

JERZY ANDRZEJ CHMURZYŃSKI

*Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN**Pracownia Etologii, Zakład Neurofizjologii**Pasteura 3, 02-093 Warszawa*LOTY BŁONKÓWEK JAKO ELEMENT MECHANIZMÓW POZNAWCZYCH
I WSKAŹNIK STANU INFORMACYJNEGO ZWIERZĘCIA

WSTĘP

Lot jest sposobem lokomocji uskrzydłonych owadów, to znaczy służy aktywnej zmianie lokalizacji osobników w przestrzeni. Wydaje się, że to stwierdzenie prezentuje całą prawdę o biologicznej roli lotu. Może dlatego, mimo niemałej liczby prac i książek dotyczących fizjologii, mechaniki i aerodynamiki lotów owadów (PRINGLE 1957, 1974), brak jest opracowań z pogłębioną analizą ich funkcji etologicznych — czy to osobniczych, czy też społecznych (np. informacyjnych). W niniejszych rozważaniach chciałbym właśnie zwrócić uwagę na informacyjny aspekt lotów owadów — i to tylko takich błonkówek-żądłówek (*Hymenoptera-Aculeata*), które mają gniazda, do których wielokrotnie wracają, jak pszczołowate (*Apoidea*) wraz z trzmielami (*Bombidae*), osowate (*Vespoidea*), grzebaczowate (*Sphecoidea*) lub nastecznikowate (*Pompiloidea*).

Dla lepszego zrozumienia przypomnijmy elementarne stwierdzenie cybernetyczne (WARTAK 1966), że informacja jest to czynnik redukujący niepewność o wyróżnionym stanie rzeczy, niepewność — której liczbowa miara jest odwrotnie proporcjonalna do logarytmu prawdopodobieństwa tego stanu. A więc tym więcej można o tym stanie zdobyć informacji, im mniej prawdopodobny jest to stan (CHMURZYŃSKI 1977).

Informacja (EKEŁ 1960) wywiera dwa ważne oddziaływania (GRENIEWSKI i KEMPISTY 1963). Po pierwsze, może sterować zasileniem, czyli energią i materią — dlatego niekiedy nazywanym „energomaterią” (MILLER 1969). W organizmach żywych jej ważną rolą jest sterowanie czynnościami życiowymi. Na przykład informacja chemiczna, w tym humoralna¹, rządzi różnymi procesami zarówno na poziomie molekularnym, komórkowym, jak i wyższym — organizmalnym;

Artykuł opracowano w ramach tematu statutowego Instytutu Nenckiego 6.09 na podstawie wykładu wygłoszonego w Instytucie dnia 19 lutego 1992 r.

¹ Tak się nazywa informację przenoszoną przez krążące we krwi substancje chemiczne, sterujące funkcjami organizmu; są to nie tylko hormony, ale też elektrolity i związki odżywcze — wpływające na przykład na poczucie pragnienia, potrzebę soli, poczucie sytości lub określonego głodu (cukrów, białek itp.).

sterowanie nerwowe jest ważnym skutkiem informacji zmysłowej, w tym eksterocepcji, czyli odbioru bodźców zewnętrznych (CARTHY 1958). Co etologa bardziej interesuje, rolą informacji w świecie zwierząt i ludzi jest sterowanie ruchami, między innymi wyrażającymi się w zachowaniu się (por. WARTAK 1966, SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989). Informacja wprowadza też w układy (także żywe) uporządkowanie i organizację. Wielkość uporządkowania można szacować w jednostkach informacji (por. GÓRSKI 1981, SCHRÖDINGER 1974, ŚCIBOR-RYLSKA 1974, DOŁĘGA 1991).

Drugim rodzajem możliwego oddziaływania informacji jest przetwarzanie przez nią innej informacji (ponieważ sama informacja może podlegać przetwarzaniu). Podręcznikowym przykładem takiego działania jest funkcjonowanie kalkulatora; przetwarzaniem informacji jest dokonywanie przekładu z jednego języka na inny, z jednego kodu na drugi — jak podczas odbierania bodźców, uczenia się, zapamiętywania, przechowywania informacji w pamięci, w myśleniu (np. rozumowaniu), a także w procesach jej przenoszenia — na przykład porozumiewania się organizmów żywych (GRENIEWSKI i KEMPISTY 1963).

LOTY ŻĄDLÓWEK A ICH ORIENTACJA

Postaram się wykazać dwie rzeczy:

- 1° że loty wielu żądlówek są jednym z nieodzownych sposobów zdobywania przez te zwierzęta informacji — oraz
- 2° że loty mogą wyrażać stan poinformowania zwierzęcia o środowisku.

Z dotychczasowych badań nad etologią pszczoły miodnej, *Apis mellifica* L. (por. RIBBANDS 1953, VON FRISCH 1965) wiadomo, że jeśli zwabimy robotnicę pszczoły lub samicę albo robotnicę osy właściwej (np. *Paravespula*) do karmnika (może nim być maleńki talerzyk do rozrabiania farb wodnych z kilkoma kroplami słodkiego płynu: miodu, soku, syropu) i ostrożnie nacechujemy ją kropką farby — choćby białym korektorem do maszynopisu — zaobserwujemy wówczas, że przed odlotem owad zatacza nisko nad miseczką i jej otoczeniem lot (określimy go przez *k*). Po pewnym okresie wstępnym, gdy już ustala się regularne wizyty błonkówki przy źródle pokarmu, (1) przenieśmy ją powoli podczas jedzenia na inne miejsce, odległe od poprzedniego o 1–1,5 m, po czym pozwólmy jej normalnie odbyć lot *k* i odlecieć. Zobaczymy, że w odpowiednim czasie nasz gość się pojawi w tym nowym miejscu (osa zapewne przedtem przeszuka także starą lokalizację karmnika). Teraz (2) odczekajmy około 10 wizyt (zajmie to zaledwie około 30 min, jeśli gniazdo jest niedaleko), aż robotnica przestanie odbywać lot *k* i zacznie „błyskawicznie” odlatywać do gniazda; po takim odlocie bez *k* — przenieśmy karmnik na nowe miejsce. Tym razem owad nie przyleci na nowe miejsce, lecz powróci na poprzednie, z którego odbywał loty *k*.

Drugi eksperyment jest trojaki. Każdy ze składających się nań testów polega na złapaniu w doświadczalnym, szklanym ulu lub przy nim pewnej liczby (*N*) — na przykład 30 — form doskonałych („dorosłych” — czyli *imagines*, l. poj. *imago*) robotnic pszczoły, indywidualnym oznakowaniu każdej z nich niezmywalną farbą na grzbietowej stronie tułowia (*notum*) i umieszczeniu w zamkniętej probówce — po czym należy je przenieść w zaciemnionym pojemniku na określoną

odległość od gniazda i tam uwolnić (zakładamy, że wszystkie owady są sprawne i odlatują). Test kończy obserwacja ula w celu rejestracji osobników, które pomyślnie powróciły, i obliczenie ich liczby (n) — oraz sporządzenie tabelarycznego protokołu podającego proporcję pomyślnych powrotów, to jest $P = n/N$. Najpierw postąpimy tak (a) z piastunkami czyli kilkudniowymi robotnicami, które opiekują się larwami wewnątrz ula i jeszcze nigdy nie wylatywały na zewnątrz. Możemy je wypuścić dowolnie blisko, na przykład 10 m od ula — i tak żadna z nich nie wróci do swego roju (LEHRER 1991)! Inny wynik da ten sam eksperyment, gdy (b) wykorzystamy doń doświadczone zbieraczki, to znaczy robotnice powyżej 20 dni życia imaginalnego (czyli w stadium owada doskonałego). W tym przypadku wszystkie owady wypuszczone na przykład 50 m od ula powrócą — zwykle z nektarem lub pyłkiem (VON FRISCH 1965). Jeszcze inną informację zdobędziemy (c) wypuszczając takie same grupy zbieraczek coraz dalej od ula, aż do odległości 8 km. Okazuje się, że począwszy od pewnej odległości granicznej — im dalej wypuszczone, w tym mniejszym procencie wracają (RIBBANDS 1953, por. GOULD 1986). O tym wiedział już ponad 140 lat temu J. H. FABRE (zob. CHMURZYŃSKI 1967), zaś 80 lat temu zgadywano, że powrót z bardzo daleka ($L \geq 2$ km) badanych przezeń samotnych pszczoł-mularek (*Chalicodoma muraria* F.) jest przypadkowy. Dziś na podstawie wyników UCHIDY i KUWABARY (1951) przypuszczamy (por. CHMURZYŃSKI i BARTOSZYŃSKI 1985), że poza strefą znaną o średnim promieniu R_0 pszczoły miodne i mularki lecą mniej więcej prostoliniowo w przypadkowym kierunku, co daje im szansę trafienia do gniazda równą

$$P = (\arcsin R_0/L): \pi. \quad [1]$$

Podobne efekty obserwujemy u wielu innych latających żądłówek — nie tylko u pszczoł samotnych czy socjalnych — ale też u os właściwych, kopulek (*Eumenedidae*) i różnych tak zwanych os: grzebaczowatych i nastecznikowatych.

Wyniki te nasuwają następujące wnioski:

1° latające żądłówki mają motywację powrotu zarówno do pokarmu, jak i do gniazda;

2° uczą się czegoś podczas lotów koło tych miejsc;

3° przy odnajdywaniu pokarmu czy gniazda korzystają z wyników owej nauki.

Należy przy tym dodać, że wiele owadów nawet nie mając gniazda wykazuje tendencję do przebywania w terenie, na którym przyszły na świat, tak jakby były do niego przywiązane (nazywamy to filopatrycznością), dzięki czemu wracają doń nawet samce osy grzebaczowatej wywiezione z tego obszaru (TENGŐ i współaut. 1990). Znamy klasę uczenia się, które tworzy więzy emocjonalne podmiotu z przedmiotem, nie wytwarza „automatycznych” związków między bodźcem a reakcją, lecz preferencję nośnika określonych cech stanowiących źródło określonych bodźców — mówiąc językiem mniej naukowym: prowadzi do „przywiązania” zwierzęcia czy człowieka do innego osobnika, rzeczy lub bliskiego otoczenia życiowego. Jest to wpajanie (ang. imprinting) i jego warianty — obecnie niekiedy nazywane uczeniem się wybiórczym (zob. GODZIŃSKA 1992). Korzystając z terminologii klasycznej (SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989) powiemy, że w przypadkach nas interesujących zachodzi wpajanie topograficzne.

KIEDY ZACHODZI UCZENIE SIĘ TOPOGRAFICZNE I CZEGO OWAD SIĘ
WÓWCZAS UCZY?

Szukając doświadczalnej odpowiedzi na pierwsze z tych pytań natrafiamy wśród błonkówek na dwie odmienne strategie czyli uwarunkowane genetycznie formy zachowania się (DOMINEY 1984); możemy więc podejrzewać, że rozwinęły się one niezależnie od siebie. Prawdopodobną przyczyną tego jest to, że stykamy się tu z dwiema różnymi sytuacjami etologicznymi.

W pierwszym przypadku mamy ewolucyjnie starsze żądłówki samotne — wśród których znajdujemy zarówno pszczołowate, jak i osy-kopułki oraz nastecznikowate i wiele grzebaczowatych. Są to z reguły owady filopatryczne. U tych gatunków formy doskonale pojawiają się z poczwarki samotnie (choć niekiedy w dużej liczbie), początkowo dużo latają w miejscu pojawu na żerowiska i właśnie wówczas zachodzi u nich wpajanie topograficzne. Jego efekt widać w tym, że po zakończeniu budowy i zaopatrywania w pokarm jednego gniazda — następne budują w obrębie swej „małej ojczyzny”. Oprócz tych lotów o motywacji pokarmowej obserwuje się u samic latanie pozornie bez celu, co się określa mianem „kąpieli słonecznej” (BISCHOFF 1927), a którą można traktować jako loty poznawcze, motywowane brakiem dostatecznej informacji o otoczeniu, co przez analogię do kręgowców nazwę ciekawością. Byłyby więc te loty przejawem zachowania się badawczego — znanego nawet u tak pierwotnych owadów jak karaczany (por. CHAUVIN 1966). A zachowanie się badawcze daje poznanie w wyniku uczenia się bez wyraźnej nagrody — „utajonego” (MANNING 1976) — w postaci uczenia się percepcyjnego (wg terminologii KONORSKIEGO 1969). Takie uczenie się daje znajomość świata. W efekcie samice są przywiązane do otoczenia, które dobrze znają.

Inaczej jest w przypadku zimujących samic młodszych ewolucyjnie latających żądłówek społecznych, jak trzmiele i osy właściwe. One podczas (1) lotu poszukiwawczego, to znaczy lotu odbywanego wiosną przez wyszlą z diapauzy zimowej samicę szukającą miejsca na założenie gniazda uczą się, zapewne w ramach uczenia się percepcyjnego, konfiguracji otoczenia gniazda — następnie zaś (2) w czasie lotów związanych z budową gniazda i jego aprowidowaniem uczą się topografii jego otoczenia, przy czym odnajdywane po powrocie gniazdo stanowi nagrodę — inaczej: „wzmocnienie”. Choć nie prowadzono specjalnych badań w tym kierunku — z faktu, że owad nie „woli” swego gniazda od innego, ale niejako „musi” do niego wracać, wolno chyba przypuszczać, że wraz ze znajomością otoczenia gniazda wytwarza się tu coś podobnego do instrumentalnej reakcji warunkowej. Ponieważ u wszystkich społecznych latających żądłówek gniazdo jest stałe co najmniej w ciągu jednego sezonu, osobniki nie muszą się później radykalnie przeuczać; wystarczy jedynie „douczenie się” doraźnie powstałych zmian sytuacyjnych — na przykład po deszczu, wichurze lub innych. Wyszle potem w gnieździe z poczwarek robotnice (3) uczą się otoczenia gniazda przy pierwszym wylocie; to odnosi się również do pszczół socjalnych, u których taki lot jest przez polskich pszczelarzy zwany „oblotem”. W wyniku tych procesów owady społeczne zapamiętują położenie gniazda i jego otoczenie. Owady społeczne są jednak w pierwszym rzędzie „przywiązane” do roju, a nie do gniazda jako

struktury zajmującej określone miejsce w środowisku: rojące się pszczoły, wierne „prawu dyspersji”, osiadają przecież niekiedy dość daleko od pierwotnego ula.

W przypadku źródła wiatku (u *Apis* wody, nektaru, pyłku, kitu pszczelego, zaś u *Vespidae* oprócz wody i pokarmu — także mięsnego — również celulozy do budowy plastrów) poznanie zachodzi zarówno w czasie lotu poszukiwawczego, jak i potem podczas odlotu z tego źródła i następnych lotów. Te dane są magazynowane w przestrzennej pamięci operacyjnej (BROWN i DEMAS 1994) na czas korzystania z danego źródła pożytku.

ZWIĄZEK LOTU OWADA Z POZNANIEM WZROKOWYM

Chcąc dokładniej stwierdzić, czego owad się uczy podczas wymienionych lotów, trzeba wpięrow wyjaśnić związek lotu owada z poznaniem wzrokowym.

Pierwsze wnioski narzuca uświadomienie sobie cech wzroku owada (GOLD-SMITH i BERNARD 1974, WEHNER 1981). Narządem wzroku są u niego oczy złożone (*oculi*)². Są one sztywno umocowane na głowie, z czego wynika to, że nieruchomy owad nie ma możliwości dokonywania nimi — tak jak ssaki — mikroskopijnych ruchów wodzących, tak zwanych skaningowych (w ograniczonym zakresie zastępuje je obracanie głową przez owada — również powodujące przesuwanie się obrazu na siatkówce, a tym samym zapobiegające znikaniu obrazu wskutek adaptacji oczu). Przy oglądaniu przedmiotów owad z tego samego powodu nie może wykonywać oczami właściwych ssakom i innym zwierzętom o ruchliwych gałkach ocznych — ruchów sakkadycznych („skaczących” po istotnych elementach oglądanego przedmiotu). Zamiast tego — owad oblatuje obserwowany wzorec czy przedmiot (GOULD 1984, WEHNER 1981) w taki sam sposób, jak my wodzimy wzrokiem wokół szczegółów obrazu. Szczególnie uporczywe oblatywanie konturów i „węzłowych” elementów wzorca wzrokowego przez takie żądłowki, jak pszczoły czy osy — jak to zarejestrowała lapidarnie mądrość ludowa w powiedzeniu „lata osa koło nosa” — wiąże się z tym, że jak to w 1933 roku stwierdziła Mathilde Hertz (zob. DEMBOWSKI 1950), w obserwowaniu kształtów pszczoła przede wszystkim zwraca uwagę na ich „rozczołkowanie” (co autorka określiła mianem „figuralnej intensywności”). Inna rzecz, iż ostatnio stwierdzono u pszczół także zdolność do rozróżniania tego, co ta autorka nazwała „figuralną jakością” (por. WEHNER 1981).

Konkludując możemy powiedzieć, iż dla zrozumienia sytuacji, a także — szerzej — dla uświadomienia istotnych różnic między nami (ssakami) a owadami jest konieczne zdanie sobie sprawy z tego, że lotność stanowi egzystencjalną cechę, różniącą od nas większość owadów. Tam bowiem, gdzie u nas gra rolę ruch oczu czy ruch manipulacyjny — u lotnych owadów z reguły wystąpi lot.

W niniejszym tekście lot nazywam „mechanizmem” jakiegoś procesu biologicznego, gdy jest niezastąpiony w jego realizacji, a nie wtedy, gdy odgrywa rolę, która mogłaby być osiągnięta przez inny czynnik. I tylko o takich lotach jako składnikach mechanizmów poznawczych żądłówek będzie dalej mowa.

² Oprócz oczu służących do widzenia kształtów i barw *imagines* wielu owadów (w tym much i żądłówek) mają na czole lub ciemieniu 1–3 przyoczek (*ocelli*); ich rola jest wszakże inna — nie są one narządami wzroku lecz fotorecepcji, czyli odróżniania natężenia oświetlenia.

JAK LOT SŁUŻY ZDOBYWANIU INFORMACJI TOPOGRAFICZNEJ PRZEZ BŁONKÓWKĘ?

Problemem tym zająłem się przed laty (CHMURZYŃSKI 1964a) w związku z wieloletnimi badaniami nad orientacją przestrzenną osy grzebaczowatej, wardzanki-żądlicy, *Bembix rostrata* (L.) (ważniejsze z moich wyników omówili m.in. CAMPAN i BEUGNON 1989, EVANS 1966, SCHÖNE 1980, WEHNER 1981). Wykazałem wówczas, że u samicy wardzanki jest faktycznie zrealizowana teoretyczna korelacja między maksymalną prędkością ($v_{\max}$) i minimalną wysokością ($h_{\min}$) lotu nad podłożem z jednej strony, a zdolnością rozdzielczą (θ) i krytyczną częstotliwością migotania jej oczu (F_{kryt}) — z drugiej (krytyczna częstotliwość migotania oka, F_{kryt} jest to taka częstotliwość, począwszy od której wzwyż poszczególne błyski światła zlewają się we wrażenie światła ciągłego). θ wyznaczyłem z anatomii oka na podstawie wzoru $\theta = 2\varphi$, gdzie φ jest kątem dywergencji ommatidiów w danym obszarze oka złożonego, ponadto szacując obserwacyjnie $v_{\max}$, zaś F_{kryt} eksperymentalnie metodą stroboskopową (migających pionowych pasków). Pamiętajmy, że szybko latające dniem owady (wśród nich nasze żądłowki) mają oczy tak zwane „szybkie”, o wysokiej krytycznej częstotliwości migotania, $F_{\text{kryt}} =$ około 160–300 Hz (por. DETHIER 1963).

Podstawą były dwa teoretyczne założenia:

- 1° że owad ma tendencję lecenia tak, by być we wzrokowym „komforcie informacyjnym” — i
- 2° że osiąga go wówczas, gdy widzi elementy podłoża.

Z tych założeń wynika, iż owad nie powinien lecieć z maksymalną prędkością $v_{\max}$ na niższym pułapie od takiego minimalnego $h_{\min}$, z którego jeszcze może rozróżniać obiekty odległe od siebie w płaszczyźnie prostopadłej do kierunku widzenia o najmniejszą dostrzegalną przezeń odległość (tzw. *minimum separabile*), $d_{\min}$. Wartość $d_{\min}$ można łatwo wyliczyć trygonometrycznie ze zdolności rozdzielczej oka θ [w stopniach: deg], opierając się na odległości obserwowanego obiektu od oka h ; wynosi ona (wszędzie w nawiasie [] podaję miana):

$$d_{\min} = h \cdot \operatorname{tg} \theta \quad [m = m \cdot m/m] \quad [2]$$

Prowadzi do tego nieskomplikowane rozumowanie. Gdy sobie wyobrazimy owada lecącego nad oświetlonym deseniem z elementami odległymi o $d_{\min}$ (np. wzdłuż pasiaka z poprzecznymi paskami o tej szerokości), prosty namysł pokazuje, że taki lot daje owadowi doznanie rytmicznych bodźców optycznych, a ich częstotliwość zależy zarówno od liniowej odległości (czy wielkości) tych elementów d , jak i prędkości lotu v oraz pułapu lotu h . Jeśli Czytelnik sobie przypomni własne wrażenia z jazdy przy oknie pociągiem (chodzi o takie, podczas których utknął wzrok nieruchomo w dali, a nie wodził nim za przedmiotami!), bez zbędnych obliczeń sobie uświadomi, że bliższe przedmioty „migają” szybciej od dalszych — przy ich jednakowych rozmiarach (np. grubości pni drzew). Przypomni też sobie, że przy dużej prędkości najbliższe przedmioty się „rozmywały” w postać szarej smugi, co znaczy, że następstwo czasowe mignięć pochodzących od poszczególnych pni drzew było większe od krytycznej częstotliwości migotania F_{kryt} oka człowieka (która wynosi około 16 Hz przy niezbyt jasnym oświetleniu). Zatem „bezpieczną” prędkość maksymalną przy najmniejszych dostrzegalnych

wzrokowo detalach i określonych czasowych parametrach wzroku wyraża formuła:

$$v_{\max} = F_{\text{kryt}} \cdot d_{\min} \quad [m/s = 1/s \cdot m], \quad [3]$$

a zatem — podstawiając [2] do [3] — otrzymujemy:

$$v_{\max} = F_{\text{kryt}} \cdot h \cdot \operatorname{tg} \theta \quad [m/s = 1/s \cdot m \cdot m/m] \quad [4]$$

Teraz już wystarczy postawić pytanie: na jakiej minimalnej wysokości nad ziemią ($h_{\min}$) może lecieć z maksymalną prędkością ($v_{\max}$) owad o danych, właściwych sobie wartościach F_{kryt} oraz θ ?

Odpowiedź otrzymamy dla $h_{\min}$ z przekształcenia równania [2] w

$$d_{\min} = h_{\min} \cdot \operatorname{tg} \theta \quad [m = m \cdot m/m]; \quad [2a]$$

— jest mianowicie:

$$h_{\min} = \frac{d_{\min}}{\operatorname{tg} \theta} \quad [m = \frac{m}{m/m}], \quad [2b]$$

zaś z zależności [3] — wynika, że

$$d_{\min} = \frac{v_{\max}}{F_{\text{kryt}}} \quad [m = \frac{m/s}{1/s}]; \quad [3a]$$

po podstawieniu [3a] do [2b] dowiadujemy się zatem, że

$$h_{\min} = \frac{v_{\max}}{F_{\text{kryt}} \cdot \operatorname{tg} \theta} \quad [m = \frac{m/s}{1/s \cdot m/m}, \text{ co się skraca do } m]. \quad [5]$$

Wracając do prędkości — z przekształcenia tego równania można wreszcie otrzymać formułę:

$$v_{\max} = F_{\text{kryt}} \cdot h_{\min} \cdot \operatorname{tg} \theta. \quad [4a]$$

Obserwacja pokazuje, że wardzanka nie korzysta z pełnego *continuum* prędkości lotów, ale używa jakby „biegów”. W interesujących nas sytuacjach obserwujemy przede wszystkim lot „wolny” $v_{\max} \approx 1,5 \text{ m/s}$ na pułapie $h \approx 15 \text{ cm}$ oraz lot „prędki” $v_{\max} \approx 3,5 \text{ m/s}$ na pułapie $h \approx 30 \text{ cm}$. Z naszych obliczeń wypływa ważna konkluzja: h i v realne zgadzają się z przewidywaniami wynikającymi z θ i $F_{\text{kryt}} = 165 \text{ Hz}$ oczu wardzanki: wartości teoretyczne wynoszą odpowiednio $v_{\max} = 1,6 \text{ m/s}$ dla pułapu $h = 15 \text{ cm}$ i $v_{\max} = 3,3 \text{ m/s}$ dla pułapu $h = 30 \text{ cm}$. Skoro tak, to owad ten w locie na wysokości 15 cm przyglądając się podłożu — może rozróżniać elementy oddalone o 1 cm, a z wysokości 30 cm — o 2 cm. To samo dotyczy zresztą i boków, w których może mijać kłosa traw (zwł. kostrzewy owczej, *Festuca ovina* L., przewyższającej szczotlicę siwą, *Corynephorus canescens* P. B.). Tu $\theta = 3^\circ 45'$, skąd łatwo wyprowadzić interesujące nas wartości. Warto zauważyć, iż obserwowany niekiedy nad ścieżkami i „łysinkami” w trawie niski lot „błyskawiczny” ($v_{\max} \approx 8 \text{ m/s}$) — pozwala wardzance teoretycznie na rozdzielanie wzrokowe odległych od siebie choć o 5 cm rosnących po bokach źdźbeł traw w odległości co najmniej 80 cm od lecącej.

CZEGO BŁONKÓWKA SIĘ UCZY Z DAŁA OD GNIAZDA?

W kontekście tak zwanej orientacji dalekiej są dwie podstawowe możliwości: że owad zapamiętuje (1) kurs i odległość lub (2) „mapę” okolicy (GOULD 1986).

W istocie nie ma tu jednej strategii, wspólnej dla wszystkich latających żądłówek, lecz jak się wydaje, zachodzi tu dychotomia podobna do tej, jaką obserwowaliśmy podczas próby odpowiedzi na pytanie, kiedy zachodzi uczenie się topograficzne. Choć i tu w zasadzie znajdziemy przeciwstawienie owadów społecznych większości samotnych, osobiste obserwacje w powiązaniu z opublikowanymi eksperymentami etologicznymi nad różnymi żądłówkami latającymi (por. RABAUD 1927, WEHNER 1981) pozwalają dokonać podziału na dwa typy behawioralne owadów w oparciu o to, czy dalszą trasę (1) pokonują lotem na niskim pułapie (do 5–50 cm nad ziemią) czy (2) na wysokim (300–400 cm nad ziemią). Jednakże grupy form należących do tych typów behawioralnych nie pokrywają się w pełni z tamtymi, które wyodrębniliśmy dla wyjaśnienia, kiedy zachodzi uczenie się topograficzne błonkówek. To świadczy o niezależnym ewoluowaniu obu właściwości.

Owady, które w obie strony, od i do gniazda, latają na ogół nisko — do nich należą nastecznikowate i niektóre grzebaczowate, jak wardzanka i pszczołki (szczyrkliny, *Ammophilae*) — korzystają z detali topograficznych, wyróżniających się i dostatecznie trwałych elementów naziemnych, stanowiących dla nich znaki orientacyjne (nabieżniki). Pokazuje to wynik doświadczenia Baerendsa ze szczyrkliną polną, *Ammophila campestris* Latr. (zob. WEHNER 1981), jak i moje badania nad wardzanką (CHMURZYŃSKI 1964b). Taka nawigacja terestryczna może być zupełnie sprawna: choć w drodze „tam”, po łup lub na żer, lot odbywa się chaotycznie „z kwiatka na kwiatek”, to w drodze powrotnej owad integruje trasę, skracając ją do niemal prostoliniowej — co obserwuje się nawet u nielotnych mrówek (FRANCEWICZ 1980, WEHNER i WEHNER 1986). W konsekwencji takie owady zapewne uczą się nie mapy terenu, lecz wykorzystywania dla swej orientacji w otoczeniu znaków orientacyjnych skojarzonych z przemierzonymi już określonymi trasami (DYER 1991). Już SCHRÖDER (1929) przypuszczał powstawanie u owadów serii przestrzennych obrazów wzrokowych prowadzących do gniazda. Razem więc z uczeniem się czysto percepcyjnym takie powroty do gniazda z dużych odległości mogą, jak sądził THORPE (1963), dać swego rodzaju oczekiwanie czy antycypację gniazda — podobną do tej, którą można zaobserwować u szczyrkliny poszukującej odłożony upolowany łup, która nie zwraca uwagi na leżące opodal inne martwe owady. Nie dziwi nas przeto, że w miarę rozszerzania pola oblotów rośnie pole orientacji owada, w którym ze stuprocentową pewnością potrafi wrócić do gniazda. Zachodzi przy tym, tak jak u mrówek (CHAUVIN 1966) integracja drogi, to znaczy każdorazowo owad odbywa daną trasę po drodze skracającej się z czasem do trajektorii prostoliniowej.

Niekiedy obserwuje się, że i wardzanka wraca do domu lecąc wysoko; z grzebaczowatych zwykle się tak zachowuje taszczyń (*Philanthus triangulum* F.) i osmyki (*Cerceris* Latr.). Jest to jednak typowe przede wszystkim dla takich żądłówek społecznych, które wracają szybkim lotem (do 8 m/s) na pułapie około 4 m — jak pszczoły i osy właściwe. Jak to wykazał już w 1926 roku Wolf (zob. WEHNER 1981) u pszczoły miodnej, w takiej sytuacji owad nie opiera się już na naziemnych nabieżnikach, lecz podstawową rolę odgrywa nawigacja zliczeniowa (por. CHMURZYŃSKI 1964b). Polega ona na utrzymaniu kursu według jakiegoś kompasu (u naszych błonkówek: słonecznego) i oszacowaniu przebytej drogi zmęceniem mięśniowym (może też — wysoko rozwiniętym u nich — poczuciem

czasu). Gdy słońce nie jest widoczne bezpośrednio, jego położenie jest ekstrapolowane z obserwowanego na błękitnie nieba wzorca polaryzacji światła (por. VON FRISCH 1965, SCHÖNE 1980). Oczywiście, w sytuacji gdy słońce albo błękit nieba nie jest widoczny — pszczoły rekonstruuja Kompasowy kierunek ze znaków orientacyjnych (MENZEL i współaut. 1990). Oczywiście i tu ważną rolę odgrywa integracja przebywanej „tam” drogi.

ORIENTACJA BLISKA

Jako orientację bliską określamy proces nawigacji w sytuacji, gdy zwierze może już dostrzec cel, na przykład gniazdo. Jest ona oparta na uczeniu się topograficznym, które zachodzi podczas oblatywania otoczenia gniazda — opisywanego już bardzo dawno temu (por. FABRE 1948, SCHRÖDER 1929).

U tych owadów, jak również u innych latających wysoko, lot ma przebieg podobny do lotu wychodzącej po raz pierwszy z ula pszczoły-robotnicy. Natychmiast po wyjściu owad obraca się głową do ula (co MIRIAM LEHRER 1991 nazwała *TBL* od ang. turn-back-and-look behaviour czyli „odwróć się i spójrz”) i w tym położeniu unosi się parę sekund w różnych kierunkach (VON FRISCH 1967). Następnie zatacza parę półkoli, by potem obrócić się głową naprzód, zatoczyć wokół ula szereg krzywych wznoszących, a nawet rozwijających się do $r = 2-3$ m — i odlecieć. Jest to tak zwany lot orientacyjny (*k*). Wracając po 3-7 min. pszczoła-nowicjuszka odbywa tak zwany lot rozpoznawczy (τ), który trwa 1-3 min. (por. VON FRISCH 1967). Ponieważ powrót już za pierwszym razem zachodzi bezbłędnie, mamy tu do czynienia z uczeniem się jednopróbowym! Następne loty prowadzą do redukcji długości i trwania lotu orientacyjnego (LEHRER 1991). U mrówek lotowi orientacyjnemu odpowiadają wykonywane pieszo tak zwane krzywe Turnera (por. RAMADE 1968).

Nieco odmiennie przebiega zachowanie się po wyjściu z norki owada gnieżdżącego się w ziemi i zamykającego norkę, odbywającego niskie loty orientacyjne (*k*) i rozpoznawcze (τ) (por. ZEIL 1993). Tu przed odlotem owad co chwilę podlatuje na sekundę lub dwie na wysokość 3-5 cm, by po zamknięciu norki zacząć odbywać bardziej rozwinięty lot wznoszący się do 20-30 cm (jedynie osmyki, które norki nie zamykają, lecą — jak pszczoła — do paru metrów wzwyż).

Istotną biologiczną różnicą między oboma tymi typami etologicznymi żądłówek jest to, że pierwsze (jak osy właściwe, trzmiele, pszczoły) mają stałe gniazdo — chociażby na jeden sezon, podczas gdy te drugie zmieniają gniazda po każdorazowym zaaprowidowaniu larwy.

Niestety, nie dysponujemy wynikami symetrycznych doświadczeń u przedstawicieli obu tych grup; u pszczoły miodnej badano udział τ i *k* przy karmniku, podczas gdy u osy grzebaczowatej — wardzanki — doświadczenia prowadzono przy gnieździe.

Pierwsze wyniki dotyczące uczenia się pszczoły podczas pobierania pokarmu otrzymała w 1931 roku Elżbieta Opfinger (zob. w DEMBOWSKIM 1950). Szklana szalka z syropem stała na podstawce szklanej, pod którą mogła podkładać barwne papiery. Podczas przylotu (τ) był on niebieski (N), w czasie jedzenia neutralny — szary (■), zaś przed odlotem związanym z lotem *k* zmieniano go na

żółty (Ż). Po tresurze stawiano puste szalki na wszystkich trzech barwach tresurowych i zliczano ich wybór:

po warunkach doświadczalnych przy karmniku:	przyłot (τ)	je	odlot k
	N		Ż
wybór barw (2 razy) wyniósł:	39	: 0	: 1
	58	: 0	: 1.

Zapamiętanie barwy pod karmnikiem zachodziło więc prawie wyłącznie podczas lotu rozpoznawczego (τ). Wszelako GROSSMANN (1970) wykazał, że kolor jest zapamiętywany także przy odlocie (k) od karmnika. Gdy cel był pomarańczowy (Pom) w ciągu całej wizyty, w teście sprawdzającym pszczoły zdecydowanie preferowały Pom nad nietresurowy niebieski (N), podczas gdy osobniki tresowane metodą Opfinger na Pom w podłożu przy przylocie, zaś N przy locie orientacyjnym (k) — w teście sprawdzającym wykazały tylko umiarkowaną preferencję: Pom > N. Sprawę badał następnie MENZEL (1968), który zaobserwował uczenie się barwy wprowadzonej także w czasie, gdy pszczoła jadła. Później jednak (jego wyniki omówił GOULD 1982) doszedł do wniosku, że cech miejsca karmienia, a zwłaszcza barwy, pszczoła się uczy tylko podczas przylotu (τ), natomiast pobliskie znaki orientacyjne zapamiętuje wzrokowo głównie w czasie lotu orientacyjnego (k). Po 6 latach (GOULD 1988) przychylił się już do poglądu, iż nauka pobliskich znaków orientacyjnych zachodzi zarówno w czasie τ jak i k . COUVILLON i współautorzy (1991) skrytykowali poglądy GOULDA (1982) i MENZLA o czasie uczenia się różnych cech karmnika i jego otoczenia. Poglądowi MENZLA i współautorów (1990), że „znaki wzrokowe z bezpośredniego otoczenia źródła pokarmu są zapamiętywane tylko „podczas przylotów” w przeciwieństwie do „większych przedmiotów, które są parę metrów od tego źródła” — sprzeciwiają się bowiem zarówno wyniki GOULDA (z 1988), jak i ich własne. Ich zdaniem uczenie się kształtów zachodzi zarówno przy przylocie, jak i podczas odlotu. Do podobnych wniosków doszła Miriam Lehrer (por. COLLETT i LEHRER 1993); dane te jej zdaniem sugerują, że u pszczoły miodnej obserwujemy: (1) warunkowanie „prospektywne” w czasie przylotów (lotów rozpoznawczych, τ); (2) warunkowanie współczesne w czasie żerowania (por. COUVILLON i współaut. 1991) — oraz (3) warunkowanie wsteczne przy odlotach (lotach orientacyjnych, k).

Podobną ewolucję danych i poglądów obserwujemy w odniesieniu do kwestii, kiedy zachodzi uczenie się otoczenia norki u wardzanki. VAN IERSEL (1975) uznał, że *Bembix rostrata* uczy się otoczenia norki tylko podczas lotów orientacyjnych, k . Jednakże z jego doświadczeń — polegających na pomiarze czasu τ i k w wyniku zastosowanego przy norce zakłócenia — wynikało również, że zakłócenia takie powodowały też wydłużenie się τ , co z kolei sugeruje możliwość jakiegoś udziału lotów rozpoznawczych w uczeniu się otoczenia norki.

Mimo ogromnych trudności metodycznych udało mi się przeprowadzić pomyślnie kilka pilotowych doświadczeń tresurowych na tym samym gatunku (nie opubl.) wykorzystujących lot rozpoznawczy (τ) do nabywania informacji (tj. uczenia się). Ich wyniki potwierdzają fakt ujawniający się już podczas moich pierwszych prac nad orientacją przestrzenną samic wardzanki w pobliżu gniazda, iż ona niejednakowo wykorzystuje różne cechy otoczenia gniazda — co

w przypadku taszczyzna stwierdzili w 1938 Tinbergen i Kruyt, a u innej grzebaczowatej, piaskówki — Baerends w 1941 (zob. WEHNER 1981). W badaniach nad orientacją przestrzenną pszczoły miodnej w sytuacji „celu” (np. karmnika) znajdującego się na poziomej płaszczyźnie w otoczeniu znaków orientacyjnych — a więc takiej właśnie, z jaką wymienione grzebaczowate mają do czynienia przy rozpoznawaniu otoczenia gniazda — od dłuższego czasu toczy się eksperymentalna dyskusja na temat tego, czego w istocie owad się uczy: parametrów (tzn. odległości i relacji między przedmiotami), czy całościowych obrazów (GOULD 1984) wraz z oceną liczby znaków orientacyjnych (CHITTKA i GEIGER 1995a, b). Na podstawie swoich doświadczeń z wardzanką mogę stwierdzić, że w pobliżu gniazda wykazuje ona tendencję do oparcia się o konfigurację znaków orientacyjnych poznawanych głównie podczas lotu orientacyjnego (k), ale również przy przylocie do gniazda (t), przy czym — jak wszystkie błonkówki — wykazuje całościowe spostrzeganie tak zwane postaciowe (por. CHAUVIN 1966). Jemu owad zawdzięcza lokalizowanie norki w stosunku do leżącej przy niej rozwidlonej gałązki; jej obroty powodują nawet zmianę położenia osy względem stron świata (CHMURZYŃSKI 1964b). Z drugiej wszakże strony, jak stwierdził van Iersel, wardzanka może wykorzystywać do orientacji przy gnieździe widok dostatecznie zróżnicowanego horyzontu.

LOTY „EMOCJONALNE”

Rozważając biologiczną rolę lotów rozpoznawczych i orientacyjnych żądłówek — nie zastanawialiśmy się dotychczas nad tym, „skąd” one się biorą. Już w 1925 r. CHRISTOPH SCHRÖDER (1929) zauważył, że gdy obraz pamięciowy otoczenia wejścia do ula lub jego położenia nie zgadza się z aktualnym obrazem percepcyjnym — to pszczoła na „różniczkę pobudzenia” reaguje ruchami kompensacyjnymi („próbowaniem”, τ). Używając innej terminologii, możemy powiedzieć, że lot taki odbija stan informacyjny osobnika, a dokładniej: stan jego niewiedzy. Poświadcza to LEHRER, która zauważyła (1991), że lot *TBL* — stanowiący, jak wiemy, wstępny etap lotu orientacyjnego (k) i który normalnie wygasając spada do wartości $k = 2$ s najpóźniej po siódmej wizycie — pojawia się ponownie po zakłóceniu, przy czym jest szczególnie długotrwały, gdy „zadanie wzrokowe” jest trudne, a także gdy sytuacja przy przylocie różni się od tej przy odlocie. Dokładnie to samo obserwuje się u wardzanki, gdzie lot orientacyjny k zależy od charakteru otoczenia gniazda i od stopnia dezorientacji przy powrocie do gniazda — przy czym pojawia się on nie tylko wtedy, gdy „nowość” przy gnieździe pozostanie, ale nawet gdy zakłócenia usunięto po wejściu owada do gniazda (VAN IERSEL 1975 i obserwacje własne). Powstała przed odlotem zmiana przy gnieździe rzadko bywa zauważana przez owada, toteż zazwyczaj nie wyzwała lotu orientacyjnego k (obserwacje własne).

Tego samego rodzaju zakłóceniom podlega lot rozpoznawczy (τ) — i to zarówno wówczas, gdy owad wychodząc zobaczył zmiany powstałe podczas jego pobytu w norce, jak i wtedy, gdy zmiany takie zaszły pod jego nieobecność, już po jego odlocie. W tym drugim przypadku wzrost czasu trwania τ jest efektem wielkości zmiany, to znaczy stosunku zaszłej zmiany do tego, co pozostało nie zmienione.

Przykładowo dodanie wokół norki w promieniu 15 cm pięciu kamieni o średnicy 6 cm każdy — w środowisku o obfitej trawie wywoła niewielkie zaburzenie lotów, podczas gdy ta sama zmiana przy norce znajdującej się na nagim piasku spowoduje tak wielkie zakłócenie, iż τ może być uznany za „nieskończony” (owad może w ogóle nie znaleźć norki; wówczas pojawiają się „kopania poronne”, o których dalej).

Van Iersel stwierdził niejaką współzależność k i τ , choć tylko zależność k od zakłócenia jest regularna. To pozwala na wykorzystanie pomiarów czasu k w badaniu hierarchii jakości znaków orientacyjnych wykorzystywanych przez owada do orientacji bliskiej: im bardziej wybijający się jest znak orientacyjny, tym większe wydłużenie czasu k spowoduje.

Podsumowując możemy stwierdzić:

1° Loty błonkówek mogą odzwierciedlać albo poziom niewiedzy owada, albo poziom rozbieżności między informacją zakodowaną w pamięci i aktualnie dostępną — przy czym

2° ich długotrwałość jest wprost proporcjonalna do zakłócenia.

Zakłócenie jest jakby większym stresem dla owada od prostej niewiedzy: wówczas lotom (które bywają szczególnie gwałtowne) mogą towarzyszyć inne reakcje ruchowe, jak na przykład poronne kopanie samiczki w różnych miejscach w pobliżu gniazda, którego nie potrafiła znaleźć po zakłóceniu jego wyglądu po jej odlocie. Jest to podobne do takich oznak u ssaków, które się powszechnie uznaje za behawioralny komponent emocji: wystarczy tu sobie przypomnieć popiskiwanie i podskakiwanie z radości (także psa), różne nie skoordynowane ruchy w stanie „zdenerwowania” człowieka (na które zwracał moją uwagę Renard Korczyński, inf. ustna) i podobne.

Zazwyczaj w neurobiologii i etologii przesadnie akcentuje się powiązanie emocji z popędami, a przecież w psychologii określa się ją jako „stan organizmu wywołany zakłóceniem równowagi w stosunkach z otoczeniem [...] korzystnej lub niekorzystnej dla organizmu, odzwierciedlający stosunek danego osobnika do działających bodźców” zewnętrznych lub wewnętrznych (SZEWCZUK 1979). U człowieka „w skład stanu emocji wchodzi specyficzne doznania przedmiotowe” (SZEWCZUK 1979), które mogą dotyczyć też dyskomfortu zmysłowego. O subiektywnych stanach w odniesieniu do wyższych kręgowców biolog może tylko wysuwać przypuszczenia (por. KONORSKI 1969). Jednakże składowa subiektywna emocji jest w dość wysokim stopniu skorelowana zarówno z reakcjami behawioralnymi, jak i z wegetatywnymi (SZEWCZUK 1979). Wiadomo zaś, że występują one i u owadów, na przykład w postaci przyspieszenia akcji serca u muchy pod wpływem awersyjnych bodźców węchowych (ANGIOY i współaut. 1987); znana jest też śmierć karalucha ze stresu (EWING 1967). Koniecznie wszakże należy mieć na uwadze, że pojęcie emocji, podobnie jak pojęcie popędu właściwe dla ssaków — może być zastosowane do bezkręgowców pierwotnoglobowych w sensie tylko analogicznym, jako konstrukt teoretyczny, dogodny do rozważań teoretycznych: ich układy nerwowe są bowiem tworam analogicznymi a nie homologicznymi do układu kręgowców (por. SADOWSKI, CHMURZYŃSKI 1989). Z tymi zastrzeżeniami wydaje mi się interesujące przywołać tu próbę formalizacji cybernetycznej pojawiania się „negatywnej” (tj. nieprzyjemnej) emocji $-E$, dokonanej

przez Pawła W. Simonowa (OBUCHOWSKI 1975). W nieco zmodyfikowanej wersji można ją przedstawić następująco.

Potraktujemy negatywną emocję, $-E$, jako napięcie wyrażające a) braki informacji, to jest jako matematyczną funkcję niepewności (N) koniecznej do zaspokojenia potrzeby (odchylenia od stanu równowagi, czyli motywacji), na przykład do dobrego poznania położenia gniazda — oraz b) osiaganej adekwatnej informacji (I), to jest takiej, która redukuje ową potrzebę (będzie nią np. ogląd terenu). Pamiętając, że jednostką informacji jest bit, przyjmijmy, że P jest współczynnikiem wprost proporcjonalnym do siły potrzeby (motywacji), o mianie $\frac{1}{2}$ bit. Wówczas zależność — nie mającej miana — emocji od potrzeby i od różnicy obu informacji (dla $0 \leq I \leq N$) wynosi wg Simonowa:

$$E = -P \cdot (N - I), \quad [6]$$

a więc gdy $N > I$, to jest w źle poinformowanym układzie (np. kiedy osobnik przyswoił sobie mniej informacji o otoczeniu gniazda niż go potrzebował), $(N - I) > 0$,

skąd $-P \cdot (N - I) < 0$, a więc $E < 0$, czyli jest $-E$,

natomiast po zaspokojeniu potrzeby — czyli po zdobyciu informacji o wartości $I = N$,

$$-P \cdot (N - I) = 0, \quad E = 0, \quad \text{to jest emocji nie będzie.}$$

Jeśli przez analogię przyjmijmy u naszych żądłówek stan niedoinformowania związanego z położeniem gniazda (np. zaburzenie jego otoczenia) jako $-E$, wówczas pojawienie się lotów k i τ wydaje się być zjawiskiem podobnym do nerwowego macania ziemi tu i ówdzie przez człowieka, który upuścił klucz na ciemnych schodach. Takie macanie w końcu prowadzi do znalezienia zguby — dobrego „poinformowania układu”, $I = N$, wobec czego $E = 0$. Nieco podobnie działają loty zdezorientowanych żądłówek — z tym, że wyraźnie nie redukuje ich samo znalezienie gniazda, ale nabycie dobrej znajomości jego otoczenia. Loty — w świetle poprzednich rozważań — w miarę ich wykonywania dostarczają owej potrzebnej informacji (I) w procesie uczenia się. Mamy więc, jak się wydaje, sprzężenie między lotami jako wyrazem niedoinformowania owada i ich rolą jako mechanizmu zdobywania informacji — wg paradygmatu:

$\left. \begin{array}{l} \text{brak} \\ \text{lub} \\ \text{niezgodność} \end{array} \right\} \text{informacji} \Rightarrow \text{loty} \Rightarrow \text{nabywanie informacji} \Rightarrow \text{likwidowanie niepewności} \Rightarrow \text{redukcja lotów}$

Moje (nie publ.) wyniki pilotowych doświadczeń nad osami właściwymi z gatunków *Paravespula vulgaris* L. i *P. germanica* F pokazują, że τ i k wiążą się właśnie z redukcją niepewności. Pokazały one wykładnicze wygasanie obu tych rodzajów lotów przy kolejnych odwiedzinach miseczki-karmnika — zarówno gdy była pełna syropu przy wytwarzaniu topograficznego odruchu warunkowego, jak i podczas ostrego wygaszania — kiedy syrop został przez osę wypity.

KONKLUZJE

Dotychczasowe rozważania nasuwają pogląd, że loty błonkówek nie tylko pełnią rolę lokomocijną związaną z różnymi zadaniami życiowymi — jak zdoby-

wanie pokarmu, łupu dla larw czy innego pożytku, jak znakowanie terytorium godowego przez samce trzmieci, seksualny pościg za samicą, czy ucieczka przed wrogami, ale że są one istotnym składnikiem procesów poznawczych.

Zgodnie z zaproponowanym przeze mnie na początku określeniem, są one „mechanizmem poznania”, gdyż — wobec braku możliwości wodzenia wzrokiem przez nieruchome zwierzę (co charakteryzuje ssaka) — owad może oglądać teren lub rzeczy tylko w locie. Loty owadów zależą od stanu informacyjnego osobnika: ich wystąpienie, a także długość i „energiczność” lotu jest wprost proporcjonalna do braku dostatecznej informacji lub stopnia zakłócenia przez czynniki zewnętrzne — przy czym wydaje się możliwe traktowanie takiego zakłócenia jako brak dobrego poinformowania. W tych warunkach lot odgrywa szczególną rolę jako behawioralny mechanizm uczenia się topograficznego, choć i loty odbywane przy innych okazjach służą gromadzeniu informacji — w toku uczenia się nazywanego tradycyjnie utajonym i/lub percepcyjnym.

Jest zagadnieniem otwartym przed badaczami błonkówek społecznych, czy lot nie może odgrywać roli w porozumiewaniu się tych owadów, podobnie do postulowanej przez badaczy mrówek (por. RAMADE 1968, WILSON 1979) tak zwanej kinopsji, czyli „zarażania” aktywnością pod wpływem wzrokowej obserwacji innej ruchliwej mrówki. Czy nie może werbować owadów do miejsca, w którym gromadzą się inne z tego samego gatunku, podobnie jak to jest choćby u naszych gołębi.

Autor pragnie wyrazić podziękowanie Koleżance Ewie Godzińskiej za jej konstruktywną krytykę maszynopisu i liczne poprawki, dzięki którym tekst zyskał na jasności.

FLIGHT OF HYMENOPTERA AS AN ELEMENT OF COGNITIVE MECHANISMS AND AN INDICATOR OF THE INFORMATIVE STATE OF THE ANIMAL

Summary

Apart from being a locomotor mechanism, flights of philopatric (i.e., locality attached) insects belonging to *Hymenoptera-Aculeata* also play multifold important informative roles.

Such motion enables an insect to maintain continual vision of its static surrounding by shifting its elements across the ommatidia, and thus preventing fading of visual image due to adaptation of retinal cells (rhabdoms), which takes place in motionless individuals. When flying, an insect can therefore discriminate between visual patterns.

Moreover, it seems to be justified to claim that a flight may express a deficit of information necessary for the homeostatic state of the flying aculeate hymenopteran. This point has been so far neglected. Literature data and author's own observations indicate that two kinds of flight are employed in uncertainty situations, such as first departure from the nest (or food source) and return to it, or a disturbance of the surroundings of the target. These are 1) orientation flights, appearing when the insect is leaving the nest or a permanent food source, and 2) recognition flights — when the insect is returning to it. On the other hand, numerous data indicate that these flights may act as means of gathering information about the locality of the nest or food source, thus reducing informative uncertainty: the duration of both kinds of flight is as a rule steadily reduced during successive visits to an unchanged nest or food source. In the latter case, the author's unpublished experiments with wasps (*Paravespula* spp.) prove that such a decrease takes place both when there is a steady plenitude of newly discovered food and when the food is exhausted.

LITERATURA*

- ANGIOY A. M., BARBOSSA T., CRNJAN R., LISCIA A., PIETRA P., 1987. *Reflex cardiac response to various olfactory stimuli in the blowfly, Protophormia terraenovae*. Neurosci. Lett. 81, 263–266.
- BISCHOFF H. 1927. *Die Biologie der Hymenopteren*. J. Springer Verl. Berlin, ss. VII+598.
- BROWN M. F., DEMAS G. E., 1994. *Evidence for spatial working memory in honeybee (Apis mellifera)*. J. comp. Psychol. 108, 344–352.
- CAMPAN R., BEUGNON G., 1989. *Spatial memories and cognition in insects*. Etologia 1, 63–86.
- CARTHY J. D., 1958. *An Introduction to the Behaviour of Invertebrates*. G. Allen and Unwin, London, ss. XI+380.
- CHAUVIN R., 1966. *Życie i obyczaje owadów*. PWN, Warszawa, ss. 246.
- CHITTKA L., GEIGER K., 1995a. *Honeybee long-distance orientation in a controlled environment*. Ethology 99, 117–126.
- CHITTKA L., GEIGER K., 1995b. *Can honey bees count landmarks?* Anim. Behav. 49, 159–164.
- CHMURZYŃSKI J. A., 1964a. *Some remarks on the optics of the Bembex rostrata (L.) eye (Hymenoptera, Sphegidae)*. Zool. Polon. 13 (1963), 111–135.
- CHMURZYŃSKI J. A., 1964b. *Orientacja przestrzenna latających błonkówek*. Przegl. zool. 8, 119–137.
- CHMURZYŃSKI J. A., 1967. *Badania Jean-Henri Fabre'a nad orientacją przestrzenną latających żądłówek w świetle obecnych poglądów*. Przegl. zool. 11, 101–114.
- CHMURZYŃSKI J. A., 1977. *W poszukiwaniu istoty życia*. [W:] T. ZABŁOCKA, (red.), *Organizm — jednostka biologiczna*, wyd. 2. Wyd. Szk. i Ped., Warszawa, 5–66.
- CHMURZYŃSKI J. A., BARTOSZYŃSKI R., 1985. *A model of random search for a familiar area by philopatric animals and its etho-ecological implications*. 19th Int. Ethol. Confer., Toulouse, August 24–September 2, 1985, 2, 414.
- COLLETT T. S., LEHRER M., 1993. *Looking and learning: A spatial pattern in the orientation flight of the wasp Vespula vulgaris*. Proc. R. Soc. Lond. B 252, 129–134.
- COUVILLON P. A., LEIATO T. G., BITTERMAN M. E., 1991. *Learning by honeybees (Apis mellifera) on arrival at and departure from a feeding place*. J. comp. Psychol. 105, 177–184.
- DEMBOWSKI J., 1950. *Psychologia zwierząt*, wyd. 2. „Czytelnik”, Warszawa, ss. XII+367.
- DETHIER V. G. 1963. *The Physiology of Insect Senses*. Methuen, London - J. Wiley, New York, ss. IX+266.
- DOLEGA J. M., 1991. *Znak-język-symbol. Z podstawowych zagadnień komunikacji*. Wyd. ATK, Warszawa, ss. 157.
- DOMINEY W. J., 1984. *Alternative mating tactics and evolutionary strategies*. Am. Zool., 241, 385–396.
- DYER F. C. 1991. *Bees acquire route-based memories but not cognitive maps in a familiar landscape*. Anim. Behav. 41, 239–246.
- EKEL J., 1960. *Teoria informacji* (1, 2). Psych. wychow., 17, 194–202, 315–325.
- EWING L. S., 1967. *Fighting and death from stress in a cockroach*. Science 155, 1035–1036.
- EVANS H. E., 1966. *The Comparative Ethology and Evolution of the Sand Wasps*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., ss. XVI+526.
- FABRE J. H., 1948. *Z życia owadów*, wyd. 3. „Wiedza”, Warszawa, XI+230.
- FRANCEWICZ L. I., 1980. *Zróżnicowany analiz przestrzennych u naszekomych*. Naukowa Dumka, Kiew, ss. 288.
- FRISCH K. von 1965. *Tanzsprache und Orientierung der Tiere*. Springer, Berlin, ss. VIII+580 (wyd. ang.: *The Dance Language and Orientation of Bees*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1967, ss. XIV+565).
- GODZIŃSKA E., 1992. *Neuroetologiczne mechanizmy uczenia się i pamięci*. Problemy, Nr 11 (555), 9–14.
- GOLDSMITH T., BERNARD G. D., 1974. *The visual system of insects*. [W:] E. ROCKSTEIN (red.), *The Physiology of Insecta*, 2nd ed., Vol. II, Academic Press, New York and London, 165–272.
- GOULD J. L., 1982. *Ethology: The mechanisms and evolution of behavior*. Norton, New York, ss. XVIII+544+A61.
- GOULD J. L., 1984. *The natural history of honey bee learning*. [W:] P. MARLER, H. TERRACE, (red.), *The Biology of Learning*. Springer-Verlag, Berlin, 149–180.

* Dla oszczędności miejsca podano głównie artykuły syntetyczne, w których cytowano prace stanowiące podstawę naszych rozważań.

- GOULD J. L., 1986. *The locale map of honey bees: Do insects have cognitive maps?*. *Science* 232, 861–863.
- GOULD J. L. 1988. *Timing in landmark learning by honey bees*. *J. Ins. Behav.* 1, 373–378.
- GÓRSKI F. 1981. *Entropia żywego organizmu*. *Kosmos* 30, 49–72.
- GRENIEWSKI H., KEMPISTY M., 1963. *Cybernetyka z lotu ptaka*. Książka i Wiedza, Warszawa, ss. 142.
- GROSSMANN K. E., 1970. *Erlernen von Farbreizen an der Futterquelle durch Honigbienen während des Anflugs und während des Saugens*. *Z. Tierpsychol.* 27, 553–562.
- IERSSEL J. J. A. van, 1975. *The extension of the orientation system of Bembix rostrata as used in the vicinity of its nest*. [W:] G. BAERENDS, C. BEER, A. MANNING (red.). *Function and Evolution in Behaviour*. Clarendon Press, Oxford, 142–168.
- KONORSKI J., 1969. *Integracyjna działalność mózgu*. PWN, Warszawa, ss. 518.
- LEHRER M., 1991. *Bees which turn back and look*. *Naturwissenschaften* 78, 274–276.
- MANNING A., 1976. *Wstęp do etologii zwierząt*. PWN, Warszawa, ss. 404.
- MENZEL R., 1968. *Das Gedächtnis der Honigbiene für Spektralfarben: I. Kurzzeitiges und langzeitiges Behalten*. *Z. vergl. Physiol.* 60, 82–108.
- MENZEL R., CHITTKA L., EICHMÜLLER S., GEIGER K., PEITSCH D., KNOLL P., 1990. *Dominance of celestial cues over landmarks disproves map-like orientation in honeybees*. *Z. Naturforsch.* 45c, 723–726.
- MILLER J. G., 1969. *Systemy żywe*. *Prakselogia* nr 34, 7–65.
- OBUCHOWSKI K., 1975. *Sterująca rola emocji*. *Problemy*, Nr 2 (347), 23–29.
- PRINGLE J. W. S., 1957. *Insect Flight*. University Press, Cambridge, ss. 132.
- PRINGLE J. W. S., 1974. *Locomotion: Flight*. [W:] M. ROCKSTEIN (red.). *The Physiology of Insecta*, 2nd ed., vol. III. Academic Press, New York and London, 433–476.
- RABAUD É., 1927. *L'orientation lointaine et la reconnaissance des lieux*. F. Alcan, Paris, ss. 112 [wydanie ang.: *How animals find their way about. a study of distant orientation and place-recognition*. Kegan Paul, Trench, Trubner & Co., London 1928, ss. VIII+142].
- RAMADE F., 1968. *Świat mrówek*. PWN, Warszawa, ss. 120.
- RIBBANDS C. R., 1953. *The behaviour and social life of honeybees*. *Bee Res. Assoc.*, London, 76–78.
- SADOWSKI B., CHMURZYŃSKI J. A., 1989. *Biologiczne mechanizmy zachowania*. PWN, Warszawa, ss. 614.
- SCHÖNE H., 1980. *Orientierung im Raum*. Wissenschaftl. Verlagsgesellschaft, Stuttgart, ss. XV+377.
- SCHRÖDINGER Ch. 1929. *Die psychischen Fähigkeiten der Insekten. Mit Exkurs in die Probleme der allgemeinen Biologie*. [W:] Ch. SCHRÖDER (red.). *Handbuch der Entomologie*, Bd. II. G. Fischer Verl., Jena, 1059–1292.
- SCHRÖDINGER E., 1974. *Porządek i nieporządek — życie*. *Problemy*, 30 Nr 10, 44–46.
- SZEWCUK W., 1979. *Emocja*. [W:] W. SZEWCUK (red.). *Słownik psychologiczny*. Wiedza Powszechna, Warszawa, ss. 341.
- ŚCIBOR-RYLSKA T., 1974. *Porządek i organizacja w przyrodzie*. „Pax”, Warszawa, ss. 192.
- TENGÖ J., SCHÖNE H., CHMURZYŃSKI J. A., 1990. *Homing in the digger wasp Bembix rostrata (Hymenoptera, Sphecidae) in relation to sex and stage*. *Ethology*, 86, 47–56.
- THORPE W. H., 1963. *Learning and Instinct in Animals*, 2nd ed. Methuen, London, ss. X+558.
- TINBERGEN N., 1967. *Badania nad instynktem*. PWN, Warszawa, ss. 326.
- UCHIDA T., KUWABARA M., 1951. *The homing instinct of the honey bee, Apis mellifica*. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, Ser. VI Zool., 10, 87–96.
- WARTAK J., 1966. *Metody cybernetyczne w biologii i medycynie*. PWN, Warszawa, ss. 194.
- WEHNER R., 1981. *Spatial vision in arthropods*. [W:] H. AUTRUM i in. (red.). *Handbook of Sensory Physiology*, vol. VII, Part 6. *Comparative Physiology and Evolution of Vision in Invertebrates*. C: H. AUTRUM i in. (red.). *Invertebrate Visual Centers and Behavior II*, 287–616.
- WEHNER R., WEHNER S., 1986. *Path integration in desert ants. Approaching a long-standing puzzle in insect navigation*. *Monit. zool. ital. (N.S.)*, 20, 1986, ss. 309–331.
- WILSON E. O., 1979. *Spółczeństwa owadów*. PWN, Warszawa 1979, ss. 684.
- ZEIL J., 1993. *Orientation flights of solitary wasps (Cerceris; Sphecidae; Hymenoptera)*. I. II. *J. comp. Physiol. A* 1972, 189–205, 207–222.