vele. A szignáltípusok nevét és a megbízhatóságuk okát az 1. táblázat foglalja össze.

Szignáltípus	Megbízhatóság oka
minimális szignál	azonos érdekek
Költség-növelt szignál	stratégiai költség
Index	fizikai kapcsolat

1. táblázat

Szignálköltség mérése

Zahavi elméletének legkézenfekvőbb tesztelése a természetben megtalálható szignálok költségének mérése lenne. Azonban az elméleti definíció problémáin túl számos gyakorlati problémával is szembesülni kell, mindenekelőtt a szignálköltség és a várható nyereség mérésének nehézségeivel.

Ennek következtében talán nincs is olyan terület, ahol egyértelmű konklúziókat lehetne levonni a szignálok öszinteségével és a szignálköltséggel kapcsolatban. A két, talán legjobban ismert kommunikációs témakör a párválasztás és a szülő-utód kommunikáció problémája. Itt helyszüke miatt csak az utóbival szeretnék részletesebben foglalkozni, a párválasztás igen kiterjedt irodalmának áttekintése külön cikket igényelne.

Szülő-utód konfliktus és kommunikáció

A szülő-utód kommunikáció alapvető paradoxona, hogy habár a szülők érdeke a fiókák támogatása, a támogatás szintjében alapvető érdekellentét van a két fél között. A fiókák mindig többet akarnak, mint amennyit a szülők hajlandóak lennének a fiókákra áldozni (Trivers, 1974). Ebből következik, hogy a szülő-utód kommunikációban az öszinteség ugyanolyan probléma, mint bármely más kommunikációs területen, ahol érdekellentét van a kommunikáló felek között. Egy, a Zahavi-féle hátrányelven alapuló játékelmé-

leti modell szerint a fiókák által használt szignálok költségesebbek, mint azt az információközlés hatékonysága indokolná. E pluszköltség alapvetően két forrásból eredhet. Egyrészt lehet ún. „produkciós költség”, azaz a fiókák olyan energiatöbbletet fordítanak a szignálok előállítására, amit máshol is felhasználhatnának. Másrészt a pluszköltség eredhet külső forrásból is, ez elsősorban a megnövekedett predációs kockázatot jelenti, ami a fiókák hangos kéregetésének lehet az eredménye. Mindkét típusú költség mérésére történtek kísérletek, meglehetősen ellentmondásos eredményekkel.

Az energetikai költség kimutatását célzó első kísérletek eredményei azt mutatták, hogy a fiókák napi energetikai szükségleteihez viszonyítva ez a költség nem magas (Leech – Leonard, 1996). Habár az oxigénfogyasztás szintje (ami indikátora egy adott állat energiafelhasználásának) megemelkedik a kéregető viselkedés folyamán, a kéregetés rövidsége miatt az össz-energiatöbblet elenyésző a napi energiaigényhez képest. Talán még ennél is fontosabb, hogy a szignálintenzitás növelésének energiaigénye kisebb, mint az egy „adag” táplálékból származó várható energianyereség. Ezért a korai kísérletek alapján azt a következtetést lehetett levonni, hogy a produkciós költség semmiképp nem biztosíthatja kommunikáció őszinteségét. Ezzel szemben a Rebecca Kilner és munkatársai (2001) által elvégzett kísérlet azt mutatja, hogy mégiscsak van szignifikáns energetikai költsége a fiókák kéregető viselkedésének. A fiókák manipulációjával kimutatták, hogy a társaiknál intenzívebben kéregető fiókák súlyvesztése nagyobb, mint a kevésbé intenzíven kéregető fiókáké, illetve hogy az intenzíven kéregető fiókák súlygyarapodása a kéregetést követő huszonnégy órában kisebb volt, mint társaiké. Az előző kísérletekkel kapcsolatban Kilnerék megjegyzik, hogy „A kéregetés költségét nem lehet úgy megmérni, hogy a

fiókák saját maguk választhatják meg a kéregetés intenzitását” (azaz a költség méréséhez mindenképpen manipulációs kísérletek kellene). Ehhez azonban azt még mindenképpen hozzá kell tenni, hogy ez a költség csak a nyolcnapos fiókáknál volt szignifikáns, az ennél fiatalabb vagy idősebb fiókák esetében nem. Így ez a költség nem adhat általános magyarázatot a szülő-utód kommunikáció őszinteségére, hiszen a nyolc napnál fiatalabb és idősebb fiókák is megbízhatóan jelzik szükségleteiket a szülők felé.

A predációs költség kimutatására irányuló kísérletek szintén ellentmondásos eredményeket hoztak. Csak földön fészkelő madárfajok esetében sikerült kimutatni, hogy a fiókák hangos kéregetése szignifikánsan növeli a fészkek kifosztásának valószínűségét. Ez azt jelenti, hogy védett helyeken fészkelő madárfajok esetében a predációs költség nem használható fel a szülő-utód kommunikáció őszinteségének megmagyarázására.

Összességében azt lehet mondani, hogy a szülő-utód kommunikáció paradoxona továbbra is fennáll. A meglévő érdekellentét ellenére a fiókák megbízható információt közölnek szüleikkel, de a kutatók nem találtak olyan általánosan érvényes szignálköltséget, amely képes lenne ezt megmagyarázni.

Konklúzió

Bár a Zahavi-féle hátrányelv jelentős szerepet tölt be az állati kommunikáció őszinteségének megmagyarázásában, nem tekinthető olyan általános érvényűnek, ahogyan azt Zahavi és később Grafen állította. Játékelméleti modellezés segítségével sikerült kimutatni, hogy ha nincs érdekellentét a kommunikáló felek közt, akkor a szignáloknak nem kell pluszköltséget tartalmazniuk, továbbá hogy a felek közt fennálló érdekellentét esetében is elképzelhető – bizonyos feltételek mellett – költségmentes szignálok használata. A szülő-utód kommunikációról

rendelkezésünkre álló adatok sem támasztják alá egyértelműen Zahavi álláspontját. Ezen túlmenően, a természetben előfordulhatnak ún. kevert stratégiát használó, evolúciósan stabil állapotok is, azaz olyan populációk, ahol az egyedeknek csak egy része őszinte, vagy ahol minden egyed egy adott valószínűséggel csal (lásd: Számadó, 2000). Ezekben az esetekben a csaló egyedek gya-

korisága és fitnessze közt fennálló negatív visszacsatolás tartja fenn az őszinteség adott szintjét a populáción belül, és nem a szignálok megnövekedett költsége, mint ahogy azt Zahavi jósolta.

Kulcsszavak: *csalás, hátrányelv, konfliktushelyzet, szignálköltség, pávakakas, szülőutód konfliktus*

IRODALOM

- Bergstrom, Carl T. – Lachmann, Michael (1998): Signaling among Relatives. III. Talk Is Cheap. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. **95**, 5100-5105.
- Grafen, Alan (1990) Biological Signals as Handicaps. Journal of Theoretical Biology. **144**, 517-546.
- Krebs, John R. – Dawkins, Richard (1984): Animal Signals: Mind-reading and Manipulation. In: Krebs, John R. – Davies Nicholas B. (eds.) *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. 2nd ed. Blackwell Scientific Publication, Oxford. 380–402.
- Lachmann, Michael – Bergstrom, Carl T. (1998): Signalling among Relatives II: Beyond the Tower of Babel. Theoretical Population Biology. **54**, 146-160.
- Lachmann, Michael – Számadó Szabolcs – Bergstrom, Carl T. (2001): Cost and Conflict in Animal Signals and Human Language. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. **28**, 13189-13194.
- Leech, Susan – Leonard, Marty (1996): Is There an Energetic Cost in Nestling Tree Swallows. Proceedings of the Royal Society of London Series B. **263**, 983-987.
- Kilner, Rebecca (2001): A Growth Cost of Begging in Captive Canary Chicks. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. **98**, 11394-11398.
- Maynard Smith, John (1982): *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge: Cambridge University Press, Cambridge
- Maynard Smith, John (1991): Honest Signalling: The Philip Sidney Game. Animal Behaviour. **42**, 1034-1035.
- Maynard Smith, John – Harper, David G. C. (1995): Animal Signals: Models and Terminology. Journal of Theoretical Biology. **177**, 305-311.
- Pomiankowski, Andrew (1987): Sexual Selection: The Handicap Principle Does Work - Sometimes. Proceedings of the Royal Society of London Series B. **231**, 123-145.
- Számadó Szabolcs (1999): The Validity of the Handicap Principle in Discrete Action-Response Games. Journal of Theoretical Biology. **198**, 593-602.
- Számadó Szabolcs (2000): Cheating as a Mixed Strategy in a Simple Model of Aggressive Communication. Animal Behaviour. **59**, 221-230.
- Számadó Szabolcs (megjelenés alatt) Threat Displays Are Not Handicaps. Journal of Theoretical Biology.
- Trivers, Robert L. (1974): Parent-offspring Conflict. American Zoologist. **14**, 249-264.
- Zahavi, Amotz – Zahavi, Avishag (1997): *The Handicap Principle*. Oxford University Press, New York, Oxford