

KRZYSZTOF MILER

*Uniwersytet Jagielloński  
Instytut Nauk o Środowisku  
Gronostajowa 7, 30-387 Kraków  
Instytut Psychologii  
Ingardena 6, 30-060 Kraków  
E-mail: krzysztof.miler@uj.edu.pl*

## WYBRANE ZAGADNIENIA DOTYCZĄCE STAŁOŚCI I ZMIENNOŚCI ZACHOWANIA

### WSTĘP

Etologiczny konstrukt tzw. stałego wzorca zachowania (określanego też jako sztywny wzorec działań lub sztywny schemat ruchowy, ang. fixed action pattern, FAP) jest we współczesnych naukach behawioralnych ciągle żywy. Definiuje się go jako specyficzny gatunkowo wzór stereotypowego i przewidywalnego zachowania, które pojawia się w odpowiedzi na bodziec wyzwalający czy spustowy (ang. sign stimulus) (TINBERGEN 1951). Klasycznym przykładem FAP, pochodzącym ze wspólnej pracy twórców współczesnej etologii, LORENZA i TINBERGENA (1938), jest przetaczanie przez samicę gęsi jaja, które wypadło z gniazda. Koncepcja FAP umożliwia opisanie ciągłości w zmienności zachowania, gdyż stały wzorec zachowania jest odporny na wpływy epigenetyczne i środowiskowe. Do ekspresji wzorca wystarcza wspomniany bodziec spustowy, który uaktywnia wewnętrzny mechanizm spustowy (ang. innate releasing mechanism, IRM) w centralnym układzie nerwowym, odpowiedzialny za wyzwolenie tego zachowania (BROOKER i współaut. 2008). Konstrukt ten charakteryzuje się na tyle dużą niezmiennością i specyficznością gatunkową, że może nawet być pomocny w taksonomii, podobnie jak cechy anatomiczne czy morfologiczne (TINBERGEN 1951). Stałe wzorce zachowań odkrywa się na drodze obserwacji całego, szerokiego repertuaru zachowań, wykrywania kontekstualnej stałości zachowania i porównań międzyosobniczych (SALZEN 2010). Jest to niewątpliwie

pożyteczny element opisu zachowań, gdyż zwiększa prawdopodobieństwo prawidłowego przewidywania zachowania osobnika w danym kontekście i wnosi nowe informacje do etogramu gatunku, czyli jego całkowitego repertuaru zachowań (STRZAŁKO 2006). Konstrukt ten ma jednak tę wadę, że najlepiej stosuje się w teorii, do populacji całkowicie jednorodnych pod względem zachowania, niespotykanych w naturze (GORDON 2011). Być może jest to jeden z powodów, dla których idea stałego wzorca zachowania podlegała ewolucji. Na przykład BARLOW (1977) zaproponował alternatywny konstrukt, MAP (ang. modal action pattern), który z powodzeniem można stosować do analizy zachowania wykazującego zmienność, np. w wyniku podlegania wpływom środowiskowym. Za cechy definicyjne MAP autor podał możliwość wyrażenia danego wzorca zachowania językiem statystyki, niepodzielność na mniejsze, niezależne jednostki zachowania i dużą częstość występowania w obrębie populacji. Traktowanie populacji jako jednolitej masy ekologicznych ekwiwalentów w postaci osobników jest niepoprawne, gdyż jednostki w populacji korzystają z różnych źródeł pokarmu, gnieźdzą się w różnych miejscach, wystawione są na interakcje z różnymi pasożytami i drapieżnikami, a także różnią się pod wieloma innymi względami (BOLNICK i współaut. 2003). Biorąc to pod uwagę można zauważyć, że pojęcie MAP wydaje się zapewniać pełniejszy obraz zachowań występują-

cych w populacji. Dokładna analiza interakcji między osobnikiem a środowiskiem również jest drogą do uzyskania bardziej całkowitego, holistycznego ujęcia zachowania. Na znaczenie interakcji zachowania ze środowiskiem

dla zrozumienia wzorców zachowania zwrócił uwagę już Konrad Lorenz (HOGAN i BOLHUIS 2005), jednak w ekologii ewolucyjnej i naukach behawioralnych zagadnienie to w dalszym ciągu bywa pomijane.

### ZAGADNIENIA RÓŻNIC INDYWIDUALNYCH I OSOBOWOŚCI

Wykazano empirycznie, iż gama zachowań indywidualnych jest węższa niż gama populacyjna (ARAUJO i współaut. 2011). Oznacza to, że dana jednostka wykazuje tylko pewną część całego zbioru zachowań gatunku (ułamek etogramu) oraz, że jednostki różnią się pod względem tego, jaka część tego zbioru jest dla nich charakterystyczna. Stan, w którym występuje konsekwentny brak jednolitości zachowań poszczególnych osobników w tym samym kontekście, nazywamy różnicami indywidualnymi (JANDT i współaut. 2014). Jest to zjawisko o wielkim znaczeniu ekologicznym i ewolucyjnym, występujące bardzo często w populacjach naturalnych. Do konsekwencji ekologicznych różnic indywidualnych w zachowaniu należą między innymi rozproszenie osobnicze czy organizacja społeczna, a także dominacja, sukces rozrodczy, jakość zajmowanego terytorium, przeżywalność i reakcje fizjologiczne na stres (patrz REALE i współaut. 2007). Warto podkreślić, że jednostki, prócz różnic indywidualnych w zachowaniu, wykazują także jednolitość zachowania w czasie i/lub pomiędzy kontekstami (NETTLE i PENKE 2010, SIH i współaut. 2012). Jednolitość w tym przypadku nie oznacza jednak, że wartości danych cech nie mogą zmieniać się wraz z wiekiem czy warunkami środowiskowymi, ale to, że różnice międzyosobnicze są w dużej mierze zachowane (REALE i współaut. 2007). Zastrzeżenie to umożliwia przeprowadzenie porównań na poziomach wyższych niż poziom osobniczy (np. porównań międzypopulacyjnych).

Niezmiennność behawioralna w badaniach nad ludźmi była określana jako osobowość, a w badaniach nad zwierzętami jako syndrom behawioralny, temperament, profil bądź styl radzenia sobie (JANDT i współaut. 2014). Ostatnio można jednak zauważyć tendencję do ujednoczenia pojęć na rzecz osobowości, definiowanej jako stabilny i długoterminowy zestaw cech fizjolo-

gicznych, emocjonalnych i behawioralnych u jednostek danego gatunku. Dzieje się tak z uwagi na podobną rzetelność i trafność tego konstruktów zarówno dla zwierząt, jak i dla ludzi (CARERE i LOCURTO 2011). W tym tekście pojęcia te używane są zamiennie. Występowanie korelacji pomiędzy zachowaniem osobnika w różnych kontekstach i/lub w różnym czasie jest podstawą wniosku o jednolitości zachowania jednostki (BERGMULLER i TABORSKY 2010, DALL i współaut. 2012). Konsekwencja w zachowaniu, mimo zmiennych warunków środowiska, tj. zmian kontekstu, jest jednak odpowiedzią ograniczoną, mało plastyczną (SIH i współaut. 2012). Mimo to, zjawisko osobowości występuje w całym królestwie zwierząt i ma niewątpliwy wpływ na dostosowanie osobników. Problem ten omówiony będzie w dalszej części tekstu.

W badaniach nad człowiekiem konsekwentne dążenie jednostki do doświadczeń różniących się od doświadczeń innych jednostek w populacji określa się mianem „konstrukcji niszy” (BERGMULLER i TABORSKY 2010). W badaniach nad zwierzętami również funkcjonują pojęcia dotyczące wyboru konkretnych warunków życia oraz zmiany aktualnych warunków na bardziej preferowane, co określa się odpowiednio jako „wybór niszy” i „konstrukcję niszy” (STAMPS i GROOTHUIS 2010). Występowanie osobowości można więc spróbować określić także jako szczególny przypadek zróżnicowania nisz osobniczych. Ponieważ osobowość nierozzerwalnie wiąże się z ograniczoną plastycznością, w świecie żywym można zaobserwować tylko jej niewielkie zmiany w czasie, które występują na przykład w wyniku uwzględniania przez osobnika w czasie rzeczywistym nisz innych osobników, własnej kondycji i warunków ekologicznych (DALL i współaut. 2004). Fluktuacje cech osobowości nie podważają jednak przydatności tego konstruktów.

## PRZYKŁADY CECH WYKAZUJĄCYCH ZMIENNOŚĆ

Różnice indywidualne to każda heterogeniczność wewnątrzpopulacyjna w interakcjach biotycznych i odpowiedziach na warunki abiotyczne (DALL i współaut. 2012). W zasadzie są więc one łatwo wykrywalne na drodze obserwacji. Doskonałym i najczęściej przytaczanym przykładem różnic indywidualnych są różnice nisz żywieniowych poszczególnych osobników tego samego gatunku (BOLNICK i współaut. 2003). Zmienność zachowania dotyczy jednak także innych cech osobniczych, takich jak aktywność, skłonność do eksploracji, lekliwość czy reaktywność (patrz DALL i współaut. 2004). Przykładem różnorodności zachowań może być występowanie u owadów społecznych tak zwanych elit, składających się z osobników szczególnie aktywnie i/lub efektywnie wypełniających określone funkcje (GODZIŃSKA 1996, JANDT i współaut. 2014). Dobrze oddaje to prawdo-

podobnie duże znaczenie osobowości w poznaniu społecznym (CARERE i LOCURTO 2011). Doświadczenia na mrówkach dostarczają wielu innych danych o różnicach indywidualnych w zachowaniu zwierząt. KORCZYŃSKA (1996, 1999) opisuje między innymi preferowanie różnych rodzajów nasion przez robotnice mrówek żniwiarek oraz różnice w taktkach łowieckich u mrówek z rodzaju *Smithistruma*. Już DOBRZAŃSKA i DOBRZAŃSKI (1986) wskazywali na różnice indywidualne m.in. w zakresie różnych zachowań mrówek, takich jak umiejętności budowy gniazda u mrówek z rodzaju *Formica*. Warto podkreślić, iż różnice indywidualne najczęściej ujawniają się w sytuacjach nowych, ryzykownych, stanowiących wyzwanie, i wtedy też najłatwiej je mierzyć, choć ich ujawnianie się nie musi być ograniczone do takich sytuacji (REALE i współaut. 2007).

## POWSTAWANIE I UTRZYMYWANIE SIĘ ZMIENNOŚCI BEHAWIORALNEJ W POPULACJI

Opisując różnice indywidualne można stwierdzić, że zmienność lokalnych warunków ekologicznych może być przyczyną wewnątrzgatunkowej zmienności zachowań. Prowadzenie obserwacji zwierząt w terenie uwidacznia przede wszystkim zachowania zmieniające się w odpowiedzi na zmieniające się warunki środowiska (GORDON 2011). Z perspektywy populacji najbardziej korzystne jest, aby wariancja w wykazywanych niszach specjalizacyjnych była jak największa, gdyż wtedy populacja jako całość może osiągnąć największy sukces (SIH i współaut. 2012). W naturalnych populacjach szeroka gama fenotypów behawioralnych rzeczywiście jest obserwowana, trzeba jednak pamiętać, iż dobór naturalny działa na osobniki, nie na populację. Dlatego też w krótkiej perspektywie czasowej to dostosowanie poszczególnych osobników może być obniżone z uwagi na występowanie syndromów behawioralnych (=osobowości). Wpływ tego zjawiska na populację to odrębna kwestia, która może mieć szczególne znaczenie np. w sytuacji współpracy między osobnikami, szczególnie silnie wyrażonej w społeczeństwach owadów (SIH i współaut. 2012, KRALJ-FISER i SCHUETT 2014). Geneza zmienności w wykazywanych przez osobniki syndromach behawioralnych jest słabo poznana, ma ona jednak ścisły zwią-

zek z ekologią osobnika. Jak się powszechnie uważa, sens ma tylko jeden scenariusz powstawania syndromów (DALL i współaut. 2004), polegający na występowaniu w populacji konkretnych proporcji jednostek, konsekwentnie stosujących różne strategie. Warunkami zaistnienia tych strategii są określone czynniki ekologiczne (np. ograniczone źródło pożywienia) oraz czynniki społeczne (np. różnice w potencjale do obrony źródła pokarmu przed konkurentami). Stwierdzono też, że bardzo ważne w ekologii i ewolucji zachowania są proksymalne czynniki sprawcze, takie jak hormony, geny czy czynniki kształtujące procesy rozwojowe (DALL i współaut. 2012), a także wpływy środowiskowe (REALE i współaut. 2007) i efekty rodzicielskie, czyli czynniki modyfikujące fenotyp w trakcie rozwoju (STAMPS i GROOTHUIS 2010). BADYAEV i ULLER (2009) są autorami pracy dotyczącej efektów rodzicielskich, która z pewnością zaciekaWi Czytelników bardziej zainteresowanych tym źródłem zmienności fenotypowej.

Nawet drobna różnica w stylu behawioralnym, czyli osobowości (JANDT i współaut. 2014), może dawać tę przewagę, że zmniejsza konflikt międzyosobniczy (wiążący się np. z konkurencją o zasób, którego dotyczy różnica) oraz związane z owym konfliktem koszty. Można na wstępie odrzucić hipotezę

o utrzymaniu różnic indywidualnych w populacji za sprawą tego, iż dobór jest ślepy na te różnice, tzn. że nie mają one wpływu na dostosowanie (CARERE i współaut. 2010). Zjawisko różnic indywidualnych powinno być faworyzowane przez dobór naturalny i tym samym utrwalane, gdyż ma wartość przystosowawczą. Sytuację, w której modyfikacje niszy nie zachodzą, przy jednoczesnej jednolitości warunków środowiskowych, ilustrują niektóre gatunki ryb zamieszkujących rafy koralowe. Osobniki o zbliżonej niszy mogą obniżać koszty konkurencji poprzez inwestycje w sygnały ostrzegawcze. Nefrytek królewski (*Holacanthus ciliaris*) charakteryzuje się niezwykle żywymi barwami, służącymi odpowiedniemu rozmieszczeniu tych ryb w obrębie rafy tak, aby nie musiały wchodzić ze sobą w konflikty na tle zachodzących na siebie nisz. Alternatywą dla takiej strategii są różnice w stylach behawioralnych, których przykłady można zresztą odnaleźć na tej samej rafie. Australijski głowonóg *Sepia apama* jest przykładem gatunku o wyraźnie odrębnych osobowościach. Osobnik męski przyjmuje jeden z dwóch fenotypów: fenotyp dużego samca, walczącego aktywnie o samice, lub fenotyp małego samca, zdolnego do udawania samicy, co pozwala mu na podpłynięcie do pary i niedostrzeżone zapłodnienie samicy. Samce konsekwentnie stosują jedną z tych strategii, co może wynikać np. z różnic w ich stanie, który kształtują różne cechy: elemen-

ty środowiska, waga, rezerwy energetyczne, rozmiar, terytorium i inne (DALL i współaut. 2004). Stan osobnika rozumiany jest więc jako niewielkie różnice w kondycji, potencjale czy przeżytych doświadczeniach. Występują one nawet pomiędzy jednostkami identycznymi genetycznie, i to właśnie one ograniczają zachowania, jakie osobnik może wykonywać, a także określa koszty i zyski opcji dostępnych jednostce. Osobniki o różnych osobowościach mogą ze sobą współwystępować, o ile tylko występują warunki faworyzujące dane style behawioralne w danym miejscu czy w danym czasie (CARERE i współaut. 2010). Utrzymanie różnorodności stylów behawioralnych zależy od szeregu czynników, takich jak tempo zmian środowiskowych, stopień, w jakim nakładają się na siebie pokolenia czy koszty plastyczności zachowania. Konsekwentne różnice indywidualne mogą redukować koszty interakcji, jak w przypadku opisanego głowonoga, prowadząc do utrzymywania i faworyzowania w populacji owych różnic (BERGMULLER i TABORSKY 2010). Zdarza się, że różnice w zachowaniu można też wyjaśnić fundamentalnymi czynnikami biologicznymi, takimi jak np. płeć lub wiek, jednak nie zawsze wyjaśnienie jest tak oczywiste. Wydaje się, że to w różnicach w stanie osobników, kiedy inne czynniki zostały wykluczone, należy szukać powodów występowania konsekwentnych różnic indywidualnych.

#### PROBLEMATYKA OSOBOWOŚCI

Tematyka osobowości pojawiła się w naukach behawioralnych po odrzuceniu tezy mówiącej, że kontekst sytuacyjny jest decydującą determinantą zachowania i wiele osobników zachowuje się w danej sytuacji w taki sam sposób. Był to pierwszy krok ku badaniom nad osobowością u zwierząt. Badania takie są jednak dalekie od popularności, głównie z powodu terminologii, która ma mało przejrzyste znaczenie ekologiczne. Pociąga to za sobą stosunkowo niewielkie zainteresowanie tą problematyką ze strony m.in. przedstawicieli ekologii behawioralnej. Ponadto, osobowość uważana jest za termin o słabym statusie naukowym, gdyż opiera się w dużej mierze na przesłankach korelacyjnych, a w dłuższej historii stosowania tego pojęcia w psychologii widać wyraźne tendencje do

samego tylko opisu osobowości, przy jednoczesnym zaniedbaniu badań mechanizmów wpływających na jej kształtowanie się, a także wielkim znaczeniu, jakie w jej badaniach odgrywają narzędzia subiektywne, takie jak kwestionariusze (REALE i współaut. 2007). Przeszkodę stanowi więc także metodologia. Metody porównawcze międzygatunkowe nie są zazwyczaj stosowane w badaniach nad osobowością, gdyż trudno o odpowiednie skwantyfikowanie cech u zwierząt o bardzo odmiennym trybie życia, co umożliwiłoby porównania (CARERE i LOCURTO 2011). Wszystko to sprawia, że tematyka osobowości nie jest popularna, a badania nad nią są trudne.

Pojęcie osobowości wydaje się być jednak pojęciem istotnym w naukach o zacho-

waniu z kilku względów (CARERE i LOCURTO 2011). Po pierwsze, dzięki niemu możliwe jest, po ich poznaniu, zintegrowanie wiedzy o proksymalnych mechanizmach zachowania z wiedzą o czynnikach sprawczych mających związek z ekologią i ewolucją zachowań. Po drugie, ograniczona plastyczność osobowości wynika ze sprzężenia wielu jej cech, co ma swoje konsekwencje ewolucyjne. Jako, że sprzężenie cech występuje w wyniku oddziaływania tych samych mechanizmów neurobiologicznych, neuroendokrynych i/lub genetycznych leżących u podłoża danych cech, sprzężone cechy dziedziczone są wspólnie. Według niektórych badaczy pojedyncze cechy (zachowania), występujące jako składniki syndromu behawioralnego, mogą początkowo wydawać się nie mieć wartości przystosowawczej lub wręcz działać na szkodę dostosowania. Nabierają one jednak sensu przy szerszym spojrzeniu, kiedy w analizie uwzględnia się wiele kontekstów, w których owe cechy mogą się ujawniać, w rezultacie prowadząc do pozytywnego bilansu zysków i strat (SIH i współaut. 2004). Jest też prawdopodobne, że niektóre cechy zachowania mogą być obserwowane, gdyż dziedziczą się razem z innymi, korzystnymi cechami (KAPLAN i współaut. 1989). W genetyce zjawisko to nazywa się efektem podwożenia (ang. hitchhiking effect). Po trzecie, analiza osobowości badanych zwierząt ma znaczenie praktyczne dla badań prowadzonych w terenie oraz w laboratorium, gdyż osobniki o różnej osobowości mogą reagować różnie na dane środowisko czy eksperyment. Ponadto, różne mogą być także warunki dobrostanu dla alternatywnych osobowości, jak również ogólna przydatność różnych osobowości jako modeli eksperymentalnych. Istotne wydaje się także zastosowanie badań nad osobowością zwierząt do poszerzenia wiedzy o człowieku i ludzkich osobowościach, tym bardziej, iż zidentyfikowano wiele cech wspólnych pomiędzy typami osobowości u zwierząt i ludzi, takich jak np. zbieżności neuroendokryne.

Badania eksperymentalne nad osobowością zazwyczaj przeciwstawiają sobie dwa alternatywne, skrajne fenotypy, np. wolny/szybki, proaktywny/reaktywny. Należy sobie jednak zdawać sprawę, że w naturalnych populacjach rozkład fenotypów ma często charakter ciągły, obejmując kontinuum pomiędzy takimi dwoma ekstremami (CARERE i współaut. 2010, NETTLE i PENKE 2010). Przy-

porządkowanie konkretnemu osobnikowi cech osobowości realizuje ważny cel predykcyjny nauk behawioralnych, a mianowicie scharakteryzowanie naturalnych klas sytuacji, w których dane zachowanie powinno się ujawnić. REALE i współaut. (2007) proponują, aby cechy osobowości porządkować zaliczając je do pięciu głównych kategorii: nieśmiałość-śmiałość, eksploracja-unikanie, aktywność, agresywność oraz socjalność. Autorzy podkreślają, że nie jest to podział wyczerpujący, jednak uproszczenie terminologii i zgrupowanie cech może ułatwić przyswajanie wiedzy z tej dziedziny i zachęcić do dalszych badań. Cechy temperamentu, przyporządkowywane do podanych kategorii, mogą być według autorów mierzone metodami fizjologicznymi, hormonalnymi i/lub behawioralnymi w określonych sytuacjach ekologicznych. Interesujące wydaje się też wskazanie na to, iż nie jest najważniejsze powiększanie zbioru cech temperamentu, ale określenie, w jaki sposób cechy te są ze sobą skorelowane i czy są specyficzne dla określonego kontekstu. Należy jednak zwrócić uwagę, że zanim będzie się w stanie odpowiadać na pytania o czas, kontekst i wzajemne zależności między cechami osobowości, trzeba w pierwszej kolejności zidentyfikować te cechy. Nie jest jednak jasne, jak silna musi być korelacja między ujawniającymi się zachowaniami a czasem lub różnymi kontekstami, aby uznać dane zachowanie za istotny składnik osobowości (STAMPS i GROOTHUIS 2010).

Najlepsze badania nad osobowością odpowiadają na pytania o mechanizmy proksymalne i ewolucyjne leżące u podłoża cech osobowościowych, a także w ogromnym stopniu uwzględniają zmienne ekologiczne. Stanowi to kontrast np. dla badań psychologicznych nad tym zagadnieniem, gdzie wyjaśnianie zmienności osobowości ma często jedynie sens statystyczny i polega na przyporządkowaniu wykazywanych cech do wyróżnionych osi osobowości (NETTLE i PENKE 2010). Zainteresowanie tematyką osobowości wydaje się rosnąć i rozszerzać na nieeksplorowane wcześniej obszary badawcze (JANDT i współaut. 2014), a różnice indywidualne w zachowaniu zwierząt zaczynają być coraz częściej dostrzegane jako ważny element zachowania i coraz rzadziej traktowane jedynie jako zakłócenia wokół szukanej adaptacyjnej średniej.

## EKOLOGIA W BADANIACH NAD ZACHOWANIEM

Niemożliwe jest mówienie o zachowaniu bez uwzględnienia przynajmniej niektórych aspektów ekologii osobnika. Na przykład GODZIŃSKA (1988, 1995) w swoich badaniach wykazała, że zachowania obserwowane u trzmieli w sytuacji ucieczki z zamknięcia mają ścisły związek z ekologią gniazdowania badanych gatunków. Trzmiele zamieszkujące różne typy gniazd stosowały różne strategie ucieczki w teście behawioralnym, w którym robotnice trzmieli zamykane były w próbkach czopowanych wilgotnym piaskiem. Trzmiel ziemny (*Bombus terrestris*) zamieszkuje gniazda podziemne, natomiast trzmiel rudy (*Bombus pascuorum*) gniazda naziemne. Gatunki te wyraźnie różnią się gotowością do przekopywania się przez zacopowane próbki, z większą preferencją do tego typu zachowań u trzmieli ziemnych. Robotnice tego gatunku reagują też silniej na bodźce świetlne, przypuszczalnie dlate-

go, że światło sygnalizuje im drogę wyjścia w długich podziemnych tunelach łączących ich gniazdo ze światem zewnętrznym (GODZIŃSKA i KORCZYŃSKA 1997). Innym przykładem są systematyczne różnice w zachowaniu mrówek sprzężone ze strukturą ich gniazd (PINTER-WOLLMAN i współaut. 2012). W tych badaniach wykazywano skorelowane ze sobą tempo zbierania pokarmu i odbudowywania uszkodzeń w gnieździe oraz związek miejsca założonego gniazda i jego struktury z owymi zachowaniami. Podane przykłady uzmysławiają konieczność analizy ekologicznych warunkowań zachowania, a także niepełność opisu zachowań w przypadku pominięcia tej sfery. Uwzględnianie różnic w zachowaniu pomiędzy osobnikami umożliwia także bardziej precyzyjny opis dynamiki populacyjnej, która jest ważnym zagadnieniem ekologicznym (BOLNICK i współaut. 2003).

## ZJAWISKO SPRZEŻENIA ZWROTNEGO

Osobnik wykazujący się elastycznością behawioralną (ang. behavioural flexibility) jest zdolny do dostosowania zachowania do bodźców środowiskowych (SZCZUKA 1996). Osobowość nieuchronnie pociąga za sobą spadek plastyczności, gdyż jest nierozzerwalnie związana z ograniczeniem repertuaru odpowiedzi na dany bodziec (COOPENS i współaut. 2010). Można wyobrazić sobie kontekst, w którym zachowanie optymalne charakteryzuje się skrajnością na kontinuum X. Cecha osobowości „osadza” osobnika w jakimś stosunkowo stałym miejscu tego kontinuum i sprawia, że w danym kontekście jego odpowiedź może nie być optymalna. Można więc zapytać, dlaczego osobowości utrzymują się w populacjach. Wydaje się, że całkowita plastyczność, a co za tym idzie, optymalne zachowanie w każdej sytuacji, powinno być korzystniejsze z ewolucyjnego punktu widzenia. Skoro z uwagi na ograniczoną plastyczność behawioralną wykazywaną przez osobniki, efektywność również jest ograniczona, jak to możliwe, że zjawisko osobowości utrzymuje się i ewoluuje? Innymi słowy, jak to możliwe, że dobór nie wyeliminował syndromów behawioralnych? Jedną z odpowiedzi na to pytanie może być odwołanie się do potencjalnych korzyści wynikających z małej

plastyczności. Na przykład, gdy ofiara ma niepełne informacje o drapieżnikach w swoim środowisku, to nawet jeśli drapieżników jest niewiele, z perspektywy ofiary bardziej skuteczne może być zachowanie ostrożne (np. w sytuacji, w której kilka bardzo efektywnych łowczo drapieżników wymusiło na sobie nawzajem większe rozproszenie). Optymalna norma reakcji osobnika może być więc w niektórych warunkach węższa (mieć mniejszą plastyczność) niż w innych warunkach (SIH i współaut. 2004). Na pewno nie jest to jednak zjawisko na tyle częste, aby wyjaśniało w całości kwestię utrzymywania się syndromów behawioralnych w toku ewolucji. Takie samo pytanie można zadać dla każdego zjawiska, w którym występuje przetarg czy kompromis (ang. trade off) między parametrem dostosowania a zachowaniem. Zjawisko to występuje zawsze, gdy jakieś zachowanie jest korzystne w jednym kontekście, a niekorzystne w innym, co oznacza tworzenie się bilansu zysków i strat tego zachowania. Może tak być np. w przypadku wysokiej aktywności podczas poszukiwania partnera i ucieczki przed drapieżnikiem (SIH i współaut. 2004). Innym przykładem jest przetarg dotyczący dokładności i szybkości w szukaniu pokarmu różnej jakości u trzmieli (CHITTKA i współaut.

2003) czy ten sam przetarg podczas szukania pokarmu i unikania kryptycznego drapieżnika (INGS i CHITTKA 2008). Jeśli w niektórych sytuacjach lepiej jest decydować szybko, ale niedokładnie, a w innych powoli, lecz z dużą dokładnością, to dlaczego osobniki wykazują stały styl behawioralny i w konsekwencji są mniej plastyczne? Częściową odpowiedzią na to pytanie jest dodatnie sprzężenie zwrotne (ang. positive feedback loop), które może nie tylko utrzymywać syndrom behawioralny, ale nawet go pogłębiać (CARERE i współaut. 2010). Za przykład może służyć zachowanie łowcze, gdzie występuje przetarg między kosztami a zyskami. Po początkowym wydatku energetycznym zachowanie łowcze przynosi zysk energetyczny i polepsza kondycję osobnika. Lepsza kondycja oznacza, że osobnik może polować ponosząc mniejszy koszt, gdyż, między innymi, ma mniejszą szansę na przegranie pogoni za ofiarą. To z kolei faworyzuje kolejne zachowania łowcze, tworząc pętlę dodatniego sprzężenia zwrotnego. To samo zjawisko występuje również w odwrotnej sytuacji, gdy osobnik o słabej kondycji nie poluje, gdyż zachowanie to stanowi dla niego zbyt duże ryzyko (np. gdy ma dużą szansę na przegranie pogoni i poniesienie niepotrzebnego wydatku energii). Oznacza to jednak niewielkie przychody energii, co utrzymuje go w kiepskiej kondycji. Wynika z tego, iż dodatnie sprzężenie zwrotne między stanem osobnika oraz jego zachowaniem może być warunkiem utrzymania syndromu behawioralnego (SIH i DEL GIUDICE 2012). Różnice w stanie osobników mogą wynikać z efektów losowych w czasie rozwoju, bądź z różnic genetycznych (CARERE i współaut. 2010). Przypuszcza się, że to właśnie stan, częściowo wynikający z czynników genetycznych, jest główną przyczyną występowania osobowości w populacjach naturalnych.

Kiedy brak jest podstaw do wnioskowania o sprzężeniu zwrotnym, alternatywnym konstruktem jest tzw. reguła ochrony zasobów (ang. asset protection principle). Kontynuując przykład zachowań łowczych, reguła ta mówi, że w przypadku posiadania dużych zasobów osobnik nie angażuje się w zachowania łowcze (jest zachowawczy), natomiast przy niewielkich zasobach podejmuje ryzyko w celu ich zdobycia. Oznacza to więc przewidywania dokładnie odwrotne niż w przypadku występowania sprzężenia zwrotnego. Stosowanie tych dwóch reguł w analizie zachowania pozwala więc nie tylko przewidzieć występowanie syndromów behawioral-

nych, lecz w dużej mierze przyczynia się do zrozumienia ich uwarunkowań przyczynowych, które w każdej z tych dwóch sytuacji są odmienne (SIH i DEL GIUDICE 2012).

Różne osobniki danego gatunku stawiane są przed różnymi wymaganiami środowiska. W konsekwencji, jak pisano wyżej, można spodziewać się wewnątrzgatunkowych różnic w zachowaniu tych osobników i rzeczywiście są one obserwowane. Mówiąc inaczej, różnorodność zachowania w takim ujęciu odzwierciedla w znacznym stopniu różnorodne wymagania środowiskowe (HEALY i JONES 2002, ARAUJO i współaut. 2011). Dodatnie sprzężenie zwrotne polegające na pozytywnym doświadczeniu w danej niszy (tj. dobrym radzeniu sobie przy określonych wymaganiach środowiskowych) może stabilizować specjalizację behawioralną (BERGMULLER i TABORSKY 2010). Jednostki systematycznie różniące się pod jakimś względem (np. pod względem skłonności do podejmowaniem ryzyka) mogą wykazywać owe różnice z tego powodu, że występuje sprzężenie zwrotne pomiędzy ich doświadczeniem, a zachowaniem optymalnym w danych warunkach ekologicznych. Na przykład, z dwóch osobników różniących się poziomem rezerw tłuszczowych na łowy wyruszy ten, który ma niższe rezerwy. Ponieważ polowanie w grupie jest bezpieczniejsze, drugi osobnik podąży za nim, lecz wróci do kryjówki szybciej, gdyż szybciej uzupełni rezerwy. Polowanie w pojedynkę jest niebezpieczne, więc pierwszy osobnik również wróci do kryjówki, ale z niższymi rezerwami. W takiej sytuacji wytwarza się sprzężenie zwrotne, które powoduje, że obserwuje się systematyczną różnicę w chęci do podejmowania ryzyka u tych dwóch osobników (DALL i współaut. 2004). Taka różnica może wywierać efekt na ekspresję zachowań w innych kontekstach i rozszerzać się, tworząc coś, co nazywa się osobowością.

Podsumowując rozważania na temat sprzężenia zwrotnego, można opisać to zjawisko na dwóch płaszczyznach. Pierwszą z nich jest interakcja fenotypu ze środowiskiem: osobniki ciągle integrują swoje doświadczenia ze środowiskiem, odbierając z niego informacje, co zwrótnie wpływa na ich fenotypy. Drugą płaszczyzną jest interakcja różnic międzyosobniczych z pulą genów, ponieważ środowisko nigdy nie jest takie samo dla różnych jednostek, co powoduje powstawanie różnic międzyosobniczych w zachowaniu. Różnice te są ciągle „skanowane” przez dobór naturalny, co zwrótnie wpływa na ge-

notypy w populacjach. Teoretycznie wydaje się możliwe, że wpływ doboru na genotypy może się ujawniać nawet wówczas, gdy różne typy osobowości nie różnią się pod względem dostosowania, będąc wtedy jedynie nieadaptacyjną, neutralną zmiennością (CARERE i współaut. 2010). Dane z badań raczej wspierają jednak tezę o adaptacyjności osobowości i wskazują na konsekwencje dla dostosowania istnienia osobowości (SMITH i BLUMSTEIN 2008, WRAY i współaut. 2011). Opisane powyżej dwie płaszczyzny, na jakich rozgrywają się kształtujące zachowania procesy, mające charakter dodatniego sprzężenia zwrotnego, wyjaśniają w pewnym stopniu zmienność behawioralną oraz jej utrzymy-

wanie się w populacjach. Aby trafny opis osobowości zwierząt był możliwy, potrzebna jest znajomość zarówno proksymalnych czynników sprawczych zachowań (płaszczyzna pierwsza), jak i ich ultymatywnych czynników sprawczych (płaszczyzna druga). Koncepcja sprzężenia zwrotnego pozwala także zrozumieć inne zjawiska ekologiczne, np. przystosowanie się populacji do nowego środowiska na drodze rozszerzania niszy (AGASHE i BOLNICK 2011). Należy jednak zaznaczyć, że sprzężenie zwrotne nie wyjaśnia całej problematyki syndromów behawioralnych i kolejne czynniki wpływające na osobowość czekają na opisanie.

#### PODSUMOWANIE

W artykule poruszono przede wszystkim dwa zagadnienia: kwestię różnic indywidualnych w zachowaniu oraz pojęcie osobowości. Przez różnice indywidualne w zachowaniu rozumie się tutaj każdą zmienność wewnątrzpopulacyjną w odpowiedziach na określone bodźce. Osobowość definiowana jest z kolei jako stałość wewnątrzpopulacyjna dotycząca zachowania osobników w różnych kontekstach i/lub w różnym czasie. Oba te zjawiska mają rozległe konsekwencje ekologiczne, dotyczące rozproszenia osobniczego, organizacji społecznej, dominacji, sukcesu reprodukcyjnego, przeżywalności i wielu innych zjawisk. Konsekwencje te można określić jako rozległe także dlatego, że występują często w populacjach naturalnych. Przykłady różnic indywidualnych można odszukać nawet w badaniach, które nie biorą sobie za cel ich studiowania. Traktowane są wtedy jako zaburzenia, szum wokół szukanej wartości średniej. W literaturze przedmiotu można odszukać doniesienia o różnicach indywidualnych w zachowaniu dotyczących takich cech, jak rodzaj wybieranego pożywienia, poziom aktywności, eksploracji, lęklivosti, reaktywności czy prospołeczności. Bez wątplenia różnice te mają konsekwencje adaptacyjne. Niektóre z przywołanych przykładów mają jasne znaczenie przystosowawcze wyrażające się w zmniejszeniu konfliktów międzypersonalnych, tak jak ma to miejsce w przypadku nisz żywieniowych. W innych przypadkach znaczenie przystosowawcze indywidualnych różnic w zachowaniu jest mniej jasne. Obecnie uważa się, iż to stan osobnika jest powodem utrzymywania się różnic w populacjach. Jest

to czynnik o znaczeniu porównywalnym do takich fundamentalnych zmiennych jak płeć czy wiek, kształtujący się w wyniku oddziaływania zarówno efektów losowych jak i czynników genetycznych. Konstrukty osobowości również ma szerokie zastosowanie, między innymi w badaniach z dziedziny ekologii i ewolucji, a także w badaniach terenowych. Utrzymywanie się osobowości w populacji tłumaczy się między innymi optymalnością zawężonej normy reakcji osobnika w danych warunkach, regułą ochrony zasobów, a także dodatnim sprzężeniem zwrotnym, na co w pracy zwrócono szczególną uwagę. Dodatkowo sprzężenie zwrotne może nie tylko utrzymywać syndrom behawioralny, lecz również pogłębiać go, tj. rozszerzać się poza początkowy kontekst lub czas.

Przewidywanie występowania syndromów behawioralnych oraz poznanie ich warunków przyczynowych wymagają jeszcze wiele pracy. Przeszkodą w badaniach nad osobowością jest między innymi metodologia. Nie ustalono, jak silna musi być korelacja zachowania w czasie lub pomiędzy kontekstami, by uznać dane zachowanie za składnik osobowości. Często badania o tej tematyce ograniczone są tylko do wykazywania korelacji. Trudności sprawia także porównywanie gatunków bardzo się od siebie różniących, a kłopotliwa wydaje się wymagana szczególna troska o trafność ekologiczną. Niechęć badaczy do tej tematyki o wyraźnych powiązaniach psychologicznych wydaje się jednak maleć, gdyż rośnie liczba badań poświęconych tej problematyce. Na pewno przyczyni się to do lepszego zrozumienia problematy-



ki stałości i zmienności zachowania, a także rozszerzy obszar badań i wskaże na możliwe inne znaczące czynniki wywierające wpływ na te właściwości zachowań.

Podziękowania dla prof. dr hab. Ewy Joanny Godzińskiej za pomoc w przygotowaniu tego artykułu.

## WYBRANE ZAGADNIENIA DOTYCZĄCE STAŁOŚCI I ZMIENNOŚCI ZACHOWANIA

### Streszczenie

Do obszarów badawczych omawianych w tym artykule należą różnice międzypersonalne w zachowaniu i stałość zachowania poszczególnych osobników w czasie i pomiędzy różnymi sytuacjami. Próby naukowego poznania problematyki różnic indywidualnych i osobowości, czyli osobniczej stałości zachowania, mają długą historię. W artykule przedstawione są przykłady zachowań, w przypadku których wy-

stępuje zmienność w obrębie gatunku, a także możliwe wyjaśnienia dla ich powstawania i utrzymywania się w populacjach. Krótko omówione są pozytywne i negatywne aspekty badań nad osobowością u zwierząt, a także temat ewolucji zachowań w kontekście ich ekologicznych uwarunkowań, ze szczególnym uwzględnieniem zjawiska pętli sprzężenia zwrotnego i reguły ochrony zasobów.

## CONSTANCY AND VARIATION OF BEHAVIOR: SELECTED ISSUES

### Summary

Two research areas are discussed in the article: individual variation in behavior among individuals and within-individual constancy of behavior across time and context. Research devoted to individual differences and animal personality, which is individual constancy of behavior, have a long history. This paper provides examples of behavior patterns known to show intraspecific variation and tries to explain

how such behavioral diversity arises and evolves in natural populations. Positive and negative aspects of animal personality research are shortly discussed, as well as ecological determinants of behavior evolution. Feedback loop and asset protection principle are mentioned in context of eco-evolutionary causal factors of behavior.

## LITERATURA

- AGASHE D., BOLNICK D. I., 2011. *Dietary niche and population dynamic feedbacks in novel habitat*. *Oikos* 121, 347–356.
- ARAUJO M. S., BOLNICK D. I., LAYMAN C. A., 2011. *The ecological causes of individual specialisation*. *Ecol. Lett.* 14, 948–958.
- BADYAEV A. V., ULLER T., 2009. *Parental effects in ecology and evolution: mechanisms, processes and implications*. *Philosoph. Transact. Royal Soc. B* 27, 1169–1177.
- BARLOW G. W., 1977. *Modal action patterns*. [W:] *How animals communicate*. SEBEOK T.A. (red.). Indiana University Press, Bloomington, 98–134.
- BERGMULLER R., TABORSKY M., 2010. *Animal personality due to social niche specialization*. *Trends Ecol. Evol.* 25, 504–511.
- BOLNICK D. I., SVANBACK R., FORDYCE J. A., YANG L. H., DAVIS J. M., HULSEY C. D., FORISTER M. L., 2003. *The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization*. *Am. Natural.* 161, 1.
- BROOKER R. J., WIDMAIER E. P., GRAHAM L. E., STILLING P. D., 2008. *Biology*. New York, McGraw-Hill.
- CARERE C., LOCURTO C., 2011. *Interaction between animal personality and animal cognition*. *Curr. Zool.* 54, 491–498.
- CARERE C., CARAMASCHI D., FAWCETT T. W., 2010. *Covariation between personalities and individual differences in coping with stress: converging evidence and hypotheses*. *Curr. Zool.* 56, 728–740.
- CHITTKA L., DYER A. G., BOCK F., DORNHAUS A., 2003. *Bees trade off foraging speed for accuracy*. *Nature* 424, 388.
- COOPENS C. M., DE BOER S. F., KOOLHAAS J. M., 2010. *Coping styles and behavioural flexibility: towards underlying mechanisms*. *Philosoph. Transact. Royal Soc.* 365, 4021–4028.
- DALL S. R. X., HOUSTON A. I., MCNAMARA J. M., 2004. *The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from adaptive perspective*. *Ecol. Lett.* 7, 734–739.
- DALL S. R. X., BELL A. M., BOLNICK D. I., RATNIEKS F. L. W., 2012. *An evolutionary ecology of individual differences*. *Ecol. Lett.* 15, 1189–1198.
- DOBRAŃSKA J., DOBRAŃSKI J., 1986. *Spółczesność mrówcze a rozwój indywidualności robotnic*. *Kosmos* 35, 577–589.
- GODZIŃSKA E. J., 1988. *Digging as tactic of escape in two bumblebee species with different nesting ecology: *Bombus terrestris* L. and *B. pascuorum* Scopoli*. *Acta Neurobiol. Exp.* 48, 251–258.
- GODZIŃSKA E. J., 1995. *Taktyki alternatywne w zachowaniu się owadów*. *Kosmos* 44, 11–24.
- GODZIŃSKA E. J., 1996. *Etologia owadów społecznych: fakty i kontrowersje*. *Kosmos* 45, 163–178.
- GODZIŃSKA E. J., KORCZYŃSKA, J., 1997. *Digging behaviour and responses to photic and gravitational cues as elements of escape behaviour of bumblebees*. *Acta Neurobiol. Exp.* 57, 59–70.
- GORDON D. M., 2011. *The fusion of behavioral ecology and ecology*. *Behav. Ecol.* 22, 225–230.

- HEALY S. D., JONES C. M., 2002. *Animal learning and memory: an integration of cognition and ecology*. *Zoology* 105, 321-327.
- HOGAN J. A., BOLHUIS J. J., 2005. *The development of behaviour: trends since Tinbergen (1963)*. *Anim. Biol.* 55, 371-398.
- INGS T. C., CHITTKA L., 2008. *Speed-accuracy tradeoffs and false alarms in bee responses to cryptic predators*. *Curr. Biol.* 18, 1520-1524.
- JANDT J. M., BENGSTON S., PINTER-WOLLMAN N., PRUITT J. N., RAINE N. E., DORNHAUS A., SIH A., 2014. *Behavioural syndromes and social insects: personality at multiple levels*. *Biol. Rev.* 89, 48-67.
- KAPLAN N. L., HUDSON R. R., LANGLEY C. H., 1989. *The "hitchhiking effect" revisited*. *Genetics* 123, 887-899.
- KORCZYŃSKA J., 1996. *Rola czynników nabytych w ontogenezie preferencji środowiskowych i pokarmowych mrówek*. *Kosmos* 45, 419-432.
- KORCZYŃSKA J., 1999. *Zachowania łowieckie mrówek - przykłady plastyczności behawioralnej owadów*. *Wszechświat* 100, 26-28.
- KRALJ-FISER S., SCHUETT W., 2014. *Studying personality variation in invertebrates: why bother?* *Anim. Behav.* 91, 41-52.
- LORENZ K., TINBERGEN N., 1938. *Taxis und Instinkthandlung in der Eirollbewegung der Graugans*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 2, 1-29.
- NETTLE D., PENKE L., 2010. *Personality: bridging the literatures from human psychology and behavioural ecology*. *Philosoph. Transact. Royal Soc.* 365, 4043-4050.
- PINTER-WOLLMAN N., GORDON D.M., HOLMES S., 2012. *Nest site and weather affect the personality of harvester ant colonies*. *Behav. Ecol.* 23, 1022-1029.
- REALE D., READER S. M., DOL D., MCDUGALL P. T., DINGEMANSE N. J., 2007. *Integrating animal temperament within ecology and evolution*. *Biol. Rev.* 82, 291-318.
- SALZEN E. A., 2010. *Whatever happened to ethology? The case of fixed action pattern in psychology*. *Hist. Philosoph. Psychol.* 12, 63-78.
- SIH A., DEL GIUDICE M., 2012. *Linking behavioural syndromes and cognition: a behavioural ecology perspective*. *Philosoph. Transact. Royal Soc.* 367, 2762-2772.
- SIH A., BELL A. M., JOHNSON J. C., ZIEMBA R. E., 2004. *Behavioural syndromes: an integrative overview*. *Quart. Overv. Biol.* 79, 241-277.
- SIH A., COTE J., EVANS M., FOGARTY S., PRUITT J., 2012. *Ecological implications of behavioural syndromes*. *Ecol. Lett.* 15, 278-289.
- SMITH B. R., BLUMSTEIN D. T., 2008. *Fitness consequences of personality: a meta-analysis*. *Behav. Ecol.* 19, 448-455.
- STAMPS J., GROOTHUIS T. G. G., 2010. *The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives*. *Biol. Rev.* 85, 301-325.
- SZCZUKA A., 1996. *Elastyczność behawioralna u mrówek*. *Kosmos* 45, 433-442.
- STRZAŁKO J., 2006. *Słownik terminów biologicznych*. Wydawnictwo Naukowe UAM, Poznań.
- TINBERGEN N., 1951. *The Study of Instinct*. Oxford University Press, London.
- WRAY M. K., MATTILA H. R., SEELEY T. D., 2011. *Collective personalities in honeybee colonies are linked to colony fitness*. *Anim. Behav.* 81, 559-568.