

EWA J. GODZIŃSKA

*Pracownia Etologii, Zakład Neurofizjologii
Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN
ul. Pasteura 3, 02-093 Warszawa*

ETOLOGICZNA ANALIZA ZACHOWANIA SIĘ I JEGO UWARUNKOWAŃ PRZYCZYNOWYCH

DEFINICJE ETOLOGII

Etologia jest najczęściej definiowana jako obiektywistyczna nauka o zachowaniu się. Określenie obiektywistyczna oznacza, że w poszukiwaniu uwarunkowań przyczynowych (czynników sprawczych) zachowania się zwierząt i ludzi etologia ogranicza się jedynie do czynników poddających się obiektywnej analizie, a więc z wyłączeniem zjawisk subiektywnych i procesów psychicznych. Etologia nie neguje istnienia zjawisk subiektywnych u zwierząt; odwoływanie się do nich nie jest jednak uznawane za wystarczające wyjaśnienie mechanizmów badanych przez nią procesów i zjawisk (GODZIŃSKA i CHMURZYŃSKI 1989, SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989, GODZIŃSKA 1991, 1992).

Zgodnie ze swą definicją etologia powinna stanowić jednolitą dyscyplinę naukową, zdefiniowaną przede wszystkim przez przedmiot swych badań: ogólną naukę o zachowaniu się. Ten postulat ciągle jednak nie jest jeszcze w pełni urzeczywistniony. Postęp wiedzy o zachowaniu się i jego uwarunkowaniach przyczynowych dokonywał się bowiem nie w obrębie jednolitej, zintegrowanej dyscypliny naukowej, lecz w obrębie całej konstelacji kierunków badawczych, mających w dużej mierze charakter szkół rozwijających swoje własne podejścia badawcze (CHMURZYŃSKI 1973, THORPE 1979, HINDE 1982, GODZIŃSKA i CHMURZYŃSKI 1989, SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989, GODZIŃSKA 1991, 1992, 1996b).

Terminem „etologia” (w węższym tego słowa znaczeniu) określa się jedną z takich właśnie szkół badawczych. Szkoła ta należy do średniego pokolenia kierunków badawczych, zajmujących się biologicznymi podstawami zachowania się. Za twórców etologii klasycznej uważa się przede wszystkim K. Lorenza i N. Tinbergena — laureatów Nagrody Nobla w dziedzinie medycyny w roku 1973. Należy też do nich zaliczyć W.

H. Thorpe’a — wybitnego etologa brytyjskiego. Powstanie etologii poprzedziła kilkudziesięcioletnia historia badań uwarunkowań przyczynowych zachowania prowadzonych w obrębie takich kierunków badawczych, jak zoopsychologia, psychologia porównawcza (wliczając w to behawioryzm), psychologia fizjologiczna oraz neurofizjologia (wliczając w to zwłaszcza szkoły badawcze Thorndike’a, Pawłowa i Konorskiego). W ciągu kilkudziesięciu lat, które minęły już od chwili powstania etologii powstało też wiele nowych kierunków badawczych stawiających sobie za cel badania nad zachowaniem się i jego czynnikami sprawczymi. Dyscypliny te grupują się w kilka skupisk. Neuroetologia, endokrynologia behawioralna, chronobiologia, psychofarmakologia i etofarmakologia — to nauki zajmujące się neurobiologicznymi i fizjologicznymi mechanizmami zachowania się. Etologia poznawcza i kognitywizm to nauki zajmujące się procesami poznawczymi zwierząt i ludzi, ich biologicznym podłożem oraz ich rolą w sterowaniu zachowaniem się. Socjobiologia, ekologia behawioralna oraz ekologia ewolucyjna zajmują się przede wszystkim funkcją i ewolucją zachowań, choć socjobiologia przekształca się — zgodnie ze swą nazwą — w naukę o biologicznych podstawach i mechanizmach wszelkich zjawisk rozgrywających się na społecznym poziomie organizacji. Nie należy też zapominać o roli licznych dyscyplin naukowych, stawiających sobie za cel badania nad zachowaniem się człowieka; należy tu wymienić przede wszystkim humanetologię (= etologię człowieka), psychologię, psychiatrię, etnologię i socjologię (CHMURZYŃSKI 1973, 1985, THORPE 1979, HINDE 1982, GODZIŃSKA i CHMURZYŃSKI 1989, SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989, GODZIŃSKA 1991, 1992, 1996b).

Próby dokonania syntezy całości rozproszonego dorobku w dziedzinie wiedzy o zachowaniu się (m.in. HINDE 1970, McFARLAND 1985, a w Polsce — SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989) nie doprowadziły niestety, jak dotąd, do powstania jednej w pełni zintegrowanej nauki o zachowaniu się: nadal istnieją liczne nauki behawioralne stosujące odmienne podejścia badawcze i

używające odmiennej terminologii. Współczesna etologia wciąż jeszcze nie jest więc zunifikowaną nauką o zachowaniu się: ma nadal w znacznej mierze charakter szkoły badawczej, wyróżniającej się tym, że stosuje specyficzne podejście badawcze — podejście etologiczne (ang. ethological approach).

PROGRAM I CELE ETOLOGII

OPIS ZACHOWAŃ ZWIERZĄT

Etologia jest biologiczną nauką o zachowaniu się, mającą swe korzenie przede wszystkim w zoologii. Jednym z ważnych celów badań etologicznych jest więc opis zachowań zwierząt. Opis zachowań możliwie jak największej liczby gatunków zwierząt oraz możliwe jak najpełniejsze poznanie repertuaru zachowań charakterystycznych dla danego gatunku są dla etologów wartościami samymi w sobie, niezależnie od możliwych dalszych implikacji takich odkryć. W związku z tym niezwykle istotną rolę odgrywają w etologii badania terenowe. Jedynie niektóre gatunki zwierząt mogą być hodowane w laboratorium, a ponadto w warunkach laboratoryjnych można z reguły zaobserwować jedynie część zachowań charakterystycznych dla danego gatunku (CHMURZYŃSKI 1973, HINDE 1982, SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989, GODZIŃSKA 1991, 1992, 1996b).

Dażność do możliwie najpełniejszego poznania repertuaru zachowań charakterystycznych dla danego gatunku zaowocowała też licznymi odkryciami niezwykle złożonych wzorców zachowania. Świetnym tego przykładem są klasyczne prace K. von Frischa, które doprowadziły do odkrycia i opisanie tańca pszczół — wysoce skomplikowanego systemu przekazywania informacji o położeniu i odległości do źródła pokarmu, stosowanego przez zbieraczki pszczoły miodnej (VON FRISCH 1967). Odkrycia von Frischa znacznie wyprzedzały epokę: większość badań nad zachowaniem się zwierząt skupiała się wówczas na analizie zachowań bardziej elementarnych. Prace von Frischa spotkały się więc początkowo z niedowierzaniem; w roku 1973 otrzymał on jednak za nie Nagrodę Nobla (wraz z dwoma innymi wybitnymi etologami — K. Lorenzem i N. Tinbergenem).

ZNACZENIE BADAŃ PORÓWNAWCZYCH

Charakterystyczna dla etologii dażność do opisu zachowań możliwie jak największej liczby

gatunków zwierząt oraz nacisk kładziony na badania porównawcze przyniosły nie tylko rozszerzenie wiedzy na temat różnorodności i bogactwa zachowań zwierząt: miały one również niezwykle istotne znaczenie dla rozwoju ogólnej etologicznej teorii zachowania się. W przeciwieństwie do niektórych ogólnych teorii zachowania się, propagowanych przez inne szkoły badawcze, ogólne pojęcia teoretyczne wprowadzone przez etologię zostały sformułowane w wyniku porównawczych badań nad wieloma gatunkami zwierząt należących do bardzo różnorodnych grup systematycznych i to zarówno kręgowców, jak i bezkręgowców (SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989, GODZIŃSKA 1991, 1992, 1996b). Tak na przykład prace N. Tinbergena, leżące u podłoża jego teorii instynktu, dotyczyły zachowania się różnych owadów, ryb i wielu różnych gatunków ptaków (TINBERGEN 1976).

Przywiązywanie szczególnej wagi do badań porównawczych charakteryzuje etologię do dziś, gdyż stale okazuje się, że mechanizmy zachowania są niezmiernie zróżnicowane: reguły formułowane na podstawie badań przeprowadzonych na zwierzętach, należących do jednego lub kilku wybranych gatunków bardzo często przestają obowiązywać, gdy weźmie się na warsztat kolejny gatunek. Dobrym tego przykładem są wyniki badań nad rolą hormonu juvenilnego w ontogenezie zachowań owadów. Poziom hormonu juvenilnego odgrywa niezwykle istotną rolę w ontogenezie zachowania pszczoły miodnej: wzrost poziomu tego hormonu jest skorelowany u tych owadów między innymi z przejściem robotnicy od roli opiekunki potomstwa do roli zbieraczki (ROBINSON 1987, 1992, SZCZUKA 1996). Podobny wpływ analogu hormonu juvenilnego na przyspieszenie ontogenezy zachowań zaobserwowano też u os z gatunku *Polybia occidentalis* Olivier (rodzina Vespidae) (O'DONNELL i JEANNE 1993). Ścisły związek poziomu hormonu juvenilnego z dojrzewaniem pewnych zachowań opisano również u samic świerszcza domowego (*Acheta domestica*), a więc u owadów z całkiem innego rzędu — prostoskrzydłych (Orthoptera) (WALLIKONIS i

współaut. 1991, HENLEY i współaut. 1992, STOUT i współaut. 1991, 1992, GÓRSKA 1996). Nie zaobserwowano jednak wpływu analogu hormonu juvenilnego na gotowość do angażowania się w zachowania zbierackie u trzmieli z gatunków *Bombus impatiens* oraz *B. bimaculatus*, mimo iż owady te należą do tej samej rodziny (Apidae) co pszczoła miodna (CAMERON i ROBINSON 1990).

OBSERWACJA I DOŚWIADCZENIE

Położenie nacisku na opis zachowań zwierząt prowadzi w etologii do uznawania obserwacji za metodę badawczą równie cenną, jak doświadczenie (CHMURZYŃSKI 1973, SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989, GODZIŃSKA 1996b). Nie oznacza to jednak, jak to się czasami mylnie uważa, że badania etologiczne polegają jedynie na czysto jakościowych obserwacjach zachowań zwierząt w warunkach ich środowiska naturalnego. Etołodzy niezwykle często stosowali i stosują w swych badaniach metody doświadczalne. Zaslugą etologii klasycznej jest wykazanie, że hipotezy dotyczące fundamentalnych kwestii odnoszących się do mechanizmów zachowania się mogą być z powodzeniem testowane doświadczalnie nie tylko w warunkach laboratoryjnych, ale również w terenie, w warunkach naturalnego środowiska badanego gatunku. Można tu wymienić, na przykład, liczne doświadczenia z użyciem modeli i atrap, za pomocą których identyfikowano bodźce wyzwalające określone zachowania badanych zwierząt, tak zwane bodźce kluczowe (CHMURZYŃSKI 1973, TINBERGEN 1958, 1976, MANNING 1976, GOULD 1982).

Również obecnie wiele ważnych kwestii znajduje rozstrzygnięcie w wyniku doświadczeń przeprowadzonych w terenie. Doskonałym tego przykładem jest seria klasycznych już doświadczeń CAROLYN RISTAU (1991b) nad udawaniem zranienia przez ptaki (ang. injury feigning). Od dawna było wiadomo, że niektóre ptaki odprowadzają potencjalnych wrogów od swego gniazda i znajdujących się w nim młodych udając, że są zranione i że stanowią łatwy łup dla drapieżcy. Ptaki takie często wydają głośne dźwięki i opuszczają w dół jedno ze skrzydeł, tak jak gdyby było ono złamane; tak zwane demonstrowanie złamanego skrzydła (ang. broken wing display, w skrócie BWD). Ristau postawiła sobie za cel wyjaśnienie, jakie są mechanizmy tego zachowania u siewek z gatunków *Charadrius melodus* i *C. wilsonia*. Doświadczenia Ristau wykazały, że możliwe jest doświadczalne przetestowanie w warunkach terenowych licznych hipotez proponujących różne mniej lub bardziej

złożone wyjaśnienia tego zachowania. Ristau wykazała, między innymi, że BWD nie jest jedynie odruchem ani też sztywnym schematem ruchowym (czyli wysoce stereotypową koordynacją elementarnych aktów behawioralnych, wyzwalaną jako zintegrowana całość); zachowanie siewki wykonującej BWD jest o wiele bardziej złożone. W trakcie wykonywania BWD siewka nie odbiega w przypadkowym kierunku, lecz w takim kierunku, by podążający za nią intruz oddalał się od gniazda i młodych. Ponadto podczas wykonywania BWD siewka stale modyfikuje swoje zachowanie w taki sposób, by odprowadzać intruza od gniazda i młodych: śledzi wzrokowo zachowanie się intruza i dostosowuje szybkość i kierunek swojego ruchu do jego reakcji. Gdy intruz przestaje podążać za nią, siewka najczęściej zatrzymuje się, a następnie zbliża się do niego ponownie i znów wykonuje BWD, często w jeszcze bardziej intensywny sposób, poruszając gwałtownie skrzydłami i wydając głośne okrzyki. Siewki uczą się również rozróżniać intruzów nie zagrażających ich młodym od intruzów potencjalnie niebezpiecznych dla lęgu i wykonują BWD zazwyczaj jedynie w obecności tych ostatnich. Doświadczenia Ristau sugerują więc silnie, że siewka zachowuje się w sposób intencjonalny. Motorem jej zachowań jest dążność do osiągnięcia określonego stanu docelowego — skutecznego odprowadzenia intruza od gniazda.

POSTULATY ETOLOGII POZNAWCZEJ

Doświadczenia Ristau stanowią doskonały przykład badań należących do nurtu etologii poznawczej (kognitywizmu), dyscypliny naukowej stawiającej sobie za cel poznanie i analizę procesów poznawczych oraz działań intencjonalnych zwierząt (RISTAU 1991a, b). Wykazują one również niezbicie, że w poszukiwaniu warunkowań przyczynowych różnych przejawów zachowania się zwierząt niezwykle interesujące wyniki można uzyskać, gdy nie poprzestaje się na przyjęciu najprostszego z nasuwających się wyjaśnień badanych zjawisk, lecz gdy kolejno sprawdza się doświadczalnie wiele różnych hipotez proponujących takie wyjaśnienia, w tym także hipotez postulujących istnienie mechanizmów bardziej złożonych.

Interesującą dyskusję dotyczącą metodologii badań nad złożonymi zachowaniami się zwierząt zawiera artykuł DEBRY PORTER i ALLENA NEURINGERA (1984) poświęcony zdolności gołębi do rozróżniania różnych typów muzyki (muzyka klasyczna i muzyka nowoczesna). Porter i Neuringer dyskutują w nim między innymi zasadę oszczędności myślenia sformułowaną w końco-

wych latach ubiegłego stulecia przez wybitnego zoopsychologa LLOYDA-MORGANA (1894). Zasada ta postuluje, aby wyjaśniać obserwowane zachowania zwierząt w najprostszy z możliwych sposobów. Zgodnie z tą zasadą niedopuszczalne jest przypisywanie zwierzęciu wyżej rozwiniętych zdolności, jeżeli jego zachowanie można w całości wyjaśnić odwołując się do mechanizmów prostszych. Zasada Lloyd-Morgana była w swoim czasie słuszną reakcją na antropomorfizm, czyli przypisywanie zwierzętom cech i możliwości ludzkich. Obecnie jednak przyjmuje się powszechnie, że każde z wyjaśnień obserwowanych zachowań, czy to proste, czy też skomplikowane, ma jedynie status hipotezy wymagającej dalszego doświadczalnego sprawdzania poprzez testowanie szczegółowych przewidywań sformułowanych na jej podstawie.

Porter i Neuringer podkreślają, że brak doniesień o istnieniu złożonych zachowań nie dowodzi, że dany gatunek zwierzęcy nie jest do takich zachowań zdolny. Nie należy się więc obawiać formułowania hipotez zakładających istnienie u zwierząt zachowań o stopniu złożoności podobnej do zachowań człowieka. Hipotezy takie muszą oczywiście być następnie rygorystycznie testowane doświadczalnie; zdaniem Porter i Neuringera stawianie takich hipotez może jednak znacznie przyspieszyć odkrywanie szczególnie złożonych zachowań u zwierząt.

Podobne stanowisko zajmuje również RISTAU (1991a). Jej zdaniem, w badaniach złożonych zachowań zwierząt jest dopuszczalny tak zwany ograniczony (krytyczny) antropomorfizm. Należy jednak pamiętać, że wszelkie wnioski odnoszące się do mechanizmów badanych zachowań muszą mieć oparcie w danych empirycznych, a wszystkie hipotezy odnoszące się do nich muszą być falsyfikowalne (możliwe do doświadczalnego sprawdzenia). W badaniach złożonych zachowań zwierząt należy też zwracać szczególną uwagę na odstępstwa od zachowań przewidywanych przez testowane hipotezy i analizować ich charakter. Ristau przywiązuje też zasadniczą wagę do badań porównawczych, dzięki którym można określać stopień elastyczności badanych zachowań (od sztywno zaprogramowanej kontroli zachowania po zachowania w pełni dowolne).

METODY POMIARU I ANALIZY ZACHOWAŃ

Badania etologiczne nie ograniczają się do badań terenowych: często obejmują również bardzo skomplikowane doświadczenia wykonywane w ściśle kontrolowanych warunkach laboratoryjnych z zastosowaniem wysoce zaawansowanych technik gromadzenia i analizy

danych (CHMURZYŃSKI 1973, MARTIN i BATESON 1993). Ogromny postęp w badaniach etologicznych wniosły między innymi techniki video oraz techniki komputerowej analizy nagrań video. Dzięki tym technikom jest możliwa obecnie precyzyjna analiza zachowań zwierząt poruszających się bardzo szybko; nie stwarza też obecnie większych problemów analiza zachowań rozgrywających się jednocześnie w grupach złożonych z wielu osobników stale wchodzących ze sobą w interakcje. Wiarygodność danych wzrasta też dzięki temu, że nagrania mogą być przeglądane przez różnych obserwatorów. Nagrania można też przechowywać i ponownie analizować, jeśli chce się zmienić bądź uzupełnić stosowane klasyfikacje zachowań, bądź sprawdzić wątpliwe szczegóły.

Doskonale związane kompendium ilościowych metod pomiaru oraz analizy zachowań stosowanych we współczesnej etologii oraz innych naukach behawioralnych zawiera niedawno wznowiona książka MARTINA i BATESONA *Measuring behaviour. An introductory guide* (1993). Książka ta zawiera również liczne zalecenia umożliwiające optymalne zaplanowanie doświadczeń, stawiających sobie za cel badanie zachowania się i jego mechanizmów.

Obecnie obserwujemy też kolejny przełom w ilościowych badaniach nad zachowaniem się związany z postulatem statystyków, aby w statystycznej analizie traktować jako niezależne jedynie takie dane, z których każde odnosi się do innego, zidentyfikowanego osobnika. W przeciwnym razie można paść ofiarą błędu polegającego na wykryciu efektów statystycznie istotnych tam, gdzie w rzeczywistości ich brak (HURLBURT 1984, MACHLIS i współaut. 1985). Postulat ten przyczyni się niewątpliwie do zwiększenia niezawodności wniosków wysnuwanych z badań biologicznych, lecz stosowanie się do niego jest niezwykle kłopotliwe; pociąga bowiem za sobą konieczność planowania badań w taki sposób, aby móc odróżniać indywidualnie wszystkie uwzględniane w nich osobniki. W przypadku badań etologicznych prowadzonych w warunkach środowiska naturalnego jest to często niezmiernie trudne do zrealizowania. Szczególne trudności sprawiają tu badania nad zachowaniem się zwierząt należących do gatunków rzadkich i zagrożonych. Z innych względów trudności może też sprawiać stosowanie się do tego postulatu w przypadku badań zachowania zwierząt żyjących w dużych skupiskach i zwierząt społecznych. Tu z kolei rozróżnianie osobników jest często niemożliwe bez indywidualnego ich znakowania, co przy dużej ich liczbie jest trudne do zrealizowania, a ponadto może pociągać za sobą bardzo poważne zakłócenia zacho-

wania badanej grupy (LEGER i DIDRICHSONS 1994).

Metody współczesnych badań nad zachowaniem się zwierząt ulegają również modyfikacjom jeszcze z innego powodu, a mianowicie w związku z naciskami wywieranymi przez ruchy obrońców praw zwierząt, pragnącymi zminimalizować cierpienia zadawane zwierzętom w trakcie takich badań. Z tego więc względu postuluje się, aby maksymalnie ograniczać liczbę badanych osobników. Postawa taka znalazła wyraz między innymi w dokumencie zatytułowanym *Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching* (Wskazówki dotyczące traktowania zwierząt w badaniach behawioralnych i w nauczaniu), zamieszczanym w każdym kolejnym zeszycie *Animal Behaviour*, czołowego pisma publikującego artykuły poświęcone zachowaniu się zwierząt. W dokumencie tym podkreśla się, że „badacze powinni używać najmniejszą liczbę zwierząt konieczną i wystarczającą dla osiągnięcia celów badawczych”. Zwraca się też uwagę, że istotne zredukowanie liczby badanych zwierząt można osiągnąć dzięki używaniu testów statystycznych, które umożliwiają jednoczesną analizę wpływu wielu czynników. Dyskutowane powyżej artykuły HURLBURTA (1984) oraz MACHLISA i współautorów (1985) wykazują jednak, że dążność do maksymalnego ograniczenia liczby badanych osobników może doprowadzić do stanu, w którym wnioski wyciągane na podstawie badań są zawodne. Dążność do ograniczania liczby badanych zwierząt nie powinna więc doprowadzać do sytuacji, w której dane uzyskane w wyniku tych badań nie mogą być w rzetelny sposób analizowane statystycznie, gdyż to całkowicie podważa ich sens.

Ograniczanie liczby osobników badanych w badaniach biologicznych (włączając w to badania etologiczne) jest też związane z szerokim stosowaniem testów statystycznych, które można stosować do analizy niezwykle małych prób (liczących zaledwie po kilka osobników); takim testem jest na przykład powszechnie stosowany test U Manna-Whitneya. Testy te nie pozwalają jednak na ocenę zakresu zmienności wartości przyjmowanych przez badaną zmienną w populacji, z której pochodzi dana próba; nie mamy więc nigdy pewności, czy nasze próby są reprezentatywne. I w istocie, często zdarza się, że powtarzanie tego samego doświadczenia prowadzi do całkowicie odmiennych wyników.

Starą, sprawdzoną metodą, gwarantującą niezawodność naukowych metod poznania, pozostaje więc nadal możliwość powtórzenia doświadczenia. Niesłuszny jest więc czasami spotykany pogląd, który piętnuje badania, które

„jedynie powtarzają to, co już zostało zrobione gdzie indziej”, jako „wtórne lub bezwartościowe”. Znaczenie możliwości powtarzania tych samych badań dla niezawodności naukowego poznania wynika zresztą w prosty sposób z teorii niezawodności układów, która wykazuje, że niezawodność układu jako całości wzrasta jako funkcja liczby równoległych elementów zaangażowanych w sterowanie określoną funkcją (BARLOW i PROSCHAN 1965; zob. też monografię OSTERA i WILSONA (1978), HERBERSA (1981) oraz HÖLLDOBLERA i WILSONA (1990), w których teorię niezawodności układów zastosowano do analizy zachowań owadów społecznych.

Możliwość równoległego prowadzenia badań o podobnym charakterze lub wręcz takich samych w różnych ośrodkach naukowych ma też ogromne znaczenie z uwagi na to, że uzyskiwane w nich dane mogą być interpretowane w sposób skrajnie odmienny w zależności od przekonania tego czy innego badacza. W roku 1974 wybitny myrmekolog, twórca socjobiologii, E. O. WILSON, badał wzajemne interakcje pomiędzy osobnikami współżyjącymi w laboratoryjnej kolonii mrówki z gatunku *Leptothorax curvispinosus*. W kolonii tej robotnice unikały kontaktu z królowymi i reagowały paniczną ucieczką na zbliżanie się królowej, przemieszczającej się wewnątrz gniazda. Jedna z trzech królowych, współżyjących w tej kolonii wycofywała się też częściej niż dwie pozostałe podczas interakcji z innymi królowymi. W interpretacji swych danych Wilson zanegował jednak istnienie jakichkolwiek hierarchii dominacji w obserwowanej kolonii. Wycofywanie się robotnic przed królowymi zinterpretował jedynie jako „zachowanie się awersyjne”, polegające na wycofywaniu się robotnic z zasięgu bodźców chemicznych wydzielanych przez ciało królowej, a przede wszystkim przez jej głowę. Częstsze wycofywanie się jednej z trzech królowych podczas spotkań z innymi królowymi zinterpretował zaś jako „wynik większej skłonności do irytacji” u tego osobnika. Badania przeprowadzone następnie w innych ośrodkach dowiodły jednak, że hierarchie dominacji są zjawiskiem powszechnym w społeczeństwach mrówek, włączając w to mrówki z rodzaju *Leptothorax* (m.in. COLE 1981, HEINZE i ORTIUS 1991, HEINZE i współaut. 1992; hierarchie dominacji u mrówek omawia też GODZIŃSKA 1996a).

ANALIZA ZJAWISK ROZGRYWAJĄCYCH SIĘ NA OSOBNICZYM POZIOMIE INTEGRACJI

Kierunki badawcze działające przed powstaniem etologii skupiały najczęściej uwagę na zachowaniach możliwie najbardziej elementar-

nych. W poszukiwaniu uwarunkowań przyczynowych tych zachowań szczególny nacisk kładziono na identyfikację wywołujących je bodźców, zwłaszcza zewnętrznych; stąd też, owe elementarne zachowania ujmowano często jako reakcje (odpowiedzi, odruchy) na odpowiednie bodźce. Często też ograniczano protokół eksperymentalny do notowania jedynie takich wybranych reakcji, pomijając wszystkie inne aspekty zachowania się osobnika (THORPE 1979, GODZIŃSKA 1991, 1992).

W przeciwieństwie do tego, etologia nawet w badaniach poszukujących uwarunkowań przyczynowych elementarnych zachowań starała się nie tracić z oczu tego, co się rozgrywa na osobniczym poziomie organizacji. Jak to podkreśla W. H. THORPE (1979), siła podejścia badawczego etologii wynika przede wszystkim z tego, że etologia stawia sobie za cel przede wszystkim badanie zachowania się zwierzęcia jako całości.

UWARUNKOWANIA PRZYZYNOWE ZACHOWANIA

Przedmiotem zainteresowania etologii jest też relacja osobnik — jego środowisko: obecne, do którego musi być on przystosowany, i przeszłe, które ukształtowało go w taki a nie w inny sposób w procesie ewolucji (GOULD i MARLER 1984). Stąd też w badaniach uwarunkowań przyczynowych zachowania etologia nie ogranicza się do poszukiwań jego aktualnych przyczyn, lecz stara się wyjaśnić również, jak dane zachowanie powstało w rozwoju ontogenetycznym, w rozwoju filogenetycznym oraz jaką odgrywa funkcję przystosowawczą (z czym właśnie wiąże się jego powstanie i utrwalenie się w procesie ewolucji). Etologiczna teoria uwarunkowań przyczynowych zachowania wyróżnia takie właśnie cztery główne kategorie czynników sprawczych zachowania. Są to słynne cztery pytania: „dlaczego?” (ang. four whys), postawione po raz pierwszy przez N. TINBERGENA (1963), jednego z pionierów klasycznej etologii. Mimo pewnej kontrowersyjności (DEWSBURY 1992), ta klasyczna klasyfikacja uwarunkowań przyczynowych zachowania jest wciąż jeszcze najczęściej przyjmowana.

Pierwszą z kategorii czynników sprawczych zachowania wyróżnionych przez N. Tinbergena stanowią tak zwane bezpośrednie czynniki sprawcze zachowania (= aktualne przyczyny zachowania). Kategoria ta obejmuje, między innymi, bodźce zewnętrzne wywołujące określone odpowiedzi, endogenne czynniki wpływające na stan motywacyjny zwierzęcia oraz uwarunkowania przyczynowe zachowania związane z organizacją i wewnętrzną integracją jego ele-

mentów. Szczególne znaczenie dla rozwoju etologii miała teoria instynktu sformułowana przez K. Lorenza i N. Tinbergena. N. Tinbergen zdefiniował instynkt jako hierarchicznie zorganizowany mechanizm nerwowy, podatny na przyjęcie określonych bodźców wewnętrznych i zewnętrznych, przygotowujących jego akcję, wyzwalających i kierujących nią — i reagujący na nie skoordynowanymi ruchami, mającymi znaczenie przystosowawcze (TINBERGEN 1976). Etologia w ścisłym tego słowa znaczeniu nie zajmuje się jednak analizą neurobiologicznego podłoża badanych przez nią zachowań; jest to domena neuroetologii (HINDE 1982).

Drugą z kategorii uwarunkowań przyczynowych zachowania wyróżnionych przez N. Tinbergena stanowią czynniki działające w trakcie ontogenetycznego rozwoju badanych osobników. Ze szczególnym naciskiem podkreśla się przy tym obecnie dwukierunkowy charakter związków przyczynowo-skutkowych pomiędzy zachowaniem się zwierząt i ludzi oraz jego strukturalnym podłożem. Współczesna etologia i neuroetologia analizują więc nie tylko wpływ przebiegu ontogenezy osobnika na jego zachowania, ale również wpływ zachowań osobnika (oraz interakcji międzyosobniczych i społecznych, w których uczestniczył) na ontogenezę struktur jego organizmu i zachodzących w nim procesów fizjologicznych.

Doskonale przykłady takich zjawisk dostarczają badania ontogenezy zachowania się owadów społecznych. W społeczeństwach owadów występuje bowiem zjawisko polityzmu, czyli polimorfizmu behawioralnego związanego z podziałem pracy pomiędzy członkami kolonii. Zdolność do wykonywania wielu zachowań zależy ściśle od wieku osobnika oraz od charakteru interakcji międzyosobniczych, panujących w danym społeczeństwie. Manipulując składem społeczeństwa można wymusić zmiany w zachowaniu należących do niego osobników (WILSON 1976, 1984, 1985, LENOIR 1987, ROBINSON 1992, STUART 1997). Tak na przykład usunięcie wszystkich zbieraczek z kolonii pszczoły miodnej spowoduje, że niektóre spośród pozostałych w kolonii młodych robotnic — opiekunek potomstwa rozpoczną przedwcześnie pełnić funkcję zbieraczek.

Jak niedawno wykazano (WITHERS i współaut. 1993), u pszczoł, które w taki wymuszony sposób zaczynają przedwcześnie pełnić funkcję zbieraczek, zmiany w zachowaniu są skorelowane ściśle ze zmianami strukturalnymi w ciałach grzybkowatych, części centralnego układu nerwowego, stanowiącej podłoże procesów integracji informacji, dopływającej z narządów zmysłów oraz uczenia się. Zmiany te polegają przede

wszystkim na wzroście stosunku objętości neuropilu (czyli wypustek nerwowych stanowiących podłoże połączeń synaptycznych) do objętości ciał komórek Kenyona. Zmiany te są związane ściśle z ekspresją nowych zachowań, a nie z wiekiem robotnicy; u pszczoł w tym samym wieku, pełniących nadal funkcje opiekunek potomstwa, zmian takich nie obserwuje się.

Bezpośrednie czynniki sprawcze zachowania (ang. immediate causal factors of behaviour) oraz czynniki oddziałujące w trakcie ontogenezy osobnika są zazwyczaj określane łącznie jako tak zwane bliższe czynniki sprawcze zachowania (ang. proximate causal factors of behaviour) (BEER 1963, DEWSBURY 1992). Dwie pozostałe kategorie uwarunkowań przyczynowych zachowania wprowadzone przez N. Tinbergena to czynniki, które działały w trakcie filogenezy (ewolucyjnej historii) badanego gatunku i czynniki związane z funkcją (znaczeniem przystosowawczym) badanych przejawów zachowania. Kategorie te są określane łącznie jako tak zwane dalsze (ultymatywne) czynniki sprawcze zachowania się. Analiza tych czynników stanowi obecnie przede wszystkim domenę ekologii behawioralnej i ekologii ewolucyjnej (HINDE 1982, ALCOCK 1989).

PLASTYCZNOŚĆ I ELASTYCZNOŚĆ BEHAVIORALNA

Jak to już podkreślono, etologia wywodzi się przede wszystkim z zoologii i w związku z tym szczególną wagą darzy zachowania specyficzne dla gatunku. W związku z tym w badaniach etologicznych szczególną wagę przywiązywano do analizy dziedzicznych, uwarunkowanych genetycznie przejawów zachowania (CHMURZYŃSKI 1973, SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989, GODZIŃSKA 1991, 1992, 1996b). Etologia przyczyniła się jednak również w istotny sposób do rozwoju nowoczesnych teorii procesów uczenia się.

W okresie poprzedzającym powstanie etologii badania uczenia się stawiały w centrum uwagi przede wszystkim wybrane, możliwe elementarne i stereotypowe reakcje (odpowiedzi, odruchy) oraz zmiany warunków, które muszą być spełnione dla ich pojawiania się (czy to w związku z wytwarzaniem się skojarzeń pomiędzy bodźcami warunkowymi i bodźcami bezwarunkowymi tych reakcji, czy też w związku ze skutkami tych reakcji: z ich nagradzaniem lub też karaniem). Co zadziwiające, uwaga badaczy skupiała się najczęściej, dość paradoksalnie, na stanie docelowym, a nie na punkcie wyjściowym procesów uczenia się. Uczenie się było często postrzegane jako przybliżanie się do tego z góry założonego stanu docelowego, nie zaś jako stopniowe lub nagłe modyfikacje stanu

wyjściowego. Postawa ta wyrażała się w częstym stosowaniu tak zwanego kryterium (często określonego dość arbitralnie, na przykład jako procent „prawidłowych odpowiedzi”), a także często uproszczonym opisem zachowania się badanych zwierząt, nierzadko nie wykraczającym poza dichotomię odpowiedzi poprawne — błędy, bez wnikania w to, jakie te błędy miały charakter, ani też w przyczyny pojawiania się takich, a nie innych zachowań. Oczywiście postawa taka, choć dość typowa, nie była uniwersalna. Znamiennym wyjątkiem są tu, na przykład, badania nad nerwicą eksperymentalną (GODZIŃSKA 1991, 1992).

Podjęcie etologii wniosło wzrost zainteresowania stanem wyjściowym procesów uczenia się oraz charakterem jego przekształceń pod wpływem doświadczenia. Uczenie się zaczęło być postrzegane jako nabywanie modyfikacji zachowania się i każdy z etapów tego procesu zaczął skupiać na sobie równą uwagę jego badaczy. Ponadto, zgodnie ze swym postulatem dążności do opisu zachowań możliwie jak największej liczby gatunków zwierząt oraz możliwie jak najpełniejszego poznania repertuaru zachowań charakterystycznych dla każdego z badanych gatunków etologia rozwijała szczególne badania nad uczeniem się szerokiego spektrum gatunków zwierzęcych, i to zwłaszcza w kontekście ich przystosowania do wymogów ich naturalnego środowiska. Począwszy od klasycznych prac N. Tinbergena nad rolą i mechanizmami uczenia się topograficznego, umożliwiającego powrót do gniazda samicom taszczyzna (*Philanthus triangulum*), samotnej błonkówki z rodziny grzebaczy (Sphegidae), uczenie się było traktowane jako integralny element instynktu. Zbliżone stanowisko zajął też inny z wybitnych przedstawicieli klasycznej etologii, W. H. THORPE (1961), w swoich badaniach śpiewu ptaków.

Ogromne znaczenie dla współczesnego stanu wiedzy dotyczącego procesów uczenia się miały badania nad zjawiskiem wpajania (ang. imprinting) zapoczątkowane przez K. LORENZA (1935). Badania te wykazały, że nie wszystkie formy uczenia się i plastyczności behawioralnej dają się ująć w ramy systemu pojęciowego teorii warunkowania, stanowiącej przez wiele lat powszechnie przyjmowaną ogólną teorię procesów uczenia się. Aż do ostatnich lat, zdarzały się wciąż jeszcze próby zanegowania specyfiki wpajania i innych specjalnych form uczenia się odkrywanych stale przez etologów i wtłoczenia tych zjawisk w ramy systemu pojęciowego teorii warunkowania. Takie stanowisko zajął, między innymi, D. MCFARLAND jeszcze w roku 1985, pisząc w swej monografii *Animal behaviour*, że „wpajanie uważano za specjalną formę uczenia

się, lecz w istocie ma ono wiele wspólnego ze zwykłym warunkowaniem”.

Badania etologiczne doprowadziły jednak w końcu do zgromadzenia takiej liczby przypadków nie mieszczących się w ramach tradycyjnej teorii warunkowania, że ich znaczenie dla ogólnego poglądu na mechanizmy uczenia się nie mogło już być dłużej ignorowane. GOULD i MARLER (1984) zaproponowali więc określenie całej klasy zjawisk zbliżonych do wpajania terminem wybiórcze uczenie się (ang. selective learning). Wymieniają oni następujące cechy charakterystyczne tego typu uczenia się: (1) ścisła specyfika czasowa (uczenie się zachodzi jedynie podczas tak zwanych okresów krytycznych, zwanych też fazami wrażliwymi); (2) wrodzone wyzwalanie uczenia się przez specyficzne bodźce-znaki; (3) zależność od kontekstu i wybiórczość w zapamiętywaniu cech bodźca (zapamiętywa-

nie często jedynie bardzo szczególnych, wielomodalnych cech bodźca); (4) często wysoka oporność na odwracalność, bliska nieodwracalności; (5) zazwyczaj brak oczywistego zewnętrznego wzmocnienia.

Ostatnio w badaniach zachowania się zwierząt rosnącą wagę przywiązuje się nie tylko do procesów uczenia się i do związanych z nimi zjawisk plastyczności behawioralnej, lecz również do zjawisk elastyczności behawioralnej, czyli odwracalnych zmian w zachowaniu, umożliwiających zwierzętom przystosowywanie się do zmieniającego się środowiska (m.in. FAGEN 1982, LENOIR 1987, CALABI 1988, GORDON 1991, SZCZUKA 1996). Pokrewnym pojęciem jest pojęcie taktyk alternatywnych, czyli opcji behawioralnych, które uczestniczą zamiennie w wypełnianiu tej samej funkcji (CARO i BATESON 1986, GODZIŃSKA 1995, 1996b).

ZNACZENIE ETOLOGICZNYCH BADAŃ NAD ZACHOWANIEM SIĘ BEZKRĘGOWCÓW

ROLA BADAŃ NAD ZACHOWANIEM SIĘ BEZKRĘGOWCÓW W KLASYCZNEJ ETOLOGII

Badania zachowania się bezkręgowców odegrały w etologii bardzo istotną rolę. Należy tu wymienić przede wszystkim prace K. von Frischa nad porozumiewaniem się pszczół, które doprowadziły do odkrycia najbardziej skomplikowanego systemu porozumiewania się odkrytego jak dotąd w świecie zwierząt (VON FRISCH 1967). Jak już wspomniano, klasyczne prace N. Tinbergena nad rolą i mechanizmami uczenia się topograficznego, umożliwiającego powrót do gniazda samicom taszczyzna zapoczątkowały traktowanie procesów uczenia się jako integralnego elementu instynktu i rozpatrywanie ich z tej perspektywy (TINBERGEN 1976). Inny wybitny etolog, W. H. THORPE (1939) jako pierwszy udowodnił istnienie u owadów tak zwanego uczenia się preimaginalnego, zachodzącego jeszcze w stadium larwalnym.

We współczesnej etologii badania nad zachowaniem się bezkręgowców mają nadal fundamentalne znaczenie. Szczególnie ciekawe dane uzyskuje się dzięki badaniom zachowania się bezkręgowców najbardziej zaawansowanych pod względem ewolucyjnego rozwoju: mięczaków (w szczególności głowonogów) oraz stawonogów (w szczególności owadów społecznych).

GŁOWONOGI

Najwyższy stopień zaawansowania rozwoju układu nerwowego wśród bezkręgowców odnaj-

dujemy u głowonogów. Zachowanie tych zwierząt wykazuje tak wysoki stopień zmienności osobniczej, że niektórzy badacze mówią nawet o istnieniu u tych zwierząt różnych osobowości (MATHER i ANDERSON 1993).

Jedną z najważniejszych funkcji układu nerwowego jest u głowonogów kontrola ubarwienia powierzchni ciała. Dzięki bezpośrednim połączeniom nerwowym pomiędzy centralnym układem nerwowym („mózgiem”) a mięśniami powodującymi rozszerzanie się chromatoforów (elastycznych woreczków wypełnionych różnymi barwnikami znajdujących się w skórze) zwierzęta te mogą w ciągu zaledwie milisekund zmieniać całkowicie ubarwienie i wzór powierzchni ciała. Jedną z funkcji tej zadziwiającej zdolności do zmiany barwy i wzorów widocznych na powierzchni ciała jest ochrona przed wrogami naturalnymi; dzięki niej głowonogi mogą bowiem błyskawicznie upodobnić się do otoczenia i dosłownie zniknąć z oczu napastnikom (MATHER i MATHER 1994, MATHER 1995).

Ochrona przed drapieżnikami nie jest jednak jedyną funkcją zdolności głowonogów do zmiany barwy i wzorów widocznych na powierzchni ciała. M. MOYNIHAN i A. F. RODANICHE (1982) uważają, że niektóre z tych zmian mogą stanowić podłoże systemu porozumiewania się międzyosobniczego. Zgodnie z ich hipotezą, sformułowaną w wyniku badań nad zachowaniem głowonoga z gatunku *Sepioteuthis sepioidea*, zmiany barwy i wzorów widocznych na powierzchni ciała pełnią u tych zwierząt funkcję sygnałów odgrywających istotną rolę w tworzeniu ławic, w zachowaniu seksualnym, w unika-

niu wrogów naturalnych oraz podczas polowania. Moynihan i Rodaniche uważają, że można tu nawet mówić o prawdziwym języku, w którym można wyróżnić trzy kategorie sygnałów. Pierwsza kategoria to „signalers”, porównywane przez Moynihana i Rodaniche do czasowników i rzeczowników języka ludzkiego. Druga kategoria to „modifiers”, które pojawiają się jedynie na małych obszarach skóry i które można porównać z przymiotnikami i przysłówkami. Wreszcie, „positionals” to pozy i ruchy, które pozwalają na jak najlepsze zaprezentowanie informacji innym osobnikom (MOYNIHAN i RODANICHE 1982, MATHER 1995).

Hipoteza o istnieniu u głowonogów skomplikowanego języka może się wydawać bardzo śmiała; nie zapominajmy jednak, że badania von Frischa, które dowiodły istnienia u pszczoł skomplikowanego systemu komunikacji — tańców — spotkały się początkowo również z dużym sceptycyzmem. Jak dotąd, brak wciąż ostatecznych dowodów, które umożliwiłyby potwierdzenie hipotezy Moynihana i Rodaniche’a (MATHER 1995). Niemniej jednak liczne badania przeprowadzone na wielu różnych gatunkach głowonogów potwierdzają, że repertuar wzorców powierzchni ciała tych zwierząt jest niezwykle bogaty oraz że wzorce te mogą odgrywać rolę sygnałów w komunikacji międzyosobniczej (MATHER i MATHER 1994, ADAMO i HANLON 1996).

U głowonogów odkryto również wysoki stopień zaawansowania procesów poznawczych (MATHER 1995). Ośmiornice (*Octopus vulgaris*) są zdolne do rozwiązywania bardzo skomplikowanych zadań stawianych im przez eksperymentatorów; mogą, na przykład, jednym ruchem otworzyć słoik zamknięty plastikową zatyczką i wydobyć z niego znajdującego się w nim żywego kraba (FIORITO i współaut. 1990). Ostatnio odkryto u nich również zdolność do uczenia się przez obserwację zachowań innych osobników (FIORITO i SCOTTO 1992).

OWADY SPOŁECZNE

Niezwykle ciekawym obiektem badań etologicznych są też owady społeczne, między innymi z uwagi na omawiane już zjawisko polietyzmu (czyli polimorfizmu behawioralnego w obrębie kolonii). Obecnie dopiero zaczynamy sobie w pełni uświadamiać, że owady społeczne są w związku z tym doskonałymi obiektami do badania czynników sterujących ekspresją zachowań; przewidywalne zmiany w zachowaniu się tych owadów można bowiem uzyskiwać poprzez manipulowanie ich tak zwanym społecznym środowiskiem, a więc przede wszystkim poprzez modyfikowanie wielkości lub struktury kolonii

(LENOIR 1987, ROBINSON 1992, STUART 1997). E. O. WILSON (1980, 1985) zaproponował na określenie tej techniki eksperymentalnej termin technika pseudomutacji (ang. pseudomutant technique), gdyż „dzięki niej struktura kolonii podlega modyfikacjom podobnym jak w przypadku efektów mutacji”. Tworzenie małych fragmentów kolonii owadów społecznych o jednolitej strukturze (np. same zbieraczki lub same opiekunki potomstwa) bywa też określane jako socjotomia (LACHAUD i FRESNEAU 1987).

Niezwykle obiecującymi obiektami badań etologicznych są mrówki. Owady te są stosunkowo długowieczne, szczególnie w porównaniu z pszczolą miodną, jednym z gatunków modelowych w badaniach neurobiologicznego podłoża uczenia się i pamięci; robotnice mrówek mogą osiągać wiek dwóch, a nawet trzech lat, podczas gdy robotnice pszczoły miodnej żyją jedynie kilka tygodni (HÖLLDOBLER i WILSON 1990). Mrówki mogłyby więc stać się szczególnie wygodnymi obiektami w badaniach nad długotrwałością pamięci i nabytych zmian w zachowaniu. Wiadomo przy tym, że pamięć mrówek może być bardzo długotrwała. Jak to stwierdzono w badaniach terenowych, pospolite mrówki z grupy *F. rufa* pamiętają położenie głównych źródeł pokarmu nawet po przebytej hibernacji (ROSENGREN 1971, 1977, ROSENGREN i FORTELIUS 1986).

Mrówki stanowią niezwykle wdzięczne obiekty badań porównawczych; owady te cechuje ogromna różnorodność zachowań. Jak się ocenia, liczba obecnie żyjących gatunków mrówek może przekraczać dwadzieścia tysięcy (HÖLLDOBLER i WILSON 1990, GODZIŃSKA 1996a, 1996c). Owady te można z łatwością hodować w laboratorium. Szczególnie łatwe w hodowli są gatunki egzotyczne, gdyż w odróżnieniu od mrówek strefy umiarkowanej nie wymagają sezonowej obniżki temperatury umożliwiającej im hibernację. W badaniach nad ontogenezą zachowania się mrówek można też ściśle kontrolować czynniki środowiskowe oddziałujące na owada począwszy od stadium jaja, gdyż w odróżnieniu od pszczoł mrówki bardzo dobrze znoszą izolację społeczną; można je hodować w małych grupkach pozbawionych królowej, a nawet pojedynczo; można też przenosić larwy do obcej kolonii. Wiele informacji dotyczących laboratoryjnych metod hodowli mrówek można znaleźć w pracach LENOIRA i JAISSONA (1984), HÖLLDOBLERA i WILSONA (1990), GODZIŃSKIEJ i LECLERCA (1991) oraz CZECHOWSKIEGO i PISARSKIEGO (1992).

Stosunkowo łatwo można też tworzyć w laboratorium sztuczne kolonie mieszane, składające się z mrówek należących do różnych gatunków (m.in. JAISSON 1980, ERRAD 1986, CORBARA

i ERRAD 1991, ERRAD i VIENNE 1994). Tworzenie takich kolonii mieszanych jest doskonałą techniką badania roli, jaką w ontogenezie zachowań tych owadów odgrywają czynniki zaprogramowane genetycznie oraz czynniki środowiskowe.

U mrówek istnieje też niezwykle ciekawe zjawisko uczenia się preimaginalnego, zachodzącego jeszcze w stadium larwalnym (ISINGRINI

i współaut. 1985, CARLIN i SCHWARTZ 1989, HÖLLDOBLER i WILSON 1990). Zjawisko to wciąż jednak jest słabo poznane i zasługuje na dalsze badania, które pozwolą na wyjaśnienie, w jaki sposób informacja nabyta w okresie larwalnym ulega zachowaniu, mimo iż owad przechodzi metamorfozę.

PODSUMOWANIE — STAN OBECNY I PERSPEKTYWY DALSZEGO ROZWOJU ETOLOGII

W roku 1975 E. O. WILSON w swej książce *Sociobiology*, która zapoczątkowała rozwój socjobiologii, przewidywał, że etologia będzie stopniowo tracić na znaczeniu na rzecz, z jednej strony, integracyjnej neurofizjologii, z drugiej strony zaś socjobiologii i ekologii behawioralnej. W roku 2000 etologia miałaby stać się zanikającą dyscypliną naukową.

Czy proroctwo to sprawdziło się? Niewątpliwie neuroetologia oraz ekologia behawioralna przeżywają rozkwit. Nie wydaje się jednak, by etologii groził zanik; podejście badawcze tej dyscypliny naukowej wciąż znajduje gorących zwo-

lenników. Co dwa lata setki etologów wymieniają doświadczenia na międzynarodowych konferencjach etologicznych.

W Polsce etologów skupia Polskie Towarzystwo Etologiczne (PTEtol.) organizujące comiesięczne posiedzenia naukowe. Czytelników zainteresowanych etologią oraz rozwojem i osiągnięciami tej dyscypliny naukowej w Polsce odsyłam do artykułów zamieszczonych w ubiegłorocznym monograficznym zeszycie KOSMOSU *Etologia i mechanizmy zachowania* (Kosmos 45, 1996, 2–3).

ETHOLOGICAL ANALYSIS OF BEHAVIOUR AND ITS CAUSAL FACTORS

Summary

The paper reviews several topics related to ethological analysis of behaviour and its causal factors. In particular, it discusses: — the definition of ethology, and the scope of ethology and other behavioural sciences; — the particular stress laid by the ethologists on the description of behaviour; — the importance of comparative studies in the analysis of behaviour and its mechanisms; — the contribution of observations and field experiments to the development of modern ethology; — the approach of the cognitive ethology (illustrated by the research of C. RISTAU on injury feigning in plovers); — quantitative methods of measuring behaviour and of the analysis of behavioural data (in particular, the necessity of avoiding errors related to data

pooling and to pseudoreplications, and the importance of the possibility to repeat the same experiments for the reliability of their conclusions); — ethological analysis of proximate and ultimate causal factors of behaviour (in particular, bidirectionality of causal relationships between behaviour and its neurobiological substrate); — learning processes (in particular, selective learning) and behavioural plasticity; — behavioural flexibility and alternative tactics; — the role of research on behaviour of invertebrates (in particular, cephalopods and social insects) in modern ethology; — the present state of ethology as a behavioural science.

LITERATURA

- ADAMO S. A., HANLON R. T., 1996. Do cuttlefish (*Cephalopoda*) signal their intentions to conspecifics during agonistic encounters? *Anim. Behav.* 52, 73–81.
- ALCOCK J., 1989. *Animal behavior: an evolutionary approach*. 4th ed. Sinauer, Sunderland.
- BARLOW R. E., PROSCHAN F., 1965. *Mathematical theory of reliability*. Wiley, New York.
- BEER C. G., 1963. *Ethology — the zoologist's approach to behaviour*. Part 1. *Tuatara* 11, 170–177.
- CALABI P., 1988. *Behavioral flexibility in Hymenoptera: a re-examination of the concept of caste*. [W:] *Advances in myrmecology*. TRAGER J. C. (red.) Brill, Leiden, 237–258.
- CAMERON S. A., ROBINSON G. E., 1990. Juvenile hormone does not affect division of labour in bumble bee colonies (*Hymenoptera: Apidae*). *Annls. Entomol. Soc. Am.* 83, 626–631.
- CARO T. M., BATESON P., 1986. *Organization and ontogeny of alternative tactics*. *Anim. Behav.* 34, 1483–1499.
- CARLIN N. F., SCHWARTZ P. H., 1989. *Pre-imaginal experience and nestmate brood recognition in the carpenter ant, Camponotus floridanus*. *Anim. Behav.* 38, 89–95.
- CHMURZYŃSKI J. A., 1973. *Etologia a zoopsychologia*. [W:] *Powstawanie nowych dyscyplin naukowych*. E. GOBLEWICZ (red.), Ossolineum, Wrocław-Gdańsk, 17–67.
- CHMURZYŃSKI J. A., 1985. *Miejsce etologii w naukach przyrodniczych*. *Biologia w szkole* 38, Nr 1(192), 4–15.
- COLE B. J., 1981. *Dominance hierarchies in Leptothorax ants*. *Science* 212, 83–84.
- CORBARA B., ERRAD C., 1991. *The organization of artificial heterospecific ant colonies. The case of the Manica rubida/Formica selysi association: mixed colony or parallel colonies?* *Behav. Proc.* 23, 75–87.
- CZECHOWSKI W., PISARSKI B., 1992. *Laboratory methods for rearing ants*. *Memor. Zool.* 45, 3–32.
- DEWSBURY D. A., 1992. *On the problems studied in ethology, comparative psychology, and animal behavior*. *Ethology* 92, 89–107.

- ERRAD C., 1986. *Artificial mixed colonies: a model for the investigation of colony odour in ants*. [W:] *The individual and society*. PASSERA L., LACHAUD J. - P. (red.) Privat, Toulouse, 55-66.
- ERRAD C., VIENNE C., 1994. *Species recognition in heterospecific groups of ants: relative contribution of allospecific workers and queen*. *Ethology* 98, 277-290.
- FAGEN R., 1982. *Evolutionary issues in development of behavioural flexibility*. [W:] *Perspectives in ethology*. BATESON P. P. G., KLOPPER P. M. (red.) 5, 365-383.
- FIORITO G., PLANTA C. VON, SCOTTO P., 1990. *Problem solving ability of Octopus vulgaris Lamarck (Mollusca, Cephalopoda)*. *Behav. Neural. Biol.* 53, 217-230.
- FIORITO G., SCOTTO P., 1992. *Observational learning in Octopus vulgaris*. *Science* 256, 545-547.
- FRISCH VON K., 1967. *The dance language and orientation of bees*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 566 str.
- GODZIŃSKA E. J., CHMURZYŃSKI J. A., 1989. *Perspektywy rozwoju etologii owadów i pajęczaków w Polsce na tle osiągnięć minionego czterdziestolecia*. *Wiad. Ent.* 8, 113-129.
- GODZIŃSKA E. J., 1991. *Neuroetologiczne modele uczenia się*. [W:] *Mechanizmy uczenia się i pamięci*. VIII Szkoła Zimowa Instytutu Farmakologii PAN, MOGIŁANY 1991. KOSSUT M. (red.) Warszawa, Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN, 67-77.
- GODZIŃSKA E. J., 1992. *Neuroetologiczne mechanizmy uczenia się i pamięci*. *Problemy* 11, N° 555, 9-14.
- GODZIŃSKA E. J., 1995. *Taktyki alternatywne w zachowaniu się owadów*. *Kosmos* 44, 11-24.
- GODZIŃSKA E. J., 1996a. *Etologia owadów społecznych: fakty i kontrowersje*. *Kosmos* 45, 163-178.
- GODZIŃSKA E. J., 1996b. *Etologia i mechanizmy zachowania*. *Kosmos* 45, 253-262.
- GODZIŃSKA E. J., 1996c. *Techniki i taktyki łowieckie mrówek*. *Kosmos* 45, 443-458.
- GODZIŃSKA E. J., LECLERC Y., 1991. *Some simple techniques helpful in ant research*. *Acta Neurobiol. Exp.* 51, 171-173.
- GOULD J. L., 1982. *Ethology. The mechanisms and evolution of behavior*. Norton, New York, 544 str.
- GOULD J. L., MARLER P., 1984. *Ethology and the natural history of learning*. [W:] *Biology of learning*. Dahlem Konferenzen 1984. MARLER P., TERRACE H. S. (red.) Springer, Berlin, 47-74.
- GORDON D. M., 1991. *Behavioral flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants*. *Am. Nat.* 138, 379-411.
- GÓRSKA J., 1996. *Behawioralno-fizjologiczne podłoże reakcji fonotaksji u świerszczy*. *Kosmos* 45, 333-348.
- HEINZE J., ORTIUS D., 1991. *Social organization of Leptothorax acervorum from Alaska (Hymenoptera: Formicidae)*. *Psyche* 98, 227-240.
- HEINZE J., LIPSKI N., HÖLDOBLER B., 1992. *Reproductive competition in colonies of the ant Leptothorax gredleri*. *Ethology* 90, 265-278.
- HENLEY J., GREENWOOD J., STOUT J., ATKINS G., 1992. *Age-correlated changes and juvenile hormone III regulation of the syllable period specific responses of the L3 auditory interneurons in the cricket, Acheta domesticus*. *J. Comp. Physiol. A* 170, 373-378.
- HERBERS J. M., 1981. *Reliability theory and foraging by ants*. *J. Theor. Biol.* 89, 175-189.
- HINDE R. A., 1970. *Animal behaviour: a synthesis of ethology and comparative psychology*. (2nd ed.). McGraw-Hill, New York, 876 str.
- HINDE R. A., 1982. *Ethology. Its nature and relations with other sciences*. Oxford University Press, Oxford, 320 str.
- HÖLDOBLER B., WILSON, E. O., 1990. *The ants*. Springer Verlag, Berlin, 732 str.
- HURLBURT S. H., 1984. *Pseudoreplication and the design of field experiments*. *Ecol. Monogr.* 54, 187-211.
- ISINGRINI M., LENOIR A., JAISSON P., 1985. *Preimaginal learning as a basis of colony-brood recognition in the ant Cataglyphis cursor*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 82, 8545-8547.
- JAISSON P., 1980. *Les colonies mixtes plurispécifiques: un modèle pour l'étude des fourmis*. *Biol. Ecol. Médit.* 7, 163-166.
- LACHAUD J.-P., FRESNEAU D., 1987. *Social regulation in ponerine ants*. [W:] *From individual to collective behaviour in social insects*. PASTEELS J. M., DENEUBOURG J.-L. (red.) *Experientia Suppl.* Vol. 54. Birkhäuser Verlag, Basel, 197-217.
- LEGER D. W., DIDRICHSONS I. A., 1994. *An assessment of data pooling and some alternatives*. *Anim. Behav.* 48, 823-832.
- LENOIR A., 1987. *Factors determining polyethism in social insects*. [W:] *From individual to collective behaviour in social insects*. PASTEELS J. M., DENEUBOURG J.-L. (red.) *Experientia Suppl.* Vol. 54. Birkhäuser Verlag, Basel, 219-240.
- LENOIR A., JAISSON P., 1984. *Pour étudier quelques types de comportements de la fourmi*. *Biologie-Géologie* 2, 312-322.
- LLOYD-MORGAN C., 1894. *An introduction to comparative psychology*. W. Scott, London.
- LORENZ K., 1935. *Der Kumpen in der Umwelt des Vogels*. *J. Ornithol.* 83, 137-213.
- MACHLIS L., DODD P. W. D., FENTRESS J. C., 1985. *The pooling fallacy: problems arising when individuals contribute more than one observation to the data set*. *Z. Tierpsychol.* 68, 201-214.
- MANNING A., 1976. *Wstęp do etologii zwierząt*. PWN, Warszawa, 404 str.
- MARTIN P., BATESON P., 1993. *Measuring behaviour. An introductory guide*. Second edition. Cambridge University Press, Cambridge, 222 str.
- MATHER J. A., 1995. *Cognition in cephalopods*. *Adv. Study Behav.* 24, 317-353.
- MATHER J. A., ANDERSON R. A., 1993. *Personalities of octopuses (Octopus rubescens)*. *J. Comp. Psychol.* 107, 336-340.
- MATHER J. A., MATHER D. L., 1994. *Skin colour and patterns of juvenile Octopus vulgaris (Mollusca, Cephalopoda) in Bermuda*. *Vie milieu* 44, 267-272.
- McFARLAND D., 1985. *Animal behaviour*. Pitman, London, 576 str.
- MOYNIHAN M., RODANICHE A. F., 1982. *The behavior and natural history of the Caribbean reef squid, Sepioteuthis sepioidea*. *Adv. Ethol.* 25, 1-150.
- O'DONNELL S., JEANNE R. L., 1993. *Methoprene accelerates age polyethism in workers of a social wasp (Polybia occidentalis)*. *Physiol. Entomol.* 18, 189-194.
- OSTER, G., WILSON, E. O., 1978. *Caste and ecology in the social insects*. Princeton, Princeton University Press, 352 str.
- PORTER D., NEURINGER A., 1984. *Music discrimination by pigeons*. *J. Exp. Psychol.* 10, 138-148.
- RISTAU C. A., 1991a. *Aspects of the cognitive ethology of an injury-feigning bird, the piping plover*. [W:] *Cognitive ethology. The minds of other animals. Essays in honor of Donald R. Griffin*. RISTAU C. A. (red.), Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, New Jersey, 91-126.
- RISTAU C. A., 1991b. *Cognitive ethology: An overview*. W: *Cognitive ethology. The minds of other animals. Essays in honor of Donald R. Griffin*. RISTAU C. A. (red.) Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, New Jersey, 291-313.
- ROBINSON G. E., 1987. *Regulation of honey bee age polyethism by juvenile hormone*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20, 329-338.
- ROBINSON G. E., 1992. *Regulation of division of labor in insect societies*. *Rev. Entomol.* 37, 637-665.
- ROSENGREN R., 1971. *Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the*

- genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae). Acta Zool. Fenn. 133, 1–150.
- ROSENGREN R., 1977. Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group). I. Age polyethism and topographic traditions. Acta Zool. Fenn. 149, 1–30.
- ROSENGREN R., FORTELIUS W., 1886. Ortstreue in foraging ants of the *Formica rufa* group — hierarchy of orienting cues and long-term memory. Ins. Soc. 33, 306–307.
- SADOWSKI B., CHMURZYŃSKI J. A., 1989. Biologiczne mechanizmy zachowania. PWN, Warszawa, 614 str.
- STOUT J., ATKINS G., ZACHARIAS D., 1991. Regulation of cricket phonotaxis through hormonal control of the threshold of an identified auditory neuron. J. Comp. Physiol. A 169, 765–772.
- STOUT J., HAYES V., ZACHARIAS D., HENLEY J., STUMPNER A., HAO J., ATKINS G., 1992. Juvenile hormone controls phonotactic responsiveness of female crickets by genetic regulation of the response properties of identified auditory interneurons. [W:] Insect juvenile hormone research: fundamental and applied approaches. MAUCHAMP B., COUILLAUD F., BAEHR J.C. (red.) Paris, INRA, 265–283.
- STUART R. J., 1997. Division of labor in social insect colonies. Self-organization and recent revelations regarding age, size and genetic differences. [W:] Comparative psychology of invertebrates. The field and laboratory study of insect behavior. GREENBERG G., TOBACH E. (red.) Garland, New York, 135–155.
- SZCZUKA A., 1996. Elastyczność behawioralna mrówek. Kosmos 45, 433–442.
- THORPE W. H., 1939. Further studies on preimaginal conditioning in insects. Proc. Roy. Soc. Lond. B., Biol. Sci. 127, 424–433.
- THORPE W. H., 1961. Bird-song. The biology of vocal communication and expression in birds. Cambridge University Press, Cambridge.
- THORPE W. H., 1979. The origins and rise of ethology. The science of the natural behaviour of animals. Heinemann, London, 174 str.
- TINBERGEN N., 1958. Curious naturalists. Country life, London, 269 str.
- TINBERGEN N., 1963. On aims and methods of ethology. Z. Tierpsychol. 20, 410–433.
- TINBERGEN N., 1976. Badania nad instynktem. PWN, Warszawa, 327 str.
- WALLIKONIS R., SCHOUN D., ZACHARIAS D., HENLEY J., COBURN P., STOUT J., 1991. Attractiveness of the male *Acheta domesticus* calling song to females. III. The relation of age-correlated changes in syllable period recognition and phonotactic threshold to juvenile hormone III biosynthesis. J. Comp. Physiol. A. 169, 751–764.
- WILSON E. O., 1974. Aversive behavior and competition within colonies of the ant *Leptothorax curvispinosus*. Annls. Entomol. Soc. Am. 67, 777–780.
- WILSON E. O., 1975. Sociobiology. The new synthesis. Belknap, Cambridge, Massachusetts, 697 str.
- WILSON E. O., 1976. Behavioral discretization and the number of castes in an ant species. Behav. Ecol. Sociobiol. 1, 141–154.
- WILSON E. O., 1980. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*). II. The ergonomic optimization of leaf cutting. Behav. Ecol. Sociobiol. 7, 157–165.
- WILSON E. O., 1984. The relation between caste ratios and division of labor in the ant genus *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 16, 89–98.
- WILSON E. O., 1985. The sociogenesis of insect colonies. Science 228, 1489–1495.
- WITHERS G. S., FAHRBACH S. E., ROBINSON G. E., 1993. Selective neuroanatomical plasticity and division of labour in the honeybee. Nature 364, 238–240.