



EVOLUCIJA
DRUŠTVENOSTI

priređili Josip Hrgović i Darko Polšek

|

Evolucija društvenosti

**Priredili Josip Hrgović
i Darko Polšek**

Izdavač: Naklada Jesenski i Turk
Za izdavača: Mišo Nejašmić
Grafički urednik: Mario Ostojić
Naslovnica: Božesačuvaj
Tisak: Zrinski d. d., Čakovec
www.jesenski-turk.hr

Evolution društvenosti

uredili
Josip Hrgović i Darko Polšek

Naklada Jesenski i turk
Zagreb, 2004.

Kako i zašto životinje žive u skupinama?

Zoran Tadić

Pogledamo li životinje oko sebe, vidjet ćemo da se, između ostalog, razlikuju po tome žive li same ili u većim ili manjim skupinama. Tako sve mačke, osim lavova, žive same. Psi su društvene životinje i rijetko se u prirodi mogu naći solitarni psi. Među pticama postoje vrlo velike razlike. Mnoge žive same, ali mnoge i u velikim skupinama. Golubovi selci (*Ectopistes migratorius*), koji su istrijebljeni u prvoj polovici 20. stoljeća, pojavljivali su se u tako velikim jatima da su zastirali nebo. Danas ih, nažalost, više nema.

Svakome tko vidi golema gnjezdilišta malih plamenaca (*Phoenicopterus minor*) na lužnatom jezeru Natron u Tanzaniji, zastaje dah, jer se na njima može naći i do 10 000 ptica. A na čitavom jezeru obično se gnjezdi nekoliko milijuna ptica. Prvo pitanje koje se ljudima nameće kada ih vide jest: “Zašto se takva množina ptica ‘nabila’ na tako malen prostor? Zar ne bi bilo bolje da se svaki par gnjezdi sam ili barem na nešto većoj udaljenosti od drugog para?” I zaista, što “tjera” plamenice, blune, pingvine da se skupljaju u velikom broju na malom gnjezdišnom prostoru? Zašto lavovi žive u čoporu, a leopardi (i ostale mačke) usamljeno?

Da bismo saznali kako je evoluiralo društveno ponašanje životinja, moramo poznavati temeljne ekološke čimbenike koji su doveli do evolucije društvenosti odnosno solitarnosti. Većina istraživanja provedenih do danas pokazuje da su količina hrane i razina predacije dva temeljna ekološka čimbenika koji utječu na veličinu skupine. Životinje koje ne žive u skupinama (tzv. solitarne životinje) često brane neke resurse odnosno čine ih nedostupnima pripadnicima iste vrste. Ali, to čak čine i neke životinje koje žive zajedno. Stoga je pitanje koje se postavlja pred životinje: “Živjeti zajedno?” komplementarno pitanju: “Živjeti sam?” A koje su zapravo koristi od života u skupini?

Povećana budnost i smanjenje frekvencija napada grabežljivaca

Većina grabežljivaca oslanja se na iznenađenje i koristi se napadom iz zasljeđe. Ako informacija o grabežljivcu dođe do potencijalne žrtve dovoljno rano, ona će primijeniti različite antipredatorske mjere te će napad vjerojatno biti promašen. Za to postoje i vrlo pouzdani eksperimentalni podatci. Golub je često plijen jastreba (*Accipiter gentilis*). Međutim, jastrebov lovni uspjeh značajno se smanjuje ako napadne veće jato golubova. Više očiju ranije spazi napadača, pa golubovi polijeću dok je jastreb još na velikoj udaljenosti (Kenward, 1978). Ako svaki golub u jatu povremeno pogleda oko sebe tražeći potencijalnog napadača, onda raste vjerojatnost da će, što je jato veće, u svakom trenutku neki golub pretraživati okoliš radi napadača, pa će jastreb ranije biti otkriven. Golub koji otkrije napadača, odmah polijeće, a drugi ga odmah slijede.

Način na koji se mijenja budnost u ovisnosti o veličini jata često ovisi o tome što pojedina životinja u skupini u svakom trenutku radi. Nojevi (*Struthio camellus*) provode manje vremena pretražujući okoliš radi napadača kada su u jatu nego kada su sami (Bertram, 1980), ali se ukupna budnost jata nešto povećava. Zbog toga svaka životinja u jatu provodi više vremena hraneći se i zaštićenija je od napadača nego u slučaju da se hrani sama. Povećanje budnosti jata u odnosu na jednu životinju može se predvidjeti ako se pretpostavi da svaka životinja u jatu podiže glavu i pretražuje okoliš radi napadača neovisno od drugih pripadnika jata. Ovakvo neovisno podizanje glava stvara nepredvidljiv slijed pretraživanja okoliša, pa je primjerice lavu nemoguće unaprijed predvidjeti na koliku će se udaljenost moći neopaženo približiti jatu nojeva. Neovisno podizanje glava bolje štiti nojeve od mogućeg napada nego bilo kakav predvidljivi oblik podizanja glava. Svaku primjenu predvidljivog odnosa pretraživanja okoliša radi napadača i hranjenja (npr. 1:2) lavovi bi mogli iskoristiti te lako promijeniti taktiku približavanja i napada.

Međutim, u skupini životinja u kojoj pojedine jedinke povremeno pretražuju okoliš radi napadača, mogu se pojaviti i problemi. Uzmimo da pred sobom imamo vrlo veliko jato nojeva te je u svakom trenutku nekoliko glava u zraku i pretražuje okoliš. Budnost tada dosiže gotovo 100%! Evolucijski promatrano, tada bi se isplatilo varati i stalno se hraniti, a nikad ne podizati glavu na pretraživanje. Varalica samo dobiva, a ništa ne gubi: budnost gotovo i nije narušena, a vrijeme koje bi proveo glavom “u zraku”, provodi glavom pri zemlji te dobiva dodatno vrijeme za hranjenje. Nažalost, još se uvijek ne zna kako se sprečava evolucija ovakvog varalice u jatu, ali moguće je sljedeće: iako je strategija naiz-

mjeničnog pretraživanja i hranjenja bez obzira na ponašanje drugih vrlo osjetljiva na upad varalice, u njezin evolucijski mehanizam možda je ugrađena i ova komponenta: jato može biti sastavljeno od jedinki koje ne pretražuju okoliš ako vide da okoliš ne pretražuju i njihovi susjedi. Ovakvo bi jato bilo zaštićeno od evolucije varalice u svojoj sredini (Puliam i sur., 1982). Međutim, činjenica je da, čak i kada postoje određene koristi od života u skupini, svaka će se jedinka pokušati ponašati tako da iz grupnog života izvuče više koristi nego drugi. U stadima Thompsonovih gazela jedinka koja pretražuje okoliš radi napadača, u trenutku napada u velikoj većini slučajeva preživi, tj. izvuče se iz opasne situacije (Fitzgibbon, 1989). Jedinka koja pretražuje okoliš, u tom slučaju ostvaruje izravnu korist, pa nema selekcije radi varanja.

Učinak “sebičnog krda”

Spomenuli smo da je život u skupini daleko od idealnog. Svaka jedinka pokušava maksimalno iskoristiti zajednički život za vlastitu korist. Promatrajući mnoge skupine životinja, možemo uočiti da se svaka jedinka u skupini ponaša vrlo sebično, ali da čitava skupina od toga ima koristi. Tako se npr. mnoge jedinke u skupini uvijek pokušavaju držati usred skupine, jer je to najsigurnije mjesto od napada. To je potaknulo poznatog evolucijskog biologa Williama Hamiltona da definira efekt tzv. sebičnog krda (engl. *selfish herd*) (Hamilton, 1971). U njemu se sve jedinke ponašaju vrlo sebično i pokušavaju iskoristiti sve resurse okoliša na štetu drugih jedinki u skupini, ali je ukupni učinak na skupinu uglavnom pozitivan.

Mnoga su istraživanja pokazala da se mnoge životinje u skupinama ponašaju po efektu sebičnog krda. Neke se životinje okupljaju u skupine samo kada su ugrožene od predatora. Punoglavci obične gubavice (*Bufo bufo*) zanimljiv su primjer. Oni stvaraju kompaktnije i gušće skupine u prisutnosti mirisa grabežljivca u vodi nego kada takvog mirisa nema. Okupljanje u jato u njih je antipredatorska taktika. Tijekom jednog pokusa ovi su punoglavci stavljeni u specijalni prostor u kojem su ih grabežljivci mogli vidjeti i napadati ih, ali ih nisu mogli uhvatiti. Pokazalo se da se broj napada po jedinki povećanjem jata smanjuje, ali se povećanjem jata povećava ukupni broj napada na njega (Watt i sur., 1997).

Zanimljivi su pokusi izvedeni i tijekom pokušaja dokazivanja da se neke životinje tijekom napada uvijek pokušavaju smjestiti u središte skupine, jer je tamo najsigurnije. Jens Krause habituirao je 14 klenića (*Leuciscus leuciscus*) na miris alarmnog feromona tako da više nisu reagi-

rali na njega. Alarmni feromon (tzv. *Schreckstoff*) je tvar koju u vodu ispuštaju preplašene i/ili ozlijeđene ribe. Na prisutnost tog feromona ribe vrlo burno reaguju i najčešće pokušavaju strelovito pobjeći od njegova izvora. U ovo je jato habituiranih riba stavljen jedan pijor (*Phoxinus phoxinus*). U normalnoj se situaciji pijor uobičajeno kretao u jatu klenića i, statistički promatrano, bio je jednako prisutan u svim njegovim dijelovima. Međutim, nakon dodatka alarmnog feromona, pijor je svoje tijelo pokušao približiti tijelu klenića i uvijek se postavljao tako da je u svakom trenutku maksimalno okružen njihovim tijelima (Krause, 1993).

Učinak razrjeđenja

Jedinke su u skupini sigurnije ne samo zato što lakše otkrivaju napadača nego i zato što se jedinkama smanjuje vjerojatnost da postanu žrtvom napada. Kada se jato srdela sastoji od 10.000 jedinki, vjerojatnost da pojedina životinja bude napadnuta i pojedena iznosi 1/10000 ili 0,0001%. Kako se skupina povećava, učinak razrjeđenja postaje sve izraženiji, a od povećane budnosti ima sve manje koristi (Dehn, 1990).

Učinak razrjeđenja vjerojatno pruža značajnu sigurnost životinjama, jer pomoću njega možemo objasniti neka čudna ponašanja, kao što je krađa mladunaca. Kada se sretnu dvije ženke noja koje imaju potomstvo, svaka pokušava ukrasti potomstvo od druge i uključiti ga u vlastito jato mladunaca. Ako čitavu situaciju promatramo s evolucijskog stajališta, krađa tuđih mladunaca se ne isplati, jer oni ne nose vaše gene. Ali, ako tuđe mladunce pomiješate sa svojima, onda se vašim mladuncima povećava vjerojatnost preživljavanja ako čitavo jato bude napadnuto. Poludivlje konje koji žive u Camargueu, močvarnoj delti na jugu Francuske, preko ljeta napadaju horde obada, pa se u to doba češće skupljaju u veća stada. Brojanjem broja obada po konju u većim i manjim stadima pokazalo se da su konji u većim stadima mnogo manje napadani (Duncan i Vigne, 1979).

Učinak zbunjivanja

Grabežljivci koji svoj napad usmjere na jednu životinju, mogu se zbuniti ako se istodobno suoče s nekoliko potencijalnih žrtava. Takvo zbunjivanje može trajati samo nekoliko sekundi, pa čak i kraće, ali uvijek pomaže napadnutoj životinji. Učinak zbunjivanja prvi je put opisan 1922. godine (Miller, 1922) na jatima malih ptica koje progoni jastreb. Pro-

učavajući predaciju na pticama, Robert Miller uočio je da kada neke ptice primijete da im se približava jastreb, one ostaju nepomične u zaklonu i sve zajedno ispuste zvuk koji zovemo zbunjivajuće glasanje. Izvor ovog zvuka vrlo je teško odrediti u prostoru. Tijekom ovih proučavanja jastrebovi su često pokazivali poteškoće u lociranju plijena te su se pokazali manje uspješni u napadu na takva jata u odnosu na napade na pojedinačne ptice. Što je pozornost raspoređena na više jedinki, veća je i mogućnost neuspješnog napada.

Učinak zbunjivanja je vjerojatno najvažniji razlog zašto se neke ribe okupljaju u velika jata. To je potvrđeno pokusima izvedenim početkom 1970-ih godina (Neill i Cullen, 1974). U tim je pokusima istraživan lovni uspjeh lignje (*Loligo vulgaris*) i sipe (*Sepia officinalis*) te štuke (*Esox lucius*) i grgeča (*Perca fluviatilis*). Lignja, sipa i štika lovci su iz zasjede, a grgeč najčešće progoni svoj plijen. Sva četiri predatora testirana su u napadu na jata koja su se sastojala od 1, 6 ili 20 jedinki. Sva četiri predatora pokazivala su smanjen lovni uspjeh kako se veličina jata povećavala. U lignje, sipe i štuke povećanje jata riba izazvalo je zbunjenost i ponašanje s elementima neuroze (nagli prilaz plijenu te još naglije odustajanje od napada). Grgeč je češće mijenjao cilj napada, a kada bi ga promijenio, započeo je napad uvijek od početne sekvence. U prirodi predatori postižu veći lovni uspjeh ako ograniče napad na jedinku koja se izdvojila iz skupine ili se po izgledu razlikuje od ostalih. Lavovi su u lovu uvijek uspješniji kada jednu jedinku uspiju odvojiti iz stada. Njihov je lov evoluirao u smjeru izdvajanja jedinke iz stada. Stado evolucijski odgovara tako što se sve jedinke drže zajedno koliko je to duže moguće (iako se sve ponašaju vrlo sebično). Lavovi će iz stada pokušati izdvojiti i jedinku koja se po nekim fizičkim značajkama razlikuje od ostalih (npr. po boji ili veličini) ili će progoniti životinju koja se po svojem ponašanju razlikuje od ostalih (npr. gravidne ženke ili ženke s mladuncima te bolesne jedinke). Jedan od načina obrane od takvog odabira jest da se jedinke u stadima razdvajaju po veličini te tako smanjuju mogućnost napada (Theodorakis, 1989).

Tjeranje grabežljivaca

Ponekad i plijen napadne grabežljivca. Ovakva obrambena taktika često uključuje ispuštanje specifičnih vidnih i zvučnih signala te čestu i brzu promjenu mjesta u prostoru, a sve zajedno kulminira napadima na grabežljivca.

Napade obično započinje jedna životinja, a nju najčešće ubrzo slijede i ostale. Izgleda da su životinje koje progone grabežljivca u trenutku tjeranja podložnije napadu nego životinje koje ne progone grabežljivca, iako se o tome mogu naći suprotna mišljenja (Curio i Regelmann, 1986; Hennesy, 1986). Funkcije tjeranja grabežljivca različite su. Tjeranje može zbuniti grabežljivca te ga odvratiti od napada, bilo čistom agresivnošću većeg broja napadača bilo slanjem signala da je uočen već u početku samog napada. Tjeranje može poslati i važne signale drugima, posebice rođacima, koji iz samog postupka tjeranja mogu naučiti koja je životinja opasna (Curio, 1978). Većina istraživanja provedenih do sada pokazuje da tjeranje grabežljivca nije čin koji izvodi kooperativna skupina životinja čiji je cilj zaštita same skupine. Tjeranje je zapravo sebično ponašanje koje se izvodi da bi se zaštitilo one iz čijeg će se kasnijeg ponašanja izravno profitirati. Ono je evoluiralo da bi se zaštitilo sebe, svoje potomstvo i svoje rođake (Shields, 1984; Tamura, 1989).

Optimalna veličina skupine

Do sada smo vidjeli da postoje mnoge prednosti i nedostaci života u skupini, a svaki od njih više je ili manje primjenjiv na neke životinje. Golubovi, konji i nojevi ne okupljaju se u skupine iz istih razloga, ali to mogu učiniti iz jednog ili više već navedenih razloga. Život u skupini može im omogućiti zaštitu od grabežljivaca, sigurniji uzgoj potomaka, bolju zaštitu teritorija na kojem žive te bolju pokretnost jedinki. Međutim, život u skupini ima i neugodnih nedostataka. U skupinama se lakše šire zarazne bolesti, ponekad se javlja kanibalizam i spolna nevjera među partnerima. No, život u skupini ipak je za neke evolucijski prihvatljiv. Da nije, tijekom evolucije potpuno bi nestao. Teoretski promatrano, morala bi postojati idealno optimalna skupina životinja. Kakva je to skupina? To je skupina u kojoj je broj životinja tolik da sve jedinke maksimalno koriste sve resurse okoliša i imaju maksimalan *fitness*. Međutim, u prirodi ne postoje takvi “Darwinovi demoni”. Broj životinja u nekoj skupini obično je rezultat različitih ekoloških čimbenika i selekcijskog pritiska koji djeluje na tu skupinu. A kako se naša spoznaja o prednostima i nedostacima skupnog života mogu iskoristiti da se predvidi optimalan broj životinja u skupini?

Zanimljivo je da postoji vrlo malo istraživanja koja istodobno procjenjuju koristi i nedostatke skupnog života radi procjene ima li veća ili manja skupina nekih životinja veći ili manji *fitness*. Jedan od rijetkih radova tog tipa potječe iz sredine 80-ih godina 20. stoljeća, a izveden je na

jednoj vrsti lastavica (*Hirundo pyrrhonota*) u Nebraski u SAD-u. Skupni život, kao što smo već spomenuli, ima svojih nedostataka. U ovom slučaju to su brojni paraziti u gnijezdu koji sišu krv (Brown i Brown, 1986). U većim je kolonijama i broj parazita po gnijezdu veći, što se negativno odražava na veličinu ptica u gnijezdu – više parazita u gnijezdu, manja masa ptica određene starosti. Da bi se ustanovilo utječu li paraziti u gnijezdu na masu ptica, neka su gnijezda insekticidom pokusno očišćena od parazita. Primijećeno je da ptici u njima brže rastu i povećavaju masu nego ptici u gnijezdima koja nisu čišćena.

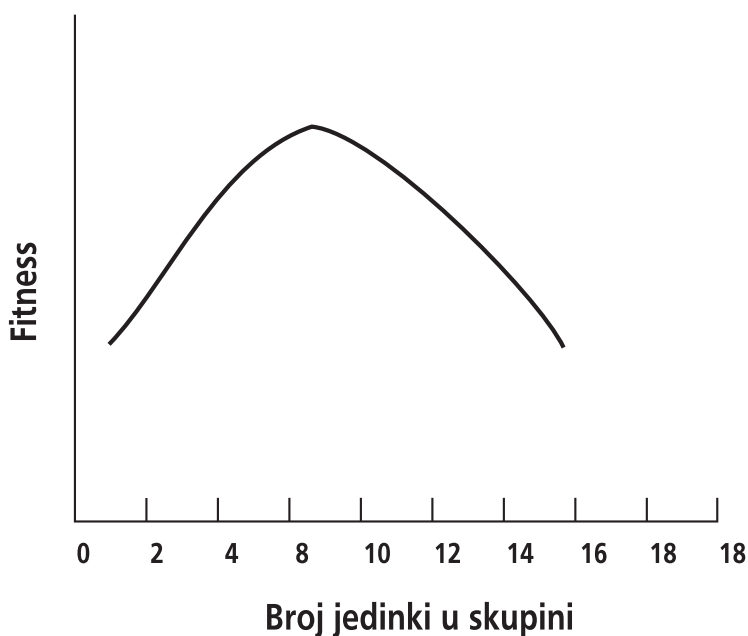
Osim nedostataka, život u skupini ima i svojih koristi. Broj kukaca koje roditelji donose svojim potomcima varira od situacije do situacije. Neki roditelji donesu velik broj kukaca slijepjen u volji u kuglu slinom (kugla je veća), a neki donesu manji broj (kugla je manja). Primijećeno je da ptice koje nisu bile uspješne u prethodnom lovu, u 75% slučajeva slijede druge ptice, dok ptice koje su uspješne slijede druge ptice samo u 17% slučajeva. Ptice koje su u prethodnom lovu uspješne, slijedene su u 44% svojih lovova, a one koje nisu uspješne, slijedene su samo u oko 10% svojih lovova. Prema tome, da ste ta vrsta lastavice i neuspješni u lovu, slijedili biste nekog i vrlo je vjerojatno da biste tada bili mnogo uspješniji. To je prednost života u skupini.

Kakav je odnos prednosti i nedostataka skupnog života u većim i manjim kolonijama ovih ptica? Uočeno je da ako se insekticidom očiste sva gnijezda u nekoj koloniji, ptici u većim kolonijama brže rastu: oni u kolonijama koje su imale oko 400 ptica bili su oko 1,5 g teži od ptica koji su rasli u kolonijama koje su imale oko 10 ptica. Da bi se uklonila mogućnost da su ptici u većim kolonijama veći zato što se one slučajno nalaze blizu boljih mjesta za hranjenje, neke su velike kolonije pokusno smanjene. Pokazalo se da su ptici u tim kolonijama rasli manjom brzinom, koja je bila karakteristična za rast ptica koji žive u manjim kolonijama. Prema tome, brz rast ptica u većoj koloniji posljedica je boljeg traženja hrane, što je, pak, posljedica kopiranja ponašanja uspješnih lovaca. Također su uspoređene brzine rasta ptica u kolonijama različitih veličina koje nisu očišćene insekticidima. Pri tome su ispitani pozitivni učinak poboljšanog traženja hrane i negativni učinak parazitizma. U ovom slučaju nije bilo korelacije između veličine kolonije i brzine prirasta: svi su ptici rasli jednakom brzinom. Iz ovog se može zaključiti da se pozitivni i negativni učinci života u skupini poništavaju. Pa, postoji li onda optimalna veličina kolonije u ovih lastavica? Znanstvenici su tijekom spomenutih istraživanja, kao mjerenu veličinu, uzimali masu desetog dana nakon izlijeganja. To je samo “jedna strana medalje”. Da su možda mjerili drugu veličinu, npr. broj mladunaca koji izlete iz gni-

jezda, priča bi možda bila sasvim drukčija. U koloniji ptica vladaju vrlo složeni odnosi, pa u obzir treba uzeti i mnoge druge čimbenike, kao što je intraspecifični parazitizam (Brown i Brown, 1988) koji zna biti vrlo raširen. Zbog toga je u ovom slučaju vrlo teško reći postoji li u ovih lastavica optimalna veličina kolonije.

Jesu li skupine optimalne veličine stabilne?

Richard Sibly je 1983. objavio članak u kojem dokazuje da se skupine životinja u kojima je broj jedinki optimalan, rijeko nalaze u prirodi. U ta-



kvu bi se skupinu isplatio ući svakoj solitarnoj jedinki, a tada bi se broj jedinki otklonio od optimalnog. Ta je situacija prikazana na sljedećoj slici:

Krivulja prikazuje odnos između individualnog *fitnessa* i veličine skupine. Optimalna veličina grupe pri kojoj je *fitness* najveći, jest sedam jedinki. Ako se skupini priključe jedinke koje se nalaze u blizini, tada se skupina povećava i *fitness* pada. U slučaju da se skupini pridruži sedam jedinki, *fitness* pada na vrijednost *fitnessa* koji ima skupina od jedne jedinke, odnosno solitarna životinja. Tada su nedostaci života u skupini po veličini jednaki onima u solitarne životinje i skupini se više ne

isplati postojati, odnosno isplativo je razbiti skupinu na manje skupine. No situacija tu nije baš tako jednostavna (Kramer, 1985). Skupina od 12 jedinki može se razbiti na dvije skupine od šest jedinki, jedna jedinka može migrirati te bi tako mogle nastati skupine od sedam i pet jedinki. Jedna bi jedinka tada mogla prijeći iz manje u veću skupinu, jer je osam ipak nešto bolje od pet (pokušajte ekstrapolirati krivulju!) itd. Završni ishod ovisi o obliku krivulje, a moguće je i nacrtati krivulje *fitnessa* koje rezultiraju optimalnom veličinom skupine. Ono što se želi naglasiti jest da se u prirodi češće mogu naći stabilne nego optimalne skupine, a često će skupine životinja biti nešto veće od optimuma.

Literatura

- Bertram B. C. R. (1980) "Vigilance and group size in ostriches", *Animal Behavior* 28: 278-286.
- Brown C. R., Brown M. B. (1986) "Ectoparasitism as a cost of coloniality in cliff swallows (*Hirundo pyrrhonota*)", *Ecology* 67: 1206-1218.
- Brown C. R., Brown M. B. (1988) "A new form of reproductive parasitism in cliff swallows", *Nature* 331: 66-68.
- Curio E., Regelman K. (1986) "Predator harassment implies a deadly risk: A reply to Hennesy", *Ethology* 72: 75-78.
- Curio E. (1978) "The adaptive significance of avian mobbing. I. Teleonomic hypotheses and predictions", *Ethology* 48: 175-183.
- Dehn M. M. (1990) "Vigilance for predators: Detection and dilution effects", *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26: 337-342.
- Duncan P., Vigne N. (1979) "The effect of group size in horses on the rate of attacks by blood – sucking flies", *Animal Behavior* 27: 623-625.
- Fitzgibbon C. D. (1989) "A cost to individuals with reduced vigilance in groups of Thompson's gazelles hunted by cheetahs", *Animal Behavior* 37: 508-510.
- Hamilton W. D. (1971) "Geometry for the selfish herd", *Journal of Theoretical Biology* 31: 295-311.
- Hennesy D. F. (1986) "On the deadly risk of predator harassment", *Ethology* 72: 72-74.
- Kenward R. E. (1978) "Hawks and doves: Factors affecting success and selection in goshawk attacks on wood-pigeons", *Journal of Animal Ecology* 47: 449-460.
- Kramer D. L. (1985) "Are colonies supraoptimal groups?", *Animal Behavior* 33: 1031.

- Krause J. (1993) "The effect of "Schreckstoff" on the shoaling behavior of the minnow: A test of Hamilton's selfish herd theory", *Animal Behavior* 45: 1019-1024.
- Miller R. C. (1922) "The significance of the gregarious habit", *Ecology* 3: 122-126.
- Neill S. R. St. J., Cullen J. M. (1974) "Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behavior of cephalopods and fish predators", *Journal of Zoology London* 172: 549-569.
- Pulliam H. R., Pyke G. H., Caraco T. (1982) "The scanning behavior of juncos: A game-theoretical approach", *Journal of Theoretical Biology* 95: 89-103.
- Shields W. M. (1984) "Barn swallow mobbing: Self-defence, collateral kin defence, group defence, or parental care?", *Animal Behavior* 32: 132-148.
- Sibly R. M. (1983) "Optimal group size is unstable", *Animal Behavior* 31: 947-948.
- Tamura N. (1989) "Snake - directed mobbing by the formosan squirrel *Callosciurus erythraeus taiwanensis*". *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24: 175-180.
- Theodorakis C. W. (1989) "Size segregation and effects of oddity on predation risk in minnow schools". *Animal Behavior* 38: 496-502.
- Watt P. J., Nottingham S. F., Young S. (1997) "Toad tadpole aggregation behaviour: Evidence for a predator avoidance function". *Animal Behavior* 54: 865-872.