

Nr indeksu 362808
PL ISSN 0023-4249

Polskie Towarzystwo Przyrodników
im. KOPERNIKA

KOSMOS

ETOLOGIA I MECHANIZMY ZACHOWANIA



Prenumeratę, jak również sprzedaż pojedynczych zeszytów *KOSMOSU* prowadzi, oprócz Wydawcy — **MAWI**, także firma **AMOS**, 01-806 Warszawa, ul. Żuga 12. Koszt prenumeraty w 1996 r. wynosi 30,00 zł.

Zlecenie dostawy za granicę jest o 100 procent droższe. W przypadku życzenia dostaw drogą lotniczą zamawiający pokrywa dodatkową opłatę.

Wpłaty są przyjmowane na konto firmy **AMOS**:

PKO VIII O/W-wa nr 1586-77578-136, z dopiskiem na blankiecie tytułu i okresu prenumeraty, a w przypadku pojedynczych zeszytów — numeru tomu i zeszytu.

**Polskie Towarzystwo Przyrodników
im. KOPERNIKA**

KOSMOS

ETOLOGIA I MECHANIZMY ZACHOWANIA

Rok założenia 1876

WARSZAWA 1996

MEDYCZNA AGENCJA WYDAWNICZO INFORMACYJNA

RADA REDAKCYJNA

LESZEK KUŹNICKI (*wiceprzewodniczący*), WŁODZIMIERZ OSTROWSKI,
HENRYK SZARSKI, PRZEMYSŁAW TROJAN,
ADAM URBANEK (*przewodniczący*), KAZIMIERZ ZIELIŃSKI

KOMITET REDAKCYJNY

BRONISŁAW CYMBOROWSKI, WŁADYSŁAW
GOLINOWSKI (*zastępca redaktora naczelnego*), LUCYNA GRĘBECKA,
KAZIMIERZ L. WIERZCHOWSKI (*redaktor naczelny*),
BARBARA BIERZYŃSKA (*sekretarz*)

REDAKTOR ZESZYTU

EWA J. GODZIŃSKA

ADRESY REDAKCJI

Redaktor Naczelny
Instytut Biochemii i Biofizyki PAN, Pawińskiego 5A, 02-106 Warszawa
tel. 658-47-29

Sekretarz
Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Wilecza 64, 00-679 Warszawa
tel. 629-32-21 wew. 24

Wydano z pomocą finansową Komitetu Badań Naukowych

Nr indeksu 362808

PL ISSN 0023-4249

MEDYCZNA AGENCJA WYDAWNICZO INFORMACYJNA

Warszawa, ul. Złota 60/28

Druk: Drukarnia Nr 1, Rakowiecka 37, Warszawa

EWA J. GODZIŃSKA

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

ETOLOGIA i MECHANIZMY ZACHOWANIA

ETOLOGIA

Etologia jest nauką o mechanizmach i ewolucji zachowania się, kładącą nacisk zarówno na ścisłą obserwację i opis zachowania się, jak i na poznawanie jego uwarunkowań przyczynowych. Uwaga etologów skupia się na czterech głównych kategoriach czynników sprawczych zachowania się. Kategorie te — słynne „cztery pytania: dlaczego?”, postawione po raz pierwszy przez N. Tinbergena, jednego z pionierów klasycznej etologii, to: (1) tak zwane bezpośrednie mechanizmy zachowania się (w szczególności, bodźce wyzwalające i modulujące określone odpowiedzi, czynniki wpływające na stan motywacyjny zwierzęcia oraz uwarunkowania przyczynowe zachowania się związane z organizacją i integracją jego elementów), (2) czynniki, które działały w trakcie ontogenetycznego rozwoju badanych osobników, (3) czynniki, które działały w trakcie filogenezy (ewolucyjnej historii) badanego gatunku i, wreszcie, (4) czynniki związane z funkcją (znaczeniem przystosowawczym) badanych przejawów zachowania się. Obecnie dwie pierwsze kategorie uwarunkowań przyczynowych zachowania się określa się zazwyczaj łącznie jako tak zwane „bliższe czynniki sprawcze zachowania się”, zaś dwie pozostałe kategorie tych uwarunkowań określa się jako tak zwane „dalsze (ultymatywne) czynniki sprawcze zachowania się”.

Etologia jest też czasem definiowana jako nauka o zachowaniu się zwierzęcia w jego naturalnym środowisku. Etolodzy kładą szczególnie nacisk na poznawanie funkcji i ewolucji zachowania się; stąd też często obserwują zwierzęta w ich naturalnym środowisku lub w warunkach, które to środowisko symulują. Z drugiej strony jednak, współczesne badania etologiczne często obejmują również bardzo skomplikowane doświadczenia wykonywane w ściśle kontrolowanych warunkach laboratoryjnych.

Nacisk kładziony na poznanie ewolucji zachowania się powoduje również, że przedmiotem badań etologicznych są często dziedziczne, zdeterminowane genetycznie przejawy zachowania się. Etologia przyczyniła się jednak również w istotny sposób do rozwoju nowoczesnych teorii procesów uczenia się. Liczne badania etologiczne były poświęcone roli czynników nabytych w ontogenezie zachowania się. Z wielu badań wynika, że zwierzęta mogą mieć zadziwiająco zdolności do

uczenia się; zdolności te przejawiają się jednak wyłącznie w pewnych specyficznych sytuacjach. Badania nad zjawiskiem wpajania zapoczątkowane przez K. Lorenza wykazały, że nie wszystkie formy uczenia się i plastyczności behawioralnej dają się ująć w ramy systemu pojęciowego teorii warunkowania. Inny wybitny etolog, W. H. Thorpe, jako pierwszy wykazał, że preferencje o charakterze specyficznym dla gatunku mogą nie być zdeterminowane genetycznie, lecz wytwarzać się w oparciu o doświadczenie nabywane we wczesnym okresie życia osobniczego.

Badania etologiczne często obejmują porównania pomiędzy różnymi gatunkami i grupami systematycznymi. W przeciwieństwie do pojęć stosowanych przez niektóre inne teorie zachowania się ogólne pojęcia teoretyczne, wprowadzone przez przedstawicieli klasycznej etologii, zostały sformułowane w wyniku porównawczych badań nad wieloma grupami zwierząt odległymi pod względem filogenetycznym, i to zarówno kręgowcami, jak i bezkręgowcami.

Wczesna etologiczna teoria zachowania się wprowadziła wiele ważnych pojęć, takich jak na przykład: sztywny schemat ruchowy, bodziec-znak, wrodzony mechanizm wyzwalający, instykt, zachowanie się apetycyjne, działanie spełniające, działanie upustowe, działanie przerzutowe, wpajanie i okres krytyczny. Wiele z tych pojęć znajduje nadal zastosowanie we współczesnych badaniach nad zachowaniem się zwierząt, choć czasami są one obecnie ukryte pod inną nazwą (na przykład, „sztywne schematy ruchowe” określa się obecnie zazwyczaj jako „programy ruchowe”). Etologiczna teoria zachowania się rozwija się nadal; nowe pojęcia teoretyczne, wprowadzone stosunkowo niedawno, to między innymi ekwifinalność, uczenie się wybiórcze i taktyki alternatywne.

Etologia nie jest jedyną dyscypliną naukową zajmującą się badaniami zachowania się i jego mechanizmów. Dwa inne ważne wczesne podejścia badawcze, stosowane w badaniach zachowania się zwierząt to zoopsychologia i psychologia porównawcza. Istotny wkład w obecny stan wiedzy dotyczący bliższych uwarunkowań przyczynowych zachowania się wniosły psychologia fizjologiczna, neurofizjologia (obecnie w znacznym stopniu przekształcona w szerszą, integracyjną dyscyplinę naukową, neurobiologię), endokrynologia behawioralna, chronobiologia, psychofarmakologia i etofarmakologia. Szczególnie owocnym nowoczesnym podejściem badawczym jest neuroetologia, dyscyplina naukowa powstała na styku neurobiologii i etologii. Ekologia behawioralna i socjobiologia to stosunkowo młode, dynamiczne podejścia badawcze kładące nacisk przede wszystkim na dalsze (ewolucyjne) uwarunkowania przyczynowe zachowania się. Jeszcze młodsze podejścia badawcze to etologia poznawcza i kognitywizm, dyscypliny naukowe, których przedmiotem są procesy poznawcze zwierząt i człowieka. Liczne dyscypliny naukowe (w szczególności, humanetologia, psychologia, psychiatria, etnologia i socjologia) stawiają sobie za cel badania nad zachowaniem się człowieka i jego mechanizmami.

W wyniku pojawienia się nowych podejść badawczych, stosowanych w badaniach nad zachowaniem się (w szczególności ekologii behawioralnej i kognitywizmu), podejście badawcze etologii może wydawać się stosunkowo mniej atrakcyjne dla współczesnych badaczy zachowania się zwierząt. Jednakże, jak to podkreśla J. L. Gould, gorący zwolennik podejścia badawczego etologii, obecnie dopiero zaczynamy doceniać w pełni siłę, z jaką system pojęciowy

klasycznej etologii oraz szerokie, integracyjne podejście badawcze, charakteryzujące tę dyscyplinę naukową, umożliwia rozwikływanie w jaki sposób zarówno proste, jak i złożone formy zachowania się są ze sobą wzajemnie powiązane i harmonijnie współdziałają. Obecnie dopiero zaczynamy rozumieć niezwykle ważne zależności zachodzące pomiędzy neurobiologicznymi mechanizmami zachowania się i jego ewolucją. Zdaniem J. L. Goulda, obecnie w znacznie wyższym stopniu niż kiedykolwiek poprzednio pytania stawiane przez etologię należą do najbardziej ekscytujących pod względem intelektualnym wyzwań stawianych przez współczesną biologię; system pojęciowy etologii stanowi zaś najdoskonalsze narzędzie umożliwiające uzyskiwanie odpowiedzi na te pytania.

Jak to podkreśla W. H. Thorpe, jeden z najwybitniejszych pionierów etologii, siła podejścia badawczego etologii wynika przede wszystkim z tego, że stawia sobie za cel przede wszystkim badanie zachowania się zwierzęcia jako całości a ponadto z tego, że kładzie nacisk na badanie wszystkich czterech kategorii uwarunkowań przyczynowych zachowania się. Etologia jest dyscypliną naukową o charakterze integracyjnym, której istnienie jest niezbędne dla pełnego i satysfakcjonującego rozwoju wszystkich pozostałych dyscyplin naukowych, stawiających sobie za cel badanie organizmów zwierzęcych jako całości.

CHARAKTERYSTYKA TREŚCI NINIEJSZEGO TOMU

Niniejszy tom składa się z 24 artykułów przeglądowych poświęconych zachowaniu się zwierząt należących do szerokiego spektrum grup systematycznych. Liczne artykuły są poświęcone zachowaniu się owadów, w szczególności mrówek (GODZIŃSKA, GODZIŃSKA i WAGNER-ZIEMKA, KORCZYŃSKA, SZCZUKA, WOJTUSIAK), latających błonkówek (CHMURZYŃSKI, GODZIŃSKA i WAGNER-ZIEMKA, SZCZUKA), świerszczy i pasikoników (GODZIŃSKA i WAGNER-ZIEMKA, GÓRSKA, KIERUZEL, PYZA), karaczanów (GODZIŃSKA i WAGNER-ZIEMKA, PYZA), modliszek (GODZIŃSKA i WAGNER-ZIEMKA) oraz much (PYZA). Zachowania rozrodcze pasikoników i nartników są też opisywane w artykule J. RADWANA. Brak jest niestety artykułów poświęconych zachowaniu się bezkręgowców innych niż owadów, choć artykuły E. PYZY i J. RADWANA zawierają pewne dane dotyczące skorupiaków.

Dane dotyczące zachowania się ryb, płazów i gadów są nieliczne: zawierają je jedynie artykuły J. RADWANA i L. STEMPNIEWICZA na temat wyboru partnera i systemów rozrodczych zwierząt. Tylko jeden artykuł jest poświęcony wyłącznie zachowaniu się ptaków: mew i rybitw (BUKACIŃSKA i BUKACIŃSKI). Artykuły J. RADWANA i L. STEMPNIEWICZA zawierają jednak również wiele informacji dotyczących zachowania się godowego różnych gatunków ptaków. Informacje dotyczące zachowania się ptaków można też znaleźć w artykułach M. BIAŁEGO, J. BŁASZCZYKA, T. JEZIERSKIEGO, I. ŁUKASZEWSKIEJ oraz K. TAJCHERT i współautorów.

Liczne artykuły są poświęcone zachowaniu się ssaków. Większość z nich omawia głównie lub wyłącznie zachowanie się gryzoni, a w szczególności szczurów (BECK, BIAŁY, ŁUKASZEWSKA, PISULA i OSIŃSKI, POPIK, TAJCHERT i współautorzy). Kilka artykułów dotyczy wybranej grupy ssaków: nietoperzy (FUSZARA i FUSZARA), ssaków drapieżnych (KALETA) i ryjókwowatych (RYCHLIK); inne zawierają informacje o zjawiskach obserwowanych u licznych gatunków ssaków

(BIAŁY, BŁASZCZYK, JEZIERSKI, STEMPNIEWICZ). Artykuł W. KOSTOWSKIEGO o mechanizmach uzależnienia alkoholowego omawia zjawiska, które mają istotne znaczenie przede wszystkim jako mechanizmy zachowania się człowieka.

Artykuły wchodzące w skład obecnego tomu omawiają szeroki zakres zagadnień, od molekularnych mechanizmów zachowania się po etologię stosowaną.

Neurobiologiczne mechanizmy zachowania się są dyskutowane przede wszystkim w artykułach umieszczonych w pierwszej części tomu (KOSTOWSKI, BIAŁY, POPIK, PYZA, GODZIŃSKA i WAGNER-ZIEMKA, GÓRSKA, TAJCHERT i współautorzy, BŁASZCZYK). Dane dotyczące neurobiologicznych mechanizmów zachowania się znaleźć można również w artykułach T. JEZIERSKIEGO, I. ŁUKASZEWSKIEJ, W. PISULI i J. T. OSIŃSKIEGO oraz A. SZCZUKI.

Tom otwiera artykuł W. KOSTOWSKIEGO poświęcony neurobiologicznym mechanizmom uzależnienia od alkoholu etylowego (EtOH). Autor omawia, między innymi, interakcje EtOH z różnymi neuroprzekaznikami i ich receptorami oraz z endogennym systemem opioidowym mózgu, wpływ podawania EtOH na kanały wapniowe typu L, mechanizmy nagradzającego działania EtOH i tak zwanego zespołu abstynencyjnego oraz rolę procesów uczenia się w powstawaniu uzależnienia od EtOH. Autor omawia również główne strategie farmakoterapii uzależnienia od alkoholu etylowego.

M. BIAŁY przedstawia przegląd danych literaturowych dotyczących roli czynników nabytych w ontogenezie zachowania seksualnego samców ssaków. Przedstawia również szczegółowe omówienie swych własnych doświadczeń dotyczących roli ekspresji genu *c-fos* i receptorów NMDA w plastyczności zachowania seksualnego samców szczurów. Doświadczenia te stanowią doskonały przykład na to, jak owocne mogą być interdyscyplinarne badania, w których stosuje się łącznie metody badawcze etologii i biologii molekularnej.

P. POPIK przedstawia wyniki badań nad modulującym wpływem hormonów tylnego płata przysadki, wazopresyny i oksytocyny oraz kilku peptydów będących pochodnymi wazopresyny na zdolność do tak zwanego rozpoznawania społecznego u szczurów. Terminem tym określa się u szczurów zdolność do nabywania, przechowywania i przywoływania informacji węchowej, pozwalającej na indywidualne rozpoznanie młodocianych osobników, opierającą się najprawdopodobniej na pewnej szczególnej formie pamięci operacyjnej. Autor opisuje również inne zjawiska uczenia się bodźców węchowych używane obecnie jako modele w psychofarmakologicznych badaniach procesów pamięci, w szczególności zjawisko społecznej transmisji preferencji pokarmowych u szczurów. Znaczna część omawianych danych to wyniki badań własnych autora.

E. PYZA omawia szczegółowo neurobiologiczne mechanizmy stanowiące podłoże rytmów okołodobowych owadów, w szczególności neuroanatomiczne podłoże zegarów okołodobowych różnych gatunków owadów i różnych mutantów muszki owocowej (*Drosophila*). Omawia także rolę ekspresji genu *period* oraz rolę neuropeptydu PDF (czynnika rozpraszającego pigment) w funkcjonowaniu okołodobowych zegarów u owadów. Przedstawia też szczegółowe omówienie swoich własnych badań doświadczalnych nad dwoma strukturalnymi rytmami okołodobowymi, odkrytymi przez nią w systemie wzrokowym muchy domowej — oscylacjami liczby różnego typu synaps w pierwszej warstwie wzrokowego neuropilu i fluktuacjami średnicy aksonów komórek monopolarnych — oraz nad rolą

różnych neuroprzekaźników oraz PDF w regulowaniu drugiego z tych dwóch rytmów.

J. GÓRSKA opisuje szczegółowo zjawisko fonotaksji u świerszczy i omawia jego neurobiologiczne mechanizmy. Jej artykuł zawiera, między innymi, opis narządów wytwarzających dźwięk u samców oraz systemu słuchowego samic świerszczy (włączając w to opis kilku klas interneuronów słuchowych uczestniczących w fonotaksji). Szczególnie interesujące są dane dotyczące wpływu hormonu juwenilnego JH III na reaktywność fonotaktyczną u samic świerszczy, który jest związany najprawdopodobniej z genetyczną regulacją właściwości określonych interneuronów słuchowych.

E. J. GODZIŃSKA i A. WAGNER-ZIEMKA omawiają szczegółowo dane literaturowe dotyczące roli opioidów w zachowaniu się owadów. Rola tych związków w regulacji zachowania się owadów była jak dotąd tematem nielicznych badań; ich wyniki dowodzą już jednak, że opioidy mogą wywierać u tych zwierząt istotny wpływ na zachowania związane z pielęgnacją ciała, aktywność lokomotoryczną, zachowania pokarmowe, różne odpowiedzi obronne wyzwalane przez bodźce awersyjne a także na procesy uczenia się zachodzące w izolowanych zwojach tułowiowych, kontrolujących ruchy pojedynczych kończyn.

Artykuł K. TAJCHERT, J. BŁASZCZYKA i K. ZIELIŃSKIEGO jest poświęcony odruchowi wzdrygnięcia, reakcji wyzwalanej przez nagłe bodźce o dużej intensywności. Szczególny nacisk jest położony na neurobiologiczne mechanizmy stanowiące podłoże tak zwanego akustycznego odruchu wzdrygnięcia (ASR). Autorzy opisują również zjawisko tak zwanego odruchu wzdrygnięcia wzmaganego lękiem, które stanowi obecnie nowy model używany w badaniach farmakologicznych, dotyczących wpływu różnych leków na poziom lęku oraz na pamięć długotrwałą. Autorzy omawiają również własne dane doświadczalne dotyczące różnych czynników wpływających na amplitudę ASR u szczura.

Artykuł J. BŁASZCZYKA jest poświęcony neurobiologicznym mechanizmom lokomocji u ssaków. Autor opisuje, między innymi, różne metody używane w badaniach nad lokomocją u zwierząt, a w szczególności nową metodę jednoczesnego pomiaru podstawowych parametrów, charakteryzujących lokomocję czworonożną, opracowaną w Instytucie Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN. Omawia także czynniki wpływające na wybór pomiędzy różnymi alternatywnymi chodami stosowanymi przez ssaki podczas lokomocji, między innymi, koszty energetyczne różnych chodów. Artykuł zawiera także omówienie wyników własnych badań doświadczalnych autora nad fizjologicznymi i neurobiologicznymi mechanizmami uczestniczącymi w kontroli różnych parametrów charakteryzujących lokomocję ssaków.

Następna duża grupa artykułów (ŁUKASZEWSKA, PISULA i OSIŃSKI, CHMURZYŃSKI, KORCZYŃSKA, SZCZUKA i GODZIŃSKA) jest poświęcona przede wszystkim roli, jaką w modulowaniu i kształtowaniu zachowania się odgrywają czynniki i bodźce pochodzące ze środowiska zewnętrznego. Główne zagadnienia dyskutowane w tych artykułach to: zachowania eksploracyjne, procesy poznawcze, procesy uczenia się, plastyczność behawioralna, elastyczność behawioralna i taktyki alternatywne. Dane dotyczące plastyczności behawioralnej i procesów uczenia się można również znaleźć w artykułach M. BIAŁEGO, E. J. GODZIŃSKIEJ i A. WAGNER-ZIEMKI, T. JEZIERSKIEGO, W. KOSTOWSKIEGO i P. POPIKA. Alternatywne

formy zachowania się są także dyskutowane przez J. BŁASZCZYKA, M. BUKACIŃSKĄ i D. BUKACIŃSKIEGO oraz L. STEMPNIEWICZA.

Artykuł I. ŁUKASZEWSKIEJ jest poświęcony, z jednej strony odpowiedziom na nowe bodźce oraz zachowaniom eksploracyjnym zwierząt (ze szczególnym uwzględnieniem gryzoni), z drugiej strony zaś zjawisku przeglądu danych literaturowych oraz własnych danych doświadczalnych dotyczących tych zjawisk i ich neurobiologicznych mechanizmów. Przedstawiona przez nią dyskusja dotycząca głównej funkcji zachowań eksploracyjnych — tworzenia i uaktualniania „map poznawczych”, stanowiących wewnętrzne reprezentacje środowiska — jest szczególnie interesująca. Autorka omawia również swoje liczne doświadczenia dotyczące neurobiologicznych i neurofarmakologicznych mechanizmów zachowań eksploracyjnych, uwagi przestrzennej i habituacji u szczura.

W. PISULA i J. T. OSIŃSKI omawiają szczegółowo własne doświadczenie dotyczące zachowań eksploracyjnych szczura laboratoryjnego. Zwierzęta badano w specjalnej kamerze stwarzającej im środowisko bogatsze w bodźce niż klasyczny układ doświadczalny stosowany w testach „otwartego pola”; wzorce ich zachowania analizowano przy użyciu hierarchicznej analizy skupień. Autorzy omawiają, między innymi, znaczenie swoich wyników dla teoretycznego modelu mechanizmów sterujących zachowaniem bodźcopoloszukującym szczura, zaproponowanego przez J. Matysiaka. Dyskutują również wiele nowych pytań wynikających z ich badań. Artykuł ten stanowi przykład podejścia badawczego psychologii doświadczalnej do zagadnień związanych z zachowaniem się zwierząt.

Artykuł J. A. CHMURZYŃSKIEGO jest poświęcony przede wszystkim roli różnych typów lotów w nabywaniu informacji przez latające błonkówki. Autor omawia dane literaturowe i swoje własne dane doświadczalne wykazujące, że pewne formy lotów błonkówek są wyzwalane w odpowiedzi na nowość lub zmianę oraz że owady te zapamiętują bodźce wzrokowe postrzegane podczas tych lotów. Szczególny nacisk jest położony na procesy uczenia się zachodzące podczas zbiórki pokarmu oraz podczas powrotu do gniazda. Autor omawia też wyniki swojego doświadczenia dotyczącego różnych alternatywnych form lotu stosowanych przez osę grzebaczowatą — wardzankę (*Bembix rostrata*). Doświadczenie to wykazało, że szybkość i pułap lotu wardzanki są ze sobą wzajemnie powiązane w sposób, który maksymalizuje zdolność tego owada do wzrokowego rozróżniania szczegółów podłoża. Autor omawia też możliwy związek pomiędzy tendencją do wykonywania lotów eksploracyjnych a hipotetycznymi negatywnymi stanami emocjonalnymi, pojawiającymi się u błonkówek w odpowiedzi na nowe bodźce oraz w innych sytuacjach, w których występują u nich tak zwane „stany niedoinformowania”.

J. KORCZYŃSKA omawia rolę czynników nabytych w ontogenezie preferencji środowiskowych i pokarmowych u mrówek. Szczególny nacisk jest położony na ontogenezę preferencji decydujących u różnych gatunków mrówek o wyborze miejsca na gniazdo, a także na plastyczność zachowania zbierackiego mrówek-żniwiarek. Autorka omawia również swoje własne dane doświadczalne, dotyczące roli czynników nabytych w ontogenezie preferencji warunków oświetlenia u mrówek, a następnie opisuje szczegółowo badania GODZIŃSKIEJ, KORCZYŃSKIEJ

i SZCZUKI nad procesami zachodzącymi podczas zaznajamiania się mrówek-żniwiarek z nowymi odmianami ziaren.

Artykuł A. SZCZUKI jest poświęcony zjawisku elastyczności behawioralnej u mrówek. Autorka wyjaśnia różnicę pomiędzy plastycznością a elastycznością behawioralną i podaje liczne przykłady różnych form elastyczności behawioralnej u mrówek; w szczególności, opisuje zjawiska regulacji społecznej i zdolności do okresowego poszerzania lub zawężania repertuaru zachowań. Szczególnie interesująca jest dyskusja danych dotyczących neuroanatomicznych i hormonalnych zmian pojawiających się u pszczoły miodnej w wyniku przejścia od roli opiekunki potomstwa do roli zbieraczki, indukowanego doświadczalnie poprzez odpowiednie modyfikacje struktury społecznej kolonii. Dane te stanowią doskonały przykład dwukierunkowości zależności przyczynowo-skutkowych pomiędzy neuroanatomią i zachowaniem się, gdyż wykazują, że modyfikacje behawioralne pojawiające się w odpowiedzi na zmiany zachodzące na społecznym poziomie organizacji mogą prowadzić do istotnych zmian neuroanatomicznych na poziomie osobniczym.

Artykuł E. J. GODZIŃSKIEJ jest poświęcony technikom i taktynom łowieckim mrówek. Autorka opisuje techniki chwytania i transportu ofiar, które wytworzyły się w procesie ewolucji u różnych gatunków mrówek oraz alternatywne taktyki łowieckie stosowane przez mrówki z danego gatunku w różnych sytuacjach. Szczególnie interesujące są dane dotyczące wtórnego zaniku zasadniczej różnicy pomiędzy przejawami agresji wewnątrzgatunkowej i zachowaniami łowieckimi, który nastąpił w trakcie filogenetycznego rozwoju niektórych gatunków mrówek. Autorka omawia również własne dane doświadczalne dotyczące odpowiedzi różnych mrówek na ofiary wyposażone w systemy chemicznej obrony przed wrogami naturalnymi, taktym polowania i transportu ofiar stosowanych przez afrykańskie mrówki z rodzajów *Oecophylla* i *Polyrhachis* oraz tak zwanego „zachowania pseudożądłacego” mrówek-żniwiarek z rodzaju *Messor*.

Trzecia duża grupa artykułów (RADWAN, STEMPNIEWICZ, KIERUZEL, BECK, BUKACIŃSKA i BUKACIŃSKI, FUSZARA i FUSZARA, WOJTUSIAK, KALETY i RYCHLIK) jest poświęcona przede wszystkim interakcjom międzyosobniczym i zachowaniom społecznym zwierząt. Informacje dotyczące tych zagadnień można również znaleźć w artykułach M. BIAŁEGO, E. J. GODZIŃSKIEJ, J. GÓRSKIEJ, T. JEZIERSKIEGO, J. KORCZYŃSKIEJ, P. POPIKA i A. SZCZUKI.

Artykuł J. RADWANA jest poświęcony przede wszystkim dalszym (ewolucyjnym) uwarunkowaniom przyczynowym wyboru partnera do rozrodu u zwierząt. Autor dyskutuje szczegółowo różne hipotezy dotyczące tych uwarunkowań oraz dane doświadczalne, które potwierdzają te hipotezy. Szczególny nacisk kładzie na analizę ewolucyjnych kosztów i zysków związanych z wyborem partnera do rozrodu. Artykuł zawiera również liczne przykłady czynników wpływających na zachowania godowe oraz wybór partnera do rozrodu u różnych gatunków zwierząt oraz liczne dane dotyczące bliższych (bezpośrednich) mechanizmów wyboru partnera u zwierząt.

Artykuł L. STEMPNIEWICZA przedstawia klasyfikację systemów rozrodczych spotykanych u kręgowców ze szczególnym uwzględnieniem ptaków i ssaków. Autor podaje liczne przykłady ilustrujące różnorodność systemów rozrodczych stosowanych przez różne gatunki ptaków i ssaków, omawia też różne czynniki

wpływające na elastyczność systemów rozrodczych kręgowców. Szczególnie interesujące jest omówienie alternatywnych strategii/taktyk rozrodczych stosowanych przez kręgowce oraz czynników wpływających na ich ewolucję.

M. KIERUZEL omawia dane literaturowe oraz własne dane doświadczalne dotyczące zachowania świerszcza domowego (*Acheta domestica*) podczas różnych typów interakcji z innymi osobnikami należącymi do tego samego gatunku. w szczególności, autorka opisuje zachowania seksualne, zachowania agresywne oraz tak zwane zachowania parasocjalne tych owadów. Artykuł ten zawiera również omówienie własnych danych doświadczalnych autorki dotyczących ekspresji zachowań agresywnych u deprywowanych pokarmowo samic świerszcza domowego walczących o dostęp do pokarmu, ontogenezy zachowań terytorialnych u samców tego gatunku oraz rozmieszczenia przestrzennego świerszczy hodowanych w laboratorium we wspólnych klatkach. Autorka omawia również dane literaturowe oraz wyniki swoich własnych badań dotyczących skutków intensywnych kontaktów z innymi osobnikami z tego samego gatunku — tak zwanych „efektów grupy” — na szybkość rozwoju osobniczego świerszcza domowego.

J. BECK omawia dane literaturowe i własne dane doświadczalne dotyczące zachowania seksualnego szczura. Jego artykuł zawiera szczegółowy opis zalotów i zachowania kopulacyjnego samca i samicy szczura. Autor omawia również szczegółowo własne badania doświadczalne dotyczące współpracy pomiędzy samcem i samicą podczas zachowania seksualnego. Dyskutuje też swoje hipotezy dotyczące charakteru właściwości nagradzających różnych elementów sekwencji zachowania seksualnego (obejmującego zaloty i zachowanie kopulacyjne) u samców i samic szczura. Szczególnie interesujące są jego dane dotyczące ekspresji męskiego zachowania kopulacyjnego u samic szczura.

M. BUKACIŃSKA i D. BUKACIŃSKI opisują różne formy wewnątrz- i międzygatunkowego zachowania agresywnego u mew i rybitw. Szczególny nacisk jest położony na różne funkcje zachowania agresywnego tych ptaków oraz na hipotetyczne bliższe uwarunkowania przyczynowe decydujące o wyborze pomiędzy różnymi alternatywnymi formami zachowania agresywnego, mającym miejsce w sytuacjach konfliktowych. Artykuł zawiera również zwięzłe informacje o własnych danych doświadczalnych autorów, dotyczących zachowania terytorialnego, sukcesu rozrodczego oraz strzeżenia samicy u różnych gatunków mew.

E. FUSZARA i M. FUSZARA omawiają dane literaturowe dotyczące zachowania godowego oraz opieki rodzicielskiej u nietoperzy. Autorzy opisują zachowanie godowe i systemy rozrodcze licznych gatunków nietoperzy żyjących w różnych strefach klimatycznych. Opisują też opiekę rodzicielską oraz porozumiewanie się matki z młodym u różnych gatunków nietoperzy. Szczególnie interesujące są dane dotyczące ontogenezy sygnałów dźwiękowych wydawanych przez nietoperze oraz roli, jaką odgrywa uczenie się poprzez obserwację innych osobników w ontogenezie zachowań godowych, społecznych oraz pokarmowych tych zwierząt.

J. WOJTUSIAK opisuje szczegółowo organizację społeczną mrówek-tkaczek z tropikalnego rodzaju *Oecophylla*. Zdolność do współpracy międzyosobniczej osiągnęła u tych mrówek jeden ze szczytów obserwowanych w całym świecie zwierząt. Autor opisuje szczegółowo współpracę tych mrówek podczas budowy

gniazd, ich zachowania terytorialne, łowieckie oraz systemy porozumiewania się. Jego artykuł zawiera także krótkie omówienie własnych danych doświadczalnych dotyczących zachowań obserwowanych podczas naprawy gniazd oraz zachowań łowieckich afrykańskich mrówek-tkaczek *Oecophylla longinoda*. Dane te obejmują, między innymi, obserwacje należące do najbardziej spektakularnych przykładów indywidualnego i zbiorowego transportu dużych obiektów, jakie kiedykolwiek zaobserwowano u mrówek.

Artykuł T. KALETY jest poświęcony systemom społecznym ssaków drapieżnych. Autor opisuje szczegółowo systemy społeczne występujące u tych zwierząt oraz zachowania terytorialne różnych gatunków należących do tej grupy. Szczególny nacisk jest położony na zależności przyczynowo-skutkowe pomiędzy różnymi parametrami charakteryzującymi zachowania pokarmowe tych zwierząt (w szczególności wielkością ofiar, dostępnością pokarmu oraz dziennym lub nocnym typem aktywności) a typem systemu społecznego.

Artykuł L. RYCHLIKA jest poświęcony systemom społecznym ryjówkowatych. Autor przedstawia własną klasyfikację systemów społecznych tych zwierząt sformułowaną w oparciu o dane literaturowe i własne dane doświadczalne a także o własne hipotezy wymagające jeszcze weryfikacji przez przyszłe badania. Autor dyskutuje również swe hipotezy dotyczące ewolucji systemów społecznych ryjówkowatych.

Artykuł T. JEZIERSKIEGO jest poświęcony współczesnym postępom etologii stosowanej zwierząt gospodarskich. Autor omawia przede wszystkim rolę, jaką odgrywają badania etologiczne i neurobiologiczne w działaniach zmierzających do poprawy dobrostanu tych zwierząt; omawia również badania etologiczne dotyczące preferencji pokarmowych zwierząt gospodarskich. Artykuł ten zawiera również zwięzłe informacje dotyczące własnych badań doświadczalnych autora w dziedzinie etologii stosowanej (wpływ stresu na produkcję mleka u krów, wpływ traktowania przez człowieka na rozwój młodych królików, wpływ czynników genetycznych i hormonalnych na zachowania homoseksualne u młodych buhajków oraz nowa metoda wykrywania rui u krów z użyciem specjalnie wytresowanego psa).

ETOLOGIA W POLSCE

W Polsce głównym ośrodkiem badań nad zachowaniem się zwierząt i jego mechanizmami jest Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego Polskiej Akademii Nauk w Warszawie (reprezentowany w tym tomie przez artykuły BŁASZCZYKA, CHMURZYŃSKIEGO, GODZIŃSKIEJ, GODZIŃSKIEJ i WAGNER-ZIEMKI, KIERUZEL, KORCZYŃSKIEJ, ŁUKASZEWSKIEJ, SZCZUKI oraz TAJCHERT i współautorów). W Warszawie i jej pobliżu badania nad zachowaniem się są również prowadzone, między innymi, w Instytucie Ekologii Polskiej Akademii Nauk w Dziekanowie Leśnym (BUKACIŃSKA i BUKACIŃSKI, FUSZARA i FUSZARA), Uniwersytecie Warszawskim (PISULA i OSIŃSKI), Akademii Medycznej w Warszawie (BECK, BIAŁY), Instytucie Genetyki i Hodowli Zwierząt Polskiej Akademii Nauk w Jastrzębcu (JEZIERSKI), Szkole Głównej Gospodarstwa Wiejskiego (KALETA) oraz w Instytucie Psychiatrii i Neurologii (KOSTOWSKI). W Krakowie ważnymi ośrodkami badań nad

zachowaniem się są Uniwersytet Jagielloński (GÓRSKA, PYZA, RADWAN, WOJTUSIAK) oraz Instytut Farmakologii Polskiej Akademii Nauk (POPIK). Inne ważne ośrodki badań nad zachowaniem się i jego mechanizmami to Uniwersytet Gdański (STEMPNIEWICZ), Uniwersytet Łódzki, Uniwersytet Wrocławski oraz Zakład Badania Ssaków Polskiej Akademii Nauk w Białowieży (RYCHLIK).

Pierwsze towarzystwo naukowe skupiające polskich etologów, Sekcja Etologiczna Polskiego Towarzystwa Zoologicznego, powstało w roku 1987. W roku 1991 Sekcja przekształciła się w niezależne Polskie Towarzystwo Etologiczne (PTEtol.)¹.

Składam gorące podziękowania wszystkim Autorom artykułów, opublikowanych w niniejszym tomie *Kosmosu*.

Ewa J. Godzińska

¹Adres Towarzystwa: Polskie Towarzystwo Etologiczne, Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN, ul. Pasteura 3, PL 02-093 Warszawa. Comiesięczne zebrania PTEtol. odbywają się w Instytucie Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN w Warszawie, zazwyczaj w każdy trzeci czwartek miesiąca o godzinie 14.30.

Obecnie w Zarządzie Głównym Towarzystwa działają następujące osoby: Jerzy A. Chmurzyński — prezes (e-mail: jch@nencki.gov.pl); Ewa J. Godzińska — wiceprezes (e-mail: ejg@nencki.gov.pl); Piotr Jabłoński — sekretarz (e-mail: piotrjab@plearn.edu.pl); Anna Szczuka — sekretarz (e-mail: szczuka@nencki.gov.pl); Julita Korczyńska — skarbnik (e-mail: jk@nencki.gov.pl); Marek Kozłowski — członek Zarządu Głównego (e-mail: kozlowsk@alpha.sggw.waw.pl); Elżbieta Pyza — członek Zarządu Głównego (e-mail: pyza@zuk.iz.uj.edu.pl) i Janusz Wojtusiak — członek Zarządu Głównego (e-mail: wojt@zuk.iz.uj.edu.pl). Ewa J. Godzińska pełni również obecnie funkcję delegata Polski do ICE (International Council of Ethologists).

Informacje dotyczące źródeł finansowania badań etologicznych są dostępne przez INTERNET w dokumencie „Wykaz źródeł finansowania badań etologicznych: projekty badawcze, granty pokrywające koszty podróży i udziału w kongresach, szkoły i warsztaty, stypendia przed- i podoktorskie, stypendia dla starszych pracowników naukowych, współpraca z zagranicznymi laboratoriami”, sporządzonym w roku 1995 przez Ewę J. Godzińską, Charlesa Snowdona i Madeleine Paillette (adres: gopher.cisab.indiana.edu lub <http://www.cisab.indiana.edu/ABS/direcpr.html>).

EWA J. GODZIŃSKA

Laboratory of Ethology, Department of Neurophysiology

Nencki Institute of Experimental Biology

Pasteur St. 3, PL 02-093 Warsaw, POLAND

ETHOLOGY AND MECHANISMS OF BEHAVIOUR

ETHOLOGY

Ethology is the study of mechanisms and evolution of behaviour, focused both on accurate observation and description of behaviour and on its causation. Ethology is concerned with four main categories of causal factors of behaviour, the famous „four whys” outlined by N. Tinbergen, one of the pioneers of classical ethology. They include: (1) immediate mechanisms of behaviour (in particular, stimuli eliciting and modulating behavioural responses, factors influencing the motivational state of the animal, and factors related to the integration and organization of behaviour), (2) factors acting in the course of the ontogenesis of the studied individuals, (3) factors which acted in the course of the phylogenesis (the evolutionary history) of the studied species, and, lastly, (4) factors related to the function (adaptive significance) of the studied behavioural trait. The first two categories are now usually designated jointly as the proximate causal factors of behaviour, whereas the second two are called jointly the ultimate (evolutionary) causal factors of behaviour.

Sometimes ethology is also defined as the study of an animal's behaviour in its natural environment. As a consequence of their interest in the function and evolution of behaviour, ethologists often observe animals in their natural habitat or in environments designed to simulate it. However, modern ethological studies frequently involve highly sophisticated experiments carried out under strictly controlled laboratory conditions.

As another consequence of the emphasis laid on the evolution of behaviour, ethological research is often focused on genetically determined, inherited behavioural traits. However, ethology also contributed in a major way to the development of modern theories of learning processes. Numerous ethological studies dealt with the role of acquired factors in the ontogenesis of behaviour. Many of them demonstrated that animals may have remarkable learning abilities limited to specific contexts. The studies of the phenomenon of imprinting started by K. Lorenz demonstrated that not all forms of learning and behavioural plasticity fit into the conceptual framework of the theory of conditioning. Another eminent ethologist, W. H. Thorpe, was the first to demonstrate that species-specific

preferences of animals may not be determined genetically, but may arise as a result of early experience of the individual.

Ethological studies often involve comparisons among various species and phyla. In contrast to some other theories of behaviour, general theoretical concepts introduced by the classical ethologists arose as a result of comparative studies of many phylogenetically distant animal groups, both invertebrates and vertebrates.

Early ethological theory of behaviour introduced many important concepts, such as, for instance, fixed action pattern, sign stimulus, innate releasing mechanism, instinct, appetitive behaviour, consummatory act, vacuum activity, displacement activity, imprinting and critical period. Many of these concepts are still used in modern research on animal behaviour, although sometimes they are now hidden under a different label (for instance, fixed action patterns are now usually called motor programmes). Ethological theory of behaviour is still developing. New theoretical concepts proposed more recently are, for instance, equifinality, selective learning, and alternative tactics.

Ethology is not the sole branch of science concerned with the study of behaviour and its mechanisms. Two other important early approaches to the study of animal behaviour were zoopsychology and comparative psychology. Physiological psychology, neurophysiology (now transformed largely into a broader integrative scientific discipline, neurobiology), behavioural endocrinology, chronobiology, psychopharmacology and ethopharmacology contributed in a major way to our present knowledge concerning the proximate mechanisms of behaviour. Neuroethology is a particularly fruitful modern approach created on the boundary between neurobiology and ethology. Behavioural ecology and sociobiology are relatively young, dynamic approaches concerned mainly with the ultimate causation of behaviour. Still more recently founded are cognitive ethology and cognitivism, scientific disciplines focused mainly on cognitive processes in animals and humans. Numerous scientific disciplines (in particular, humanethology, psychology, psychiatry, ethnology and sociology) are concerned with human behaviour and its mechanisms.

As a result of the recent development of new approaches to the study of behaviour (in particular, behavioural ecology and cognitivism), ethology may seem to become relatively less attractive for modern students of behaviour. However, as pointed out by J. L. Gould, an ardent advocate of the ethological approach, we are just beginning to appreciate the full power of ethology's classic ideas and of its broad and integrative approach in unravelling how behaviour, both simple and complex, is organized and orchestrated. Only now we start to understand crucial links between neural mechanisms and the evolution of behaviour. Now more than ever before, ethology poses some of the most exciting intellectual challenges in modern biology while it offers the most powerful conceptual tools for answering them.

As stressed by W. H. Thorpe, one of the most eminent pioneers of ethology, the strength of ethology resides in its prime concentration on the behaviour of the animal as a whole, and secondly on its fourfold approach to the subject of causation of behaviour. Ethology is an integrative science essential for the full

and satisfactory development of all other disciplines which are concerned with the whole animal.

THE PRESENT VOLUME

The present volume is composed of 24 review papers dealing with the behaviour of animals belonging to a broad spectrum of phyla. Numerous papers are devoted to the behaviour of insects, in particular, ants (GODZIŃSKA, GODZIŃSKA and WAGNER-ZIEMKA, KORCZYŃSKA, SZCZUKA, WOJTUSIAK), flying *Hymenoptera* (CHMURZYŃSKI, GODZIŃSKA and WAGNER-ZIEMKA, SZCZUKA), crickets and grasshoppers (GODZIŃSKA and WAGNER-ZIEMKA, GÓRSKA, KIERUZEL, PYZA), cockroaches (GODZIŃSKA and WAGNER-ZIEMKA, PYZA), mantises (GODZIŃSKA and WAGNER-ZIEMKA) and flies (PYZA). Reproductive behaviour of grasshoppers and water striders is also described by J. RADWAN. Regrettably, no paper deals with the behaviour of invertebrates other than insects, although the papers of E. PYZA and J. RADWAN contain some data concerning crustaceans.

The data on the behaviour of fishes, amphibians and reptilians are scarce: they are provided only in the papers of J. RADWAN and L. STEMPNIEWICZ on mate choice and mating systems in animals. Only one paper is devoted exclusively to the behaviour of birds: gulls and terns (BUKACIŃSKA and BUKACIŃSKI). However, numerous informations concerning mating behaviour of various bird species are also provided in the papers of J. RADWAN and L. STEMPNIEWICZ. Informations concerning various aspects of behaviour of birds can also be found in the papers of M. BIAŁY, J. BŁASZCZYK, T. JEZIERSKI, I. ŁUKASZEWSKA and K. TAJCHERT *et al.*

A large group of papers is devoted to the behaviour of mammals. The majority of them deals mainly or exclusively with the behaviour of rodents, and in particular the rat (BECK, BIAŁY, ŁUKASZEWSKA, PISULA and OSIŃSKI, POPIK, TAJCHERT *et al.*). Several papers are devoted to a single group of mammals: bats (FUSZARA and FUSZARA), *Carnivora* (KALETA) and shrews (RYCHLIK). Others provide the information about the phenomena observed in numerous mammalian species (BIAŁY, BŁASZCZYK, JEZIERSKI, STEMPNIEWICZ). The paper by W. KOSTOWSKI on the mechanisms of alcohol dependence deals with the phenomena which are important mostly as the mechanisms of human behaviour.

The papers presented in this volume deal with a broad range of topics ranging from molecular mechanisms of behaviour to applied ethology.

Neurobiological mechanisms of behaviour are discussed mainly in the papers included in the first part of the volume (KOSTOWSKI, BIAŁY, POPIK, PYZA, GODZIŃSKA and WAGNER-ZIEMKA, GÓRSKA, TAJCHERT *et al.*, BŁASZCZYK). More or less detailed data concerning neurobiological mechanisms of behaviour are also provided by T. JEZIERSKI, I. ŁUKASZEWSKA, W. PISULA and J. T. OSIŃSKI, and A. SZCZUKA.

The opening paper of W. KOSTOWSKI is devoted to the neurobiological mechanisms of ethyl alcohol (EtOH) dependence. The author discusses, among others, the interactions of EtOH with various brain neurotransmitters and their receptors and with the endogenous opioid system of the brain, the effect of EtOH administration on calcium L-channels, the mechanisms of the rewarding effects of EtOH and of the EtOH withdrawal syndrome, and the role of learning

processes in the development of EtOH dependence. He also reviews principal strategies of pharmacotherapy of EtOH dependence.

M. BIAŁY provides the review of literature data on the role of acquired factors in the ontogenesis of sexual behaviour of male mammals. He also provides a detailed account of his own experimental data on the role of *c-fos* gene expression and of NMDA receptors in the plasticity of the sexual behaviour of male rats. His data provide an excellent example of fruitfulness of interdisciplinary research made possible thanks to joint application of methods of ethology and molecular biology.

P. POPIK reviews the results of research on the modulatory effects of posterior pituitary hormones, vasopressin and oxytocin, and of several vasopressin-related peptides on social recognition in rats (= the ability to acquire, store, and recall information concerning olfactory identity of juvenile individuals, involving most probably a form of working memory). The author also describes other olfactory learning phenomena used recently as models in psychopharmacological research on memory processes, in particular, the phenomenon of social transmission of food preferences in rats. A large part of the reviewed data are the results of the author's own research.

E. PYZA presents a detailed review of neurobiological mechanisms underlying insect circadian rhythms. In particular, she describes in detail the neuroanatomical substrate of circadian clocks in various insect species and in various *Drosophila* mutants. She also discusses the role of the *period* gene expression and of the neuropeptide PDF (pigment dispersing factor) in the functioning of insect circadian clocks. She also provides a detailed account of her own experimental research on two structural circadian rhythms detected by her in the visual system of the housefly — oscillations in the number of particular types of synapses in the first visual neuropile, and fluctuations in diameter of monopolar cell axons — and on the role of various neurotransmitters and of PDF in regulating the second of these two rhythms.

J. GÓRSKA describes in detail the phenomenon of phonotaxis in crickets and discusses its neurobiological mechanisms. Her paper provides, among others, the description of the sound-producing organs of the male and of the auditory system of the female (including the description of several classes of auditory interneurons involved in the phonotaxis). Of particular interest are the data on the role of the juvenile hormone JH III in the control of phonotactic responsiveness of female crickets (most probably carried out *via* genetic regulation of the response properties of the identified auditory interneurons).

E. J. GODZIŃSKA and A. WAGNER-ZIEMKA review in detail literature data on the role of opioids in insect behaviour. Although the role of these compounds in regulating insect behaviour was so far investigated in extremely few studies, the results of that research demonstrate already that opioids may influence in a significant way insect grooming behaviour, locomotory activity, feeding behaviour, various defensive responses triggered by noxious stimuli, and learning processes occurring within isolated thoracic ganglia controlling the movements of a single leg.

The paper of K. TAJCHERT, J. BŁASZCZYK and K. ZIELIŃSKI deals with the startle reflex, a reaction triggered by sudden intense stimuli. A particular stress is laid

on neurobiological mechanisms underlying the acoustic startle reflex (ASR). The authors also describe the phenomenon of the so called fear-potentiated startle paradigm, a new model used in pharmacological research mainly to evaluate the effects of various drugs on the level of fear and on the long-term memory. The authors also review their own experimental data on factors influencing the amplitude of the ASR in the rat.

The paper of J. BŁASZCZYK is devoted to neurobiological mechanisms of locomotion in mammals. The author describes, among others, various methods used in the studies of animal locomotion, and, in particular, a new method of simultaneous measurement of basic parameters characterizing quadruped locomotion developed at the Nencki Institute of Experimental Biology. He also discusses factors underlying the choice between various alternative gaits employed by mammals during locomotion, among others, energetic costs of various gaits. The paper also contains a discussion of the results of the author's own experimental data on physiological and neurobiological mechanisms involved in control of various parameters characterizing mammalian locomotion.

Another large group of papers (ŁUKASZEWSKA, PISULA and OSIŃSKI, CHMURZYŃSKI, KORCZYŃSKA, SZCZUKA and GODZIŃSKA) deals mainly with the role of environmental factors and stimuli in modulating and moulding animal behaviour. The main issues discussed in these papers are: exploratory behaviour, cognitive processes, learning processes, behavioural plasticity, behavioural flexibility and alternative tactics. The information about behavioural plasticity and learning processes can also be found in the papers by M. BIAŁY, E. J. GODZIŃSKA and A. WAGNER-ZIEMKA, T. JEZIEŃSKI, W. KOSTOWSKI, and P. POPIK. Alternative forms of behaviour are also discussed by J. BŁASZCZYK, M. BUKACIŃSKA and D. BUKACIŃSKI, and L. STEMPNIEWICZ.

The paper of I. ŁUKASZEWSKA is devoted, on one hand, to novelty responses and exploratory behaviour of animals, in particular the rodents, and, on the other hand, to the phenomenon of habituation of responses to novel stimuli. The author provides an exhaustive review of literature data and of her own experimental data concerning these phenomena and their neurobiological mechanisms. Of particular interest is her discussion of the major function of exploratory activity — creating and updating of „cognitive maps”, internal representations of environment. Her paper contains also an account of her numerous experiments dealing with neurobiological and neuropharmacological mechanisms of exploratory behaviour, spatial attention and habituation in the rat.

W. PISULA and J. T. OSIŃSKI provide a detailed account of their experiment on the exploratory behaviour of the laboratory rat. The animals were tested in a special chamber providing the environment richer in stimuli than the classical „open field” setup; their behaviour was analysed by means of the hierarchical cluster analysis. The authors discuss, among others, the relevance of their results for the theoretical model of the stimulus seeking behaviour of the rat proposed by J. Matysiak. They also put forward many open questions raised by their research. Their paper provides an example of the approach of experimental psychology to the study of animal behaviour.

The paper of J. A. CHMURZYŃSKI is devoted mainly to the role of various types of flights in the acquisition of information by flying *Hymenoptera*. The author reviews literature data and his own experimental data demonstrating that certain forms of flights are triggered in *Hymenoptera* in response to novelty/change, and that these insects memorize visual stimuli perceived during these flights. A particular stress is laid on learning processes occurring in the context of foraging and homing. The author also reviews the results of his experiment on various alternative modes of flight employed by the digger wasp, *Bembix rostrata*, which demonstrated that the speed and ceiling of flight are mutually interrelated in a way maximizing the ability of the insect to discriminate visually the details of its surroundings. He also discusses a possible relationship between the tendency to perform exploratory flights and hypothetic negative emotional states appearing in *Hymenoptera* in response to novelty/informative uncertainty.

J. KORCZYŃSKA discusses the role of acquired factors in the ontogenesis of environmental and food preferences in the ants. A particular stress is laid on the ontogenesis of preferences determining the choice of the nesting site in various ant species, and on the plasticity of foraging behaviour in the harvester ants. The author also provides an account of her own experimental data on the role of acquired factors in the ontogenesis of illumination preferences in the ants, and describes in detail the research of GODZIŃSKA, KORCZYŃSKA and SZCZUKA on the processes occurring in the course of familiarization of the harvester ants with novel seeds.

The paper of A. SZCZUKA is devoted to the phenomenon of behavioural flexibility in the ants. The author explains the distinction between the behavioural plasticity and behavioural flexibility and provides numerous examples of various forms of behavioural flexibility in the ants; in particular, she describes the phenomena of social regulation and behavioural elasticity. Of particular interest is her account of the data concerning the neuroanatomical and hormonal changes appearing in the honeybees as a consequence of the transition from the role of nurse to the role of forager, triggered experimentally by modifications of the social structure of the colony. These data provide an excellent example of the bidirectionality of the cause-effect relationships between neuroanatomy and behaviour, demonstrating that behavioural modifications triggered by the events occurring on the social level of organization may lead to profound neuroanatomical changes on individual level.

The paper of E. J. GODZIŃSKA is devoted to hunting techniques and tactics employed by the ants. The author describes techniques of prey capture and transport which have evolved in various ant species, and alternative hunting tactics employed by the ants of a given species in various situations. Of particular interest are the data on the secondary disappearance of the fundamental difference between intra-specific aggressive behaviour and predatory behaviour, which occurred in the course of the phylogenesis of some ant species. The author also provides an account of her own experimental data on responses of various ants to prey equipped with chemical antipredatory defense systems, on hunting and transport tactics of the African ants of the genera *Oecophylla* and *Polyrha-*

chis, and on the so called „pseudostinging behaviour” of the harvester ants of the genus *Messor*.

The third large group of papers (RADWAN, STEMPNIEWICZ, KIERUZEL, BECK, BUKACIŃSKA and BUKACIŃSKI, FUSZARA and FUSZARA, WOJTUSIAK, KALETA, and RYCHLIK) deals mainly with the inter-individual interactions and social behaviour of animals. The information about these issues can also be found in the papers of M. BIALY, E. J. GODZIŃSKA, J. GÓRSKA, T. JEZIERSKI, J. KORCZYŃSKA, P. POPIK, and A. SZCZUKA.

The paper of J. RADWAN is devoted mainly to the ultimate causal factors of mate choice in animals. The author provides a detailed account of various hypotheses concerning these factors and of experimental data which support these hypotheses. A particular stress is laid on the analysis of the evolutionary costs and benefits of mate choice. The paper provides also numerous examples of factors influencing mating behaviour and mate choice in various animal species and of proximate mechanisms underlying mate choice.

The paper of L. STEMPNIEWICZ provides a classification of mating systems encountered in vertebrates. A particular stress is laid on mating systems employed by birds and mammals. The author provides numerous examples illustrating the diversity of mating systems employed by bird and mammalian species. He also discusses various factors underlying the flexibility of vertebrate mating systems. Of particular interest is his discussion of alternative mating strategies/tactics of vertebrates and of factors influencing their evolution.

M. KIERUZEL reviews literature data and her own data on behaviour of the house cricket (*Acheta domesticus*) during various types of encounters with conspecifics. In particular, she describes sexual behaviour, aggressive behaviour and the so-called parasocial behaviour of these insects. Her paper contains also an account of her own experimental data on the expression of aggressive behaviour in food deprived females fighting for access to food, on the ontogenesis of territorial behaviour of males, and on spatial distribution of individuals kept together in laboratory cages. She also discusses literature data and the results of her own research on the effects of intense contacts with conspecifics — the so-called „group effects” — on the speed of ontogenetic development of the house cricket.

J. BECK provides a review of literature data and of his own experimental data on sexual behaviour of the rat. His paper contains a detailed description of courtship and copulatory behaviour of male and female rats. He also provides a detailed account of his own experimental research on cooperation between the male and the female during the sexual behaviour, and discusses his hypotheses concerning the character of the rewarding properties of various elements of the sequence of courtship and copulatory behaviour of male and female rats. Of particular interest are his data on the expression of male copulatory behaviour in rat females.

M. BUKACIŃSKA and D. BUKACIŃSKI describe various forms of intra- and interspecific aggressive behaviour displayed by gulls and terns. The stress is laid mainly on various functions of aggressive behaviour in these birds, and on hypothetical proximate mechanisms underlying the choice between various alternative forms of aggressive behaviour taking place in conflict situations. The

paper also contains a brief account of the authors own experimental data on the territorial behaviour, breeding success, and female guarding in various gull species.

E. FUSZARA and M. FUSZARA provide a review of literature data on mating behaviour and parental care among the bats. The authors describe mating behaviour and mating systems of numerous bat species living in various climatic zones. They also provide a description of parental care and mother-young communication in various bat species. Of particular interest are the data on the ontogenesis of vocal signals emitted by bats and on the role of observational learning in the ontogenesis of mating, social and foraging behaviour of these animals.

J. WOJTUSIAK provides a detailed account of the social organization of weaver ants of the tropical genus *Oecophylla*. These ants attained one of the pinnacles of the ability for cooperative behaviour in the whole animal kingdom. The author describes in detail the cooperative nest-building behaviour, territorial behaviour, predatory behaviour and communication systems of these ants. His paper contains also a brief discussion of his own experimental data on the nest-repairing behaviour and on the predatory behaviour of the African weaver ant, *Oecophylla longinoda*. That research provided, among others, an account of some of the most spectacular cases of individual and cooperative transport of large objects ever observed in ants.

The paper of T. KALETA is devoted to the social systems of *Carnivora*. The author describes in detail social systems encountered among *Carnivora* and territorial behaviour of various species belonging to that group. A particular stress is laid on the causal relationships between, on one hand, various features of feeding behaviour of these animals (in particular, prey size, food availability, diurnal versus nocturnal foraging) and, on the other hand, the type of their social system.

The paper of L. RYCHLIK is devoted to social systems of shrews. The author puts forward his own classification of social systems of these animals based, on one hand, on literature data and on his own experimental data and, on the other hand, on his hypotheses which remain still open for future investigations. He also discusses his own hypotheses concerning the evolution of social systems of shrews.

The paper of T. JEZERSKI is devoted to the current advances in the applied ethology of farm animals. The author discusses mainly the role of ethological and neurobiological research in improving the welfare of farm animals. He also provides an account of ethological research on the ontogenesis of food preferences of these animals. His paper also provides a brief account on his own experimental research in the domain of applied ethology (the effect of stress on milk productivity of cows, the effect of handling on development of young rabbits, the effect of genetic and hormonal factors on homosexual behaviour of young bulls, and a new method of oestrus detecting in cows by a trained dog).

ETHOLOGY IN POLAND

In Poland, the main centre of the research on animal behaviour and its mechanisms is the Nencki Institute of Experimental Biology of the Polish

Academy of Sciences in Warsaw (represented in this volume by the papers by BŁASZCZYK, CHMURZYŃSKI, GODZIŃSKA, GODZIŃSKA and WAGNER-ZIEMKA, KIERUZEL, KORCZYŃSKA, ŁUKASZEWSKA, SZCZUKA, and TAJCHERT *et al.*). In Warsaw and its surroundings behaviour is also investigated, among others, at the Institute of Ecology of the Polish Academy of Sciences in Dziekanów Leśny (BUKACIŃSKA and BUKACIŃSKI, FUSZARA and FUSZARA), Warsaw University (PISULA and OSIŃSKI), Warsaw Medical Academy (BECK, BIAŁY), Institute of Genetics and Animal Breeding of the Polish Academy of Sciences in Jastrzębiec (JEZIERSKI), Warsaw Agricultural University (KALETA), and Institute of Psychiatry and Neurology (KOSTOWSKI). In Cracow, large centres of research on behaviour are the Jagiellonian University (GÓRSKA, PYZA, RADWAN, WOJTUSIAK) and the Institute of Pharmacology of the Polish Academy of Sciences (POPIK). Other important centres of the research on behaviour and its mechanisms are the University of Gdańsk (STEMPNIEWICZ), University of Łódź, University of Wrocław and the Mammal Research Institute of the Polish Academy of Sciences in Białowieża (RYCHLIK).

The first scientific society created by Polish ethologists, the Ethological Section of the Polish Zoological Society, was founded in 1987. In 1991 it transformed itself into an independent Polish Ethological Society (PTEtol.)¹.

I would like to thank all the Authors who have contributed to the present issue of *Kosmos*.

Ewa J. Godzińska

¹The address of the Society is: Polish Ethological Society, Nencki Institute of Experimental Biology PAS, Pasteur St. 3, PL 02-093 Warsaw. Monthly meetings of the PTEtol. take place at the Nencki Institute of Experimental Biology of the Polish Academy of Sciences in Warsaw, Pasteur St. 3, as a rule on third Thursday of each month, starting at 14.30.

Presently, the following persons form the Council of the PTEtol.: Jerzy A. Chmurzyński — President (e-mail: jch@nencki.gov.pl); Ewa J. Godzińska — Vice-President (e-mail: ejg@nencki.gov.pl); Piotr Jabłoński — Secretary (e-mail: piotrjab@plearn.edu.pl); Anna Szczuka — Secretary (e-mail: szczuka@nencki.gov.pl); Julita Korczyńska — Treasurer (e-mail: jk@nencki.gov.pl); Marek Kozłowski — Member of the Council (e-mail: kozlowsk@alpha.sggw.waw.pl); Elżbieta Pyza — Member of the Council (e-mail: pyza@zuk.iz.uj.edu.pl) and Janusz Wojtusiak — Member of the Council (e-mail: wojt@zuk.iz.uj.edu.pl). Ewa J. Godzińska is also acting as the present delegate of Poland to the ICE (International Council of Ethologists).

Informations about funding sources for ethological research can be found *via* INTERNET in the document „The directory of the funding sources for promotion of the ethological research: research projects, travel and conference grants, schools and workshops, pre- and postdoctoral fellowships, senior scientists fellowships, cooperation with foreign laboratories”, prepared in 1995 by Ewa J. Godzińska, Charles Snowdon and Madeleine Paillette (address: gopher.cisab.indiana.edu or <http://www.cisab.indiana.edu/ABS/di-recpr.html>).

WOJCIECH KOSTOWSKI

*Zakład Farmakologii i Fizjologii Układu Nerwowego
Instytut Psychiatrii i Neurologii
Sobieskiego 1/9, 02-957 Warszawa*

NEUROBIOLOGICZNE MECHANIZMY UZALEŻNIENIA OD ALKOHOLU

WPROWADZENIE

Biologiczne mechanizmy uzależnienia od różnych środków farmakologicznych, takich jak narkotyczne leki przeciwbólowe z grupy opioidów (morfina, petydyna), środki psychostymulujące (kokaina, amfetamina), leki nasenne pochodne kwasu barbiturowego (np. fenobarbital czyli luminal), czy też leki przeciwłękowe (anksjolityczne) pochodne benzodiazepiny oraz alkohol etylowy (EtOH) są wciąż niedostatecznie poznane. Wiedza o neurobiologicznych procesach uzależnienia jest na tyle słaba, że nie pozwala jeszcze na ustalenie podstaw skutecznej terapii. Uzależnienie jest procesem złożonym, który oczywiście nie może być rozpatrywany tylko pod kątem zmian funkcji tych czy innych struktur mózgu, zaburzeń w procesie neuroprzebieżności i metabolizmie komórek nerwowych. Należy rozpatrywać go znacznie szerzej.

Rozwój uzależnienia zależy od wielu czynników, na przykład takich jak oddziaływania środowiskowe (np. wzorce zachowania w grupie kulturowej), czynniki osobowościowe (np. cechy osobowości antysocjalnej, osobowość neurotyczna), uszkodzenia ośrodkowego układu nerwowego oraz ostatnio częściej podkreślane, czynniki genetyczne. W wypadku alkoholizmu — mogą to być zaburzenia w zakresie genów regulujących aktywność dehydrogenazy alkoholowej i dehydrogenazy aldehydowej (głównych enzymów biorących udział w metabolizowaniu EtOH) oraz syntezę receptorów dopaminergicznych typu D-2 i syntezę wazopresyny (patrz KOSTOWSKI 1994b, 1995)

Z klinicznego punktu widzenia rozróżnia się kilka typów uzależnienia alkoholowego. Szczególnie ciekawy i obecnie dość powszechnie jest akceptowany podział alkoholizmu na dwa typy według C. R. CLONINGERA (1987) — typ I związany z czynnikami środowiskowymi i często z przedchorobową osobowością neurotyczną i depresyjną oraz typ II słabiej związany z wpływami środowiskowymi, częściej występujący u mężczyzn i powiązany raczej z osobowością antysocjalną. Oba typy mogą różnić się charakterem zmian w układach neuroprzebieżnikowych, na przykład w typie I przeważa osłabienie funkcji neuronów noradrenergicznych (a więc neuronów produkujących neuroprzebieżnik, noradrenalinę), co mogłoby tłumaczyć silniejsze powiązanie z reakcjami depresyj-

nymi (w depresji występuje bowiem wyraźne osłabienie funkcji tej grupy neuronów) (HABRAT 1992). Jakkolwiek podział Cloningera ma wielu przeciwników, stanowi ciekawą próbę wyodrębnienia bardziej homogennych grup osób uzależnionych od EtOH i próbę wyjaśnienia związków uzależnienia z czynnikami endogennymi i zewnętrznymi.

HIPOTETYCZNE MECHANIZMY UZALEŻNIENIA OD ALKOHOLU

W wielu laboratoriach i klinikach są prowadzone intensywne badania nad mechanizmami i farmakoterapią uzależnień. Szczególne zainteresowanie budzi problem przymusu psychicznego sięgania po narkotyki czy alkohol, a więc zjawiska, które określa się też jako uzależnienie „psychiczne” (psychologiczne) lub we współczesnej literaturze, szczególnie anglosaskiej, po prostu jako — uzależnienie (dependence). Pod nazwą tą rozumiemy zmiany w zachowaniu polegające na skoncentrowaniu się na poszukiwaniu doświadczania efektów i skutków działania środka uzależniającego. Przymus ten wynika nie tylko z charakteru działania samego środka (efektu euforyzującego) lecz także, w wypadku rozwinięcia tak zwanego uzależnienia fizycznego (inaczej zwanego zespołem neuroadaptacyjnym), z obawy wystąpienia objawów powstających w jego nieobecności, czyli objawów tak zwanego zespołu abstynencyjnego. Mechanizm tego zjawiska jest związany z wytwarzaniem się zmian adaptacyjnych w układzie nerwowym.

W ostatnich latach nastąpił poważny postęp w poznaniu mechanizmów działania różnych substancji uzależniających, w tym także EtOH na funkcje neuronów i proces neuroprzekaznictwa. Ma to oczywiście znaczenie dla postępu badań podstawowych w tej dziedzinie co rokuje także rozwój farmakoterapii. Wiadomo obecnie, że działania morfiny i środków pokrewnych wynikają z wiązania się tych substancji ze specyficznymi receptorami błonowymi. Podobnie leki anksjolityczne pochodne benzodiazepiny (jak powszechnie znany pod nazwą Relanium — diazepam bądź oksazepam) wykazują także bardzo duże powinowactwo do specyficznych receptorów w błonach komórkowych (tak zwanych receptorów benzodiazepinowych). Wykryto także, że środki psychostymulujące (kokaina, amfetamina i jej liczne pochodne) wpływają silnie na przekazywanie w neuronach katecholaminergicznym (dopaminergicznym i noradrenergicznym). Odmienne cechy wykazują barbiturany i EtOH, które nie mają tak specyficznych działań jak poprzednie, a jednak posiadają bardzo silny potencjał uzależniający.

Niezależnie od wielu swoistych cech poszczególnych środków uzależniających istnieje, jak się wydaje, wspólny mechanizm odpowiedzialny za rozwój uzależnienia psychicznego. Jest to ujmując ogólnie aktywacja neuronów należących do tak zwanego układu nagrody a więc układu związanego z pozytywnym, przyjemnym odczuwaniem bodźców. W kategoriach anatomicznych istotnym elementem tego układu są neurony katecholaminergiczne (dopaminergiczne i noradrenergiczne), a szczególnie neurony zlokalizowane w jednej ze struktur leżącej w tak zwanej przegrodzie (septum), w jądrze połączonej przegrody (nucleus accumbens) (KÖOB 1991, WISE i ROMPRE 1989, KOSTOWSKI 1995).

ETANOL A UKŁADY NEUROPRZEKAŹNIKOWE

Wbrew wcześniejszym przypuszczeniom EtOH działa wyraźnie na niektóre typy neuroprzeakaźników i ich receptory. Wpływ na receptory może wynikać z niespecyficznego działania na błony komórkowe, wiadomo bowiem, że EtOH zwiększa tak zwaną płynność błon, a więc prowadzi do dezorganizacji ich struktury lipidowej (patrz KOSTOWSKI i WALD 1992, KOSTOWSKI 1994a)

Charakterystycznym, chociaż niedostatecznie poznanym, działaniem EtOH jest uwalnianie dopaminy (DA), ważnego neuroprzeakaźnika regulującego zachowania emocjonalne, funkcje wspomnianego układu nagrody oraz czynności ruchowe. Uwalnianie DA następuje prawdopodobnie nie poprzez bezpośrednie działanie na neurony dopaminergiczne lecz pośrednio poprzez receptor cholinergiczny typu nikotynowego (receptor N-cholinergiczny) i serotoninerdyczny 5-HT-3 (jeden z typów receptora dla serotoniny, czyli 5-hydroksytryptaminy).

Uwalnianie DA przez EtOH może być mechanizmem wzmacniającym, prowadzącym do powstania uzależnienia (SAMSON i HARRIS 1992, DI CHIARA i IMPERATO 1988, KOSTOWSKI 1994b, 1995). Sam proces uzależnienia nie tylko psychicznego, lecz także fizycznego (czyli neuroadaptacji) jest w wypadku EtOH bardzo złożony. Do uzależnienia dochodzi, podobnie jak w wypadku innych środków uzależniających, po dłuższej ekspozycji na EtOH. Występują wówczas prawdopodobnie zmiany prowadzące do przewagi mechanizmów wzmacniających (nagradzających) nad działaniami awersyjnymi, które w wypadku EtOH są bardzo silnie wyrażone. W tym „przestrojeniu” reakcji organizmu biorą udział liczne neuroprzeakaźniki i ich receptory błonowe.

Ostatnio utrwaliło się przekonanie, że EtOH szczególnie silnie działa na receptory należące do nadrodziny receptorów jonotropowych (a więc nie działających na komórkę poprzez złożony układ białek regulacyjnych (białek G) i wtórnych przeakaźników wewnątrzkomórkowych, jak cykliczny adenozymonofosforan (cAMP) i inne (SAMSON i HARRIS 1992, KOSTOWSKI 1994a, 1995).

Pojedyncze dawki EtOH osłabiają funkcję wielu receptorów i jonowych kanałów pobudzających — takich jak glutaminergiczny typu NMDA oraz kanał wapniowy typu L, nasilają natomiast funkcje innych receptorów, w tym hamujących, na przykład receptora dla kwasu gamma-aminomasłowego (GABA) typu A (receptor GABA-A). Tak ukierunkowane działania przyczyniają się do ogólnie hamującego, a więc — sedatywnego, przeciwlękowego i przeciwdrgawkowego wpływu ostrych dawek EtOH. W miarę podawania tego środka rozwija się tolerancja na te działania i dochodzi do ich odwrócenia: w szczególności rośnie liczba pobudzających receptorów NMDA i kanałów wapniowych, a maleją oddziaływania receptorów GABA-A (choć sytuacja tu jest bardziej złożona ze względu na wielką heterogenność receptora i istnienie wielu izoreceptorów złożonych z różnych kombinacji podjednostek). Zmiany te prowadzą do przewagi mechanizmów aktywizujących i ujawniają się szczególnie po nagłym odstawieniu EtOH jako wspomniany zespół abstynencyjny (lęk, niepokój, pobudzenie psychoruchowe, drgawki) (patrz KOSTOWSKI 1994b, 1995).

Alkohol pobudza także receptory serotoninerdyczne typu 5-HT-3 i N-cholinergiczne, co jak wspomniano, może powodować wzmożone uwalnianie dopaminy i nasilenie neuroprzeżyźnictwa dopaminergicznego. Dotyczy to szczególnie struktur mózgu związanych z regulacją procesów motywacyjnych i emocjonalnych i wspomnianego układu nagradzającego, czyli przede wszystkim jądra półleżającego przegrody mózgu. Mechanizm ten ma prawdopodobnie pewne znaczenie dla „wzmacniającego” działania EtOH, zjawiska będącego podłożem uzależnienia, czyli wspomnianej poprzednio „zależności psychicznej” (DI CHIARA i IMPERATO 1988, SAMSON i HARRIS 1992, KOSTOWSKI 1995).

Zaskakujące są powiązania pomiędzy działaniem EtOH i morfiny oraz innych opioidów. Wiadomo, że narkotyki te działają poprzez specyficzne receptory błonowe (szczególnie receptory mi, delta oraz kappa) i że w organizmie wytwarzają się „endogenne morfiny” (endorfiny, enkefaliny i dynorfiny), związki o budowie peptydowej działające na te receptory i odgrywające ważne funkcje nie tylko w czynności mózgu, lecz i innych narządów. Po jednorazowej dawce EtOH stężenie endorfiny beta we krwi wzrasta, co dowodzi pobudzenia endogenego układu opioidowego. Mechanizm ten jest także niezwykle istotny dla rozwoju uzależniającego działania EtOH, działanie „wzmacniające” wynikać może bowiem w znacznej mierze z pobudzenia tego układu (KOSTOWSKI i WALD 1992, KOSTOWSKI 1995).

Długotrwałe podawanie EtOH prowadzi do powstania bardzo aktywnych biologicznie związków, będących produktami kondensacji aldehydu octowego (metabolit alkoholu) z dopaminą i innymi aminami biogennymi mającymi charakter neuroprzeżyźników. Takim związkiem jest salsolinol, powstający z połączenia aldehydu octowego z dopaminą. Aktywne związki powstają także wskutek kondensacji niektórych endogennych aldehydów z aminami (pochodne beta karboliny i tetra-hydropapaweroliny). Związki te mogą poprzez liczne, chociaż niedokładnie jeszcze poznane działania przyczyniać się do rozwoju uzależnienia (KOSTOWSKI i WALD 1992).

Główne działania alkoholu przedstawiono w tabeli 1.

Tabela 1

Wpływ alkoholu na układy neuroprzeżyźnikowe i receptory

Dawki jednorazowe	Podawanie przewlekłe
Wzrost uwalniania dopaminy	Nadwrażliwość receptorów dopaminergicznych
Aktywacja neuronów dopaminergicznych	
Nasilenie działania GABA	Spadek liczby receptorów GABA-A
Hamowanie funkcji receptora NMDA	Wzrost liczby receptorów NMDA
Blokowanie kanałów Ca ²⁺	Wzrost liczby kanałów Ca ²⁺
	Wzrost działania 5-HT nas receptor 5-HT-3
	Aktywacja receptora N-cholinergicznego
Uwalnianie somatostatyny	Powstawanie produktów kondensacji
Uwalnianie beta-endorfiny	

MODELE EKSPERYMENTALNE BADAŃ PROCESU UZALEŻNIENIA

Układ nagrody (ang. reward system) obejmuje głównie grupy neuronów dopaminergicznych i noradrenergicznych. Wykazano, że elektryczne drażnienie obszarów mózgu bogatych w te neurony wywołuje u zwierząt subiektywne odczucie „przyjemności”, dają one bowiem do ponawiania takiej stymulacji i w specjalnych warunkach same aplikują sobie bodźce elektryczne (samodrażnienie, ang. self-stimulation). Obszary te to na przykład strefa boczna podwzgórza (w której znajduje się wiązka neuronów wstępujących z pnia mózgu do struktur położonych ku przodowi, pęczek pośrodkowy przodomózgowia, ang. medial forebrain bundle) oraz struktury limbiczne, na przykład wspomniane jądro półleżące przegrody. Wiele substancji uzależniających działa bardzo podobnie u ludzi i u zwierząt, można na przykład stworzyć sytuacje doświadczalne, w których zwierzęta (szczury, psy, małpy) same aplikują sobie dożylnie (a nawet do struktur mózgu) morfinę, kokainę czy amfetaminę (zjawisko „samopodawania”, ang. self-administration) (KOSTOWSKI i WALD 1992, KOSTOWSKI 1995).

Zwierzęta poszukiwać mogą miejsca, w którym otrzymują środek uzależniający, jest to zjawisko „preferencji miejsca” (ang. place preference), metoda obok wyżej wymienionych często stosowana w badaniach działania „nagradzającego”.

SYGNAŁ WEWNĘTRZNY (RÓZNICUJĄCY) A DZIAŁANIA NAGRADZAJĄCE
I AWERSYJNE ALKOHOLU

Alkohol, podobnie jak wiele innych substancji biologicznie czynnych, jest silnym bodźcem, który zwierzęta mogą rozróżniać od innych sygnałów w specjalnym układzie doświadczalnym (różnicowanie instrumentalne bodźca). Uważa się, że środki uzależniające mają silny sygnał różnicujący, wynikający z ich działania wzmacniającego. Nie zawsze jest to słuszne, na przykład w odniesieniu do alkoholu, którego „rozpoznawanie” (jak to wynika również z naszych własnych badań) wiąże się bardziej z awersyjnymi i obwodowymi działaniami niż z właściwym wpływem „nagradzającym”. Sygnał różnicujący ma jednak niezwykle ważne znaczenie dla rozwoju uzależnienia, dojsć może bowiem do powiązania (asocjacji) działania pozytywnie wzmacniającego (nagradzającego) z tym sygnałem subiektywnym, co utrwała zachowanie związane z poszukiwaniem środka uzależniającego (ang. drug seeking behavior).

Środek uzależniający stanowi poprzez bezpośrednie działanie na układ nagrody element wzmocnienia pierwotnego (primary reinforcer), jego działanie może zostać powiązane z każdym obojętnym bodźcem czy sygnałem w procesie uczenia. Wówczas pierwotnie obojętny sygnał staje się wzmacniającym (secondary reinforcer). Proces uzależnienia psychicznego ma więc u swego podłoża także mechanizm uczenia (SAMSON i HARRIS 1992).

W wypadku alkoholu istnieją, jak wspomniano, nie tylko działania pozytywnie wzmacniające (np. euforyzujące oraz tłumiące lęk i napięcie) lecz także silne działania negatywne, awersyjne (senność, zaburzenia równowagi, różne efekty somatyczne) wynikające po części (a być może głównie) z przemiany do aldehydu octowego, związku o licznych działaniach awersyjnych (np. wymiotnym, wpły-

wającym na ciśnienie tętnicze i rytm serca). Zahamowanie przemiany EtOH do aldehydu (4-metylopyrazolem) osłabia awersyjne efekty EtOH i zarazem jego sygnał „różnicujący”. Z kolei zahamowanie rozkładu nagromadzającego się aldehydu disulfiramem (Anticol) niezwykle nasila awersyjne efekty EtOH, co wykorzystuje się w znanej (choć niestety mało skutecznej) terapii odwykowej.

STRATEGIE FARMAKOTERAPII UZALEŻNIENIA OD ALKOHOLU

Podstawowym problemem leczenia uzależnienia od EtOH jest zapobieganie nawrotom picia po wyprowadzeniu pacjenta z następstw fizycznych długotrwałego spożywania alkoholu (detoksykacji). Oczywiście wielką rolę odgrywają działania psychologiczne i socjologiczne, w tym słynne kluby anonimowych alkoholików (AA). Coraz więcej miejsca zaczyna jednak zdobywać farmakoterapia. Wynika to z postępu badań podstawowych nad neurobiologicznymi mechanizmami uzależnień.

Główne strategie są obecnie następujące: a) nasilanie efektów awersyjnych EtOH, b) osłabianie działań wzmacniających, c) wpływ na mechanizm picia EtOH (co w części przynajmniej pokrywa się z poprzednimi punktami), d) osłabienie sygnału różnicującego i jego sprzężenia z sygnałem wzmacniającym.

Działanie pierwsze to na przykład podawanie wspomnianego disulfiramu i innych podobnych środków blokujących dehydrogenazę aldehydową (enzym przekształcający aldehyd octowy do kwasu octowego). Terapia ta niesie wiele zagrożeń (np. zaburzenia krążenia), ma więc liczne przeciwwskazania, jej skuteczność z perspektywy czasu okazała się ponadto niewielka.

Działania drugiej i trzeciej grupy, czyli hamowanie wzmocnienia i picia alkoholu, są obecnie szczególnie rozwijane i badane tak w modelach laboratoryjnych, jak w klinice. W grę wchodzi liczne związki o działaniach na różne systemy receptorowe i neuroprzekaźnikowe. Są to leki działające na układ dopaminergiczny — zarówno agonistyczne (czyli stymulujące neurony lub receptory, na przykład bromokryptyna), jak antagonistyczne (np. leki neuroleptyczne czyli antypsychotyczne). Ich skuteczność okazała się jednak mniejsza niż początkowo się spodziewano, często ze względu na działania niepożądane. Ważne znaczenie mają leki pobudzające układ serotonergiczny (co wynika m.in. z osłabiania przez 5-hydroksytryptaminę, czyli serotoninę, funkcji układu nagrody). Ciekawe efekty przynosi podawanie takich leków, jak fluoksetyna i fluoksamina (leki przeciwdepresyjne nowszej generacji hamujące neuronalny wychwyt 5-HT) a także leków blokujących receptor 5-HT-3 (być może ze względu na to, że EtOH zwiększa uwalnianie DA poprzez wpływ na ten receptor) (HABRAT 1993, KOSTOWSKI 1994c, 1995, VERBANCK i współaut. 1993).

Bardzo poważnie są zaawansowane badania nad wpływem antagonistów kanałów wapniowych (typu L). Leki te (np. nimodypina, nifedypina) hamują picie EtOH u zwierząt, osłabiają objawy zespołu odstawienia oraz, co jest niezwykle ważne, „naśladują” EtOH w teście różnicowania, czyli „podstawiają” się za EtOH. Organizm nie rozróżnia więc dobrze EtOH od tych leków (ZWARTAU i współaut. 1993, patrz KOSTOWSKI 1995). Za alkohol podstawiają się również antagoniści receptora NMDA (np. dizocilpina).

Podobnie obiecujące są leki wpływające pobudzająco na układ GABA-ergiczny. Hamują one nie tylko picie EtOH, objawy zespołu abstynencyjnego, lecz także „podstawiają” się za EtOH w teście różnicowania bodźca etanolu (patrz KOSTOWSKI 1995). Zainteresowanie budzą pochodna acetylo-homotauryny, akamprozat (Acamprosate) oraz kwas gamma-hydroksymasłowy i gamma-butyrolakton (GESSA i współaut. 1993) a także kwas gamma-wynylomasłowy. Niektóre z nich (np. akamprozat) znalazły zastosowanie kliniczne (KOSTOWSKI 1994c, 1995, VERBANCK i współaut. 1993, PEACHEY i NARANJO 1984).

Do pewnego stopnia morfina i inne opioidy naśladują również bodziec różnicujący EtOH, antagoniści receptorów opioidowych, na przykład naltrekson, hamują natomiast wzmacniające działanie i picie EtOH zarówno u zwierząt, jak i u ludzi. Naltrekson obecnie budzi wielkie nadzieje na postęp farmakoterapii alkoholizmu (VOLPICELLI i współaut. 1986, VERBANCK i współaut. 1993).

Poznanie mechanizmów uzależnień lekowych, które następuje w związku z postępem badań podstawowych w dziedzinie farmakologii, neurofizjologii i neurochemii rokuje zatem nadzieję na przełom w leczeniu tej wciąż narastającej i groźnej plagi trapiącej społeczeństwa.

NEUROBIOLOGICAL MECHANISMS OF ALCOHOL DEPENDENCE

Summary

The present review describes major mechanisms underlying the central effects of ethyl alcohol (EtOH), in particular the neurobiological and neuropharmacological aspects of EtOH dependence and voluntary consumption. Prominent among these factors are interactions of EtOH with brain neurotransmitters and receptors. Thus EtOH has been consistently reported to stimulate the release of dopamine within the limbic areas (e.g. the nucleus accumbens). This phenomenon seems to be of importance for rewarding effects of EtOH (and other substances of abuse). Acute administration of EtOH results in reduction in glutamatergic neurotransmission probably due to a blockade of N-methyl-D-aspartic acid (NMDA) receptors. Other characteristic effects associated with acute EtOH administration are: stimulation of GABA-ergic neurotransmission and a blockade of calcium L-channels. Chronic exposure to EtOH produces opposite effects such as an increased number of NMDA receptors and an elevated number of calcium L-channels. These changes underlie the hyperexcitability and other signs of EtOH withdrawal symptoms.

Voluntary consumption of EtOH is inversely correlated with the function of brain serotonergic neurones. Drugs activating 5-HT neurotransmission (i.e. serotonin precursors, releasers and uptake inhibitors) have been reported to reduce EtOH consumption while rats selectively bred for EtOH preference show a reduced serotonergic function.

LITERATURA

- CLONINGER C. R., 1987. *Neurogenetic adaptive mechanisms in alcoholism*. Science 236, 410-416.
- DI CHIARA G., IMPERATO A., 1988. *Drug abuse in humans preferentially increase synaptic dopamine concentration in the mesolimbic system in freely moving rats*. Proc. Natl. Acad. Sci USA 85, 5274-5278.
- GESSA G. L., DIANA M., FADDA F., COLOMBO G., 1993. *Gamma hydroxybutyric acid (GHB) for treatment of alcohol dependence*. Eur. Neuropsychopharmacol. 3, 224-226.
- HABRAT B., 1992. *Klasyfikacja alkoholizmu wg. Cloningera*. Postępy Psychiatrii i Neurologii, IPN Warszawa 1 (3), 155-160
- HABRAT B., 1993. *Selektywne inhibitory wychwytu serotoniny w leczeniu uzależnienia od alkoholu*. Lekki Psychotropowe IPN Warszawa, 2, 155-120.

- KOOB G. F., 1991. *Neurobiological sites for drug dependence*. G. RACAGNI (red) vol. 2, Excerpta Medica, New York 36-40.
- KOSTOWSKI W., 1990. *Perspektywy zastosowania antagonistów kanału wapniowego w leczeniu zależności alkoholowej*. Pol. Tyg. Lekarski 45, 109-112.
- KOSTOWSKI W., WALD I., (red). 1992. *Biologiczne mechanizmy działania alkoholu etylowego*. PWN Warszawa.
- KOSTOWSKI W., 1994a. *Interaction of ethanol with ion channels. Possible implications for mechanism of intoxication*. P. FOA i M. WALSH (red). Springer Verlag, New York, 436-455.
- KOSTOWSKI W., 1994b. *Mechanizm uzależniającego działania alkoholu etylowego*. *Perspektywy farmakoterapii alkoholizmu*. cz. I. Magazyn Medyczny 5 (3), 53-61.
- KOSTOWSKI W., 1994c. *Perspektywy farmakoterapii alkoholizmu* cz. II. Magazyn Medyczny 5 (4), 34-42
- KOSTOWSKI W., 1995. *Neurobiologiczne mechanizmy uzależnienia od alkoholu etylowego*. *Postępy Psychiatrii i Neurologii*, IPN Warszawa
- PEACHEY J. E., NARANJO C. A. 1984. *The role of drugs in the treatment of alcoholism*. *Drugs* 27, 171-182.
- SAMSON H. H., HARRIS R. A. 1992. *Neurobiology of alcohol abuse*. *Trends in Pharmacol. Sci.* 13, 69-75.
- VERBANCK P., BARRIAS J., BESSON J., BORG S., 1993. *Pharmacological approach to the treatment of drinking problems: a critical overview*. *Alcohol and Alcoholism. Suppl.* 2, 139-144.
- WISE R. A., ROMPRE P., 1989. *Brain dopamine and reward*. *Ann. Rev. Psychol.* 40, 191-225.
- VOLPICELLI J. R., DAVIS M., OLGIN J., 1986. *Naltrexone block the post-shock increase of ethanol consumption*. *Life Sci.* 38, 481-487.
- ZWARTAU E. E., KUZMINA V., PATKINA N. A., 1993. *Calcium entry blockers and drug addiction*. *European Neuropsychopharmacol.* 3, 220-221.

MICHAŁ BIAŁY

*Akademia Medyczna w Warszawie**Katedra i Zakład Fizjologii Człowieka**Krakowskie Przedmieście 26/28, 00-325 Warszawa*ROLA UCZENIA SIĘ W ZACHOWANIACH SEKSUALNYCH SAMCÓW
SSAKÓW

Zachowania seksualne są uznawane powszechnie za instynktowe. Nie oznacza to jednak, że jest to typ zachowań całkowicie sztywny i niemodyfikowalny. Istnieje szereg danych pochodzących zarówno z badań nad zwierzętami, jak i z opisów zaburzeń i zбочeń seksualnych występujących u ludzi, wskazujących na występowanie procesu uczenia się będącego następstwem odbytych pierwszych kontaktów seksualnych. U ludzi fetyszizm a również pewne formy homoseksualizmu mają swoje podłoże w zapamiętywaniu pierwszych kontaktów seksualnych. U kobiet pierwsze przeżyte orgazmy wydają się mieć ważne znaczenie dla zapamiętywania cech partnera seksualnego lub bodźców dochodzących z otoczenia (BECK i GODLEWSKI 1985).

Zachowania instynktowe składają się z szeregu powiązanych ze sobą etapów przygotowawczych, tak zwanych zachowań apetycyjnych oraz zachowań spełniających, tak zwanych reakcji konsumacyjnych. W zachowaniu seksualnym wyróżnić możemy dwie fazy: fazę zalotów oraz konsumacyjny akt seksualny. W fazie zalotów partnerzy odbierają bodźce o różnej modalności (węchowe, wzrokowe, słuchowe, dotykowe). Bodźce te działają jako tak zwane bodźce wyzwalające, to znaczy powodują odblokowanie wrodzonych mechanizmów wyzwalających reakcji instynktowych. Dzięki temu jest możliwe wystąpienie odziedziczonych koordynacji ruchowych (TINBERGEN 1976). Z drugiej strony, bodźce dochodzące od receptywnej samicy prowadzą do wzrostu podniecenia seksualnego samców (sexual arousal). Poziom podniecenia seksualnego zależy od dwóch czynników: pobudliwości samca oraz właściwości stymulujących — atrakcyjności samicy (BEACH 1964). Gdy podniecenie osiąga odpowiednio wysoki poziom, powyżej zakładanego hipotetycznie progu kopulacji, dochodzi do przejścia z fazy zalotów do kopulacji (KURTZ i ADLER 1973).

BEACH (1956) stwierdził, że motywacja seksualna samców szczura nie może być rozpatrywana jako monolit i wyróżnił dwa mechanizmy sterujące kopulacją: mechanizm podniecenia seksualnego (sexual arousal mechanism) oraz mechanizm kopulacyjny (copulatory mechanism). Pierwszy z nich jest związany z apetycyjnym zachowaniem seksualnym, drugi z konsumacyjnym aktem seksu-

alnym. Mechanizm podniecenia seksualnego reguluje poziom podniecenia jeszcze przed rozpoczęciem krycia. Pobudzająco działają na samca bodźce pochodzące od receptywnej samicy (BEACH 1947, MADLAFOUSEK i HLINAK 1983, STERN 1990) oraz szereg niespecyficznych bodźców, takich jak na przykład słabe bodźce bólowe, branie go do ręki przez eksperymentatora czy widok kopulacji innych szczurów (SACHS i BARFIELD 1976). Powoduje to wzrost podniecenia seksualnego aż do osiągnięcia hipotetycznie zakładanego progu kopulacyjnego (KURTZ i ADLER 1973), co umożliwia uruchomienie kopulacji i włączenie mechanizmu kopulacyjnego. Podstawowe elementy zachowania seksualnego szczura to: wskakiwanie (mounting), intromisja (tzn. krycie połączone z wprowadzeniem prącia do pochwy) oraz ejakulacja. Elementy te występują w postaci serii. Nie każde wskakiwanie prowadzi do intromisji, zaś ejakulacja następuje dopiero po stosunkowo długiej serii wskakiwań i intromisji. Parametrami kopulacyjnymi, których używa się jako wskaźników poziomu podniecenia seksualnego są: latencja wskakiwania na samicę, czyli czas, który upływa od wprowadzenia samicy do pomieszczenia, gdzie znajduje się samiec, do rozpoczęcia przez niego krycia nie połączonego, (wskakiwanie) lub też połączonego (intromisja) z wprowadzeniem prącia do pochwy; latencja intromisji, czyli czas, który upływa od wprowadzenia samicy do rozpoczęcia krycia połączonego z intromisją (SACHS i BARFIELD 1976). W trakcie krycia, głównie w wyniku dochodzącej stymulacji genitalnej (KURTZ i ADLER 1973) oraz w mniejszym stopniu w efekcie wykonywania kopulacyjnych dziedzicznych koordynacji ruchowych (BECK i BIAŁY 1993), dochodzi do wzrostu podniecenia seksualnego aż do osiągnięcia hipotetycznie zakładanego progu ejakulacyjnego. Prowadzi to do wystąpienia ejakulacji.

SACHS (1978) zaproponował występowanie kilku autonomicznych czynników sterujących kopulacją u szczura, do których należą (i) czynnik dynamiki kopulacji opisywany przez latencję ejakulacji, czyli czas od wykonania pierwszej intromisji do osiągnięcia ejakulacji, oraz długość przerwy pomiędzy intromisjami; (ii) czynnik skuteczności kopulacji — którego wskaźnikiem jest częstotliwość trafień (liczba intromisji dzielona przez liczbę wskakiwań i intromisji); (iii) czynnik zliczający intromisje — liczba intromisji. Po ejakulacji podniecenie spada aż do zera, po czym wzrasta w następstwie bodźców napływających od samicy. Kolejna kopulacja nie rozpoczyna się jednak w momencie, gdy podniecenie osiągnie próg kopulacyjny, ale gdy przewyższy ono zakładany hipotetycznie poziom hamowania. Po ejakulacji poziom hamowania utrzymuje się na stosunkowo wysokim poziomie, wyższym niż próg kopulacyjny. Po każdej kolejnej ejakulacji hamowanie osiąga coraz to wyższy poziom. Przyjmuje się, że samiec jest w stanie rozpocząć kolejną serię kopulacyjną, gdy jego podniecenie przewyższy poziom hamowania. Pojęcie hamowania zostało wprowadzone przez KURTZ i ADLERA (1973) jako ewentualne wyjaśnienie pojawiania się zwiększonej synchronizacji i wolnofalowych wrzecion (zespołu fal o częstotliwości 8–13 Hz o stopniowo narastającej i zmniejszającej się amplitudzie) w obrazie EEG rejestrowanych z obszaru kory. Ilość wrzecion wyraźnie zwiększała się w czasie okresu poejakulacyjnego oraz rosła w trakcie kolejnych serii kopulacyjnych.

Wśród ssaków jest obserwowana ogromna różnorodność zarówno zalotów, jak i sposobów kopulacji. Dotyczy to również gatunków blisko spokrewnionych. Różnorodność form zachowań seksualnych, a zarazem ich odziedziczony chara-

które, stanowią ochronę przed tworzeniem się mieszańców międzygatunkowych, które w przeważającej większości są gorzej przystosowane do życia niż potomstwo rodziców tego samego gatunku (ADLER i ALLEN 1983).

Generalnie, w zachowaniach instynktowych wzorzec bodźca wyzwalającego, wrodzony mechanizm wyzwalający oraz wzorzec odziedziczonej koordynacji ruchowej wydają się być ściśle dziedziczone. Szczególnie wyraźnie jest to widoczne u bezkręgowców i niższych kręgowców. U ptaków i ssaków wrodzony mechanizm wyzwalający, a rzadziej również odziedziczona koordynacja ruchowa mogą być w pewnym stopniu modyfikowane przez doświadczenie (TINBERGEN 1976). Dotyczy to uczenia się przez naśladownictwo śpiewu u ptaków śpiewających czy umiejętności polowania przez drapieżniki. Z uczeniem się mamy do czynienia również w zachowaniach macierzyńskich, gdy pojawia się umiejętność rozpoznawania własnego potomstwa i w zachowaniach seksualnych, gdy wytwarza się zdolność do rozpoznawania partnera.

Jednym z przejawów uczenia się w zachowaniach instynktowych jest zjawisko tak zwanego wpajania (imprinting), polegające na nabywaniu wzorca bodźca wyzwalającego. W rozwoju osobniczym wpajanie może zachodzić jedynie podczas tak zwanych okresów krytycznych, które są zazwyczaj krótkie. Klasycznym przykładem wpajania opisanym przez LORENZA (1935) jest przyjęcie jako rodzica pierwszego osobnika, którego ujrzą gęsi gęgawy tuż po wykluciu się z jaja.

Hodowanie zwierząt w izolacji stanowi jeden ze sposobów określenia, które elementy zachowania pojawiają się wraz z rozwojem osobniczym, a które są nabywane na drodze uczenia się w wyniku kontaktów z innymi osobnikami. Badania prowadzone na szeregu gatunkach ssaków wskazują na znaczenie pewnego okresu po urodzeniu, kiedy wychowywanie z samicą wpływa na zachowanie seksualne samców po osiągnięciu dojrzałości płciowej. Samce świnki morskiej izolowane od innych osobników w kilka dni po urodzeniu, po osiągnięciu dojrzałości seksualnej wykazują często trudności w osiągnięciu intromisji (kopulacji kompletnej z wprowadzeniem prącia do pochwy) i ejakulacji. U niektórych z nich zamiast krycia samicy od tyłu obserwowano próby krycia od strony głowy czy z boku jej ciała (VALENSTEIN i GOY 1957, GERALL 1963). U szczurów izolacja socjalna może nie powodować żadnych istotnych zaburzeń w zachowaniu seksualnym (BEACH 1958), bądź wywoływać zmiany podobne do obserwowanych u swinek morskich (GERALL i współaut. 1967, HARD i LARSSON 1968). HARD i LARSSON (1968) dwa dni po urodzeniu szczurów umieszczali oseski jedynie z karmiącymi samicami. Po osiągnięciu przez młode samczyki wieku 25 dni umieszczano je pojedynczo w klatkach w pełnej izolacji socjalnej. Hodowanie w takich warunkach w sposób istotny wpłynęło na odsetek samców, które po osiągnięciu dojrzałości płciowej rozpoczynały kopulację z receptywną samicą, to znaczy samicą będącą w rui. Po takiej deprywacji socjalnej około 70% dorosłych samców nie było w stanie podczas pierwszego testu wykonać intromisji (kopulacji kompletnej) ani ejakulacji. Wykazywały one jednak duże zainteresowanie samicą, wspinały się na nią, przy czym często robiły to od strony głowy czy z jej boku. W trakcie kolejnych testów odsetek nie kopulujących szczurów zmniejszył się do poziomu 30%, co nadal wyraźnie różniło tę grupę od innej, w której samczyki hodowano z innymi samczykami lub z samiczkami. Samce, które rozpoczynały kopulację pomimo deprywacji socjalnej, odbywały ją bez zaburzeń.

Wydaje się, że dla normalnego rozwoju seksualnego szczurów nie są konieczne kontakty fizyczne z innymi osobnikami, natomiast niezbędna jest możliwość odbierania bodźców węchowych, wzrokowych czy słuchowych pochodzących od innych osobników. Hodowanie młodych samców w klatkach, w których oddzielone były siatką drucianą od innych osobników, umożliwiało ich normalny rozwój seksualny i nie powodowało takich zaburzeń w zachowaniach seksualnych, jakie były obserwowane u osobników żyjących w pełnej izolacji (HOLE i współaut. 1986). U szczurów wykazano również, iż w trakcie ssania oleski zapamiętują wydzielany przez samicę zapach. Jeżeli u karmiącej szczurzyca okolice sutków smarowano substancją o zapachu cytrynowym, to pojawienie się tego zapachu u receptywnej samicy w okolicach pochwy wyraźnie poprawiało kopulację u dorosłych samców. Wskazuje to na znaczenie doświadczenia zdobytego w pierwszym okresie życia na dorosłe zachowanie samców szczurów (FILLION i BLASS 1986). U psów izolowanie szczeniaków od kontaktów fizycznych z innymi osobnikami powoduje, że część dorosłych osobników nie jest zdolna do prawidłowych kopulacji, gdyż pomimo dużego zainteresowania receptywną samicą nie potrafią one osiągnąć intromisji (BEACH 1964). Podobne zmiany są obserwowane u izolowanych socjalnie małp; dorosły rezus — samiec, który wychowywał się w izolacji od innych osobników nie potrafił prawidłowo kopulować z receptywną samicą (MASON 1960, HARLOW 1962).

Istnieją również dane wskazujące na udział procesu uczenia się w nabywaniu pierwszych doświadczeń seksualnych u dorosłych samców. Zachowanie kopulacyjne doświadczonych seksualnie szczurów różni się od zachowań osobników naiwnych seksualnie (LARSSON 1959, DEWSBURY 1969, LARSSON 1978). U doświadczonych samców obserwuje się krótszą latencję intromisji (czas upływający od wpuszczenia receptywnej samicy do wystąpienia pierwszej kopulacji kompletnej) oraz krótszą latencję ejakulacji (czas mierzony od rozpoczęcia kopulacji do osiągnięcia ejakulacji). Zmniejsza się również liczba wskakiwań i intromisji potrzebnych do osiągnięcia ejakulacji. Wykazano także, iż zachowanie seksualne doświadczonych samców szczurów jest znacznie bardziej odporne na niedobór informacji czuciowej dochodzącej od receptywnej samicy (BEACH 1942, BIAŁY i BECK 1993), uszkodzenie nerwów, którymi dochodzi informacja czuciowa z prącia czy kastrację (LARSSON 1978).

Doświadczone seksualnie samce szczurów, w odróżnieniu od naiwnych seksualnie osobników, wykazują w labiryncie o kształcie litery T wyraźną preferencję bodźców zapachowych pochodzących od samicy będącej w rui w stosunku do bodźców zapachowych pochodzących od niereceptywnej samicy (STERN 1990). Podobne zjawisko występuje u myszy, nornic, lemingów, piesków stepowych, chomików i psów (TAYLOR i DEWSBURY 1990, SAWREY i DEWSBURY 1994). U szczurów występowanie preferencji zapachów pochodzących od receptywnej samicy w stosunku do zapachów pochodzących od samca wydaje się być zróżnicowane w zależności od wieku samców. Niedojrzałe, 37-dniowe samce, nie wykazują preferencji w stosunku do receptywnych samic, a jedynie wybierają zapach innych samców. Wyraźna preferencja zapachu receptywnej samicy jest obserwowana u 70- i 90-dniowych doświadczonych seksualnie samców, natomiast u starszych, 150-dniowych szczurów preferencja pojawiała się jedynie wówczas, gdy były one silnie podniecone seksualnie po wykonaniu dwóch

intromisji (VEGA-MATUSZCZYK i współaut. 1994). U ptaków, doświadczone samce przepiórki japońskiej wykazują zwiększoną preferencję bodźców wzrokowych pochodzących od samicy w stosunku do bodźców pochodzących od samca (DOMJAN 1992).

Wydaje się, że w trakcie nabywania doświadczenia seksualnego zachodzi uczenie się o charakterze warunkowania klasycznego (DOMJAN 1992). Polegać ono może na wytwarzaniu trzech rodzajów asocjacji: (i) bezpośrednich asocjacji pomiędzy bodźcami dochodzącymi od samicy a nagradzającymi właściwościami kopulacji, (ii) asocjacji pomiędzy bodźcami związanymi z miejscem, w którym zachodzi kopulacja (tło, kontekst kopulacji) a jej nagradzającymi właściwościami, (iii) asocjacji pomiędzy zlokalizowanym, wyróżniającym się bodźcem a nagradzającymi właściwościami kopulacji. Dwa pierwsze rodzaje uczenia się wydają się być ze sobą powiązane. U przepiórki japońskiej bodźce związane z miejscem, gdzie odbywała się kopulacja mogą wywoływać retrospektywną pamięć asocjacji pomiędzy bodźcami dochodzącymi od samicy a wzmocnieniem seksualnym (właściwościami nagradzającymi kopulacji). Prowadzi to do zwiększonej odpowiedzi na bodźce, szczególnie wzrokowe, dochodzące od samicy (DOMJAN 1992). Postulowany jest podobny mechanizm dla zwiększonej odpowiedzi na bodźce węchowe u doświadczonych seksualnie samców szeregu gatunków ssaków.

Umieszczenie samców szczurów w klatce, w której poprzednio kontaktowały się z samicą będącą w rui, jednakże bez możliwości kopulacji, powoduje zależne od liczby prób skrócenie latencji ejakulacji u kopulujących później samców. Znaczące skrócenie latencji ejakulacji powstawało po odbyciu 6-ciu do 9-ciu takich ekspozycji (ZAMBLE i współaut. 1986). Również u szczurów zaobserwowano warunkowanie klasyczne obojętnego bodźca węchowego pojawiającego się przed kopulacją. Kilkunastokrotne zastosowanie takiego bodźca przed kopulacją powodowało, iż stawał się on bodźcem warunkowym, a samo jego pojawienie się wywoływało u samców zmiany w poziomie hormonu luteinizującego oraz testosteronu (GRAHAM i DESJARDINS 1980). Zwiększony wyrzut hormonu luteinizującego i testosteronu pojawia się normalnie u samców myszy po ekspozycji na zapach samicy. W zjawisku tym istotną rolę odgrywa dodatkowy szlak węchowy, tak zwany układ womeronasalny (COQUELIN i DESJARDINS 1982, COQUELIN i współaut. 1984). U chomików zniszczenie dodatkowego szlaku węchowego eliminuje wyrzut testosteronu w wyniku ekspozycji na zapach samicy. Widoczne jest to zarówno u naiwnych, jak i doświadczonych seksualnie samców. Po zniszczeniu obu systemów węchowych: głównego i womeronasalnego, w trakcie interakcji z receptywną samicą poziom testosteronu we krwi wzrasta jedynie u doświadczonych seksualnie samców, natomiast zjawiska tego nie obserwowano u naiwnych seksualnie chomików (PFEIFFER i JOHNSTON 1994). Świadczy to o tym, że w wyniku procesów warunkowania u doświadczonych seksualnie samców chomika wyrzut hormonu luteinizującego i testosteronu znalazł się pod kontrolą bodźców warunkowych innych niż zapach samicy.

W trakcie zachowań seksualnych zachodzą również inne formy uczenia się. Podczas pierwszych zachowań seksualnych samce szczurów mogą modyfikować kopulację tak, aby zwiększyć prawdopodobieństwo wystąpienia ejakulacji. Zazwyczaj samce szczurów wykonują kilka do kilkunastu intromisji zanim osiągną

ejakulację. Sztuczne wydłużanie przez eksperymentatora przerw pomiędzy intromisjami powoduje, że samce osiągają ejakulację po mniejszej liczbie intromisji (SACHS i BARFIELD 1976). W doświadczeniu SILBERBERGA i ADLERA (1974) kontakt samca z samicą był przerywany po siódmej intromisji. W odpowiedzi na tę procedurę samce wydłużały przerwy pomiędzy intromisjami, dzięki czemu możliwe było osiągnięcie ejakulacji po mniejszej liczbie intromisji.

BECK (1992) badał również zachowanie doświadczonych seksualnie szczurów w sytuacji, w której uzyskanie dostępu do receptywnej samicy wymagało wykonania reakcji instrumentalnej — naciśnięcia na dźwignię. Reakcja taka musiała być wykonana albo jedynie przez samca, albo przez oboje partnerów. Jak się okazało, w drugim przypadku latencja reakcji instrumentalnej samca jest dłuższa i samiec dostosowuje ją do reakcji wykonywanej przez samicę.

Przedstawione w niniejszej części dane dotyczące procesów uczenia się zachodzących podczas pierwszych kontaktów seksualnych oraz czynników sterujących zachowaniem seksualnym nasuwają pytanie o podłoże neurobiologiczne, które jest związane z nabywaniem doświadczenia seksualnego. Wiedza na ten temat jest jedynie fragmentaryczna. Nie wiadomo, czy zmiany plastyczne zachodzą w strukturach nadrzędnych dla sterowania zachowaniem seksualnym, takich jak przyśrodkowe pole przedwzrokowe, jądro łożyskowe prążka krańcowego, ciało migdałowate (SACHS i MEISEL 1988), czy też dotyczą obszarów ośrodkowego układu nerwowego modyfikujących jedynie funkcję tych ośrodków.

Badania nad tym zagadnieniem prowadziłem wraz z doktorem Józefem Beckiem z Akademii Medycznej w Warszawie w ścisłej współpracy z doc. Leszkiem Kaczmakiem i doktorem Eugeniuszem Nikołajewem z Instytutu Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego w Warszawie. Punktem wyjścia dla naszych rozważań była hipoteza przedstawiona przez L. Kaczmarka jeszcze w drugiej połowie lat osiemdziesiątych sugerująca, iż w procesach plastycznych zachodzących w ośrodkowym układzie nerwowym, będących podłożem długotrwałych śladów pamięciowych, kluczową rolę odgrywają tak zwane geny odpowiedzi wczesnej, wśród których na szczególną uwagę zasługuje protoonkogen *c-fos* (KACZMAREK 1986, 1993). Produkt białkowy tego genu, białko Fos wraz z produktami białkowymi genów z rodziny *jun*, tworzą dimery będące tak zwanymi czynnikiem transkrypcyjnym AP-1. Czynniki te łącząc się z DNA reguluje ekspresję szeregu innych genów, co jak się wydaje umożliwia w następstwie eksperymentu prowadzące do powstania długotrwałych śladów pamięciowych.

W naszych badaniach (BIAŁY i współaut. 1992) traktowaliśmy wzrost poziomu *c-fos* mRNA jako wskaźnik zmian plastycznych zachodzących w poszczególnych obszarach mózgu samców szczurów podczas pierwszych kontaktów seksualnych. W doświadczeniach uczestniczyły 4 grupy początkowo naiwnych seksualnie samców. Sesje doświadczalne prowadziliśmy do osiągnięcia przez samce szczurów jednej ejakulacji, przy czym dla każdej z grup liczba sesji była różna, a więc samce (po cztery osobniki dla każdej grupy) nabywały różny stopień doświadczenia seksualnego. Pierwsza grupa odbywała tylko jedną sesję (z jedną ejakulacją), następna trzy sesje (każda po jednej ejakulacji), kolejna 5, a ostatnia 7 sesji. Stwierdziliśmy wzrost poziomu protoonkogenu *c-fos* związany z nabywaniem doświadczenia seksualnego w części kory ciemieniowo-potylicznej, obejmującej obszar patrząc od przodu od poziomu pojawienia się na przekroju

poprzecznym hipokampa, od dołu zaś ograniczony bruzdą węchową. Obszar ten u szczura obejmuje korę ciemieniową, potyliczną oraz część kory skroniowej, zawierającej u szczurów reprezentację między innymi czucia z wibrys (włosów czuciowych zlokalizowanych na pysku szczura), wzroku, smaku, jak również słuchu. Obszar ten nie zawiera natomiast korowej reprezentacji węchu. Ku naszemu ogromnemu zaskoczeniu wyraźny wzrost ekspresji genu *c-fos* w tym obszarze występował po trzeciej i piątej sesji, a nie był natomiast widoczny po sesji pierwszej; nie obserwowano go również po sesji siódmej.

Brak zwiększonego poziomu *c-fos* po siódmej sesji łatwo można wytłumaczyć przy założeniu, że *c-fos* jest związany z tworzącymi się zmianami plastycznymi. W tej sytuacji jego ekspresja powinna się zwiększać w przypadku nabywania nowego doświadczenia, a nie wykonania dobrze ustalonej reakcji czy określonego typu zachowania. Jak jednak wytłumaczyć brak wzrostu *c-fos* mRNA po pierwszej sesji? Doświadczenie nabyte w trakcie pierwszej sesji wpływa znacząco na skrócenie się dwóch parametrów kopulacyjnych: latencji wskakiwania i latencji intromisji. Proces ten nie znajduje jednak odzwierciedlenia w zwiększonej ekspresji *c-fos* mRNA w korze ciemieniowo-potylicznej. Można spekulować, że zmiany wywołane pierwszym kontaktem dotyczyć mogą innych struktur mózgowych, na przykład struktur kluczowych dla kopulacji, takich jak przyśrodkowe pole przedwzrokowe, jądro łożyskowe prażka krańcowego czy korowo-przyśrodkowa część ciała migdałowatego, które są związane z detekcją bodźców węchowych, przede wszystkim feromonów dochodzących od samicy, czy też struktur związanych z głównym szlakiem węchowym. Być może pierwszy kontakt powoduje zmiany plastyczne w układach węchowych, jako że węch odgrywa szczególnie istotną rolę w zachowaniach seksualnych (SACHS i MEISEL 1988). W trakcie trzeciej i czwartej sesji kopulacyjnej dochodzi już do wyraźnego skracania się innego parametru kopulacyjnego — latencji ejakulacji. Wydaje się więc, że zmiany w ekspresji *c-fos* w korze ciemieniowo-potylicznej łączyć należy raczej usprawnieniem samej kopulacji, a nie z fazą inicjacji kopulacji.

Aby przetestować tę hipotezę, w kolejnym doświadczeniu zastosowaliśmy MK-801, bloker receptorów NMDA — klasy receptorów glutaminianowych pobudzanych specyficznie przez N-metylo-D-asparaginian (BIAŁY 1995). Glutaminian jest w korze mózgowej jednym z głównych neuroprzekaźników pobudzających. Z kolei pobudzenie receptorów NMDA wydaje się odgrywać istotną rolę w procesach plastycznych w układzie nerwowym i w neurodegeneracji (GŁAŻEWSKI i DANYSZ 1992). Celem doświadczenia było określenie wpływu zablokowania receptorów NMDA na ekspresję *c-fos* mRNA w korze ciemieniowo-potylicznej w trakcie czwartej sesji kopulacyjnej oraz na parametry kopulacyjne. Analiza poziomu *c-fos* mRNA wykazała, iż wzrost poziomu *c-fos* mRNA widoczny po czwartej sesji jest zależny od pobudzenia receptorów NMDA. Co więcej, zablokowanie tych receptorów spowalnia tempo skracania się latencji ejakulacji będącej następstwem nabywania doświadczenia seksualnego, natomiast nie wpływa na tempo skracania się latencji wskakiwania i latencji intromisji.

Wydaje się więc, że podczas pierwszych doświadczeń seksualnych u samców szczurów dochodzi do powstawania zmian plastycznych w korze ciemieniowo-potylicznej, w wyniku czego doświadczone seksualnie samce kopulują znacznie sprawniej. Ponadto proces ten zależy od pobudzenia receptorów NMDA w korze

mózgowej. Zablokowanie tych receptorów nie tylko hamuje wzrost ekspresji protoonkogenu *c-fos*, ale wpływa na nabywanie doświadczenia kopulacyjnego.

Wskazanie na znaczenie kory ciemieniowo-potylicznej w nabywaniu doświadczenia seksualnego stanowi, w świetle istniejącej literatury, ogromne zaskoczenie. Kora mózgowa nie jest uważana za nadrzędną strukturę uczestniczącą w sterowaniu kopulacją (SACHS i MEISEL 1988), chociaż już od dawna sugerowano jej rolę w regulacji zachowań seksualnych (BEACH 1940, STERN 1990). Niewielkie, sięgające 20% zniszczenia kory bez względu na lokalizację nie wywołują znaczących zaburzeń kopulacji. Rozległe zniszczenia kory nowej, obejmujące ponad 60%–75% powierzchni, powodują kompletne zniesienie zachowań kopulacyjnych w standardowo prowadzonych testach (BEACH 1940, LARSSON 1962, 1964). Wykazano jednak metodą pośrednią, umieszczając samce w klatkach domowych z samicami, że szczury ze zniszczoną w ponad 95% korą mogą zapładniać samice (WHISHAW i KOLB 1985).

W świetle otrzymanych wyników wydaje się uzasadnione stwierdzenie, że kora ciemieniowo-potyliczna odgrywa istotną rolę w uczeniu się nowej sytuacji doświadczalnej, a w przypadku zachowań seksualnych pełni ważną funkcję w sprawniejszej i adekwatnej do zastanej sytuacji obróbce informacji czuciowej, prowadząc w efekcie do usprawnienia kopulacji. Pozostaje otwartym pytanie, jakie są wzajemne funkcjonalne powiązania kory ciemieniowo-potylicznej ze strukturami układu nerwowego, których rola w zachowaniach seksualnych jest dobrze ugruntowana. Opierając się na danych literaturowych można snuć przypuszczenia co do funkcjonalnych zależności pomiędzy korą ciemieniowo-potyliczną a ciałem migdałowatym — strukturą związaną z tworzeniem się pamięci stanów emocjonalnych (LE DOUX 1993), wymaga to jednak przeprowadzenia odrębnych badań.

Na zakończenie niniejszego artykułu chciałbym przedstawić kilka uwag ogólnych dotyczących stosowania technik biologii molekularnej w badaniach behawioralnych. Bezwzględnie techniki te pozwalają spojrzeć na zachowanie zwierzęcia z innej perspektywy, zobaczyć zmiany zachodzące w organizmie niedostępne dotychczas naszemu poznaniu. Z tego względu biologia molekularna wkroczyła i, jak się wydaje, na długie lata zagości w badaniach behawioralnych. Z drugiej strony badania behawioralne stanowią wygodne modele dla weryfikacji szeregu hipotez z dziedziny biologii molekularnej. Wydaje się zatem, że te dwie dziedziny wiedzy będą się nawzajem uzupełniać i rozwijać. Z tej perspektywy tym bardziej możemy docenić wiedzę dotyczącą zachowania zwierząt, uzyskiwaną często bardzo prostymi metodami, których największym atutem były pomysły badaczy oraz ich umiejętności obserwacji otaczającego świata.

THE ROLE OF LEARNING PROCESSES IN SEXUAL BEHAVIOUR OF MALE MAMMALS

Summary

The cues from the female play an important role in the sexual behaviour of adult males. Copulatory experience also influences sexual behaviour in adult males. Sexual behaviour of experienced males is more resistant to sensory deficit than that of sexually naive ones. Copulatory

parameters (mount, intromission and ejaculation latencies) are shorter in sexually experienced male rats than in sexually naive ones. In our experiments elevated *c-fos* expression was taken as a possible correlate of plasticity processes in the rat brain. We have demonstrated elevated expression of *c-fos* protooncogene during learning of copulatory behaviour in sexually naive male rats. The level of *c-fos* mRNA was found to be increased in the parieto-occipital cortex following the third and fifth session (single ejaculation in a training/testing session) but not after the first and the seventh ones. We have also found that NMDA receptors play a pivotal role in this phenomenon. In conclusion, it appears that *c-fos* expression corresponds to plasticity processes in the sensory system which may underlie modulation of efficiency of copulatory behaviour.

LITERATURA

- ADLER N.T., ALLEN T. O., 1983. *The origin of sexual behavior. A functional analysis*. [W:] E. SATINOFF, P. TEITELBAUM (red.), *Handbook of Behavioral Neurobiology*, Plenum Press, New York, Vol. 6, 475-509.
- BEACH F. A., 1940. *Effects of cortical lesions upon copulatory behavior of male rats*. J. Comp. Psychol. 29, 193-244.
- BEACH F. A., 1942. *Analysis of the stimuli adequate to elicit mating behavior in the sexually inexperienced male rat*. J. Comp. Psychol. 33, 227-247.
- BEACH F. A., 1947. *Evolutionary changes in the physiological control of mating behavior in mammals*. Psychol. Rev. 54, 297-315.
- BEACH F. A., 1956. *Characteristics of masculine "sex drive"*. [W:] *The Nebraska symposium on motivation*, (red.) M. R. JONES, Lincoln: Univ. Nebraska Press, 1-32.
- BEACH F. A., 1958. *Normal sexual behavior in male rats isolated at fourteen days of age*. J. Comp. Physiol. Psychol. 51, 37-38.
- BEACH F. A., 1964. *Biological bases for reproductive behavior*. [W:] W. ETKIN (red), *Social behavior and organization among vertebrates*. University of Chicago Press, 117-142.
- BECK J., 1992. *The differences between simultaneously or separately tested instrumental sexual responses in rats*. Acta Neurobiol. Exp. 52, 233-238.
- BECK J., BIALY M., 1993. *The role of sexual reward in the temporal patterning of copulatory behaviour in male rats*. Acta Neurobiol. Exp. 53, 451-456.
- BECK J., GODLEWSKI J., 1985. *Etologiczne aspekty seksuologii*. [W:] *Seksuologia biologiczna*. (red.) K. IMIELIŃSKI. PWN, Warszawa, 353-462.
- BIALY M., 1995. *Neurobiologiczne podłoże nabywania pierwszych doświadczeń seksualnych przez samce szczurów*. Rozprawa doktorska, Akademia Medyczna w Warszawie, 1-134.
- BIALY M., BECK J., 1993. *The influence of vibrissae removal on copulatory behaviour in male rats*. Acta Neurobiol. Exp. 53, 415-419.
- BIALY M., NIKOLAEV E., BECK J., KACZMAREK L., 1992. *Delayed c-fos expression in sensory cortex following sexual learning in male rats*. Mol. Brain Res. 14, 352-356.
- COQUELIN A., DESJARDINS C., 1982. *Luteinizing hormone and testosterone secretion in young and old mice*. Am. J. Physiol. 243, 257-263.
- COQUELIN A., CLANCY A. N., MACRIDES F., NOBLE E. P., GORSKI R. A., 1984. *Pheromonally induced release of luteinizing hormone in male mice: Involvement of the vomeronasal system*. J. Neurosci. 4, 2230-2236.
- DEWSBURY D. A., 1969. *Copulatory behaviour of rats (Rattus norvegicus) as a function of prior copulatory experience*. Anim. Behav. 17, 217-223.
- DOMJAN M., 1992. *Adult learning and mate choice: possibilities and experimental evidence*. Amer. Zool., 32, 48-61.
- FILLION T. J., BLASS E. M., 1986. *Infantile experience with suckling odors determines adult sexual behavior in male rats*. Science 231, 729-731.
- GERALL A. A., 1963. *An exploratory study of effects of social isolation on the sexual behavior of guinea pigs*. Anim. Behav. 11, 274-282.
- GERALL H. D., WARD I. L., GERALL A. A., 1967. *Disruption of the male rat's sexual behaviour induced by social isolation*. Anim. Behav. 15, 54-58.
- GŁĄŻEWSKI S., DANYSZ W., 1992. *Receptory dla aminokwasów pobudzających w ośrodkowym układzie nerwowym i ich rola w procesach plastyczności oraz toksyczności dla komórek*. Post. Biol. Kom., 19, 145-161.

- GRAHAM J.M., DESJARDINS C., 1980. *Classical conditioning; induction of luteinizing hormone and testosterone secretion in anticipation of sexual activity.* Science 210, 1039–1041.
- HARD E., LARSSON K., 1968. *Dependence of adult mating behavior in male rats on the presence of littermates in infancy.* Brain Behav. Evol. 1, 405–419.
- HARLOW H. F., 1962. *The heterosexual affectional system in monkeys.* Amer. Psychol. 17, 1–9.
- HOLE G. J., EINON D. F., PLOTKIN H. C., 1986. *The role of social experience in the development of sexual competence in Rattus norvegicus.* Behav. Process. 12, 2, 187–202.
- KACZMAREK L., 1986. *Protooncogene expression during the cell cycle.* Lab. Invest. 54, 365–377.
- KACZMAREK L., 1993. *Molecular biology of vertebrate learning: is c-fos new beginning?* J. Neurosci. Res. 34, 377–381.
- KURTZ R. G., ADLER N. T., 1973. *Electrophysiological correlates of copulatory behavior in the male rats: Evidence for a sexual inhibitory process.* J. Comp. Physiol. Psychol. 84, 225–239.
- LARSSON K., 1959. *Experience and maturation in the development of sexual behaviour in the male puberty rat.* Behaviour 14, 101–107.
- LARSSON K., 1962. *Mating behavior in male rats after cerebral cortex ablation: I. Effects of lesions in the dorsolateral and the median cortex.* J. Expl. Zool. 151, 167–176.
- LARSSON K., 1964. *Mating behavior in male rats after cerebral cortex ablation: II. Effects of lesions in the frontal lobes compared to lesions in the posterior half of the hemispheres.* J. Expl. Zool. 155, 203–214.
- LARSSON K., 1978. *Experimental factors in the development of sexual behavior.* [W:] J. B. HUTCHISON (red.), *Biological determinants of sexual behavior*, John Wiley, New York, 55–86.
- LE DOUX, J. E., 1993. *Emotional memory system in the brain.* Behav. Brain Res., 58, 69–79.
- LORENZ K., 1935. *Der Kumpan in der Umwelt des Vogels.* Ibid. 83, 137–213 i 289–413.
- MADLAFOUSEK J., HLINAK Z., 1983. *Importance of female's precopulatory behaviour for the primary initiation of male's copulatory behaviour in laboratory rat.* Behaviour, 86, 237–249.
- MASON W. A., 1960. *The effects of social restriction on the behavior of rhesus monkeys: I. Free social behavior.* J. Comp. Physiol. Psychol. 53, 582–589.
- PFEIFFER C. A., JOHNSTON R. E., 1994. *Hormonal and behavioral responses of male hamsters to females and female odors; Role of olfaction, the vomeronasal system and sexual experience.* Physiol. Behav., 55, 129–138.
- SACHS B. D., 1978. *Conceptual and neural mechanisms of masculine copulatory behavior.* [W:] *Sex and Behavior*, (red.) T. E. MCGILL, D. A. DEWSBURY, B. D. SACHS. Plenum Press, New York, 267–295.
- SACHS B. D., BARFIELD R. J., 1976. *Functional analysis of masculine copulatory behavior in the rats.* Adv. Study Behav. 7, 91–154.
- SACHS B. D., MEISEL R.L. 1988. *The physiology of male sexual behavior.* [W:] *The physiology of reproduction*, (red.) E. KNOBIL, J. NEILL. New York: Raven Press, 1393–1485.
- SAWREY D. K., DEWSBURY D.A. 1994. *Conspecific odor preferences in montane voles (Microtus montanus): effects of sexual experience.* Physiol. Behav. 56, 339–344.
- SILBERBERG A., ADLER N. T., 1974. *Modulation of the copulatory sequence of the male rat by a schedule of reinforcement.* Science 185, 374–376.
- STERN J. M., 1990. *Multisensory regulation of maternal behavior and masculine sexual behavior: a revised view.* Neurosci. Biobehav. Rev. 14, 183–200.
- TAYLOR S. A., DEWSBURY D. A., 1990. *Male preferences for females of different reproductive conditions: A critical review.* [W:] D. W. MACDONALD, D. MULLER-SCHWARZE, S. E. NATYNCZUK (red.), *Chemical signals in vertebrates*, Oxford: Oxford University Press, 184–198.
- TINBERGEN N., 1976. *Badania nad instynktem.* PWN, Warszawa.
- VALENSTEIN E. S., GOY R. W., 1957. *Further studies of the organization and display of sexual behavior in male guinea pigs.* J. Comp. Physiol. Psychol. 50, 115–119.
- VEGA-MATUSZCZYK J., APPA R. S., LARSSON K., 1994. *Age-dependent variations in the sexual preference of male rats.* Physiol. Behav. 55, 827–830.
- WHISHAW I. Q., KOLB B., 1985. *The mating movements of male decorticate rats: Evidence for subcortically generated movements by the male but regulation of approaches by the female.* Behav. Brain Res. 17, 171–191.
- ZAMBLE E., MITCHELL J.G., FINDLAY H., 1986. *Pavlovian conditioning of sexual arousal: Parametric and background manipulation.* J. Exp. Psychol.: Anim. Behav. Proc. 12, 403–411.

PIOTR POPIK

*Instytut Farmakologii Polskiej Akademii Nauk
Smętna 12, 31-343 Kraków*O WPLYWIE HORMONÓW TYLNEGO PŁATA PRZYSADKI NA PAMIĘĆ
SPOŁECZNĄ SZCZURÓW

WPROWADZENIE

Wytworzenie się form życia społecznego w przebiegu ewolucji stanowi jakościowy skok w jego organizacji. Żyjące samotnie zwierzę może dokonać niewiele w porównaniu ze zwierzęciem żyjącym w stadzie. Wspólna obrona przed napaśnikami, łatwość zdobywania pokarmu czy budowa siedlisk to przykłady niewątpliwych korzyści płynących z życia społecznego. Osobniki tworzące grupy społeczne różnią się od siebie, a w niektórych przypadkach mogą pełnić szczególne role. Stworzenie stabilnej struktury społecznej wymaga więc istnienia komunikacji pomiędzy osobnikami (WYNNE-EDWARDS 1972, BARNETT 1967, BERNSTEIN i WILLIAMS 1986).

Życie społeczne gryzoni, zwłaszcza tych które posługują się głównie zmysłem węchu, cechuje olbrzymia różnorodność wytwarzanych zapachów. Zapachy niosą informacje dotyczące płci, wieku, stanu receptywności seksualnej, pozycji w hierarchii społecznej i wielu innych cech danego osobnika (RALLS 1971, BRONSON 1971, BROWN 1979). Na szczególną uwagę zasługują zapachy określane jako „podpis zapachowy”, stanowiące zespół informacji o charakterze indywidualnym dla każdego szczura (WILSON 1978, MATOCHIK 1988). Na ich szczególną rolę zwrócił w swych pionierskich pracach polski badacz, W. KALKOWSKI (1967).

DO CZEGO JEST POTRZEBNA PAMIĘĆ SPOŁECZNA?

Szczury żyjące na wolności tworzą rodzinne klany niechętnie przyjmujące nowych członków. Dorosłego samca, przybywającego do takiego klanu, spotka agresywna postawa osobników zasiedlających dany teren (LORE i FLANNELLY 1977). Taka sytuacja nie pozwala na wprowadzenie do istniejącej populacji nowych genów przez migrującego szczura¹.

¹ Zwierzęta te wytworzyły mechanizm pozwalający na migrację niedojrzałych płciowo osobników aby zapobiec jednak tak hermetycznej barierze. Migrująca młodzież nie jest atakowana, a po osiągnięciu dojrzałości może być traktowana na równi z osobnikami, do których przybyła (patrz LORE i FLANNELLY 1977).

Zachodzi jednak pytanie, w jaki sposób szczury są w stanie stwierdzić, że mają do czynienia z nowym, nieznanym osobnikiem? Wydaje się, że dzieje się to na podstawie mechanizmu wymagającego istnienia pamięci, dzięki której istnieje możliwość porównania informacji (np. zapachowych) dostarczanych przez nowego osobnika z zapachami członków stada (WYNNE-EDWARDS 1972).

O JEZYKU ZACHOWAŃ SPOŁECZNYCH

Pozbawione mimiki i mowy gryzonie używają „języka” zachowań społecznych. Opisano i — jak się wydaje — zidentyfikowano znaczenie ponad 60 różnych aktów (sekwencji ruchów) i postaw (CHANCE 1962, GRANT i MACKINTOSH 1963, BARNETT i współaut. 1982). Najprościej podzielić je można na takie, które wyrażają zainteresowanie, nastawienie przyjazne, nastawienie agresywne lub są formą nawiązywania kontaktu społecznego. Większość gryzoni tworzy terytoria zasiedlane przez osobniki, które znają się i nie przejawiają w stosunku do siebie agresji. Znajomość innych członków klanu jest jednak nieustannie weryfikowana, co jest wyrażane zainteresowaniem społecznym, sekwencją aktów i postaw, takich jak obwąchiwanie, mycie, pielęgnacja, podążanie za, przepelzanie nad i wielu innych. Jeżeli napotkany osobnik nie jest znany, intensywność zainteresowania społecznego w ciągu następnych kilku minut utrzymuje się na wysokim poziomie.

OD NATURY DO EKSPERYMENTU

Obserwacje zachowań dzikich szczurów wykorzystano w badaniach laboratoryjnych. Okazało się, że mimo „udomowienia” szczury laboratoryjne wytwarzają społeczności podobne do występujących u ich dzikich „przodków genetycznych”. Takie laboratoryjne „stada” posługują się także podobnymi mechanizmami komunikacji społecznej. W toku licznych ciekawych badań ustalono, że również „udomowione” szczury do tego celu używają różnorodnych zapachów, wspomnianych wyżej „podpisów zapachowych” (BOWERS i ALEXANDER 1967, HEPPER 1986b, POPIK i współaut. 1991a). Ustalono, że zapachy takie zależą między innymi od genów kodujących antygeny zgodności tkankowej (YAMAZAKI i współaut. 1982, SINGH i współaut. 1988) i tym tłumaczy się fakt, że każdy osobnik może mieć własny, niepowtarzalny zapach, podobnie jak każdy z nas posiada niepowtarzalny układ linii papilarnych lub wygląd tęczęwki oka.

W warunkach laboratoryjnych stwierdzono, że napotkanie jakiegokolwiek innego osobnika, „gościa”, wywołuje u szczura „gospodarza” silne zainteresowanie. Jako „gości” używa się kilkutygodniowych szczurków, by uniknąć zachowań agresywnych, nieuniknionych, gdy na swoim terytorium „gospodarz” spotka innego dorosłego samca. Jeśli ponownie skonfrontuje się „gościa” z „gospodarzem” po upływie kilku-kilkunastu minut, to okaże się, że ten sam „gość” nie wywołuje już takiego zainteresowania (THOR i HOLLOWAY 1982). Uważa się, że właśnie to zmniejszone zainteresowanie w czasie drugiego spotkania jest wyrazem rozpoznawania społecznego, formy pamięci społecznej. Co ciekawe, zmniejszonego zainteresowania nie obserwuje się, gdy w czasie drugiego spotkania „gospodarzowi” przedstawi się innego, nowego „gościa”, co świadczy o tym,

że nie mają tu miejsca niespecyficzne zjawiska, takie jak zmęczenie lub na przykład nasycenie zapachami, i sugeruje zjawisko pamięci (THOR i HOLLOWAY 1982, POPIK 1991).

Rozpoznawanie społeczne bada się stosunkowo prostymi metodami. Nie wymaga to kosztownej aparatury, a w odróżnieniu od innych dziedzin psychofarmakologii zwierzę jest też obiektem badania, nie zaś tylko standardowym biologicznym „odczynnikiem”. Do eksperymentów używa się dojrzałych płciowo samców szczurów jako gospodarzy. Zwierzęta te mieszkają pojedynczo, w odwróconym cyklu dobowym i przez kilka dni poprzedzających eksperyment powinny być przyzwyczajane do procedury doświadczalnej. Odwrócony cykl dobowy (czyli utrzymywanie takich warunków, w których światło zapala się w nocy, zaś w dzień w ciemności wykonuje się doświadczenie) jest konieczny, by obserwować zwierzęta wtedy, gdy są najbardziej aktywne. Jako „gości” używa się 3–4 tygodniowych szczurków, aby uniknąć zachowań agresywnych przejawianych przez gospodarzy w stosunku do starszych szczurów i zachowań seksualnych, jakie pojawiają się, jeśli „gośćmi” są dojrzałe samice. Szczury pełniące rolę „gości” mieszkają razem, nie licząc okresu tuż przed i w trakcie eksperymentu, kiedy są rozlokowane w swoich pojedynczych klatkach (THOR i HOLLOWAY 1982, POPIK 1991).

W naszych badaniach nad pamięcią społeczną postanowiliśmy odpowiedzieć na pytanie, które ze zwierząt biorących udział w doświadczeniu przekazuje informację i jakiego rodzaju jest to informacja. Istniało hipotetycznie kilka możliwości. W czasie doświadczeń, w których stosowano nieco inną procedurę (SAWYER i współaut. 1984) ustalono, że to mocz „gościa” zawiera przekazywaną informację, ponieważ wcześniejsza ekspozycja „gospodarza” na bibułę nim nasączoną zmniejsza zainteresowanie osobnikiem, od którego mocz ten pochodził. W naszych badaniach ustaliliśmy, że „gospodarze”, u których zmysł powonienia został na pewien czas zniszczony poprzez przepłukanie nozdrzy roztworem siarczynu cynku nie byli w stanie prawidłowo rozpoznać spotkanego „gościa”. Ponieważ w czasie eksperymentu „gospodarz” wykonuje niekiedy sekwencję przepęzania nad „gościem” (ang. crawling over), w czasie której wydziela kilka kropel moczu, postanowiliśmy sprawdzić hipotezę, według której zapach własnego moczu pozostawiony na futrze „gościa” może służyć jako wskazówka węchowa do umożliwienia „gospodarzowi” identyfikacji spotkanego osobnika. Kilka eksperymentów wykonanych w naszym laboratorium wykazało, że hipotezy tej nie można jednak potwierdzić. Choć zaprezentowanie umytych, a więc pozbawionych zapachu „gości” znosiło ich rozpoznanie, to pokropienie umytych osobników moczem „gospodarzy” bynajmniej nie przywracało rozpoznania. Okazało się natomiast, że szczurki, którym usunięto gruczoły przynapletkowe (występujące także u samic) nie są rozpoznawane, co w połączeniu z poprzednimi wynikami wyraźnie sugeruje, że informacja przekazywana i zapamiętywana w trakcie eksperymentu ma charakter zapachowy, a jej źródło stanowi mocz „gościa” (POPIK i współaut. 1991a). Stosowanie takiego mechanizmu przekazywania informacji istnieje, jak wiadomo, także u innych gatunków zwierząt. Zwyczaj psów zaznaczających swą obecność na rogach domów może być jednym z przykładów (KALMUS 1955, KLEIMAN 1966, BROWN i JOHNSTON 1983, GANON i DORÉ 1992).

Ponieważ fenomen rozpoznawania społecznego w laboratorium występuje jedynie wtedy, gdy odstęp pomiędzy pierwszym a drugim spotkaniem jest nie dłuższy niż 30 minut (THOR i HOLLOWAY 1982), pojawiło się pytanie, czy istnieje możliwość wydłużenia tego okresu. Zarówno przedłużenie czasu pierwszego spotkania, jak i kilkakrotne powtarzanie spotkań trwających standardowe 5 minut nie prowadziło do rozpoznawania społecznego po 24 godzinach (SEKIGUCHI i współaut. 1991). W naszych doświadczeniach okazało się jednak, że skrócenie pierwszego spotkania do 2 i pół minuty powoduje, że rozpoznawanie społeczne rzadko można zaobserwować po 20 minutach, zaś skrócenie spotkania do 1 minuty całkowicie je uniemożliwia (POPIK 1991). Wyniki te sugerują, że długość czasu, w jakim informacje o „gościu” są nabywane, wpływa na okres ich przechowywania i możliwość ich późniejszego wykorzystania.

HORMONY MODULUJĄCE PAMIĘĆ SPOŁECZNA

W kolejnych eksperymentach badaliśmy wpływ hormonów tylnego płata przysadki na ułatwienie procesu zapamiętywania społecznego. Hormony te, wazopresyna i oksytocyna, są znane od lat sześćdziesiątych ze swej roli w procesach uczenia się, zwłaszcza biernego bądź czynnego unikania. Wspomniane hormony wywierają swe charakterystyczne efekty, gdy są podawane przed uczeniem się (wpływ na nabywanie informacji), tuż po uczeniu się (wpływ na konsolidację śladu pamięciowego) oraz tuż przed testem (wpływ na odtwarzanie informacji). Używając testu pamięci społecznej wykazano, że wazopresyna nasila zapamiętywanie (DANTZER i współaut. 1987, POPIK i współaut. 1991b), zaś oksytocyna je zaburza, gdy podawano ten hormon w dawkach zbliżonych do wazopresyny (POPIK i VETULANI 1991). Wazopresyna i oksytocyna modulują pamięć społeczną po podaniu obwodowym oraz także po podaniu do komór mózgu (LE MOAL i współaut. 1987) i niektórych innych struktur ośrodkowego układu nerwowego, jak przegroda, zakręt zębaty hipokampa, jądro migdałowe, jądro brzuszne szwu i miejsce sinawe (DANTZER i współaut. 1988).

Wazopresyna oprócz efektów ośrodkowych, związanych między innymi z zapamiętywaniem, wywołuje szereg działań obwodowych, związanych z retencją wody w organizmie i działaniem naczyniokurczowym. Ponieważ efekty te są awersyjne, nieprzyjemne (ETTENBERG i współaut. 1983) krytyka koncepcji udziału tego hormonu w procesach zapamiętywania była oparta o postulowanie udziału efektów obwodowych (LE MOAL i współaut. 1984). Procesy warunkowania mają miejsce wtedy, gdy towarzyszy im wzmocnienie, w postaci bodźca pozytywnego, przyjemnego (uzyskanie nagrody) lub negatywnego, nieprzyjemnego (uniknięcie kary) (HEBB 1969). Postulowano (ETTENBERG i współaut. 1983), że podanie „awersyjnie” działającej wazopresyny w skojarzeniu z silnym bodźcem awersyjnym powoduje zwiększenie awersyjności tego bodźca (np. szoku elektrycznego), a zatem że efekt hormonu byłby porównywalny do, na przykład, zwiększenia intensywności szoku elektrycznego u zwierząt, którym nie podano peptydu. Takie wytłumaczenie mechanizmu modulacji pamięci przez wazopresynę opierało się na działaniach niespecyficznych dla procesów zapamiętywania.

Cząsteczki wazopresyny i oksytocyny składają się z 9 aminokwasów, połączonych w łańcuch peptydowy. Łańcuchy obu hormonów zawierają część linearną i strukturę pierścieniową. Okazało się, że do wywoływania efektów obwodowych niezbędne są całe, nienaruszone cząsteczki hormonów, podczas gdy biochemiczne pocięcie łańcuchów peptydowych powoduje zanik działania obwodowego przy zachowanym wpływie na procesy zapamiętywania (BURBACH i współaut. 1980, BURBACH i współaut. 1983). Doświadczenia takie stanowią jeden z dowodów na udział hormonów tylnego płata przysadki w procesach uczenia się poprzez mechanizm nie związany z udziałem efektów obwodowych.

W naszych doświadczeniach okazało się, że wazopresyna podawana podskórnie wydłuża okres występowania fenomenu rozpoznawania społecznego do 60 i 120 minut, a więc czasu, po którym „gospodarze” nie traktowani wazopresyną (grupa kontrolna) nie byli w stanie rozróżnić spotkanego „gościa” od osobnika nieznanego. Podobne efekty wykazywały peptydy pozbawione działań obwodowych: des-glycinamido wazopresyna i fragment wazopresyny 4-8 (POPIK i współaut. 1991b). W doświadczeniach tych badano także spektrum zachowań społecznych, występujących w czasie interakcji społecznej. Okazało się, że podawanie peptydu powodowało skrócenie czasu obwąchiwania okolicy moczowopłciowej, na którym, jak się uważa, opiera się rozpoznawanie społeczne, zaś nie wpływało na procesy niespecyficzne, takie jak na przykład zmęczenie (POPIK i współaut. 1991b).

Nasze dalsze badania (POPIK i VETULANI 1991) potwierdziły także zaburzający wpływ oksytocyny na pamięć społeczną. Efekty amnestyczne były blokowane przez antagonistów oksytocyny, związki zsyntetyzowane przez polskiego chemika, profesora G. Kupryszewskiego, w Gdańsku. Co ciekawe, antagoniści oksytocyny wywierali również własne działanie, polegające na ułatwianiu zapamiętywania. Pod tym względem aktywnymi okazały się zarówno peptyd wywierający antagonistyczne działanie obwodowe w stosunku do aktywności oksytocyny kurczącej mięsień macicy, jak i peptyd pozbawiony tej aktywności, co wskazuje na ośrodkowy a nie obwodowy mechanizm działania.

W toku badań nad efektami oksytocyny w teście rozpoznawania społecznego okazało się również, że hormon ten ułatwia zapamiętywanie, gdy jest podawany podskórnie w niezwykle niskich dawkach (najniższa działająca dawka wynosiła około 28 pg na szczura) (POPIK i współaut. 1992a). Dawki zaburzające zapamiętywanie (p. wyżej) wynoszą mikrogramy, około miliona razy więcej. Wydaje się, że efekt ten może wyjaśnić fizjologiczną rolę oksytocyny w ustroju. Wiadomo, że tak niskie dawki wywołują taki wzrost stężenia hormonu w surowicy, jaki obserwuje się podczas ważnych biologicznie stanów, takich jak aktywność seksualna, stres bądź karmienie piersią, które z biologicznego punktu widzenia powinny być zapamiętane i powtarzane lub unikane. Warto dodać, że takie stany fizjologiczne, które z biologicznego punktu widzenia nie powinny być zapamiętywane (jak np. poród) wywołują wzrosty poziomu hormonu porównywalne do obserwowanych po podaniu amnestycznych (wysokich) dawek oksytocyny.

Dawne badania fragmentów wazopresyny wykazały, że oprócz odróżnienia efektów ośrodkowych od obwodowych, te z analogów, które posiadają strukturę pierścieniową wywierają znaczący wpływ na konsolidację śladu pamięciowego, podczas gdy inne, zawierające głównie łańcuch liniowy, ułatwiają odtwarzanie

zapamiętanej informacji (np. zapobiegają eksperymentalnym amnezjom i są aktywne, gdy podawano je przed testem). Zwrócił na to uwagę holenderski badacz, profesor J. VAN REE (VAN REE i współaut. 1978). Odkrycia te są znane pod nazwą „konceptji neuropeptydów”, zaproponowaną przez profesora D. de Wieda z uniwersytetu w Utrechcie (Holandia). Nasze badania wykazały, że peptydy pochodne wazopresyny a zawierające strukturę pierścieniową wywierają efekty długotrwałe w teście pamięci społecznej, umożliwiając rozpoznanie gościa po 24 godzinach od pierwszego spotkania. Fragmenty nie zawierające struktury pierścieniowej były nieaktywne po tak długim czasie (POPIK i VAN REE 1992).

Nasze dalsze pytania dotyczyły miejsca działania hormonów w mózgu. Jak wiadomo, niektóre struktury ośrodkowego układu nerwowego, takie jak hipokamp, przegroda, jądro migdałowe i kilka innych, są szczególnie zaangażowane w procesy zapamiętywania. Ich zniszczenie lub zaburzenie ich funkcjonowania utrudnia bądź uniemożliwia zapamiętywanie. Podanie substancji podejrzewanych o udział w tych procesach wybiórczo do tych struktur może potwierdzić ich rolę w procesach zapamiętywania. Do naszych badań wybrano dwie struktury: przegrodę mózgu i pole przedwzrokowe podwzgórza. O ile rola przegrody w procesach zapamiętywania wydaje się dobrze udokumentowana (KING 1958, FLOOD i współaut. 1982, MORRIS i współaut. 1982), to pole przedwzrokowe podwzgórza zawiaduje niektórymi zachowaniami stereotypowymi, związanymi z zachowaniem seksualnym (CAGGIULA i HOEBEL 1966, EDWARDS i EINHORN 1986) i ekspresją zachowań dominacyjnych (OWEN i współaut. 1974, BEAN i CONNER 1978, ALBERT i współaut. 1987). Wykazaliśmy, że wazopresyna oraz oksytocyna ułatwiają rozpoznawanie społeczne po podaniu do przegrody; efekty wazopresyny były blokowane przez antagonistów wazopresyny lecz nie przez antagonistę oksytocyny. Efekty oksytocyny nie były blokowane ani przez antagonistę wazopresyny ani oksytocyny (POPIK i współaut. 1992b). Pole przedwzrokowe podwzgórza okazało się natomiast być wrażliwym na działanie oksytocyny, ułatwiające zapamiętywanie, lecz nie było wrażliwe na działanie wazopresyny (POPIK i VAN REE 1991). Ten ostatni efekt może być związany z jedną z funkcji pola przedwzrokowego u gryzoni, udziale w „opracowywaniu” informacji zapachowej (HART i LEEDY 1985).

W toku szczegółowych badań stwierdzono, że rozpoznawanie społeczne u szczurów spełnia kryteria opisujące zjawiska zapamiętywania. Intensywność tego fenomenu (badanego w laboratorium) zmniejsza się wraz ze wzrostem długości czasu pomiędzy spotkaniami (THOR i HOLLOWAY 1982, POPIK 1991). Rozpoznawanie społeczne nie jest przykładem habituacji (przyzwyczajenia) do bodźca społecznego, ponieważ, po pierwsze, dwa spotkania są przedzielone pewnym odstępem czasu (nawet do 2 godzin), a po wtóre, intensywność zachowań społecznych notowanych na początku drugiego spotkania jest wysoka i nie przypomina tych, które są notowane na końcu pierwszego spotkania. Do zachowań społecznych, które zmniejszają się w czasie drugiego spotkania należą wyłącznie zachowania odpowiedzialne za dostarczenie szczurowi informacji, a więc obwąchiwanie partnera, zwłaszcza jego okolicy moczowo-płciowej. Wydłużenie czasu spotkania wydłuża (do pewnych granic) a skrócenie — skraca czas, po którym szczur może rozpoznać „gościa”. Rozpoznawanie społeczne jest podatne na wsteczne i następcze hamowanie i ułatwianie, tak więc na przykład

wprowadzenie nowego osobnika pomiędzy dwoma spotkaniami może obniżyć zdolność „gospodarza” do rozpoznania pierwotnie spotkanego „gościa” (SEKIGUCHI i współaut. 1991). Zjawisko rozpoznawania społecznego należy do zachowań grupy motywowanych wewnętrznie; nagrodą jest interakcja społeczna *per se*. Jak się wydaje, rozpoznawanie społeczne (przynajmniej badane w laboratorium) jest formą pamięci operacyjnej (ang. working memory), w której są przechowywane informacje dotyczące cech przedmiotów, z którymi zapamiętujący ma właśnie do czynienia. Wreszcie jest to rodzaj uczenia się incydentalnego, czyli takiego, które odbywa się bez szczególnego wysiłku i udziału uwagi.

Pamięć społeczna w szerszym znaczeniu jest definiowana tutaj jako przechowywanie i wykorzystywanie informacji dotyczących cech indywidualnych i obecnego stanu innego osobnika tego samego gatunku. Nie dotyczy więc informacji nabywanych w trakcie uczenia się przez imitację. W pamięci społecznej mogą być przechowywane informacje dotyczące nie tylko stałych cech indywidualnych innego osobnika, lecz również jego cech o charakterze bardziej przejściowym, dotyczącym na przykład stanu receptywności seksualnej (BATESON 1978, BROWN 1988) lub szczególnego zapachu spożytego jedzenia (POSADAS-ANDREWS i ROPER 1984, GALEF i współaut. 1984, STRUPP i LEVITSKY 1984).

Oprócz opisanego testu rozpoznawania społecznego istnieje wiele metod badania innych form pamięci społecznej opartych na przekazywaniu informacji zapachowej. Stwierdzono, że z czasem zwierzę habituuje się do prezentowanego mu zapachu; gdy w chwilę później przedstawi mu się znany i nieznaną zapach, można zaobserwować inną reakcję w stosunku do tych dwu bodźców. Tak rozumiana jest różna reakcja szczura na swój własny zapach w porównaniu z zapachem innego szczura. Istnieje możliwość warunkowania szczurów (np. w labiryncie) tak, aby wskazówką determinującą zachowanie był zapach wydzielany przez konkretnego osobnika (bodziec społeczny) (MORRISON i LUDVIGSON 1970). Inne podejście prezentują badacze tak zwanych „primer effects”, rozumianych jako zwiększenie prawdopodobieństwa wystąpienia niektórych reakcji fizjologicznych. Dla przykładu, efektem Bruce’a nazwano sytuację, w której dopiero co zapłodniona samica (myszy) traci ciężę wskutek zaprezentowania jej zapachu samca nie pochodzącego z jej grupy. W tym przypadku obcość zapachu decyduje w konsekwencji o reakcji układu rodnego (BRUCE 1959, BRUCE i PARROTT 1960). Wielce ciekawą jest zdolność do rozróżniania po zapachu osobników blisko spokrewnionych genetycznie (ang. kin recognition), która w stosunku do rodzeństwa może być nabywana zarówno w ciągu życia wewnątrzmacicznego, jak i po porodzie (GILDER i SLATER 1978, PORTER i współaut. 1978, PORTER i współaut. 1983, HEPPEL 1986a). Udowodniono, że również ludzie, kierując się wyłącznie zapachem, potrafią trafnie wybrać koszulki noszone przez brata, siostrę lub rodzica; rodzice identyfikują po zapachu koszulki noszone przez ich dzieci (PORTER i MOORE 1981).

Opisane powyżej formy pamięci społecznej dotyczą zapachów wytwarzanych przez danego osobnika i charakteryzujących go w jakiś sposób. Innym rodzajem pamięci związanej z przekazywaniem zapachów pomiędzy osobnikami należy zjawisko społecznej transmisji preferencji pokarmowych. Dzikie szczury potrafią unikać tych pokarmów, o których toksyczności zostały „poinformowane” przez znane sobie osobniki w dość szczególnych okolicznościach. „Obserwator”, który

potrafi skojarzyć widok cierpiącego szczura z nieznanym zapachem nowego jedzenia będzie unikał tego jedzenia w przyszłości (BARNETT 1967, BRONSTEIN i CROCKETT 1976, LEON i współaut. 1977, GALEF i WIGMORE 1983, POSADAS-ANDREWS i ROPER 1983, GALEF i STEIN 1985). Z tego wynika nieskuteczność trucia dzikich szczurów w piwnicach naszych domów trutkami znanymi od dawien dawna nie tylko ludziom je stosującym. Choć efekt taki trudno powtórzyć w warunkach eksperymentalnych na szczurach laboratoryjnych, dość łatwo jest zaobserwować u „obserwatora” tendencję do wybrania z dwu nieznanymi pokarmów tego, który został mu zaprezentowany przez „demonstratora” wcześniej i który mu nie zaszkodził w widoczny sposób.

Zjawisko społecznej transmisji preferencji pokarmowych zostało także wykorzystane w naszych badaniach. Jako nowych, nieznanymi pokarmów użyto dwu gatunków pachnącej herbaty. Po pierwsze okazało się, że szczury-„obserwatorzy”, którym zaprezentowano „demonstratorów” napojonych herbatą miętową preferują herbatę miętową mając do wyboru ją i herbatę cytrynową. Preferencja ta występowała jednak nie dłużej niż 30 minut od prezentacji, polegającej na umieszczeniu „demonstratora” w klatce „obserwatora” na okres jednej godziny. Po tym czasie „obserwatorzy” preferowali lekko herbatę cytrynową, podobnie jak „obserwatorzy”, którym zaprezentowano „demonstratorów” napojonych wodą. Podanie oksytocyny lub des-glycinamido wazopresyny, peptydu pochodnego wazopresyny, lecz pozbawionego działań obwodowych (naczyniokurczowego i antydiuretycznego) macierzystej cząsteczki, wydłużało czas, po jakim obserwatorzy poprawnie identyfikowali herbatę miętową (POPIK i VAN REE 1993). Efekty tych peptydów można więc interpretować jako ułatwienie zapamiętywania prezentowanego zapachu.

Poszukiwanie takich testów, które badają zachowanie zwierząt najbardziej zbliżone do ich naturalnego repertuaru zachowań, jest stosunkowo młodą dziedziną psychofarmakologii. Testy te pozwalają na wykrycie tak subtelnych zaburzeń pamięci, które do tej pory nie były możliwe do stwierdzenia w badaniach z użyciem klasycznych testów (na przykład biernego i aktywnego unikania, labiryntów, warunkowania instrumentalnego) (LEVITSKY i STRUPP 1981, STRUPP i LEVITSKY 1983, STRUPP i LEVITSKY 1984, STRUPP i współaut. 1984). Wyniki naszych eksperymentów potwierdzają też udział hormonów tylnego płata przysadki, wazopresyny i oksytocyny oraz peptydów pochodzących od tych hormonów, w procesach zapamiętywania i pamięci. W szczególności wykazują ich działanie w testach pamięci społecznej, w teście rozpoznawania społecznego i społecznej transmisji preferencji pokarmowych. Badania te mają na celu poznanie potencjalnych leków, które mogą ulżyć cierpieniom osób dotkniętych otępieniem przedstarczym (choroba Alzheimer’a) i innym formom zaburzeń pamięci.

ON MODULATORY EFFECTS OF POSTERIOR PITUITARY HORMONES ON SOCIAL RECOGNITION IN RATS

Summary

This article summarizes the author's research done on the psychological and pharmacological aspects of social recognition test in rats. Basic issues addressing the relative novelty and suitability of this test in psychopharmacological experiments are described. Social memory depends upon the

ability of adult rats to acquire, store and use information concerning olfactory identity of the juvenile subjects. Typically, drug-free rats are able to recognize a juvenile, if the interval between two successive encounters is no longer than 30 min. This memory can be attenuated by "high", pharmacological doses of pituitary neuropeptide, oxytocin. These effects are blocked by oxytocin antagonists. Oxytocin given in low, "physiological" doses facilitates social recognition. Similar effects are observed if oxytocin is administered into the medial preoptic area of the rat's brain. Vasopressin as well as several vasopressin-related peptides that lack peripheral effects of vasopressin facilitate social recognition, even if administered directly into the brain ventricles or into some brain areas. Several other tests measuring social memory are described and their importance in modern psychopharmacology is discussed.

LITERATURA

- ALBERT D. J., DYSON E. M., WALSH M. L., 1987. *Intermale social aggression: Reinstatement in castrated rats by implants of testosterone propionate in the medial hypothalamus*. *Physiol. Behav.* 38, 555-560.
- BARNETT S. A., 1967. *A Study in Behaviour*. Methuen & Co LTD, London, 288 str.
- BARNETT S. A., FOX I. A., HOCKING W. E., 1982. *Some social postures of five species of Rattus*. *Aust. J. Zool.* 30, 580-601.
- BATESON P., 1978. *Sexual imprinting and optimal outbreeding*. *Nature* 273, 659-660.
- BEAN N. J., CONNER R., 1978. *Central hormonal replacement and home-cage dominance in castrated rats*. *Hormones and Behavior* 11, 100-109.
- BERNSTEIN I. S., WILLIAMS L. E., 1986. *The Study of Social Organization*. [W:] *Comparative Primate Biology*. Alan R. Liss, Inc. 195-213.
- BOWERS J. M., ALEXANDER B. K., 1967. *Mice: Individual recognition by olfactory cues*. *Science* 158, 1208-1210
- BRONSON F. H. 1971. *Rodent pheromones*. *Biology of Reproduction* 4, 344-357
- BRONSTEIN P. M., CROCKETT D. P. 1976. *Exposure to the odor of food determines the eating preferences of rat pups*. *Behav. Biol.* 18, 387-392
- BROWN R. E. 1979. *Mammalian social odors: A critical review*. [W:] *Advances in the Study of Behavior*, Vol 10, J. S. ROSENBLATT, R. A. HINDE, C. BEER, M. BUSNEL (red.), Academic Press, NY, 103-162
- BROWN R. E. 1988. *Individual odors of rats are discriminable independently of changes in gonadal hormone levels*. *Physiol. Behav.* 43, 359-363
- BROWN D. S., JOHNSTON R. E. 1983. *Individual discrimination on the basis of urine in dogs and wolves*. [W:] *Chemical Signals in Vertebrates* 3, MULLER-SCHWARZE, SILVERSTEIN (red.), Plenum Press, New York, 343-346.
- BRUCE H. M., 1959. *An exteroceptive block to pregnancy in the mouse*. *Nature* 4680, 105.
- BRUCE H. M., PARROTT D. M. V. 1960. *Role of the olfactory sense in pregnancy block by strange males*. *Science* 131, 1526.
- BURBACH J. P. H., DE KLOET E. R., DE WIED, D., 1980. *Oxytocin biotransformation in the rat limbic brain: characterization of peptidase activities and significance in the formation of oxytocin fragments*. *Brain Res.* 202, 401-414
- BURBACH J. P. H., KOVACS G. L., DE WIED D., VAN NISPEM J. W., GREVEN H. M., 1983. *A major metabolite of arginine vasopressin in the brain is a highly potent neuropeptide*. *Science* 221, 1310-1312.
- CAGGIULA A. R., HOEBEL B., 1966. *"Copulation-Reward site" in the posterior hypothalamus*. *Science* 153, 1284-1285.
- CHANCE M. R. A., 1962. *An interpretation of some agonistic postures; the role of "cut-off" acts and postures*. *Symp. Zool. Soc. (London)* 8, 71-89
- DANTZER R., BLUTHE R. M., KOOB G. F., LE MOAL M., 1987. *Modulation of social memory in male rats by neurohypophysial peptides*. *Psychopharmacology* 91, 363-368
- DANTZER R., KOOB G. F., BLUTHE R. M., LE MOAL M., 1988. *Septal vasopressin modulates social memory in male rats*. *Brain Res.* 457, 143-147.
- EDWARDS D. A., EINHORN L. C., 1986. *Preoptic and midbrain control of sexual motivation*. *Physiol. Behav.* 37, 329-335.
- ETTENBERG A., VAN DER KOOY D., LE MOAL., KOOB F., BLOOM F. E., 1983. *Can aversive properties of (peripherally-injected) vasopressin account for its putative role in memory?* *Behav. Brain Res.* 7, 331-350.

- FLOOD J. F., SMITH G. E., JARVIK M. E., 1980. A comparison of the effects of localized brain administration of catecholamine and protein synthesis inhibitors on memory processing. *Brain Res.* 197, 153-165.
- GAGNON S., DORÉ F., Y. 1992. Search behavior in various breeds of adult dogs (*Canis familiaris*): Object permanence and olfactory cues. *J. Comp. Psychol.* 106, 58-68.
- GALEF B. G. J., STEIN M., 1985. Demonstrator influence on observer diet preference: Analyses of critical social interactions and olfactory signals. *Anim. Learn. Behav.* 13, 31-38.
- GALEF B. G. J., WIGMORE S. W. 1983. Transfer of information concerning distant foods: a laboratory investigation of the "information-centre" hypothesis. *Anim. Behav.* 31, 748-758.
- GALEF B. G. J., KENNETT D. J., WIGMORE S. W. 1984. Transfer of information concerning distant foods in rats: A robust phenomenon. *Anim. Learn. Behav.* 12, 292-296.
- GILDER P. M., SLATER P. J. B. 1978. Interest of mice in conspecific male odours is influenced by degree of kinship. *Nature* 274, 364-365
- GRANT E. C., MACKINTOSH J. H. 1963. A comparison of the social postures of some common laboratory rodents. *Behaviour* 21, 246-259.
- HART B. L., LEEDY M. G., 1985. Neurological bases of male sexual behavior: A comparative analysis. [W:] *Handbook of Behavioral Neurobiology*. Vol 7, Reproduction, by N. ADLER, D. PFAFF, R. W. GOY (red.), Plenum Press, New York, 373-422.
- HEBB D. O., 1969. *Podrecznik Psychologii*, PWN, Warszawa 478 str.
- HEPPER P. G., 1986a. Kin recognition: functions and mechanism. *A review. Biol. Rev.* 61, 63-93.
- HEPPER P. G., 1986b. Parental recognition in the rat. *Quart. J. Exp. Psychol.* 38B, 151-160.
- KALMUS H., 1955. The discrimination by the nose of the dog of individual human odours and in particular of the odours of twins. *Brit. J. Anim. Behav.* 5, 25-31
- KALKOWSKI W., 1967. Olfactory bases of social orientation in the white mouse. *Folia Biol. (Kraków)* 15, 69-87.
- KING F. A. 1958. Effects of septal and amygdaloid lesions on emotional behavior and conditioned avoidance responses. *J. Nerv. Mental. Dis.* 126, 57-63.
- KLEIMAN D. 1966. Scent marking in the canidae. *Symp. Zool. Soc. (London)* 18, 167-177
- LE MOAL M., DANTZER R., MICHAUD B., KOOB G. F., 1987. Centrally injected arginine vasopressin (AVP) facilitates social memory in rats. *Neurosci. Lett.* 77, 353-359.
- LE MOAL M., DANTZER R., MORMEDE P., BADUEL A., LEBRUN C. J., ETENBERG A., VAN DER KOYD., WENGER J., DEYO S., KOOB G. F., BLOOM F. E., 1984. Behavioral effects of peripheral administration of arginine vasopressin: a review of our search for a mode of action and a hypothesis. *Psychoneuroendocrinology* 9, 319-341
- LEON M., GALEF B. G. J., BEHSE J. H., 1977. Establishment of pheromonal bonds and diet choice in young rats by odor pre-exposure. *Physiol. Behav.* 18, 387-391.
- LEVITSKY D. A., STRUPP B. J., 1981. Malnutrition and tests of brain function. [W:] *Nutrition and behaviour*, S. A. MILLER (red.), Franklin Inst. Press, Philadelphia, 89-93.
- LORE R., FLANNELLY K. J., 1977. Rat societies. *Sci. Am.* 5, 106-116.
- MATOCHIK J. A., 1988. Role of the main olfactory system in recognition between individual spiny mice. *Physiol. Behav.* 42, 217-222.
- MORRIS R. G. M., GARRUD P., RAWLINS J. N. P., O'KEEFE J. O., 1982. Place navigation impaired in rats with hippocampal lesions. *Nature* 297, 681-683.
- MORRISON R. R., LUDVIGSON H. W., 1970. Discrimination by rats of conspecific odors of reward and nonreward. *Science* 167, 904-905.
- OWEN K., PETERS P. J., BRONSON F. H., 1974. Effects of intracranial implants of testosterone propionate on intermale aggression in the castrated male mouse. *Hormones and Behavior* 5, 83-92.
- POPIK P. 1991. Neurohypophyseal peptides and social recognition in rats, Doctoral Dissertation, University of Utrecht, 149 str.
- POPIK P., VAN REE J. M., 1991. Oxytocin but not vasopressin facilitates social recognition following injection into the medial preoptic area of the rat brain. *Eur. Neuropsychopharmacol.* 1, 555-560.
- POPIK P., VAN REE J. M., 1992. Long term facilitation of social recognition in rats by vasopressin related peptides: A structure-activity study. *Life Sci.* 50, 567-572.
- POPIK P., VAN REE J. M., 1993. Social transmission of flavored tea preferences, facilitation by a vasopressin analog and oxytocin. *Behav. Neural. Biol.* 59, 63-68.
- POPIK P., VETULANI J., 1991. Opposite action of oxytocin and its peptide antagonists on social memory in rats. *Neuropeptides* 18, 23-27.
- POPIK P., VETULANI J., VAN REE J. M., 1992a. Low doses of oxytocin facilitate social recognition in rats. *Psychopharmacology* 106, 71-74.

- POPIK P., VOS P. E., VAN REE J. M., 1992b. *Neurohypophyseal hormones receptors in the septum implicated in the rat's social recognition*. Behav Pharmacol. 3(4), 351-358.
- POPIK P., VETULANI J., BISAGA A., VAN REE J. M., 1991a. *Recognition cue in the rat's social memory paradigm*. J. Basic Clin. Physiol. Pharmacol. 2, 315-327.
- POPIK P., WOLTERINK G., DE BRABANDER H., VAN REE J. M., 1991b. *Neuropeptide related to [Arg⁸]vasopressin facilitates social recognition in rats*. Physiol. Behav. 49, 1031-1035.
- PORTER R. H., MOORE J. D., 1981. *Human kin recognition by olfactory cues*. Physiol. Behav. 27, 493-495.
- PORTER R. H., CERNOCH J. M., McLAUGHLIN F. J., 1983. *Maternal recognition of neonates through olfactory cues*. Physiol. Behav. 30, 151-154.
- PORTER R. H., WYRICK M., PANKEY J., 1978. *Sibling recognition in spiny mice (Acomys cahirinus)*. Behav. Ecol. Sociobiol. 3, 61-68.
- POSADAS-ANDREWS A., ROPER T. J., 1983. *Social transmission of food-preferences in adult rats*. Anim. Behav. 31, 265-271.
- RALLS K., 1971. *Mammalian scent marking*. Science 171, 443-449.
- SAWYER T. F., HENGELHOLD A. K., PEREZ W. A., 1984. *Chemosensory and hormonal mediation of social memory in male rats*. Behav. Neurosci. 98, 908-913.
- SEKIGUCHI R., WOLTERINK G., VAN REE J. M., 1991. *Short duration of retroactive facilitation of social recognition in rats*. Physiol. Behav. 50, 1253-1256.
- SINGH P. B., BROWN R. E., ROSER B., 1988. *Class I transplantation antigens in solution in body fluids and in the urine. Individuality signals to the environment*. J. Exp. Med. 168, 195-211.
- STRUPP B. J., LEVITSKY D. A., 1983. *Early brain insult and cognition: A comparison of malnutrition and hypothyroidism*. Dev. Psychobiol. 16, 535-549.
- STRUPP B. J., LEVITSKY D. A., 1984. *Social transmission of food preferences in adult hooded rats (Rattus Norvegicus)*. J. Comp. Psychol. 98, 257-266.
- STRUPP B. J., WEINGARTNER H., GOODWIN F. K., GOLD P. W., 1984. *Neurohypophyseal hormones and cognition*. Pharmac. Ther. 23, 179-191.
- THOR D. H., HOLLOWAY W. R., 1982. *Social memory of the male laboratory rat*. J. Comp. Physiol. Psychol. 96, 1000-1006.
- VAN REE J. M., BOHUS B., VERSTEEG D. H. G., DE WIED D., 1978. *Neurohypophyseal principles and memory processes*. Biochem. Pharmacol. 27, 1793-1800.
- WILSON E. O., 1978. *Sociobiology. The new synthesis*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 697 str.
- WYNNE-EDWARDS V. C., 1972. *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Oliver and Boyd, Edinburgh, 653 str.
- YAMAZAKI K., BEAUCHAMP G. K., BARD J., THOMAS L., BOYSE E. A., 1982. *Chemosensory recognition of phenotypes determined by the Tla and H-2K regions of chromosome 17 of the mouse*. Proc. Natn. Acad. Sci. USA 79, 7828-7831.

ELŻBIETA PYZA

*Uniwersytet Jagielloński**Muzeum Zoologiczne, Instytut Zoologii**Ingardena 6, 30-060 Kraków*CZYNNIK ROZPRASZAJĄCY PIGMENT JAKO MEDIATOR ZEGARA
BIOLOGICZNEGO OWADÓW

ZJAWISKO RYTMU I ZEGARA BIOLOGICZNEGO

Rytmy biologiczne obserwujemy w funkcjonowaniu naszego organizmu, jak również organizmów zwierzęcych i roślinnych w stosunku do zmian zachodzących w środowisku, przede wszystkim do dobowych zmian światła i ciemności. Rytmy te wykryto nawet u organizmów prokariotycznych, a przejawiają się one niemal we wszystkich procesach życiowych organizmów żywych. Jesteśmy aktywni w dzień, a znacznie mniej w nocy i podobnie zachowują się zwierzęta o dziennym, a przeciwnie o nocnym trybie życia. U wszystkich, zarówno u ludzi jak i u zwierząt, pora aktywności jest wyznaczana przez endogenne zegary biologiczne (HASTINGS i współaut. 1991). Zaburzenia rytmów i zegara biologicznego prowadzą do licznych schorzeń, więc badanie tego zjawiska u różnych organizmów ma znaczenie nie tylko poznawcze.

Chociaż rytmy biologiczne są badane od ponad 100 lat, nadal nie wiadomo, jak rytmy te są generowane i w jaki sposób zegar biologiczny sprawuje kontrolę nad funkcjonowaniem całego organizmu, synchronizując jego procesy fizjologiczne z dobowym cyklem zmian dnia i nocy oraz z innymi cyklicznymi zmianami zachodzącymi w środowisku zewnętrznym.

Wśród rytmów biologicznych wyróżnia się rytmy dobowe, roczne (sezonowe), księżycowe i inne w zależności od długości ich okresu (SAUNDERS 1977). W przypadku rytmów dobowych okres rytmu jest równy 24 godz., co oznacza, że w danym procesie zachodzą cykliczne oscylacje, w których maksima i minima występują co 24 godz.

Najważniejszą właściwością większości rytmów biologicznych jest ich endogenne pochodzenie. Oznacza to, że w tak zwanych stałych warunkach, w stałej ciemności (DD) lub w stałym świetle (LL), gdy zwierzę jest pozbawione informacji o zmianach warunków świetlnych zachodzących cyklicznie w środowisku (brak tzw. Dawcy Czasu), rytmy nadal utrzymują się dzięki wewnętrznemu zegarowi. Ich okres ulega jednak wydłużeniu lub skróceniu i staje się okołodobowy (circadian). W warunkach zmiennego oświetlenia dzień/noc (LD) rytmy okołodobowe ulegają synchronizacji do dobowych zmian światła i ciemności, zachodzących w środowisku zewnętrznym, poprzez narządy wzroku i także poprzez pozawzro-

kowe fotoreceptory, a ich okres staje się 24-godzinny (HASTINGS i współaut. 1991).

Cechy rytmów biologicznych są wyznaczane genetycznie (HALL i KYRIACOU 1990). U muszki owocowej *Drosophila melanogaster* wykryto gen, który nazwano *period* (*per*), odpowiedzialny za wyznaczanie długości okresu rytmu aktywności lokomotorycznej i rytmu wylęgu z poczwerek. W przypadku genu *per* jego mutacja *per^L* powoduje wydłużenie okresu rytmu do 29 godz., a mutacja *per^S* skrócenie okresu rytmu do 19 godz. Mutacja *per^O* powoduje natomiast całkowity zanik rytmiki. Oprócz rytmów okołodobowych, gen *per* reguluje także inne procesy rytmiczne u *Drosophila*, jak na przykład rytmikę „śpiewu” samca wabiącego samicę. Długość przerw, wynoszących 55 s, pomiędzy kolejnymi seriami dźwięków wytwarzanymi przez wibrację skrzydeł samców, ulega zmianie u mutantów *per^S* i *per^L*.

Utrzymywanie się rytmów biologicznych w stałych warunkach otoczenia oraz wyznaczanie ich parametrów przez geny wykazały więc, że rytmy okołodobowe są endogenną właściwością organizmów i muszą być generowane w specjalnych strukturach, które nazwano zegarami biologicznymi. Struktury takie zostały wykryte w ostatnich latach u kilku grup zwierząt. U ssaków zegar biologiczny zlokalizowano w mózgu, w jądrach nadskrzyżowaniowych podwzgórza, u ptaków, gadów i ryb w szyszynce, a u mięczaków w oku (HASTINGS i współaut. 1991). Jednak liczba zegarów, mechanizm działania pojedynczego zegara oraz całego biologicznego systemu zegarowego w skład którego wchodzi oprócz samego zegara tak zwane drogi doprowadzające (input), dostarczające do zegara informacje o zmianach światła w środowisku zewnętrznym, i drogi odprowadzające (output), dostarczające informacje z zegara do narządów wykonawczych (efektorowych), nadal nie są znane.

Funkcjonowanie zegara biologicznego polega więc nie tylko na generowaniu rytmów, ale także na przepływie informacji pomiędzy elementami systemu zegarowego. Tę funkcję mogą pełnić neuroprzekaźniki, substancje chemiczne przekazujące informacje pomiędzy neuronami, zwane także neurotransmiterami lub neuromediatorami. Wykrycie takich substancji w systemie zegarowym zwierząt i poznanie ich funkcji ma kluczowe znaczenie w badaniach nad zegarem.

ZEGAR BIOLOGICZNY OWADÓW

U owadów położenie zegara biologicznego wykryto w płatach wzrokowych mózgu u jednych gatunków (karaczany i świerszcze) a u innych w centralnej części mózgu (muchówki, motyle; PAGE 1985). Zegar w odizolowanym od mózgu płacie wzrokowym świerszczy lub karaczanów może samodzielnie generować rytm a transplantacja płatu wzrokowego z owada wykazującego rytm aktywności lokomotorycznej do osobnika nierytmicznego przywraca rytmikę temu ostatniemu. U świerszczy i karaczanów neurony zegara zlokalizowano w brzusznej części płatów wzrokowych, pomiędzy drugą (medulla) a trzecią (lobula) warstwą neuropilu wzrokowego (neuropil jest gęstą masą wypustek komórek nerwowych tworzących tkankę nerwową owadów). Neurony te stanowią elementy głównego zegara biologicznego (pacemaker), składającego się z dwóch oscylatorów, po

jednym w każdym płacie wzrokowym. Każdy z tych oscylatorów wysyła i otrzymuje informacje poprzez włókna nerwowe z przeciwnego płatu wzrokowego. Dzięki temu oba oscylatory są wzajemnie sprzężone ze sobą i oba mają wpływ na okres i fazę rytmu aktywności lokomotorycznej owada. Przerwanie połączenia pomiędzy oscylatorami zaburza rytm aktywności lokomotorycznej, a odcięcie czy usunięcie płatów wzrokowych u karaczanów prowadzi do zaniku rytmiki (PAGE 1985).

Lokalizację zegara biologicznego w mózgu muszki owocowej (*Drosophila melanogaster*) przeprowadzono badając rytm aktywności lokomotorycznej u mutantów wykazujących zmiany strukturalne w mózgu. Stwierdzono, że bezokie mutanty (*sine oculis*, *so*) oraz mutanty o zredukowanych płatach wzrokowych (*small optic lobe*, *sol*) nadal są rytmiczne, a więc zegar biologiczny u muszki owocowej i zapewne u innych muchówek musi być zlokalizowany poza płatami wzrokowymi, a rytm synchronizowany przez pozawzrokowe fotoreceptory (HELFRICH i ENGELMANN 1983). U *Drosophila* wykryto również za pomocą przeciwciał miejsca występowania białka będącego produktem genu *per* — genu zegara. Występowanie tego białka stwierdzono w fotoreceptorach, w niektórych neuronach i komórkach glejowych w płatach wzrokowych, w centralnej części mózgu oraz w zwojach brzuszno-łancuszkowego nerwu, a także w tkankach poza układem nerwowym, takich jak gruczoły śluzowe, cewki Malpighiego, jajniki, jądra i przelyk (LIU i współaut. 1988). Białka podobne do białka PER muszki owocowej wykryto także u świerszczy i motyli, a nawet w jądrach nadskrzyżowaniowych szczura. Co więcej, okazało się, że białko PER syntetyzowane jest także w rytmie dobowym, a zmiany w jego występowaniu zachodzące pod wpływem manipulacji genetycznych lub różnych warunków świetlnych otoczenia, odpowiadały zmianom obserwowanym w rytmie aktywności lokomotorycznej *Drosophila* na skutek takich samych manipulacji (HALL 1995). Okołodobowe oscylacje w syntezie białka PER wykryto u *Drosophila* w fotoreceptorach, w neuronach i komórkach glejowych płatów wzrokowych oraz w centralnej części mózgu (protocerebrum), a jego maksimum przypadało na środek nocy. Stwierdzono także, że proces transkrypcji również przebiega rytmicznie, a poziom mRNA oscyluje w rytmie okołodobowym, z maksimum przypadającym na koniec dnia, a więc pojawiającym się wcześniej niż maksimum poziomu białka PER (HALL 1995). Nie wszystkie jednak komórki, w których wykryto obecność białka PER, są jednakowo niezbędne do utrzymania rytmu aktywności lokomotorycznej u muszki owocowej. Neurony, które mają kluczowe znaczenie dla tego rytmu zlokalizowano po obu stronach mózgu pomiędzy medulla a protocerebrum (SIWICKI i współaut. 1988, ZERR i współaut. 1990). Neurony te nazwano neuronami lateralnymi (*lateral neurones*, LNs) i uważa się je za neurony zegara biologicznego, chociaż LNs prawdopodobnie nie są jedynymi elementami zegara w mózgu much (EWER i współaut. 1992). U mutantów *Drosophila* zwanych *disco* (*disconnected*), u których połączenie pomiędzy fotoreceptorami a mózgiem jest przerwane na skutek silnej redukcji płatów wzrokowych, LNs nie występują i mutanty te są nierytmiczne (DUSHAY i współaut. 1989, ZERR i współaut. 1990). W LNs u *Drosophila* oprócz białka PER wykryto również peptyd podobny do peptydów znanych wcześniej u skorupiaków, zwanych hormonami rozpraszającym pigment (PDHs, *pigment-dispersing hormones*) (HELFRICH-FÖRSTER 1995),

co pozwoliło na wysunięcie hipotezy, że peptyd ten może być mediatorem zegara biologicznego owadów.

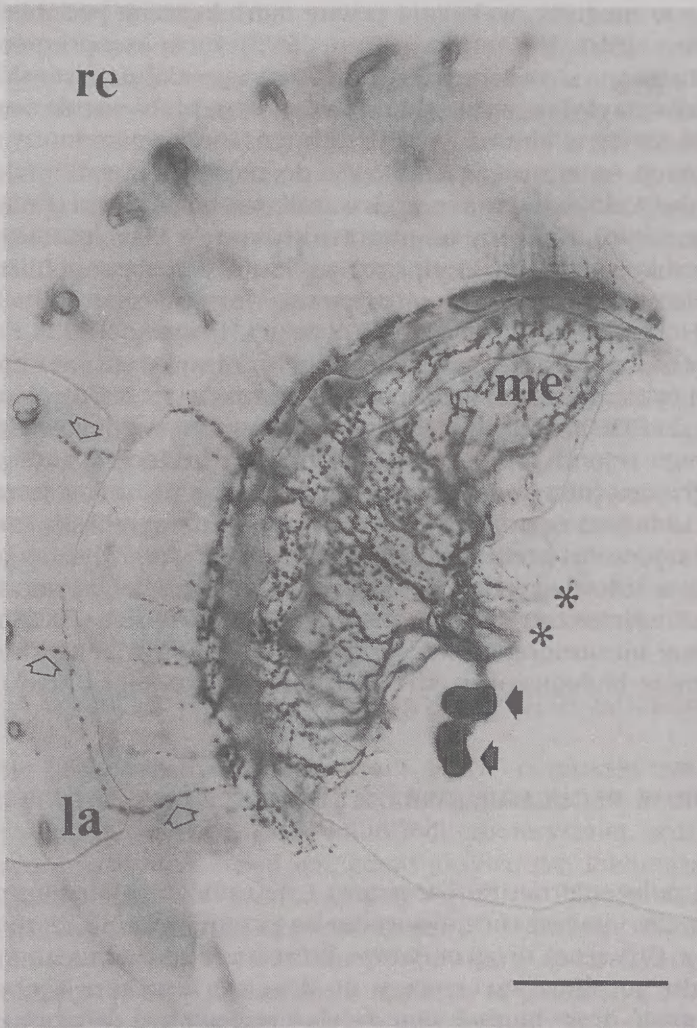
PDH W UKŁADZIE NERWOWYM OWADÓW

Hormony rozpraszające pigment stanowią rodzinę oktadekapeptydów wyizolowanych z różnych gatunków skorupiaków, u których poznano do tej pory strukturę dwóch różnych form PDH: α i β (RAO i RIEHM 1989). PDH reguluje przemieszczanie się pigmentu w fotoreceptorach oka skorupiaków w wyniku adaptacji do światła oraz bierze udział w zmianach ubarwienia ciała skorupiaków (RAO 1985). Kraby potrafią zmieniać ubarwienie ciała w zależności od podłoża, na którym się znajdują a proces ten jest regulowany hormonalnie. Te zmiany barwy ciała polegają na rozpraszaniu (ciemnienie ciała) lub skupianiu (rozjaśnianie barwy ciała) ziarenek czarnego u jednych gatunków a czerwonego u innych pigmentu znajdującego się w chromatoforach, czyli komórkach barwnikowych. W procesie tym biorą udział dwie substancje: hormon skupiający i hormon rozpraszający pigment.

W odróżnieniu od hormonów rozpraszających pigment skorupiaków, wykryty u owadów hormon rozpraszający pigment nazwano czynnikiem rozpraszającym pigment (PDF, pigment-dispersing factor), chociaż u owadów nie reguluje on migracji pigmentu. Peptydy PDF owadów wykazują 78-83% podobieństwa w sekwencji aminokwasów do β PDH krabów, a zostały wyizolowane z karaczana *Periplaneta americana*, pasikonika *Romalea microptera* oraz świerszcza *Acheta domesticus*. O podobieństwie tych peptydów u owadów i skorupiaków świadczy fakt, że ekstrakt mózgu muchy zawierający PDF wywołuje rozproszenie pigmentu w chromatoforach kraba *Uca pugilator*, którego pozbawiono własnego PDH (RAO i RIEHM 1989).

Komórki immunoreaktywne do PDH, czyli takie w których wykryto, jak sądzi się, obecność PDF stosując przeciwciała anti- β PDH, badano do tej pory u kilku gatunków owadów. U świerszczy i karaczanów trzy grupy ciał komórkowych neuronów immunoreaktywnych do PDH znajdują się w płatach wzrokowych: dwie grupy w lamina na stronie brzusznej i grzbietowej oraz jedna, licząca 9-17 komórek, w medulla (HOMBERG i współaut. 1991). U muchówek ciała komórkowe neuronów immunoreaktywnych do PDH występują tylko w medulla płatów wzrokowych, a także w grzbietowej części protocerebrum, w rejonie kielichów ciał grzybkowatych i w pars intercerebralis. U muchy domowej w medulla każdego płatu wzrokowego znajdują się dwie grupy tych neuronów: grupa czterech neuronów o dużych ciałach komórkowych i druga grupa, również czterech neuronów, o małych ciałach komórkowych (fot. 1). Ciała komórkowe dużych neuronów wysyłają włókna nerwowe do obu płatów wzrokowych, do płatu leżącego po tej samej stronie co dana grupa neuronów, jak również do płatu leżącego po przeciwnej stronie mózgu i tworzą gęstą sieć włókien nerwowych przede wszystkim w obu medulla. Nieco mniej jest tych włókien w lobula, a pojedyncze wypustki docierają do lamina. Małe neurony unerwiają z kolei protocerebrum tworząc liczne wypustki w rejonie szesnastu ciał komórkowych neuronów immunoreaktywnych do PDH leżących w protocerebrum. Neurony

o małych ciałach komórkowych unerwiają także płaty wzrokowe, ale ich wypustki nerwowe są w płatach wzrokowych nieliczne (Pyza, dane własne). Podobne rozmieszczenie neuronów immunoreaktywnych do PDH występuje też u *Drosophila*



Fot. 1. Zdjęcie mikroskopowe neuronów immunoreaktywnych do PDH w płacie wzrokowym mózgu muchy domowej (frontalny skrawek mózgu o grubości 100 μm).

Ciała komórkowe dużych neuronów (pełne strzałki) są widoczne na wewnętrznej, brzusznej stronie medulla, a ich włókna nerwowe w medulla i lamina (puste strzałki). Neurony te wysyłają również aksony do przeciwległej medulla, więc część włókien widocznych na zdjęciu w medulla pochodzi z neuronów położonych w przeciwległej medulla. Ciała komórkowe małych neuronów (niewidoczne na zdjęciu), których aksony są zaznaczone gwiazdkami, wysyłają włókna nerwowe zarówno do płatu wzrokowego, jak i do grzbietowej części protocerebrum. Skalę powiększenia wyznacza pozioma kreska odpowiadająca 100 μm , w prawym, dolnym rogu zdjęcia. re — siatkówka oka, la — lamina, pierwsza warstwa neuropilu płatu wzrokowego, me — medulla, druga warstwa neuropilu płatu wzrokowego (zdjęcie oryginalne).

phila, chociaż neurony te są mniej liczne i na przykład w płacie wzrokowym ich dendryty nie docierają do lamina (NÄSSEL i współaut. 1993). Wiąże się to zapewne z mniejszymi rozmiarami mózgu u muszki owocowej niż u muchy domowej.

U wszystkich badanych owadów neurony, których ciała komórkowe są zlokalizowane w medulla, wykazują pewne morfologiczne podobieństwa (HOMBERG i współaut. 1991, NÄSSEL i współaut. 1993). Ciała komórkowe tych neuronów są zlokalizowane w podobnym rejonie, tworzą podobną sieć włókien nerwowych w medulla i wysyłają wypustki do sąsiedniego płatu wzrokowego. Neurony te mają też dendryty w lamina — w strukturze, która pośredniczy w przekazywaniu informacji świetlnych z siatkówki do mózgu i prawdopodobnie bierze udział w regulacji aktywności komórek wzrokowych siatkówki (PYZA i MEINERTZ-HAGEN 1995a, 1996). Neurony immunoreaktywne do PDH kontaktują się również z pozawzrokowymi fotoreceptorami znajdującymi się w pobliżu tylnej krawędzi oka, pomiędzy siatkówką a pierwszą warstwą neuropilu wzrokowego (HOFBAUER i BUCHNER 1989, HELFRICH-FÖRSTER i HOMBERG 1993). Fotoreceptory te są odpowiedzialne przypuszczalnie za synchronizację rytmów okołodobowych z naturalnym cyklem dnia i nocy (HELFRICH i ENGELMANN 1983). Neurony immunoreaktywne do PDH o małych ciałach komórkowych wysyłają włókna nerwowe do grzbietowego rejonu protocerebrum (superior protocerebrum), który pełni funkcję integrującą (otrzymuje informacje z różnych narządów zmysłów) i kontaktuje się z układem neurosekrecyjnym w pars intercerebralis (odpowiedzialnym za regulację wielu procesów fizjologicznych u owadów) a także z układem motorycznym w tułowiowych zwojach brzusznej łańcuszka nerwowego (HELFRICH-FÖRSTER i HOMBERG 1993, STENGL i HOMBERG 1994, HELFRICH-FÖRSTER 1995). Neurony immunoreaktywne do PDH występują więc w kluczowych dla regulacji rytmów biologicznych strukturach ośrodkowego układu nerwowego owadów.

ROLA PDF W REGULACJI RYTMÓW BIOLOGICZNYCH U ŚWIERSZCZY I KARACZANÓW

Podobne położenie neuronów zegara i neuronów wykazujących obecność PDF u świerszczy i karaczanów pozwoliło na przypuszczenie, że mogą to być te same neurony. Co więcej, drogi nerwowe, które przechodzą przez centralną część mózgu od jednego płatu wzrokowego do drugiego i wykazują obecność PDF, mogłyby stanowić drogi łączące oba oscylatory zegara u świerszczy i karaczanów. U karaczana *Leucophea maderae* i u świerszcza *A. domesticus* morfologia neuronów PDF wykazuje wyraźną korelację z cechami rytmiki aktywności lokomotorycznej obserwowanej u obu tych gatunków. Karaczany wykazują silny dobowy rytm aktywności lokomotorycznej, którego maksimum przypada na godziny nocne i stabilny rytm o okresie krótszym od 24 godz. w DD. W przeciwieństwie do karaczanów świerszcze są aktywne głównie pod koniec dnia i na początku nocy, a ich rytm aktywności lokomotorycznej wykazuje często zaburzenia i łatwo ulega rozszczepieniu na dwa rytmy składowe, pochodzące z dwóch oscylatorów, w prawym i w lewym płacie wzrokowym. Te różnice w rytmice aktywności lokomotorycznej zależą od stopnia sprzężenia pomiędzy oscylatorami

zegara, które musi być silne u karaczanów, a słabe u świerszczy. Włókna nerwowe immunoreaktywne do PDH, przechodzące przez centralną część mózgu, są liczne u karaczana, a prawie nie występują u świerszcza, co wskazuje, że PDF może brać udział we wzajemnych interakcjach oscylatorów zegara (HOMBERG i współaut. 1991).

Kolejne badania przeprowadzone na karaczanach wyraźnie wykazały zależność pomiędzy rytmiką aktywności lokomotorycznej a obecnością PDF w aksonach neuronów łączących płaty wzrokowe. Degeneracja tych aksonów w wyniku odcięcia płatów wzrokowych od mózgu i ich regeneracja po 12–38 dniach od operacji była skorelowana kolejno z zanikaniem i pojawianiem się rytmiki aktywności lokomotorycznej. Co więcej, liczba zregenerowanych włókien nerwowych, zawierających PDF, miała wpływ na długość okresu rytmu u karaczanów, które odzyskały rytmikę aktywności. Im więcej było włókien nerwowych w zregenerowanym szlaku nerwowym, tym okres rytmu był krótszy (STENGL i HOMBERG 1994).

Iniekcje PDH w okresie poprzedzającym fazę wysokiej aktywności ruchowej karaczanów również działają na rytm aktywności ruchowej wywołując opóźnienie fazy rytmu, co wskazuje, że rytm aktywności zależy od poziomu PDF w płatach wzrokowych (PETRI i STENGL 1994).

U świerszczy aksony w centralnej części mózgu, zawierające PDF, nie degenerują po odcięciu płatów wzrokowych, a rytm aktywności lokomotorycznej nadal utrzymuje się u większości osobników. Dowodzi to obecności u świerszczy prawdopodobnie drugiego zegara w centralnej części mózgu, którego funkcjonowanie jest związane z obecnością PDF w centralnej części mózgu (STENGL 1995).

PDF A REGULACJA RYTMÓW BIOLOGICZNYCH U MUCHÓWEK

Niezależne badania rytmiki zachowania i PDF u muszki owocowej także potwierdziły wyraźny związek pomiędzy morfologią neuronów immunoreaktywnych do PDH w mózgu a rytmem aktywności lokomotorycznej. Mutanty muszki owocowej *disco*, nierytmiczne pod względem aktywności lokomotorycznej, nie posiadają zarazem neuronów immunoreaktywnych do PDH w medulla płatów wzrokowych (HELFRICH-FÖRSTER i HOMBERG 1993). U innych mutantów *Drosophila*, o zredukowanych płatach wzrokowych (mutanty *so* i *sol*) rytm aktywności lokomotorycznej jest prawie normalny, a mutanty te posiadają neurony immunoreaktywne do PDH, chociaż ich morfologia ulega zmianie. Włókna nerwowe immunoreaktywne do PDH, które przebiegają posterioralnym szlakiem wzrokowym od jednego do drugiego płatu wzrokowego, u mutantów *so* i *sol* opuszczają szlak wzrokowy i kończą się nie w medulla lecz w innych rejonach mózgu. Ta zmiana kierunku wiąże się najprawdopodobniej z brakiem tkanki docelowej, jaką dla tych neuronów jest medulla. Mutanty *Drosophila sol* i *so* mają też mniejszą liczbę włókien nerwowych immunoreaktywnych do PDH w posterioralnym szlaku wzrokowym, od których prawdopodobnie zależy stabilność rytmiki, ponieważ mutanty te często wykazują rozszczepienie rytmu aktywności lokomotorycznej (HELFRICH-FÖRSTER i HOMBERG 1993). Tak więc PDF bierze udział we wzajemnym sprzężeniu oscylatorów zegara także u muszki owocowej.

Wykrycie obecności PDF w neuronach LNs, wykazujących ekspresję genu *per*, dostarczyło kolejnego dowodu, że ten neuropeptyd występuje w neuronach zegara biologicznego i może brać udział w regulacji rytmów biologicznych u owadów. U muszki owocowej wykryto PDF w LNs położonych na brzusznej stronie mózgu. Neurony te odpowiadają czterem neuronom immunoreaktywnym do PDH o dużych ciałach komórkowych, wykrytych metodami immunohistochemicznymi w medulla płatów wzrokowych u much (HELFRICH-FÖRSTER 1995). Dendryty tych neuronów w dystalnej części medulla są położone z kolei w bliskim sąsiedztwie komórek glejowych zawierających białko PER. Takie położenie może świadczyć o wzajemnych interakcjach pomiędzy neuronami PDF a komórkami glejowymi (HELFRICH-FÖRSTER 1995). W układzie wzrokowym komórki glejowe otaczają neurony, których aktywność mogłaby być regulowana przez PDF za ich pośrednictwem, albo dzięki wzajemnym interakcjom pomiędzy neuronami PDF i komórkami glejowymi wykazującymi ekspresję genu *per*. Udział komórek glejowych zawierających białko PER stwierdzono w regulacji rytmiki aktywności lokomotorycznej u muszki owocowej (EWER i współaut. 1992) oraz w regulacji rytmów biologicznych u innych zwierząt. U ssaków uszkodzenie komórek glejowych w jądrach nadskrzyżowaniowych podwzgórza mózgu, uważanych za miejsce występowania zegara biologicznego u tych zwierząt, zaburza endogenne rytmy aktywności neuronów zegara (PROSSER i współaut. 1994).

UDZIAŁ PDF W REGULACJI RYTMÓW W UKŁADZIE WZROKOWYM

Neurony PDF w medulla mogą kontaktować się więc bezpośrednio albo pośrednio z neuronami układu wzrokowego położonymi w lamina, które w medulla mają swe zakończenia. Neurony PDF mogą być neuronami zegara lub neuronami pośredniczącymi, dostarczającymi informację z zegara do neuronów układu wzrokowego regulując ich aktywność w ciągu doby (PYZA i MEINERTZHAGEN 1996). Badania przeprowadzane na karaczanach wykazały, że ten sam zegar biologiczny reguluje zarówno rytm aktywności lokomotorycznej, jak i rytm zmian wrażliwości siatkówki na światło. Zatem informacje generowane w tym samym zegarze są dostarczane do różnych narządów efektorowych, gdzie uwidacznia się ich ekspresja (WILLS i współaut. 1985). W siatkówce oka karaczanów a także u wielu innych zwierząt wykryto szereg rytmów biologicznych takich jak: rytm aktywności elektrycznej fotoreceptorów rejestrowanej jako tak zwany elektretinogram (ERG), rytm syntezy i degradacji barwników wzrokowych, rytm powstawania i rozpadu światłoczułych błon wychytujących fotony światła oraz rytmiczne migracje pigmentu (BARLOW i współaut. 1989). Rytm te obserwowano u większości zwierząt, zarówno u kręgowców, jak i u bezkręgowców.

U wyższych muchówek, do których należy mucha domowa i muszka owocowa, fotoreceptory siatkówki nie wykazują wyraźnego, endogennego rytmu ERG czy budowy i rozpadu światłoczułych błon. Rytmikę endogenną wykryto natomiast w lamina, w pierwszej warstwie neuropilu wzrokowego leżącego za siatkówką w płacie wzrokowym mózgu (PYZA i MEINERTZHAGEN 1993, 1995a). W lamina ma swoje zakończenia sześć fotoreceptorów (R1-R6) z każdego ommatidium oka złożonego muchy, zaś dwa pozostałe fotoreceptory, komórki wzrokowe

R7 i R8 przechodzą przez lamina i kończą się w medulla — w następnej warstwie neuropilu wzrokowego. Zakończenia fotoreceptorów R1–R6 tworzą połączenia synaptyczne (miejsca przekazywania impulsów nerwowych pomiędzy neuronami), tak zwane synapsy tetradyczne (synapsy utworzone pomiędzy czterema komórkami, jedną presynaptyczną i trzema postsynaptycznymi) z interneuronami (neuronami pośredniczącymi) lamina zwanymi komórkami monopolarnymi L1 i L2, które są jednymi z elementów tych synaps (BURKHARDT i BRAITENBERG 1976). Komórki L1 i L2 odbierają informacje wzrokowe z fotoreceptorów i transmitują je do wyższych ośrodków nerwowych w mózgu. Z kolei jedna z komórek monopolarnych, L2, tworzy z fotoreceptorami R1–R6 synapsy skierowane przeciwnie, tak zwane synapsy zwrotne (feedback), z powrotem na komórki R1–R6 (STRAUSFELD and CAMPOS-ORTEGA 1977). Liczba tych obu rodzajów synaps, tetradycznych i zwrotnych, nie jest stała w ciągu doby. Najwięcej synaps tetradycznych tworzy się na początku dnia, a synaps zwrotnych na początku nocy. Co więcej, w przypadku synaps zwrotnych rytm zmian ich liczby utrzymuje się również w stałej ciemności lub w stałym świetle, czyli jest generowany endogenne. Liczba synaps tetradycznych jest regulowana natomiast głównie przez światło, które z kolei nie ma wpływu na rytm dobowy zmian liczby synaps zwrotnych.

W lamina oprócz rytmiki zmian liczby synaps wykryto także rytm zmian objętości aksonów komórek monopolarnych L1 i L2. Objętość aksonów tych komórek rośnie w ciągu dnia a maleje w nocy. Rytm zmian wielkości komórek monopolarnych zachodzi również w DD i w LL, a więc jest endogenne. Komórki L1 i L2 zmieniają swoją objętość pod wpływem informacji napływających z zegara, chociaż bezpośrednie działanie bodźca świetlnego ma również wpływ na objętość neuronów L1 i L2, ponieważ w warunkach stałego światła ich średnia objętość jest większa niż w stałej ciemności. Wstępne badania wykazały też, że rytmicznym zmianom objętości aksonów interneuronów towarzyszą zmiany wielkości komórek glejowych otaczających interneurony i zakończenia fotoreceptorów w lamina. Komórki glejowe powiększają się w ciągu nocy a kurczą się w czasie dnia, odwrotnie niż komórki monopolarne L1 i L2.

Wielkość komórek monopolarnych jest zatem regulowana przez zegar biologiczny, chociaż nie jest wykluczone, że obserwowany efekt jest pośredni i jest wynikiem działania zegara na inne komórki, na przykład glejowe, które z kolei regulują szereg innych procesów, w tym także objętość komórek monopolarnych. Informacja z zegara mogłaby docierać do interneuronów L1 i L2 za pośrednictwem neuroprzekaźnika. Okazało się, że niektóre neurotransmitery wykryte w lamina mogą zmieniać wielkość komórek monopolarnych, co wskazuje, że mogłyby pośredniczyć w tym procesie. Iniekcje takich neurotransmiterów, jak serotonina i histamina do płatu wzrokowego muchy domowej wywoływały istotny wzrost wielkości, ale tylko jednej komórki monopolarnej L1. Kurczenie się aksonów obu tych komórek zaobserwowano po iniekcjach kwasu glutaminowego i γ -aminomasłowego (GABA), natomiast wzrost objętości obu interneuronów wywoływały iniekcje PDF karaczana (PYZA i MEINERTZHAGEN 1996).

Wyniki uzyskane w tych doświadczeniach wykazały więc, że rytmy wykryte w układzie wzrokowym muchy mogą być regulowane przez zegar biologiczny za pośrednictwem PDF. Objętość aksonów obu komórek wzrasta po iniekcji PDF

podobnie jak w czasie dnia, zatem wzrost wymiarów interneuronów L1 i L2 może być związany z uwalnianiem PDF w ciągu dnia. Wstępne badania wykazały, że średnica dendrytów neuronów immunoreaktywnych do PDH w medulla jest większa w ciągu dnia niż w nocy, co przypuszczalnie wiąże się ze wzrostem poziomu PDF w ciągu dnia (PYZA i MEINERTZHAGEN 1995b). PDF może więc dostarczać endogenne informacje generowane w zegarze do układu wzrokowego, który w ten sposób może „przewidywać” dobowe zmiany dnia i nocy w otoczeniu.

PDF JAKO MEDIATOR ENDOGENNYCH OSCYLACJI ZEGARA BIOLOGICZNEGO

Niezależne odkrycie wpływu PDH i PDF na endogenne rytmy aktywności lokomotorycznej u świerszczy, karaczanów i much oraz aktywności układu wzrokowego u muchy pozwala na stwierdzenie, że PDF bierze udział w regulacji różnego typu rytmów biologicznych u owadów. Obecność tego peptydu w neuronach, w których ujawnia się również ekspresja genu *per*, jak również sąsiedztwo włókien nerwowych immunoreaktywnych do PDH z komórkami glijowymi wykazującymi obecność białka PER potwierdza bezpośredni udział tego neuropeptydu w systemie zegarowym owadów. Ponieważ ekspresja genu *per* w neuronach uwidacznia się tylko w ich ciałach komórkowych a obecność PDF zaznacza się w całych komórkach, wiadomo obecnie, gdzie docierają aksony i dendryty neuronów zegara zawierających białko PER i PDF. Nie wiadomo jednak, czy PDF pośredniczy w przekazywaniu informacji z zegara do układu wzrokowego, motorycznego i prawdopodobnie także do innych organów jako neuroprzebiegacz, czy jest on hormonalnym mediatorem tych informacji, czy też endogennym neuro-modulatorem aktywności innych neuronów w płatach wzrokowych i w protocebrum. Kwestie te pozostają przedmiotem dalszych badań. Na odpowiedź oczekują również pytania, w jaki sposób informacja dostarczana przez PDF jest odbierana przez narządy efektorowe i jak zmieniają się właściwości neuronów docelowych, stymulujących lub hamujących dany układ lub narząd w taki sposób, że jest on aktywny o określonej porze doby.

PIGMENT-DISPERSING FACTOR AS A MEDIATOR IN THE INSECT'S CIRCADIAN CLOCK

Summary

Recently, independent studies have shown that the neuropeptide pigment-dispersing hormone (PDH) is involved in regulating insect circadian rhythms. PDH has been found in crustaceans, in which it regulates pigment migration in the photoreceptors and chromatophores. Insects have a homologue of the PDH peptide, called a pigment-dispersing factor (PDF), and in some insects several neurones of the optic lobes and midbrain which express PDH immunoreactivity, presumably contain PDF. Those with cell bodies located in the medulla of both optic lobes have similar forms in several insect species. Their somata are located in the same general region as those of the pacemaker neurones in cockroaches, crickets and flies. In *Drosophila*, pacemaker neurones that express the product of the *period* gene, an essential gene of the circadian clock, also express PDH immunoreactivity. Moreover, a strong correlation has been found between the morphology of the medulla PDF neurones and circadian rhythms in cockroaches, crickets and flies. The rhythm of locomotor activity in the cockroach disappears when the optic lobes are disconnected from the central brain and the PDH-immunoreactive fibres in the posterior optic tract degenerate. The circadian rhythm of locomo-

tor activity in *Drosophila* is impaired in a mutant *disconnected* which lacks medulla PDH-immunoreactive neurones.

The role of PDF in regulating circadian rhythms has been suggested not only in behavioural rhythms but is also implicated in two structural circadian rhythms recently detected in the fly's visual system, namely, in: 1) the number of feedback and tetrad synapses formed between photoreceptor terminals and two interneurons of the first visual neuropile (or lamina), L1, L2; and 2) the sizes of L1 & L2, the lamina axons of which swell during the day and shrink during the night. Injections of PDF mimic the size increase of both L1 and L2 during the day under day/night conditions.

PDH-immunoreactive medulla neurones which have dense arborizations in the medulla — where L1 and L2 terminate — may mediate the direct transfer of circadian information to those cells, regulating their activity. L1 and L2 could additionally receive circadian information directly or indirectly through glia cells, which also express the *period* gene.

It seems that PDH-immunoreactive neurones connect all parts of the central nervous system important for the expression of circadian rhythms. Not only do they connect oscillators in the medullae of both optic lobes, they also send fibres to both the visual system and to the superior protocerebrum which is considered to be an integrative neuropile. It receives inputs from different sensory neuropiles, is linked to the neurosecretory system in the brain and indirectly connected to motor centres in the thorax.

LITERATURA

- BARLOW R. B. JR., CHAMBERLAIN S. C., LEHMAN H. K., 1989. *Circadian rhythms in the invertebrate retina*. [W:] *Facets of vision*. D. G. STAVENGA i R. G. HARDIE (red.) Springer-Verlag, Berlin, 257-280.
- BURKHARD W., BRAITENBERG V., 1976. *Some peculiar synaptic complexes in the first visual ganglion of the fly Musca domestica*. Cell Tissue Res. 173, 287-308.
- DUSHAY M. S., ROSBASH M., HALL J. C., 1989. *The disconnected visual mutations in Drosophila melanogaster drastically disrupt circadian rhythms*. J. Biol. Rhythms 4, 1-27.
- EWER J., FRISCH B., HAMBLÉN-COYLE, ROSBASH M., HALL J. C., 1992. *Expression of the period clock gene within different cell types in the brain of Drosophila adults and mosaic analysis of these cells influence on circadian behavioral rhythms*. J. Neurosci. 12, 3321-3349.
- HALL J. C., KYRIACOU C. P., 1990. *Genetics of biological rhythms in Drosophila*. Adv. Insect Physiol. 22, 221-298.
- HALL J. C. 1995. *Tripping along the trail to the molecular mechanisms of biological clocks*. Trends Neurosci. 18, 203-240.
- HASTINGS J. W., RUSAK B., BOULOS Z., 1991. *Circadian rhythms: the physiology of biological timing*. [W:] *Neural and integrative animal physiology*. C. L. PROSSER (red.). Wiley-Liss, Inc., New York, 435-546.
- HELFRICH C., ENGELMANN W., 1983. *Circadian rhythm of the locomotor activity in Drosophila melanogaster and its mutants "sine oculis" and "small optic lobe"*. Physiol. Entomol. 8, 257-272.
- HELFRICH-FÖRSTER C., HOMBERG U., 1993. *Pigment-dispersing hormone-immunoreactive neurons in the nervous system of wild-type Drosophila melanogaster and of several mutants with altered circadian rhythmicity*. J. Comp. Neurol. 337, 177-190.
- HELFRICH-FÖRSTER C., 1995. *The period clock gene is expressed in central nervous system neurons which also produce a neuropeptide that reveals the projections of circadian pacemaker cells within the brain of Drosophila melanogaster*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 92, 612-616.
- HOFBAUER A., BUCHNER E., 1989. *Does Drosophila have seven eyes?* Naturwissenschaften 76, 335-336
- HOMBERG U., WÜRDEN S., DIRCKSEN H., RAO K. R., 1991. *Comparative anatomy of pigment-dispersing hormone-immunoreactive neurons in the brain of orthopteroid insects*. Cell Tissue Res. 266, 343-357.
- LIU X. L., LORENZ J. YU Q., HALL J. C., ROSBASH M., 1988. *Spatial and temporal expression of the period gene in Drosophila melanogaster*. Genes Dev. 2, 228-238.
- NÄSSEL D. R., SHIGA S., MOHRHERR C. J., RAO K. R., 1993. *Pigment-dispersing hormone-like peptide in the nervous system of the flies Phormia and Drosophila: immunocytochemistry and partial characterization*. J. Comp. Neurol. 331, 183-198.
- PAGE T. L., 1985. *Clocks and circadian rhythms*. [W:] *Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology*. G. A. KERKUT i L. I. GILBERT (red.) Pergamon Press, Oxford, 9, 577-671.

- PETRI B., STENGL M., 1994. *The role of neuropeptides in the generation of circadian rhythms in the cockroach Leucophaea maderae*. [W:] *Göttingen Neurobiology Report 1994*. N. ELSNER, BREER H. (red.) G. THIEME, Stuttgart, New York, 314.
- PROSSER R. A., EDGAR D. M., HELLER H.C., MILLER J.D. 1994. *A possible glial role in the mammalian circadian clock*. *Brain Res.* 643, 296-301.
- PYZA E., MEINERTZHAGEN I. A., 1993. *Daily and circadian rhythms of synaptic frequency in the first visual neuropile of the housefly (Musca domestica L.) optic lobe*. *Proc. Roy. Soc. London* 254, 97-105.
- PYZA E., MEINERTZHAGEN I. A., 1995a. *Monopolar cell axons in the first optic neuropil of the housefly, Musca domestica L. undergo daily fluctuations in diameter that have a circadian basis*. *J. Neurosci.* 15, 407-418.
- PYZA E., MEINERTZHAGEN I. A., 1995b. *The role of the pigment dispersing hormone peptide in regulating circadian rhythms in the lamina neuropile of the housefly's optic lobe*. Abstracts of the Fourth IBRO World Congress of Neuroscience, 162.
- PYZA E., MEINERTZHAGEN I. A., 1996. *Neurotransmitters regulate rhythmic size changes amongst cells in the fly's optic lobe*. *J. Comp. Physiol. A* 178, 33-45.
- RAO K. R., 1985. *Pigmentary effectors*. [W:] *The biology of Crustacea*. D. E. BLISS, L. H. MANTEL (red.), Academic Press, New York, 9, 395-462.
- RAO K. R., RIEHM J. P., 1989. *The pigment-dispersing hormone family: chemistry, structure activity relations, and distribution*. *Biol. Bull.* 177, 225-229.
- SAUNDERS D. S., 1977. *An Introduction to Biological Rhythms*. Blackie, Glasgow and London.
- SIWICKI K. K., EASTMAN C., PETERSEN G., ROSBASH M., HALL J. C., 1988. *Antibodies to the period gene product of Drosophila reveal diverse tissue distribution and rhythmic changes in the visual system*. *Neuron* 1, 141-150.
- STENGL M., HOMBERG U., 1994. *Pigment-dispersing hormone-immunoreactive neurons in the cockroach Leucophaea maderae share properties with circadian pacemaker neurons*. *J. Comp. Physiol. A* 175, 203-213.
- STENGL M., 1995. *Pigment-dispersing hormone-immunoreactive fibers persist in crickets which remain after bilateral transection of the optic stalks*. *J. Comp. Physiol. A* 176, 217-228.
- STRAUSFELD N. J., CAMPOS-ORTEGA J. A., 1977. *Vision in insects: pathways possibly underlying neural adaptation and lateral inhibition*. *Science* 195, 894-897.
- WILLS, S. A., PAGE, T. L., COLWELL, C. S., 1985. *Circadian rhythms in the electroretinogram of the cockroach*. *J. Biol. Rhythms* 1, 25-37.
- ZERR D. M., HALL J. C., ROSBASH M., SIWICKI K. K., 1990. *Circadian fluctuations of period protein immunoreactivity in the CNS and the visual system of Drosophila*. *J. Neurosci.* 10, 2749-2762.

EWA JOANNA GODZIŃSKA, AGNIESZKA WAGNER-ZIEMKA

Pracownia Etologii, Zakład Neurofizjologii

Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN

Pasteura 3, 02-093 Warszawa

ROLA OPIOIDÓW W ZACHOWANIU SIĘ OWADÓW

WPROWADZENIE

Receptory w znaczeniu farmakologicznym są to wysoce wybiórcze struktury znajdujące się na powierzchni komórki lub w jej wnętrzu, które po reakcji z określoną grupą związków zmieniają jakiś krytyczny biochemiczny proces komórkowy, co prowadzi ostatecznie do uogólnionej odpowiedzi całej komórki (VETULANI 1994). Specyficzne związki łączące się z określonym typem receptorów określa się mianem ligandów tych receptorów. Niektóre ligandy łącząc się z receptorami uczynniają je; są to tak zwani agoniści tych receptorów. Ligandy, które łącząc się z receptorami utrudniają ich przejście w stan aktywny (blokują je) są to natomiast tak zwani antagoniści tych receptorów. Istnieją też ligandy wykazujące mieszane właściwości agonistyczno-antagonistyczne (VETULANI 1994, GUMUŁKA 1994).

Nazwą „opioidy” określa się w terminologii polskiej wszystkie związki wykazujące powinowactwo do receptorów opioidowych (GUMUŁKA 1994). Wyróżnia się wśród nich opioidy egzogenne (pochodzenia roślinnego lub syntetyczne) oraz opioidy endogenne (wytwarzane przez organizmy zwierzęce). Lecznicze zastosowanie opium znane było już w starożytności, lecz główny składnik aktywny opium, alkaloid fenatrenowy — morfina, wyizolowano dopiero na początku XIX wieku (GUMUŁKA 1994). W roku 1975 HUGHES i współpracownicy wyizolowali z mózgu świni met- i leu-enkefalinę, dwa peptydy opioidowe o właściwościach farmakologicznych podobnych do morfiny. Od tej pory wyizolowano i zbadano szereg dalszych endogennych peptydów opioidowych. Należą one do trzech głównych systemów. Najwcześniej odkryto peptydy powstające w wyniku przemian potranslacyjnych z prohormonu proenkefaliny. Najbardziej znane peptydy z tej grupy to dwa pentapeptydy leu- i met-enkefalina. Różnią się one jedynie jednym aminokwasem: w leu-enkefalinie jest nim leucyna, w met-enkefalinie jest nim metionina. Z prohormonu proopiomelanokortyny powstają między innymi α - i β -endorfina, peptydy znacznie dłuższe niż enkefaliny. Z prohormonu prodynorfiny powstaje między innymi dynorfina oraz α - i β -neoendorfina (JESSEL i KELLY 1991, MOLINA i ABUMRAD 1994, PRZEWŁOCKA 1994).

Ostatnio wykryto, że w organizmach zwierząt występują nie tylko endogenne peptydy opioidowe, lecz także endogenne alkaloidy opioidowe, między innymi morfina, kodeina i tebaina (MOLINA i ABUMRAD 1994, MAKMAN 1994, STEFANO i SCHARRER 1994). Stąd też w wielu pracach anglojęzycznych zarówno endogenne, jak i egzogenne alkaloidy opioidowe określa się obecnie jako „opiaty”, natomiast termin „opioidy” jest używany przede wszystkim w odniesieniu do peptydów opioidowych (MOLINA i ABUMRAD 1994, MAKMAN 1994, STEFANO i SCHARRER 1994, OTTAVIANI i współaut. 1995).

Powinowactwo do receptorów opioidowych wykazują również różne syntetyczne związki, na przykład pochodne piperydyny czy benzomorfanu. Klasycznym antagonistą receptorów opioidowych jest nalokson, pochodna oksymorfanu (GUMUŁKA 1994).

Wyróżnia się trzy główne typy receptorów opioidowych: μ , δ i κ . Postulowane jest także istnienie dalszych dwóch typów, ϵ i σ (PRZEWŁOCKA 1994, STEFANO i SCHARRER 1994). Liczne dane wskazują też na istnienie podtypów receptorów opioidowych, między innymi κ_1 , κ_2 , κ_3 , μ_1 , μ_2 , μ_3 , δ_1 i δ_2 (PRZEWŁOCKA 1994, STEFANO i SCHARRER 1994). Interesujące właściwości ma zwłaszcza receptor μ_3 ; jak się wydaje, przyłączają się do niego jedynie alkaloidy opioidowe. Dotychczas poznane peptydy opioidowe nie wykazują doń powinowactwa (MAKMAN 1994, STEFANO i SCHARRER 1994). Podtypy receptorów opioidowych są obecnie przedmiotem licznych dyskusji i kontrowersji (PRZEWŁOCKA 1994).

Opioidy uczestniczą w regulacji całego spektrum procesów fizjologicznych i zachowań. Najlepiej poznaną funkcją tych związków jest ich działanie analgetyczne (przeciwbólowe) lub, mówiąc ogólniej, działanie antynocycepcyjne (KAVALIERS 1988, 1989, JESSELL i KELLY 1991, MANSOUR i współaut. 1995). Nocycepcja jest to odbiór przez ośrodkowy układ nerwowy sygnałów wywołanych przez pobudzenie wyspecjalizowanych receptorów czuciowych (nocyceptorów) przez bodźce mechaniczne, termiczne bądź chemiczne dostarczające informacji o uszkodzeniu tkanki (JESSELL i KELLY 1991). Nocycepcja jest pojęciem szerszym niż ból: nie wszystkie bodźce odbierane przez nocyceptory są źródłem subiektywnych wrażeń bólowych. Wielu autorów uważa, że w przypadku zwierząt, a w szczególności bezkręgowców, bezpieczniej jest mówić o nocycepcji i działaniu antynocycepcyjnym różnych związków, niż o bólu i działaniu przeciwbólowym (analgetycznym), gdyż definicje bólu odwołują się do odczuć subiektywnych, niezwykle trudnych do badania u zwierząt (EISEMANN i współaut. 1984, KAVALIERS 1988). Ligandy receptorów opioidowych mogą też wywierać działanie wzmagające nocycepcję i odczuwanie bólu (działanie hyperalgetyczne). Takie działanie może mieć na przykład nalokson (KAVALIERS 1989).

Opioidy odgrywają też ważną rolę w mechanizmach awersji oraz w funkcjonowaniu tak zwanego układu nagrody (SHIPPENBERG i BALS-KUBIK 1991, SHIPPENBERG 1993). Układ nagrody jest to system struktur centralnego układu nerwowego odpowiedzialny za stany emocjonalne o pozytywnym charakterze (SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989), określane też jako stany hedonistyczne (KUPFERMANN 1991, D'AMATO i PAVONE 1993). Najnowsze badania sugerują, że nadużywanie narkotyków opioidowych wynika przede wszystkim z ich niezwykle silnie pobudzającego wpływu na układ nagrody i, co za tym idzie, z ich zdolności do wywoływania szczególnie intensywnych stanów hedonistycznych (euforii) (SHIP-

PENBERG i BALS-KUBIK 1991, SHIPPENBERG 1993). Układ nagrody uczestniczy też w mechanizmie warunkowania instrumentalnego, stanowiącego jedną z najważniejszych form uczenia się asocjacyjnego. Warunkowanie instrumentalne polega na wzroście prawdopodobieństwa wystąpienia reakcji, które prowadzą do uzyskiwania wzmocnienia dodatniego (są nagradzane), lub na spadku prawdopodobieństwa wystąpienia reakcji, które prowadzą do uzyskiwania wzmocnienia ujemnego (są karane). Jak się obecnie uważa, uzyskiwanie wzmocnienia dodatniego i ujemnego wiąże się zaś przede wszystkim ze zmianami aktywności układu nagrody (SHIPPENBERG i BALS-KUBIK, 1991, SHIPPENBERG 1993).

Opioidy uczestniczą też w regulacji wielu innych ważnych funkcji organizmów zwierzęcych. Należy tu wymienić między innymi aktywność lokomotoryczną, zachowania pokarmowe i metabolizm, funkcjonowanie układu immunologicznego, wydzielanie hormonów, reakcje na stres (zwłaszcza o przewlekłym charakterze), wytwarzanie się więzi międzypersonalnych i społecznych, procesy uczenia się i pamięci oraz procesy poznawcze (KAVALIERS i HIRST 1987, D'AMATO i PAVONE 1993, COWAN 1993, MCGAUGH i współaut. 1993, MAKMAN 1994, MOLINA i ABUMRAD 1994, PRZEWŁOCKA 1994, MANSOUR i współaut. 1995).

W regulacji tych procesów biorą udział różne typy receptorów opioidowych. Analgetyczne i antynocycyptyczne działanie opioidów wiąże się z uaktywnieniem receptorów μ , δ i κ w szlakach bólowych układu nerwowego (JESSEL i KELLY 1991, MANSOUR i współaut. 1995). Efekty hedonistyczne i funkcjonowanie układu nagrody są związane z uaktywnieniem receptorów μ i δ , zaś stany awersyjne są związane z blokowaniem tych receptorów lub z uaktywnieniem receptorów κ . Uaktywnienie receptorów μ i δ wywiera też wpływ pobudzający na aktywność lokomotoryczną, zaś uaktywnienie receptorów κ wywiera na nią wpływ hamujący (SHIPPENBERG i BALS-KUBIK 1991, SHIPPENBERG 1993, PRZEWŁOCKA 1994, MANSOUR i współaut. 1995). Receptory κ uczestniczą też w regulacji pobierania pokarmu, i to zarówno u bezkręgowców, jak i u kręgowców (KAVALIERS i współaut. 1985, 1987, KAVALIERS i HIRST 1987; MOLINA i ABUMRAD 1994), zaś receptory δ odgrywają, jak się wydaje, istotną rolę w integracyjnych funkcjach układu nerwowego (integracja wzorców ruchowych, percepcja bodźców węchowych oraz procesy poznawcze), a także w funkcjonowaniu układu immunologicznego (MOLINA i ABUMRAD 1994, STEFANO i współaut. 1992).

WYSTĘPOWANIE OPIOIDÓW U BEZKRĘGOWCÓW

Początkowo uważano, że bezkręgowce w ogóle nie posiadają systemu opioidowego (PERT i współaut. 1974, SIMANTOV i współaut. 1976). Późniejsze badania wykazały jednak, że opioidy występują już nawet u pierwotniaków (JOSEFSSON i JOHANSON 1979, LEROITH i współaut. 1982, ZIPSER i współaut. 1988). Z powodu ograniczeń związanych z objętością tego artykułu nie możemy jednak omówić w nim szczegółowo bardzo już obszernej literatury dotyczącej występowania i roli opioidów u bezkręgowców, a w szczególności u owadów.

U owadów występowanie opioidów lub ich rolę w regulacji procesów fizjologicznych badano już u stosunkowo dużej liczby gatunków należących do różnych grup systematycznych. Zebrano już liczne dane świadczące o tym, że endogenne

opioidy uczestniczą w regulacji rozrodu owadów, zwłaszcza cyklu reprodukcyjnego samic (STEFANO i SCHARRER 1981, CHAPMAN i współaut. 1984, SCHARRER i współaut. 1988, DUVE i współaut. 1991), a także w funkcjonowaniu układu pokarmowego tych zwierząt (ANDRIÈS i TRAMU 1985, STEFANO i współaut. 1982, SCHARRER i współaut. 1988, DUVE i THORPE 1990) oraz w ich procesach odpornościowych (STEFANO i współaut. 1992, SONETTI i współaut. 1994, OTTAVIANI i współaut. 1995). Liczne przesłanki wskazują też na istotną rolę opioidów w regulacji rytmu pracy serca owadów (DUVE i THORPE 1990) oraz w funkcjach integracyjnych mózgu (zwłaszcza w analizie informacji uzyskanej dzięki odbiorowi bodźców wzrokowych oraz przypuszczalnie także bodźców chemicznych) (RÉMY i DUBOIS 1981, DUVE i THORPE 1988, 1989).

ROLA OPIOIDÓW W ZACHOWANIU SIĘ OWADÓW

WSTĘPNE DOŚWIADCZENIA FORELA NAD REAKCJAMI MRÓWEK NA MORFINĘ

Badania nad rolą opioidów w zachowaniu się owadów zostały zapoczątkowane już w zeszłym stuleciu. WHEELER (1911) omawia krótko doświadczenie Forela, w którym podawano mrówkom morfinę zmieszaną z miodem. Doświadczenie to wykazało, że mrówki mogą wykryć obecność morfiny w pożywieniu (ale dopiero wtedy, gdy miód zawierający ten związek zetknie się z ich narządami gębowymi) i że może być ona dla nich bodźcem awersyjnym. Po tych pilotowych obserwacjach badania nad wpływem opioidów na zachowanie się owadów wznowiono dopiero kilkanaście lat temu i jak dotąd prace poświęcone temu zagadnieniu są wciąż jeszcze bardzo nieliczne.

WPŁYW OPIOIDÓW NA ZACHOWANIA KARACZANA *PERIPLANETA AMERICANA* ZWIĄZANE Z PIELĘGNACJĄ CIAŁA

HENTSCHEL i PENZLIN (1982) badali u karaczanów (*Periplaneta americana*) wpływ przebicia powłok ciała oraz met-enkefalin, morfiny i naloksonu (podanych w postaci zastrzyku do jamy odwłoka) na zachowania związane z pielęgnacją ciała. Badano przede wszystkim dorosłe samce oraz (w testach z met-enkefaliną) dorosłe samice. Badane owady umieszczano indywidualnie w cylindrycznych pojemnikach. Obserwowano czyszczenie czułków, głowy, nóg i odwłoka, mające u karaczanów postać złożonych, stereotypowych wzorców ruchowych. Podobnie jak u wielu innych gatunków zwierząt, zachowania te nie zawsze mają u karaczanów bezpośredni związek z potrzebą oczyszczenia ciała: mogą występować również jako tak zwane zachowania przerzutowe (TINBERGEN i VAN IERSEL 1947, HEYMER 1977), to znaczy pojawiać się w sytuacjach, gdy zwierzę jest silnie wzbudzone.

Zachowania związane z pielęgnacją ciała były stymulowane u *P. americana* już przez samo przebicie powłok odwłoka podczas zastrzyku. Zdaniem autorów, mogło to przebiegać dwiema drogami. Zachowania te mogły się pojawiać jako zachowania przerzutowe w związku z tym, że zastrzyk powodował u karaczanów wzrost ogólnego wzbudzenia (wyrażającego się, między innymi, w bieganiu owadów po dnie i bokach pojemnika). Z drugiej strony jednak, karaczany czyściły zranioną stronę odwłoka częściej niż jego stronę nie zranioną, co, zdaniem

autorów, sugeruje, że miejsce zranione było źródłem bodźców umożliwiających jego odróżnienie od strony nie zranionej, być może odbieranych nawet jako bodźce bólowe. Bodźce te mogły więc wyzwać zachowania czyszczące.

Nalokson (około 17–34 $\mu\text{g/g}$ ciężaru ciała zwierzęcia) istotnie podwyższał częstość zachowań związanych z pielęgnacją ciała. Morfina (podawana trzykrotnie w odstępach godzinnych w dawce około 170 $\mu\text{g/g}$) powodowała natomiast istotne obniżenie częstości kompletnych sekwencji ruchów czyszczących i zarazem podwyższenie częstości sekwencji niepełnych lub przerwanych. Podobnie jak u zwierząt, którym jedynie przekluto odwłok, także i u owadów, które otrzymały morfinę szczególnie często obserwowano czyszczenie zranionej strony odwłoka. Rosnące dawki morfiny prowadziły też z reguły do stereotypii ruchowych (typowego sztywnego chodu z licznymi obrotami i zwrotami w tył).

Morfina i nalokson wywierały działanie wzajemnie antagonistyczne. Nalokson (około 17 $\mu\text{g/g}$) podany w godzinę po podaniu morfiny (około 254 $\mu\text{g/g}$) prowadził u karaczanów do normalizacji zachowań związanych z pielęgnacją ciała zaburzonych w wyniku podania morfiny, podwyższając częstość kompletnych sekwencji zachowań i redukując częstość sekwencji niekompletnych lub przerwanych. Morfina podana w godzinę po podaniu naloksonu obniżała częstość zachowań związanych z pielęgnacją ciała podwyższoną pod wpływem naloksonu. Met-enkefalina (około 17 $\mu\text{g/g}$) obniżała częstość zachowań czyszczących, i to zarówno u samców, jak i u samic *P. americana*.

W dyskusji autorzy podkreślają, że wpływ ligandów opioidowych na zachowania związane z pielęgnacją ciała u *P. americana* mógł przebiegać dwoma torami. Morfina i met-enkefalina mogły wpływać na obniżenie ogólnego wzbudzenia wywołanego zastrzykiem (co prowadziło do zmniejszenia częstości zachowań przerzutowych, w tej liczbie zachowań związanych z pielęgnacją ciała). Fakt, że karaczany częściej czyściły zranioną stronę odwłoka sugeruje jednak, że przynajmniej część zachowań związanych z pielęgnacją ciała mogła mieć u tych owadów charakter reakcji nocyceptyjnych. Zmniejszenie częstości tych zachowań po podaniu morfiny i met-enkefaliny mogło więc wynikać z właściwości antynocyceptyjnych tych opioidów.

WPLYW RÓŻNYCH LIGANDÓW OPIOIDOWYCH NA AKTYWNOŚĆ LOKOMOTORYCZNĄ KARACZANA *LEUCOPHAEA MADERAE*

FORD i współpracownicy (1986) badali wpływ różnych ligandów opioidowych (podawanych w postaci zastrzyku bezpośrednio w grzbietową część głowy) na aktywność lokomotoryczną dorosłych karaczanów z gatunku *Leucophaea maderae*. Badano wpływ różnych dawek morfiny, met-enkefaliny, DAMA i DALA (syntetycznych analogów, odpowiednio, met- i leu-enkefaliny), dynorfiny A, cyklazocyny (niepeptydowego opioidu z grupy benzomorfanów), a także naloksonu podawanego oddzielnie lub jednocześnie z morfiną bądź z DAMA. Badane osobniki umieszczano następnie na okres 15 minut w specjalnych kamerach, w których ich aktywność lokomotoryczna była monitorowana automatycznie za pośrednictwem komputera.

Badania te wykazały, że podanie morfiny oraz DAMA wywoływało znaczne obniżenie się aktywności ruchowej *L. maderae*. Wpływ działania DAMA był nawet silniejszy niż wpływ działania morfiny. Efekty działania morfiny i DAMA rosły

wraz ze wzrostem dawki. Co zaskakujące, podanie różnych dawek met-enkefalin nie miało jednak żadnego wpływu na aktywność ruchową *L. maderae*, a podanie DALA, dynorfiny A oraz cyklazocyny spowodowało u *L. maderae* nie obniżenie, lecz istotne podwyższenie aktywności lokomotorycznej. Niektóre osobniki po podaniu DALA biegały w kółko przez 24 godziny.

Równoczesne podanie naloksonu znosiło zarówno hamujący wpływ morfiny i DAMA, jak i pobudzający wpływ DALA, dynorfiny A i cyklazocyny na aktywność lokomotoryczną *L. maderae*. Dawki naloksonu konieczne do zniesienia wpływu tych opioidów były jednak stosunkowo wysokie (50 μM /zwierzę). Sam nalokson podany w takiej dawce wywierał słaby wpływ pobudzający na aktywność lokomotoryczną *L. maderae*. Efekt ten nie był istotny statystycznie; zdaniem autorów, sugeruje on jednak, że u *L. maderae* endogenne opioidy wywierają hamujący wpływ o charakterze tonicznym na aktywność lokomotoryczną.

Odkrycie, że różne ligandy opioidowe mogą wywierać przeciwstawny wpływ na aktywność ruchową *L. maderae* dowodzi, że w układzie nerwowym tych zwierząt istnieją różne systemy opioidowe modulujące różne funkcje. Szczególnie istotną rolę w regulacji aktywności lokomotorycznej *L. maderae* wydają się odgrywać receptory κ , gdyż dynorfina A i cyklazocyna, agoniści receptorów κ , wywierały szczególnie silny wpływ pobudzający na aktywność tych owadów.

FORD i współautorzy (1986) podają również, że u osobników będących pod wpływem opioidów obserwowano zahamowanie pobierania pokarmu, które mogło się utrzymywać przez okres do jednego dnia po zastrzyku. Autorzy ci nie podają jednak żadnych innych szczegółów dotyczących wpływu opioidów na zachowania pokarmowe *L. maderae*.

WPLYW OPIOIDÓW NA ZACHOWANIE POKARMOWE I AKTYWNOŚĆ LOKOMOTORYCZNĄ KARACZANA *PERIPLANETA AMERICANA*

KAVALIERS i współpracownicy (1987) zbadali wpływ dwóch agonistów opioidowych: U-50,488H (wysoce selektywnego agonisty receptorów κ) i morfiny (agonisty receptorów μ) oraz antagonisty opioidowego naloksonu na zachowanie pokarmowe i aktywność lokomotoryczną dorosłych karaczanów z gatunku *Periplaneta americana*.

W badaniach zachowania pokarmowego owady umieszczano pojedynczo w szalkach Petriego wraz z pokarmem (sproszkowanymi granulkami dla myszy) i z wodą. W 48 godzin później dno każdej z szalek pokryto odważoną ilością pokarmu. Owadom z grup doświadczalnych podano (w postaci zastrzyku do jamy odwłoka) badane związki opioidowe, zaś owady z grupy kontrolnej otrzymały zastrzyki roztworu soli fizjologicznej. Następnie przez trzy godziny co godzinę mierzono ilość pokarmu spożytego przez każdego owada.

W pierwszej godzinie po podaniu U-50,488H spożycie pokarmu przez *P. americana* było zredukowane, lecz podczas następnych dwóch godzin zaobserwowano bardzo znaczny wzrost ilości spożytego pokarmu. Pobudzający efekt U-50,488H na spożywanie pokarmu wykazywał silny wzrost wraz ze wzrostem zastosowanej dawki (w przedziale 0,1–10 $\mu\text{g/g}$). Nalokson (1 $\mu\text{g/g}$) podany na 15 minut przed podaniem U-50,488H istotnie redukował pobudzający wpływ 10 $\mu\text{g/g}$ U-50,488H na spożywanie pokarmu, ale go całkowicie nie znosił. Podanie identycznej dawki samego naloksonu silnie redukowało wzmożone

pobieranie pokarmu u karaczanów, które pozbawiono dostępu do pokarmu podczas 24 godzin poprzedzających test, lecz nie wywierało żadnego efektu na pobieranie pokarmu przez karaczany, które przez cały czas miały do niego dostęp. Morfina (w dawkach 1–20 $\mu\text{g/g}$) nie wywierała żadnego istotnego wpływu na pobieranie pokarmu przez *P. americana*.

Wpływ ligandów opioidowych na aktywność lokomotoryczną *P. americana* badano w sposób odmienny niż w poprzednio omawianej pracy FORDA i współautorów (1986). Tym razem monitorowano aktywność owadów jedynie podczas okresów jednoninutowych i to po znacznie dłuższym czasie od chwili wykonania zastrzyku (od 30 do 180 minut). Stosunkowo niskie dawki morfiny (1–10 $\mu\text{g/g}$) wywierały wpływ pobudzający na aktywność lokomotoryczną *P. americana*, widoczny zwłaszcza po upływie 30–60 minut od chwili wykonania zastrzyku. Morfina w dawce 20 $\mu\text{g/g}$ nie wywierała natomiast żadnego istotnego wpływu na aktywność lokomotoryczną tych owadów. U-50,488H (w dawce 10 $\mu\text{g/g}$) wywierał natomiast wpływ hamujący na poziom aktywności lokomotorycznej karaczanów (mierzony 30 minut po zastrzyku). Nalokson (1 $\mu\text{g/g}$) podany równocześnie z morfiną (10 $\mu\text{g/g}$) istotnie redukował pobudzający efekt morfiny na aktywność lokomotoryczną owadów, ale go nie znosił. Sam nalokson nie wywierał żadnego istotnego wpływu na aktywność lokomotoryczną *P. americana*.

Dane KAVALIERSA i współautorów (1987) dowodzą więc, że opioidy uczestniczą w modulacji zachowania pokarmowego *P. americana* i sugerują silnie, że modulacja ta jest związana z uaktywnianiem receptorów κ , gdyż zachowania te były silnie pobudzane przez U-50,488H (wysocze selektywnego agonistę receptorów μ), zaś nie były pobudzane przez morfinę (agonistę receptorów μ). Niskie dawki morfiny pobudzały natomiast aktywność lokomotoryczną *P. americana*. Dalsze pilotowe obserwacje zachowania karaczanów będących pod wpływem morfiny w różnych sytuacjach (obecność lub brak pokarmu) pozwoliły KAVALIERSOWI i współpracownikom (1987) na wysunięcie hipotezy, że pobudzający wpływ morfiny na aktywność lokomotoryczną tych owadów wynika z pobudzającego wpływu tego związku na zachowania związane z poszukiwaniem pokarmu. Zgodnie z tą hipotezą, receptory μ uczestniczą u *P. americana* w regulacji zachowań związanych z poszukiwaniem pokarmu, zaś receptory κ — w regulacji zachowań związanych z jego spożywaniem. Taką właśnie prawidłowość odnaleziono u innych gatunków zwierząt, w tym zwłaszcza u ślimaka *Limax maximus* (KAVALIERSA i współaut. 1985). U *P. americana* nie można jednak na razie uznać jej istnienia za w pełni udowodnione.

Badania KAVALIERSA i współpracowników (1987) nad wpływem różnych ligandów opioidowych na aktywność lokomotoryczną *P. americana* dały wyniki odmienne niż wcześniejsze badania FORDA i współpracowników (1986) nad wpływem opioidów na aktywność lokomotoryczną innego karaczana, *L. maderae*. Dotyczy to zwłaszcza wpływu morfiny (u *L. maderae* hamowała aktywność lokomotoryczną, u *P. americana* w małych dawkach pobudzała tę aktywność, w nieco większych dawkach nie wywierała na nią żadnego wpływu) oraz agonistów receptorów κ (u *L. maderae* cyklazocyna silnie pobudzała aktywność ruchową, u *P. americana* U-50,488H aktywność tę hamował). Badania te różniły się jednak istotnie pod względem zastosowanej metodyki: inna była metoda monitorowania aktywności lokomotorycznej oraz czas od chwili podania zastrzyku do chwili

badania jego efektów. Nieporównywalne są też stosowane w tych dwóch pracach dawki. FORD i współpracownicy (1986) określają stosowane dawki jako ilość mikromoli/zwierzę (nie podając informacji o wadze zwierzęcia), zaś KAVALIERS i współpracownicy (1987) określają je jako g/kg ciężaru ciała zwierzęcia¹. Rozstrzygnięcie tych kontrowersji mogą przynieść jedynie dalsze badania nad tym zagadnieniem. Należałoby w nich również zwrócić baczniejszą uwagę na charakter aktywności zwierzęcia. Cenną wskazówką wydaje się tu być sugestia KAVALIERSA i współautorów (1987), że morfina może stymulować nie tyle ogólną aktywność lokomotoryczną karaczanów, co konkretny jej typ — zachowania związane z poszukiwaniem pokarmu.

Prace FORDA i współautorów (1986) oraz KAVALIERSA i współautorów (1987) dały wyniki rozbieżne również jeśli chodzi o wpływ opioidów na zachowanie pokarmowe karaczanów (u *L. maderae* opioidy hamowały pobieranie pokarmu przez 24 godziny po zastrzyku, u *P. americana* U-50,488H silnie pobudzało pobieranie pokarmu, zaś wpływ hamujący na zachowanie pokarmowe wywierał jedynie nalokson podany zwierzętom wykazującym wzmoczoną skłonność do pobierania pokarmu w wyniku podania U-50,488H lub w wyniku pozbawienia dostępu do pokarmu przez poprzednie 24 godziny). Obserwacje Forda i współpracowników miały jednak charakter pilotowy i — przeciwieństwie do danych Kavaliersa i współpracowników — nie zostały poparte danymi ilościowymi.

WPLYW OPIOIDÓW NA PROCESY WARUNKOWANIA ZACHODZĄCE NA POZIOMIE TUŁOWIOWYCH ZWOJÓW NERWOWYCH W POZBAWIONYCH GŁÓW PREPARATACH KARACZANA *PERIPLANETA AMERICANA*

HORRIDGE (1962) opracował interesującą (choć drastyczną) metodę badania u owadów mechanizmów uczenia się unikania bodźców awersyjnych. W doświadczeniach tych owad (karaczan lub szarańcza) był pozbawiany głowy, a następnie drażniono jedną z jego nóg prądem elektrycznym. Zgięcie nogi przerywało obwód elektryczny, co z kolei albo przerywało już działający bodziec awersyjny (= następowała ucieczka przed tym bodźcem), albo też nie dopuszczało do jego zadziałania (= możliwe było unikanie tego bodźca). Uczenie się reakcji ucieczki przed bodźcem awersyjnym oraz uczenie się unikania takiego bodźca to dwie najczęściej badane kategorie warunkowania instrumentalnego opartego o wzmocnienie negatywne (SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989). Badania zapoczątkowane przez HORRIDGE'A (1962) wykazały, między innymi, że uczenie się zginania nogi pozwalającego na unikanie drażnienia prądem elektrycznym nie wymaga obecności mózgu: może ono zachodzić na poziomie tułowiowego zwoju nerwowego kontrolującego ruchy tej kończyny (QUINN 1984).

WEISS i PENZLIN (1987) zastosowali metodę wprowadzoną przez HORRIDGE'A (1962) w celu zbadania wpływu morfiny i naloksonu na procesy warunkowania zachodzące na poziomie tułowiowego zwoju nerwowego u karaczanów z gatunku *Periplaneta americana*. Karaczanowi odcinano głowę i pięć kończyn, zaś do jedynej pozostałej kończyny przymocowywano elektrodę. Trening polegał na podawaniu impulsów prostokątnych o czasie trwania 3 ms, amplitudzie 25 V i stałej częstotliwości 4 Hz. Jeżeli noga nie była zgięta, elektroda zanurzała się

¹Dla ujednoczenia wszędzie, gdzie tylko było to możliwe, podajemy stosowane dawki jako $\mu\text{g/g}$ ciężaru ciała zwierzęcia.

na głębokość 2–3 mm w roztworze soli fizjologicznej, co zamykało obwód elektryczny używany do drażnienia owada prądem elektrycznym. Zgięcie nogi powodowało wynurzenie się elektrody z roztworu, co albo przerywało już rozpoczęte drażnienie, albo w ogóle do niego nie dopuszczało. Każdy owad był poddawany takiemu treningowi podczas 15 minut. Następnie dla każdego owada analizowano trzy podstawowe wskaźniki: łączny czas, w którym otrzymywał drażnienie prądem elektrycznym, częstość otrzymywania drażnienia oraz średni czas trwania każdorazowego drażnienia. Spadek łącznego czasu drażnienia oraz średniego czasu każdorazowego drażnienia uznawano za dowód na uczenie się reakcji ucieczki przed bodźcem awersyjnym; spadek częstości otrzymywania drażnienia uznawano za dowód na uczenie się unikania takiego bodźca. Na piętnaście minut przed rozpoczęciem treningu podawano karaczanowi (w postaci zastrzyku do jamy tułowia) morfinę, nalokson lub obydwie te związki jednocześnie. Osobniki z grup kontrolnych otrzymywały zastrzyki roztworu soli fizjologicznej.

Morfina (56 $\mu\text{g/g}$) powodowała istotny spadek łącznego czasu, w którym zwierzę otrzymywało drażnienie, lecz jej podanie nie wpływało w sposób istotny na pozostałe dwa wskaźniki charakteryzujące reakcje karaczana podczas treningu. Nalokson (54 $\mu\text{g/g}$) powodował jeszcze wyraźniejszy spadek łącznego czasu, w którym zwierzę otrzymywało drażnienie, wynikający z silnego skrócenia czasu trwania każdorazowego drażnienia. Występowało więc uczenie się reakcji ucieczki. Niższe dawki morfiny (0,56 $\mu\text{g/g}$) i naloksonu (0,54 $\mu\text{g/g}$) nie powodowały żadnych wykrywalnych efektów.

Jednoczesne podanie morfiny i naloksonu powodowało jeszcze silniejsze efekty niż podanie każdego z tych związków oddzielnie. Charakter tych efektów zależał od zastosowanych dawek tych związków. Bardzo małe dawki morfiny i naloksonu (odpowiednio: 0,0056 oraz 0,0054 $\mu\text{g/g}$) powodowały istotny spadek średniego czasu trwania każdorazowego drażnienia. Równoczesne podanie 0,56 $\mu\text{g/g}$ morfiny i 0,54 $\mu\text{g/g}$ naloksonu powodowało zarówno spadek średniego czasu trwania każdorazowego drażnienia, jak i spadek częstości drażnienia. Wreszcie, równoczesne podanie 56 $\mu\text{g/g}$ morfiny i 54 $\mu\text{g/g}$ naloksonu powodowało spadek częstości drażnienia. Spadek częstości drażnienia uznano za dowód na uczenie się unikania kontaktu z bodźcem awersyjnym.

Całość danych uzyskanych w tym doświadczeniu dowodzi, że zarówno morfina, jak i nalokson mogą wywierać wpływ ułatwiający na uczenie się reakcji zginania nogi, umożliwiającej ucieczkę przed bodźcem awersyjnym bądź unikanie kontaktu z takim bodźcem, zachodzące na poziomie zwojów tułowiowych w pozbawionych głowy preparatach *P. americana*. Gdy morfina i nalokson podawane są jednocześnie, wpływ taki obserwuje się przy znacznie mniejszej dawce każdego z tych związków. Godny uwagi jest też fakt, że uczenie się unikania bodźca awersyjnego występowało jedynie przy jednoczesnym podawaniu naloksonu i morfiny. Podobieństwo efektów działania morfiny i naloksonu oraz synergistyczne (wzajemnie wspomagające) działanie tych dwóch związków było dla autorów zaskoczeniem, gdyż z reguły związki te wywierają działania przeciwstawne. Autorzy zwracają również uwagę na fakt, że dawki morfiny i naloksonu, konieczne dla wywołania istotnego wpływu na uczenie się zginania nogi, były znacznie (10–50 razy) wyższe niż dawki wywołujące podobne efekty u kręgow-

ców. Natomiast przy łącznym stosowaniu morfiny i naloksonu istotne efekty przynosiło już stosowanie dawek 10–1000 niższych niż w przypadku kręgowców.

Autorzy są zdania, że wpływ morfiny i naloksonu na uczenie się unikania drażnienia prądem elektrycznym zachodzące w zwojach tułowiowych *P. americana* nie ma związku z możliwymi efektami analgestycznymi/hyperalgestycznymi tych związków. Ponieważ nalokson wywoływał istotne skrócenie średniego czasu stymulacji, przypuszczają raczej, że może tu wchodzić w grę zwiększenie reaktywności na drażnienie prądem elektrycznym wynikające z procesów torowania zachodzących na poziomie zwoju tułowiowego.

WPLYW OPIOIDÓW NA REAKCJE ŻĄDLENIA WYZWALANĄ PRZEZ DRAŻNIENIE PRĄDEM ELEKTRYCZNYM U PSZCZOŁY MIODNEJ (*APIS MELLIFERA*)

W jednej z pierwszych prac poświęconych wpływowi opioidów na nocycetynowe reakcje obronne owadów NUÑEZ i współautorzy (1983) zbadali wpływ różnych ligandów opioidowych na reakcję żądlenia wyzwalaną w odpowiedzi na drażnienie prądem elektrycznym u robotnic-zbieraczek pszczoły miodnej (*Apis mellifera*). BALDERRAMA i współautorzy (1990) włączyli następnie wyniki tych badań do obszerniejszej publikacji poświęconej reakcjom obronnym pszczoły miodnej.

Pszczołę chwytało podczas żerowania i bezpośrednio potem umieszczano ją w aparacie umożliwiającym drażnienie unieruchomionego owada prądem elektrycznym. Pszczołom z grup eksperymentalnych podawano w postaci zastrzyku do jamy tułowia różne dawki morfiny, naloksonu, morfiny podanej łącznie z naloksonem oraz różnych peptydów opioidowych: met-enkefalinę, leu-enkefalinę, kytorfinę (dipeptydu opisanego przez TAKAGI i współpracowników, 1979, i uważanego za związek wyzwalający wydzielanie met-enkefalinę) oraz DAMA. Osobniki z grup kontrolnych otrzymywały zastrzyki wody destylowanej i soli fizjologicznej. Po 15 minutach od chwili wykonania zastrzyku badano reakcję pszczoły na drażnienie prądem elektrycznym podając jej w jednodominutowych odstępach serię 3 bodźców, z których każdy składał się z ciągu dwufazowych impulsów o czasie trwania 1 ms i amplitudzie 8 V dostarczanych przez 2 sekundy z częstotliwością 100 Hz. Reakcję pszczoły obserwowano pod binokulem; notowano występowanie lub brak tak zwanej pełnej reakcji żądlenia, to znaczy reakcji, przy której pochwą żądla była otwarta, zaś jego sztylet całkowicie wysunięty przez cały czas podawania bodźca.

Morfina wywoływała u pszczoł istotny, rosnący wraz ze wzrostem dawki spadek częstości pojawiania się pełnej reakcji żądlenia w odpowiedzi na drażnienie prądem elektrycznym. Częstość pojawiania się reakcji żądlenia malała liniowo wraz ze wzrostem dawki morfiny (w zakresie od około 300 $\mu\text{g/g}$ do około 1252 $\mu\text{g/g}$). Dawka powodująca 50% spadek częstości reakcji żądlenia (określona przez autorów jako tzw. D_{50}) była stosunkowo duża i wynosiła około 900 $\mu\text{g/g}$.

Nalokson podany łącznie z D_{50} morfiny redukował efekty jej działania w sposób silnie zależny od zastosowanej dawki, lecz nie wykazujący jednoznacznej tendencji do narastania wraz ze wzrostem dawki. Podanie 1,1 $\mu\text{g/g}$ naloksonu istotnie redukowało efekt działania D_{50} morfiny, zaś 5,5 $\mu\text{g/g}$ naloksonu w pełni ten efekt blokowało. Jednakże po przekroczeniu tej dawki zdolność naloksonu

do przeciwdziałania efektom morfiny wykazywała tendencję malejącą, zaś dawki naloksonu przekraczające 21 $\mu\text{g/g}$ nie wykazywały już w ogóle takiej zdolności.

NUÑEZ i współautorzy (1983) podkreślają, że dawka morfiny konieczna dla uzyskania u pszczoły 50% spadku częstości reakcji żądlenia w odpowiedzi na drażnienie prądem elektrycznym jest bardzo wysoka. U kręgowców analogiczne efekty wywołują dawki wielokrotnie niższe (0,3–10 $\mu\text{g/g}$). Co ciekawe, dawki naloksonu potrzebne do zantagonizowania u pszczoły efektów działania D₅₀ morfiny są natomiast zbliżone do dawek wywołujących analogiczne efekty u kręgowców. Zdaniem autorów, istnieje kilka możliwych wyjaśnień tego zjawiska: (1) morfina (ale nie nalokson) może ulegać w organizmie pszczoły szybszej degradacji niż to ma miejsce w organizmach kręgowców, (2) w organizmie pszczoły istnieją silniejsze bariery ograniczające przenikanie morfiny, (3) odmienne są właściwości receptorów opioidowych pszczoły i kręgowców.

Podanie met- i leu-enkefalin, kyotorfiny oraz DAMA nie wywierało żadnego wpływu na częstość reakcji żądlenia w odpowiedzi na drażnienie prądem elektrycznym. Było to dla autorów zaskoczeniem i mogło, ich zdaniem, wynikać między innymi z tego, że związki te podawano w postaci zastrzyku do jamy tułowia, a nie wprost do mózgu.

WPLYW OPIOIDÓW NA REAKCJE ODSTRASZAJĄCĄ WYZWALANĄ PRZEZ DRAŻNIENIE PRĄDEM ELEKTRYCZNYM U MODLISZKI *STAGMATOPTERA BIOCELLATA*

ZABALA i współpracownicy (1984a, b) zbadali następnie wpływ morfiny i naloksonu na tak zwaną reakcję odstraszającą modliszki *Stagmatoptera biocellata* (Mantodea). Ta charakterystyczna złożona reakcja jest wyzwalana przede wszystkim w odpowiedzi na bodźce wzrokowe sygnalizujące zbliżanie się wroga naturalnego (na przykład sylwetki ptaków). Stanowi ona sekwencję następujących elementów: skierowanie czułków ku tyłowi, szerokie otwarcie narządów gębowych odsłaniające jaskrawo ubarwione żuwaczki, uniesienie przedplecza, zgięcie i rozłożenie na boki przedniej pary nóg, co powoduje uwidocznienie czarnych plamek znajdujących się na udach, uniesienie stwardniałych skrzydeł przedniej pary i rozpostarcie drugiej pary skrzydeł, skręcenie na bok i wykrzywienie odwłoka uwidaczniające znajdujące się na nim barwne prążki, strydulacja (wydawanie dźwięków przez pocieranie odwłokiem o brzegi skrzydeł) i, wreszcie, kołysanie się z boku na bok.

ZABALA i współautorzy (1984a) wykazali, że reakcja odstraszająca modliszki może się pojawić nie tylko w odpowiedzi na bodźce wzrokowe sygnalizujące zbliżanie się wroga naturalnego, lecz również w odpowiedzi na bodźce awersyjne związane z drażnieniem prądem elektrycznym. Następnie zbadali wpływ na próg tej reakcji różnych dawek morfiny i naloksonu po upływie różnego czasu od chwili ich podania. W doświadczeniach badano dorosłe samice *S. biocellata*. Modliszka była unieruchomiona w specjalnym urządzeniu, które umożliwiało automatyczną rejestrację pojawiania się reakcji odstraszającej w odpowiedzi na drażnienie prądem elektrycznym. Amplituda progowa bodźca (definiowana jako amplituda, która w odpowiedzi na trzy kolejne bodźce wyzwalala trzy pełne reakcje odstraszające) była ustalana indywidualnie dla każdej badanej modliszki po 24 godzinach od chwili jej umieszczenia w aparacie doświadczalnym. Reakcję odstraszającą uznawano za pełną, jeżeli odwłok owada był skręcony pod okre-

ślonym kątem podczas całego pięciosekundowego czasu podawania bodźca. Każdy bodziec stanowił pięciosekundowy ciąg dwufazowych impulsów o czasie trwania 1 ms dostarczanych z częstotliwością 100 Hz. Odstęp pomiędzy bodźcami wynosił 4 minuty. Stosowano amplitudy bodźca w granicach 4–16 V.

Po ustaleniu, jaka jest dla każdej modliszki amplituda progowa bodźca wyzwalającego reakcję odstrasżającą, badane owady otrzymywały w postaci zastrzyku morfinę, nalokson lub oba te związki jednocześnie. Osobniki z grup kontrolnych otrzymywały zastrzyki wody destylowanej lub soli fizjologicznej. Każdą modliszkę testowano podając jej bodziec o amplitudzie progowej po upływie jednej, dwóch oraz czterech godzin od chwili wykonania zastrzyku. Jeżeli bodziec taki nie wywołał pełnej reakcji odstrasżającej, zwiększano jego amplitudę aż do osiągnięcia przez zwierzę kryterium (trzy pełne reakcje odstrasżające w trzech kolejnych testach), ale nie więcej niż o 100%.

Morfina (w dawkach 300–400 $\mu\text{g/g}$) powodowała istotny wzrost amplitudy progowej bodźca wyzwalającego reakcję odstrasżającą. Wpływ tego związku zależał silnie zarówno od zastosowanej dawki, jak i od czasu, jaki upłynął od chwili jego podania. Po dwóch godzinach od chwili podania 350 $\mu\text{g/g}$ morfiny powodowało wzrost amplitudy progowej bodźca o 50%; dawkę tę uznano za tak zwaną AD_{50} . Podobnie jak w przypadku omówionych już badań NUÑEZA i współautorów (1983), jest to dawka o wiele wyższa niż dawki wywołujące podobne efekty u kręgowców. Kilka możliwych wyjaśnień tego zjawiska zaproponowali już NUÑEZ i współautorzy (1983). ZABALA i współautorzy (1984a) wysunęli dwa dodatkowe przypuszczenia: ich zdaniem konieczność stosowania u owadów tak wysokich dawek morfiny może wynikać z bardziej powolnej dyfuzji tego związku w otwartym systemie krążenia owadów, a także ze zmienności tych zwierząt.

Nalokson podany łącznie z 350 $\mu\text{g/g}$ (AD_{50}) morfiny przeciwdziałał hamującemu wpływowi morfiny na pojawianie się reakcji odstrasżającej w odpowiedzi na drażnienie prądem elektrycznym. Zdolność naloksonu do przeciwdziałania efektem morfiny rosła w zależności od dawki, ale jedynie w zakresie 16–32 $\mu\text{g/g}$; 48 $\mu\text{g/g}$ naloksonu nie powodowało już blokady działania 350 $\mu\text{g/g}$ morfiny.

Wpływ samego naloksonu na amplitudę progową bodźca awersyjnego konieczną dla wywołania u modliszki *S. biocellata* reakcji odstrasżającej był również jakościowo różny w zależności od dawki. W mniejszych dawkach (16 $\mu\text{g/g}$) związek ten nie wywierał istotnego wpływu na pojawianie się reakcji odstrasżającej w odpowiedzi na drażnienie prądem elektrycznym, lecz w dawce 32–64 $\mu\text{g/g}$ powodował wzrost amplitudy progowej bodźca podobny do wzrostu wywołującego przez morfina.

W kolejnej pracy poświęconej reakcji odstrasżającej modliszki *S. biocellata*, ZABALA i współpracownicy (1984b) zastosowali identyczną metodykę, jak w pracy poprzedniej. Celem tej pracy było przede wszystkim zbadanie wpływu, jaki na próg tej reakcji wywiera aminokwas arginina, gdyż przypuszczano, że może być on zbliżony do wpływu morfiny. Dla porównania zbadano więc również ponownie wpływ, jaki na próg reakcji odstrasżającej wywiera 350 $\mu\text{g/g}$ (AD_{50}) morfiny, 350 $\mu\text{g/g}$ morfiny podanej jednocześnie z 32 $\mu\text{g/g}$ naloksonu oraz 32 $\mu\text{g/g}$ samego naloksonu. Wyniki tych doświadczeń niemal całkowicie potwierdziły wcześniejsze dane ZABALI i współpracowników (1984a). Także i tym razem

350 $\mu\text{g/g}$ morfiny powodowało wzrost amplitudy progowej bodźca o 50% po dwóch godzinach od chwili jej podania, zaś nalokson (32 $\mu\text{g/g}$) podany jednocześnie z 350 $\mu\text{g/g}$ morfiny redukował istotnie wpływ tego związku. Sam nalokson (32 $\mu\text{g/g}$) nie wywierał istotnego wpływu na próg reakcji odstraszającej (w poprzednim doświadczeniu efekty działania tej dawki naloksonu były nieco silniejsze — w godzinę po podaniu podnosił on próg reakcji odstraszającej o 50%).

DZIAŁANIE ANTYNOCYCEPCYJNE MORFINY. TOLERANCJA TEGO ZWIĄZKU I PRZYPUSZCZALNE
UZALEŻNIENIE OD NIEGO U ŚWIERSZCZY Z RODZAJU *PTERONEMOBIUS*

ZABALA i GÓMEZ (1991) badali antynocycepcyjne działanie morfiny, tolerancję tego związku i możliwość wystąpienia uzależnienia od niego u postaci dojrzałych świerszczy z nie zidentyfikowanego gatunku należącego do rodzaju *Pteronemobius*. W doświadczeniu tym zastosowano aparat składający się z dwóch części: komory, w której podwyższano temperaturę oraz z komory nie ogrzewanej. Świerszcz był wprowadzany do ogrzewanej komory za pomocą specjalnego tłoka, a następnie mierzono latencję jego reakcji ucieczki z tej komory (czyli czas od chwili wprowadzenia świerszcza do komory do chwili, w którym jego głowa przekroczyła linię dzielącą dwie połowy aparatu). W wyniku pilotowych testów uznano temperaturę 54°C za optymalną temperaturę do badania reakcji ucieczki świerszcza z ogrzanej części aparatu. Każdy z badanych świerszczy był wpiery dziewięciokrotnie wprowadzany do komory ogrzanej do temperatury 54°C, co miało mu zapewnić maksymalną adaptację do wysokiej temperatury. Po upływie 24 godzin osobnikom z grup eksperymentalnych podawano (w postaci zastrzyku do jamy odwłoka) różne dawki morfiny, naloksonu lub mieszaninę morfiny i naloksonu. Osobniki z grupy kontrolnej otrzymywały roztwór soli fizjologicznej. Następnie każdego świerszcza wprowadzano siedmiokrotnie w 30 minutowych odstępach do ogrzanej komory, mierząc każdorazowo latencję jego reakcji ucieczki.

Podanie morfiny w dawkach 350–690 $\mu\text{g/g}$ powodowało istotne wydłużenie latencji reakcji ucieczki z ogrzanej komory. Efekt ten zależał zarówno od dawki, jak i od czasu, który upłynął od momentu podania tego związku. Maksymalny efekt działania morfiny występował po 90 minutach. Całość uzyskanych danych pozwoliła autorom na dokonanie estymacji dawki morfiny, która po czasie 90 minut powodowałaby wydłużenie latencji reakcji ucieczki o 50% (D_{50}): wynosi ona około 500 $\mu\text{g/g}$. Jest to wielkość podobnego rzędu jak D_{50} morfiny powodująca 50% obniżenie częstości reakcji żądlenia w odpowiedzi na drażnienie prądem elektrycznym u pszczoły miodnej (NUÑEZ i współaut. 1983), czy AD_{50} morfiny podnosząca o 50% amplitudę progową bodźca awersyjnego wyzwalającego reakcję odstraszającą modliszki (ZABALA i współaut. 1984a, b). Należy jednak pamiętać, że wszystkie te wielkości określane jako D_{50} czy AD_{50} nie są w pełni porównywalne, gdyż uznanie każdej z nich za D_{50} oparte było o odmienne, a ponadto w dużej mierze arbitralne kryteria.

Dawka 64 $\mu\text{g/g}$ naloksonu podana łącznie z D_{50} morfiny całkowicie blokowała wpływ morfiny na latencję reakcji ucieczki z ogrzanej komory. Sam nalokson podany w dawkach 32–64 $\mu\text{g/g}$ nie wywierał żadnego wpływu na latencję reakcji ucieczki z ogrzanej komory. 128 $\mu\text{g/g}$ naloksonu powodowało natomiast

istotny wzrost tej latencji; również i w tym doświadczeniu wyższe dawki naloksonu wywierały więc działanie analogiczne do działania morfiny.

ZABALA i GÓMEZ (1991) uważają, że wydłużenie latencji reakcji ucieczki z ogrzanej komory pod wpływem morfiny i wyższych dawek naloksonu wynika z antynocycepcyjnego czy wręcz analgestycznego działania tych związków. Od momentu, w którym D'AMOUR i SMITH (1941) opracowali tak zwany „test gorącej płytki”, reakcje na bodźce termiczne stanowią typowe modele badania nocycepcji i bólu, a także antynocycepcyjnych oraz analgestycznych efektów działania różnych związków, i to zarówno u kręgowców, jak i u bezkręgowców (KAVALIERS 1989).

ZABALA i GÓMEZ (1991) stwierdzili również u świerszczy z rodzaju *Pteronemobius* wystąpienie tolerancji na morfinę. W grupie 20 świerszczy, którym podawano codziennie 520 µg/g morfiny przez cztery kolejne dni, efekt działania tego związku malał z dnia na dzień. Czwartego dnia długość latencji reakcji ucieczki z ogrzanej komory spadła u nich do poziomu charakterystycznego dla świerszczy z grupy kontrolnej, którym podawano roztwór soli fizjologicznej. Z danych literaturowych wiadomo, że tolerancja na morfinę pojawia się po podobnym lub nieco dłuższym czasie także u innych bezkręgowców — ślimaków *Helix aspersa* (BURROWES i współaut. 1983, NDUBUKA i współaut. 1986) i *Cepaea nemoralis* (KAVALIERS i HIRST 1983, 1984, 1986).

Piątego dnia świerszcze z grupy eksperymentalnej przestały otrzymywać morfinę i podjęto próbę wykrycia u nich uzależnienia od tego związku, badając ich reaktywność na różne bodźce. Bodźce świetlne (błyski białego światła) nie wywoływały żadnych reakcji ani u świerszczy z grupy eksperymentalnej, ani u osobników z grupy kontrolnej. Również bodźce dotykowe (dotknięcie patyczkiem owiniętym watą) powodowały odchodzenie osobnika równie często w obu badanych grupach. Świerszcze z grupy eksperymentalnej wykazywały jednak wzmózoną reaktywność na bodźce dźwiękowo-wibracyjne. Gdy szklane pojemniki zawierające świerszcze uderzano jeden o drugi, wszystkie bez wyjątku osobniki z grupy eksperymentalnej zareagowały na to wykonywaniem skoków. W grupie kontrolnej takich skoków nie zaobserwowano ani razu. ZABALA i GÓMEZ (1991) uznali tę hiperreaktywność świerszczy z grupy eksperymentalnej na bodźce dźwiękowo-wibracyjne za dowód na pojawienie się u nich uzależnienia od morfiny. Ostateczne wykazanie, że u owadów może wystąpić uzależnienie od morfiny wymaga jednak dalszych, bardziej szczegółowych badań.

UWAGI KOŃCOWE

Prace badawcze dotyczące roli opioidów w zachowaniu się owadów są wciąż jeszcze bardzo nieliczne. Pozwoliły one już jednak na wykazanie, że opioidy mogą wywierać istotny wpływ na reakcje nocycepcyjne, aktywność lokomotoryczną oraz zachowania pokarmowe tych zwierząt, a także na procesy uczenia się zachodzące na poziomie pojedynczych zwojów tułowiowych. Opisano też u owadów zjawisko tolerancji na morfinę i uzyskano wstępne dane sugerujące, że u tych zwierząt może się wytworzyć uzależnienie od tego związku. Interesujący jest też fakt, że nalokson może nie tylko antagonizować działanie agonistów

opiodowych (przede wszystkim morfiny), lecz — zwłaszcza w wyższych dawkach — może sam wywierać działanie podobne jak morfina.

Nasza wiedza na temat roli opioidów w zachowaniu się owadów ma jednak wciąż jeszcze charakter niezwykle fragmentaryczny. Każda nowa praca poświęcona temu zagadnieniu może się w istotny sposób przyczynić do jej poszerzenia. Badania nad występowaniem i rolą opioidów u bezkręgowców rzucają niezwykle istotne światło na ewolucję systemów opiodowych; mogą też dostarczać cennych wskazówek odnośnie dalszych badań nad systemami opiodowymi u innych grup zwierząt, w tym także u ssaków.

THE ROLE OF OPIOIDS IN INSECT BEHAVIOUR

Summary

Opioids play an important role in the regulation of many aspects of physiology and behaviour in both invertebrates and vertebrates. The presence of opioids in various tissues and/or their role in controlling various physiological and behavioural processes has already been investigated in numerous insect species. Results of this research suggest, among others, that opioids play an important role in the regulation of insect reproduction (in particular, in the control of the reproductive cycle of the female), in the functioning of the digestive apparatus, in the regulation of the rhythm of the heart and in immunological processes. Most probably opioids also participate in the integrative functions of the central nervous system of insects (vision, olfaction, integration of multimodal sensory functions).

So far, the role of opioids in insect behaviour was investigated in relatively few studies. In the majority of the cases, the subjects of these experiments were cockroaches (*Periplaneta americana* and *Leucophaea maderae*). In *P. americana*, various opioid agonists and antagonists were found to influence grooming behaviour, locomotory activity, feeding behaviour, and learning processes occurring within an isolated thoracic ganglion controlling the movements of a single leg. In *L. maderae*, morphine and DAMA caused a decrease in locomotory activity, but DALA, cyclazocine and dynorphin stimulated locomotion. Morphine and naloxone were found to influence the frequency of the defensive stinging response released by noxious stimuli (electric shocks) in the honeybee (*Apis mellifera*), and the threshold of the defensive deimatic response released by electric shocks in the praying mantis (*Stagmatoptera biocellata*). Morphine and naloxone also influenced the latency of the escape reaction from a heated box in crickets of an unidentified species of the genus *Pteronemobius*. After having received morphine injections during four successive days, *Pteronemobius* crickets developed morphine tolerance. They also showed hyperreactivity to sound and vibrational stimuli, which was interpreted in terms of morphine addiction. The research on opioids in invertebrates provides information on the evolution of opioid systems. It may even provide important insights applicable also to other animals, including mammals.

LITERATURA

- ANDRIÉS J. C., TRAMU G., 1985a. *Distribution patterns of mammalian-like peptide immunoreactive cells in the midgut of Aeshna cyanea (Insecta, Odonata)*, *Experientia* 41, 500-503.
- BALDERRAMA N., DIAZ H., SEQUEDA A., NUÑEZ J., MALDONADO H., 1990. *Behavioral and pharmacological analysis of the stinging response in Africanized and Italian bees*. [W:] KESNER R. P., OLTON D. S. (red.) *Neurobiology of comparative cognition*. Lawrence Erlbaum, Hillsdale, New Jersey, 121-128.
- BURROWES W. R., ASSANAH P., STEFANO G. B., 1983. *Behavioral effects of opiates on the land snail Helix aspersa*. *Life Sci.* 33, 381-384.
- CHAPMAN A., GONZALEZ G., BURROWES W. R., ASSANAH P., IANNONE B., LEUNG M. K., STEFANO G. B., 1984. *Alterations in high affinity binding characteristics and levels of opioids in invertebrate ganglia during ageing: evidence for an opioid compensatory mechanism*. *Cell Mol. Neurobiol.* 4, 143-155.

- COWAN A. 1993. *Effects of opioids on the spontaneous behavior of animals*. [W:] HERZ A. (red.) *Opioids. Handbook of Experimental Pharmacology*. Vol. 104/II. Springer-Verlag, Berlin - Heidelberg - New York, 393-428.
- D'AMATO F. R., PAVONE F., 1993. *Endogenous opioids: a proximate reward mechanism for kin selection?* *Behav. Neural Biol.* 60, 79-83.
- D'AMOUR F. E., SMITH D. C., 1941. *A method for determining loss of pain sensation*. *J. Pharm. Exp. Theor.* 72, 74-76.
- DUVE H., THORPE A., 1988. *Mapping of enkephalin-related peptides in the nervous system of the blowfly, Calliphora vomitoria, and their co-localization with cholecystokinin (CCK)- and pancreatic polypeptide (PP)-like peptides*. *Cell Tissue Res.* 251, 399-415.
- DUVE H., THORPE A., 1989. *Distribution and functional significance of Met-enkephalin-Arg⁶-Phe⁷- and Met-enkephalin-Arg⁶-Gly⁷-Leu⁸-like peptides in the blowfly Calliphora vomitoria. I. Immunocytochemical mapping of neuronal pathways in the brain*. *Cell Tissue Res.* 258, 147-161.
- DUVE H., THORPE A., 1990. *Distribution and functional significance of Met-enkephalin-Arg⁶-Phe⁷- and Met-enkephalin-Arg⁶-Gly⁷-Leu⁸-like peptides in the blowfly Calliphora vomitoria. II. Immunocytochemical mapping of neuronal pathways in the retrocerebral complex and thoracic ganglion*. *Cell Tissue Res.* 259, 147-157.
- DUVE H., THORPE A., TOBE S. S., 1991. *Immunocytochemical mapping of neuronal pathways from brain to corpora cardiaca/corpora allata in the cockroach Diploptera punctata with antisera against Met-enkephalin-Arg⁶-Gly⁷-Leu⁸*. *Cell Tissue Res.* 263, 285-291.
- EISEMANN C. H., JORENSEN W. K., MERRITT D. J., RICE M. J., CRIBB B. W., WEBB P. D., ZALUCKI M. P., 1984. *Do insects feel pain? - A biological view*. *Experientia* 40, 164-167.
- FORD R., JACKSON D. M., TETRAULT L., TORRES J. C., ASSANAH P., HARPER J., LEUNG M. K., STEFANO G. B., 1986. *A behavioral role for enkephalins in regulating locomotor activity in the insect Leucophaea maderae: evidence for high affinity kappa-like opioid binding sites*. *Comp. Biochem. Physiol. C*, 61-66.
- GUMULKA W. S., 1994. *Narkotyczne leki przeciwbólowe*. [W:] *Farmakologia. Podstawy farmakoterapii i farmakologii klinicznej*. W. KOSTOWSKI, P. KUBIKOWSKI (red.), Wyd. IV. Warszawa. Wydawnictwo Lekarskie PZWL, 670-692.
- HEYMER A., 1977. *Ethologisches Wörterbuch. Ethological Dictionary. Vocabulaire Ethologique*. Berlin and Hamburg, Paul Parey, 240 str.
- HENTSCHEL E., PENZLIN H., 1982. *Beeinflussung des Putzverhaltens bei Periplaneta americana (L.) durch Wundsetzung. Naloxon-, Morphin- und Met-Enkephalingaben*. *Zool. Jb. Physiol.* 86, 361-370.
- HORRIDGE G. A., 1962. *Learning of leg position by headless insects*. *Nature*, 193, 697-698.
- HUGHES J., SMITH T. W., KOSTERLITZ H. W., FOTHERGILL L. A., MORGAN B. A., MORRIS H. R., 1975. *Identification of two related pentapeptides from the brain with potent opiate agonist activity*. *Nature* 258, 577-579.
- JESSELL T. M., KELLY D. D., 1991. *Pain and analgesia*. [W:] *Principles of neural science*. E. R. KANDEL, J. H. SCHWARTZ, T. M. JESSELL (red.), Elsevier, New York, 385-399.
- JOSEFSSON J.-O., JOHANSSON P., 1979. *Naloxone-reversible effect of opioids on pinocytosis in Amoeba proteus*. *Nature* 282, 78-80.
- KAVALIERS M., 1988. *Evolutionary and comparative aspects of nociception*. *Brain Res. Bull.* 21, 923-931.
- KAVALIERS M., 1989. *Evolutionary aspects of the neuromodulation of nociceptive behaviors*. *Amer. Zool.* 29, 1345-1353.
- KAVALIERS M., HIRST M., 1983. *Tolerance to the morphine-influenced thermal response in the terrestrial snail, Cepaea nemoralis*. *Neuropharmacology* 22, 1321-1326.
- KAVALIERS M., HIRST M., 1984. *The presence of an opioid system mediating behavioral thermoregulation in the terrestrial snail, Cepaea nemoralis*. *Neuropharmacology* 23, 1285-1289.
- KAVALIERS M., HIRST M., 1986. *Environmental specificity of tolerance to morphine-induced analgesia in a terrestrial snail: generalization of the behavioral model of tolerance*. *Pharm. Biochem. Behav.* 25, 1201-1206.
- KAVALIERS M., HIRST M., 1987. *Slugs and snails and opiate tales: opioids and feeding behavior in invertebrates*. *Fed. Proc.* 46, 168-172.
- KAVALIERS M., GUGLICK M. A., HIRST M., 1987. *Opioid involvement in the control of feeding in an insect, the American cockroach*. *Life Sci.* 40, 665-672.
- KAVALIERS M., HIRST M., TESKEY G. C., 1985. *Opioid systems and feeding in the slug, Limax maximus: similarities to and implications for mammalian feeding*. *Brain Res. Bull.* 14, 681-685.

- KUPFERMANN I., 1991. *Learning and memory*. [W:] *Principles of neural science*. E. R. KANDEL, J. H. SCHWARTZ, T. M. JESSELL (red.). Elsevier, New York, 997–1008.
- LEROITH D., LIOTTA A. S., ROTH J., SHILOAH J., LEWIS M. E., PERT C. B., KRIEGER D. T., 1982. *Corticotropin and β -endorphin-like materials are native to unicellular organisms*. Proc. Natl. Acad. Sci. 79, 2086–2090.
- MAKMAN M. H., 1994. *Morphine receptors in immunocytes and neurons*. Adv. Neuroimmunol. 4, 69–82.
- MANSOUR A., FOX C. A., AKIL H., WATSON S. J., 1995. *Opioid-receptor m-RNA expression in the rat CNS: anatomical and functional implications*. TINS, 18, 22–29.
- MCGAUGH J. L., INTROINI-COLLISON I. B., CASTELLANO, C., 1993. *Involvement of opioid peptides in learning and memory*. [W:] HERZ A. (red.) *Opioids*. Handbook of Experimental Pharmacology. Vol. 104/II. Springer-Verlag, Berlin - Heidelberg - New York, 429–447.
- MOLINA P. E., ABUMRAD N. N., 1994. *Metabolic effects of opiates and opioid peptides*. Adv. Neuroimmunol., 4, 105–116.
- NDUBUKA C., BROWN D., PRATT S., BRAHAM E., LEUNG M. K., STEFANO G. B., 1986. *Opiates stimulate food consumption in land snail *Helix aspersa**. [W:] *Progress in opioid research. Proceedings of the 1986 International Narcotics Research Conference*. HOLADAY J. W., LAW P.-Y., HERZ A. (red.) NIDA Research Monographs. Rockville. 493–496.
- NUÑEZ J., MALDONADO H., MIRALTO A., BALDERRAMA N., 1983. *The stinging response of the honeybee: effects of morphine, naloxone and some opioid peptides*. Pharm. Biochem. Beh. 19, 921–924.
- OTTAVIANI E., FRANCHINI A., SONETTI D., STEFANO G. B., 1995. *Antagonizing effect of morphine on the mobility and phagocytic activity of invertebrate immunocytes*. Eur. J. Pharmacol. 276, 35–39.
- PERT C. B., APOSHIAN D., SNYDER S. H., 1974. *Phylogenetic distribution of opiate receptor binding*. Brain Res. 75, 356–361.
- PRZEWOŁOCKA B., 1994. *Funkcjonalne aspekty zmian ekspresji genów opioidowych*. [W:] *Problemy neuropsychofarmakologii*. B. PRZEWOŁOCKA, W. LASOŃ (red.), Instytut Farmakologii PAN, Kraków, 203–224.
- QUINN W. G., 1984. *Work in invertebrates on the mechanisms underlying learning*. [W:] MARLER P., TERRACE H. S. (red.) *The biology of learning. Dahlem Konferenzen 1984*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 197–246.
- RÉMY C., DUBOIS M. P., 1981. *Immunohistological evidence of methionine enkephalin-like material in the brain of the migratory locust*. Cell Tissue Res. 218, 271–278.
- SADOWSKI B., CHMURZYŃSKI J. A., 1989. *Biologiczne mechanizmy zachowania*. PWN, Warszawa, 614.
- SCHARRER B., STEFANO G. B., LEUNG M. K., 1988. *Opioid mechanisms in insects, with special attention to *Leucophaea maderae**. Cell Mol. Neurobiol. 8, 269–284.
- SHIPPENBERG T. S., 1993. *Motivational effects of opioids*. [W:] HERZ A. (red.) *Opioids. Handbook of Experimental Pharmacology*. Vol. 104/II. Springer-Verlag, Berlin - Heidelberg - New York, 633–650.
- SHIPPENBERG T. S., BALS-KUBIK R., 1991. *Motivational effects of opioids: neurochemical and neuroanatomical substrates*. [W:] ALMEIDA O. F. X., SHIPPENBERG T. S. (red.) *Neurobiology of opioids*. Springer-Verlag, Berlin, 331–350.
- SIMANTOV R., GOODMAN R., APOSHIAN D., SNYDER H., 1976. *Phylogenetic distribution of a morphine-like peptide „enkephalin”*. Brain Res., 111, 204–211.
- SONETTI D., OTTAVIANI E., BIANCHI F., RODRIGUEZ M., STEFANO M. L., SCHARRER B., STEFANO G. B., 1994. *Microglia in invertebrate ganglia*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 91, 9180–9184.
- STEFANO G. B., SCHARRER B., 1981. *High affinity binding of an enkephalin analog in the cerebral ganglion of the insect *Leucophaea maderae* (Blattaria)*. Brain Res. 225, 107–114.
- STEFANO G. B., SCHARRER B., 1994. *Endogenous morphine and related opiates, a new class of chemical messengers*. Adv. Neuroimmunol. 4, 57–67.
- STEFANO G. B., SCHARRER B., ASSANAH P., 1982. *Demonstration, characterization and localization of opioid binding sites in the midgut of the insect *Leucophaea maderae* (Blattaria)*. Brain Res., 253, 205–212.
- STEFANO G. B., MELCHIORRI P., NEGRI L., HUGHES T. K., SCHARRER B., 1992. *[D-Ala²]Deltorphin I binding and pharmacological evidence for a special subtype of opioid receptor on human and invertebrate immune cells*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 89, 9316–9320.
- TOKAGI H., UEDA H., AMANO H., 1979. *A novel analgesic dipeptide from bovine brain is a possible Met-enkephalin releaser*. Nature 282, 410–412.
- TINBERGEN N., IERSEL Van, J. J. A., 1947. *Displacement reaction in the three-spined stickleback*.

- VETULANI J., 1994. *Receptory a leki*. [W:] *Farmakologia. Podstawy farmakoterapii i farmakologii klinicznej*. W. KOSTOWSKI, P. KUBIKOWSKI (red.), Wyd. IV. Warszawa, Wydawnictwo Lekarskie PZWL, 76-84.
- WEISS A., PENZLIN H., 1987. *Effect of morphine and naloxone on shock avoidance learning in headless cockroaches (Periplaneta americana L.)*. *Physiol. Behav.* 39, 445-45.
- WHEELER W. M., 1911. *Ants. Their structure, development and behavior*. Columbia University Press, New York, 663 str.
- ZABALA N. A., MIRALTO A., MALDONADO H., NUÑEZ J. A., JAFFE K., CALDERON de L. C., 1984a. *Opiate receptor in praying mantis: effect of morphine and naloxone*. *Pharm. Biochem. Behav.* 20, 683-687.
- ZABALA N. A., JAFFE K., MALDONADO H., 1984b. *Arginine has a morphine-like action in insects*. *Experientia* 40, 733-734.
- ZABALA N. A., GÓMEZ M. A., 1991. *Morphine analgesia, tolerance and addiction in the cricket Pteronemobius sp. (Orthoptera, Insecta)*. *Pharmacol. Biochem. Behav.* 40, 887-891.
- ZIPSER B., RUFF M. R., O'NEILL J. B., SMITH C. C., HIGGINS W. J., PERT C. B., 1988. *The opiate receptor: a single 110 kDa recognition molecule appears to be conserved in Tetrahymena, leech, and rat*. *Brain Res.* 463, 296-304.

JOLANTA GÓRSKA

Uniwersytet Jagielloński

Muzeum Zoologiczne, Instytut Zoologii

Ingardena 6, 30-060 Kraków

BEHAVIORALNO-FIZJOLOGICZNE PODŁOŻE REAKCJI FONOTAKSJI
U ŚWIERSZCZY

Systemy akustycznego porozumiewania się między sobą osobników tego samego gatunku rozwinęły się w trakcie ewolucji niezależnie u wielu różnych grup owadów. Znaczenie komunikacji akustycznej staje się szczególnie wyraźnie widoczne w okresie rozrodu, kiedy to osobniki przeciwnych płci muszą przede wszystkim odnaleźć się w swym naturalnym środowisku. Dźwięk o charakterystycznym dla gatunku wzorcu jest dobrym przekaźnikiem informacji pomiędzy gotowymi do rozrodu, lecz oddalonymi od siebie osobnikami. Sygnał akustyczny służy do orientacji poszukujących się osobników przeciwnych płci umożliwiając im odnalezienie się w ich naturalnym środowisku. Zjawisko to, będące ukierunkowaną reakcją w stronę źródła dźwięku jest nazywane w etologii fonotaksją. Fonotaksja jest reakcją stereotypową, której wzorzec jest w pełni wrodzony lub, jak to określa się inaczej, sztywny. Najbardziej interesującym aspektem fonotaksji jest mechanizm umożliwiający z jednej strony określenie kierunku, z którego dochodzi bodziec dźwiękowy, z drugiej zaś rozpoznanie osobnika tego samego gatunku na podstawie słyszanego dźwięku.

Dobrze znanymi owadami, które posiadają zdolność do wytwarzania dźwięku są świerszcze (*Gryllidae*), należące do rzędu prostoskrzydłych (*Orthoptera*). Większość gatunków z rzędu prostoskrzydłych wykształciła w toku ewolucji bardzo skomplikowane formy porozumiewania się na drodze akustycznej. Dlatego owady te stały się przedmiotem intensywnych badań nad komunikacją akustyczną i leżącym u jej podstawy zjawiskiem fonotaksji.

U owadów można wyróżnić kilka różnych strategii fonotaktycznych. Przeważnie głośnie wabiące (ang. calling song) wydaje tylko samiec, a samica, która je odbiera podąża w kierunku słyszanego źródła dźwięku i odnajduje samca. Jednak samice niektórych gatunków owadów w odpowiedzi na sygnały przywabiające samców też mogą wydawać dźwięki, tak więc zarówno samica, jak i samiec wykazują reakcję fonotaksji i podążają ku sobie (EWING 1989). W przypadku świerszczy tylko samica porusza się w kierunku samca, który znajduje się cały czas w jednym miejscu i stanowi dla samicy stacjonarne źródło dźwięku, które może ona zlokalizować i odszukać. Samiec świerszcza *Teleogryllus commodus* stojąc w wejściu swej norki może wytwarzać przez wiele godzin bez przerwy

głośny dźwięk wabiący. Zachowuje się w ten sposób tylko wówczas, gdy posiada w pełni wykształcony spermatofor, czyli torebkę zawierającą plemniki, to znaczy gdy jest gotowy do kopulacji. Im dłużej wydaje dźwięk, tym większe szanse ma samica na odnalezienie samca, gdyż idąc w jego kierunku ma więcej czasu na prawidłowe ustalenie kierunku i pokonanie dzielącej ją od niego odległości. Po dotarciu do samca rozpoczynają się krótkotrwałe zaloty, po których następuje kopulacja. W jej trakcie samiec przyczepia spermatofor do narządów rozrodczych samicy a potem pozostaje przy niej jeszcze przez jakiś czas odpędzając inne samce, które mogłyby znaleźć się w pobliżu (LOHER 1989).

Samce świerszczy wytwarzają oprócz dźwięku wabiącego jeszcze dwa inne rodzaje dźwięków. Są to dźwięki zalotne, czyli sygnały emitowane wyłącznie w krótko trwającym okresie zalotów (ang. courtship song) oraz dźwięki agresji (ang. aggressive song) wytwarzane po zbliżeniu się innych samców do zwabionej samicy. Wymienione trzy rodzaje sygnałów różnią się między sobą pod względem częstotliwości i wzorca dźwięku. Nie wszystkie też są rzeczywiście gatunkowo specyficzne. Prowadzone na kilku gatunkach *Gryllidae* badania dowiodły, że na przykład dźwięk zalotny nie jest sygnałem specyficznym dla gatunku i nie jest on niezbędnie konieczny do rozpoczęcia kopulacji. Specyficzność gatunkowa jest natomiast cechą charakterystyczną dźwięków wabiących (BENNET-CLARK 1989).

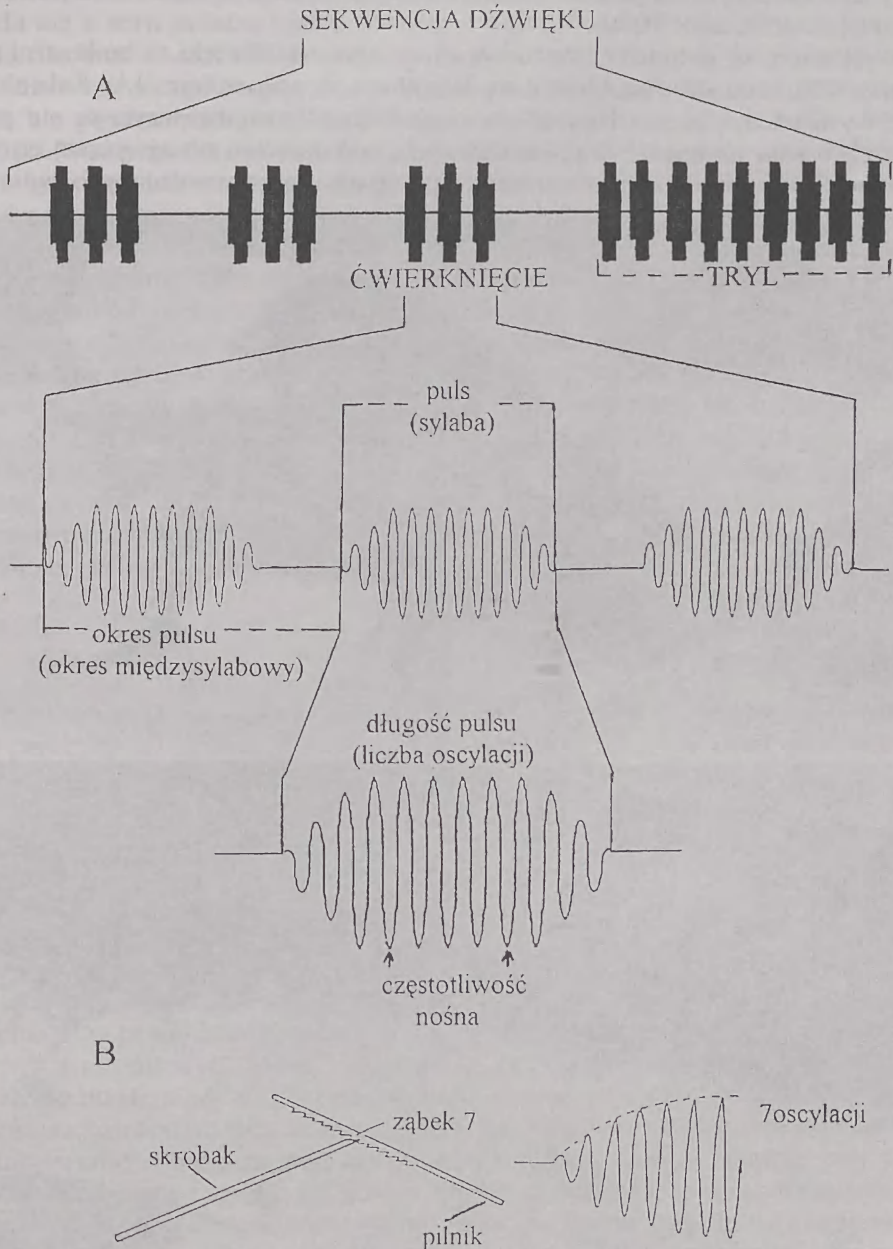
Fakt, że ćwierkające odgłosy samca świerszcza zwabiają samicę został zaobserwowany już dość dawno temu. Historia badań nad tym zjawiskiem rozpoczęła się w 1913 roku, kiedy to Regen po raz pierwszy przeprowadził szereg doświadczeń laboratoryjnych. Były to badania pionierskie, które weryfikowały poczynione w naturze spostrzeżenia. Regen zastosował w swoich doświadczeniach urządzenie działające na zasadzie telefonu. Dzięki temu emitowany przez samca dźwięk był przekazywany do izolowanej komory doświadczalnej, w której przebywała samica. Jak stwierdził Regen, w trakcie emisji dźwięku wabiącego samica poruszała się w tym kierunku, z którego dochodził sygnał. Badacz ten wykazał, że samica świerszcza potrafi zlokalizować wydającego dźwięki samca a jedyną wskazówką jest dla niej dźwięk wabiący (WEBER i THORSON 1989).

Podstawą złożonego systemu wewnątrzgatunkowej komunikacji akustycznej i fonotaksji świerszczy jest jednak przede wszystkim występowanie i budowa narządów umożliwiających wytwarzanie dźwięku.

WYTWARZANIE DŹWIĘKU

U świerszczy odbywa się ono na zasadzie strydulacji, czyli pocierania o siebie różnych części ciała. Aparat strydulacyjny znajduje się na przednich, stwardniałych skrzydłach nazywanych pokrywami (*tegmina*) i ma postać dwóch kutikularnych struktur. Jedna z nich, w kształcie listewki, jest nazywana „żeberkiem” lub „skrobakiem” (*plectrum*, ang. scraper), druga natomiast utworzona przez rząd kutikularnych ząbków tworzy tak zwany „pilnik” (ang. file). Obydwie są przekształconymi żyłkami przednich skrzydeł. Podczas wytwarzania dźwięku skrobak lewego skrzydła pociera o pilnik prawego skrzydła i przesuwając się po ząbkach pilnika wpada wraz z nim w drgania (ryc. 1B). Drgania żeberka i pilnika są zbyt słabe, aby wytworzyć falę rozchodzącą się w powietrzu. Ponieważ jednak

przenoszą się na pokrywy, to wprawiają w drgania tę część błony skrzydła, która jest częścią rezonującą aparatu dźwiękowego i jest nazywana harfą. Drgania harfy są już wystarczająco silne, aby wytworzyć falę dźwiękową, która może



Ryc.1. A. Schemat przedstawiający strukturę bodźca akustycznego (wg WEBERA i THORSONA 1989, zmienione). B. Wytwarzanie dźwięku. Przesunięcie się skrobaka po jednym ząbku pilnika wytwarza jedną oscylację pulsu (wg HUBERA 1970, zmienione).

rozchodzić się w powietrzu na dość duże odległości. Co więcej, u wielu gatunków świerszczy w trakcie strydulacji obie pokrywy są unoszone ponad tułowiem w taki sposób (ryc. 2A, B), że tworzą wklęsłą powierzchnię, dzięki czemu emitowany dźwięk przybiera postać wiązki i dlatego może docierać na większe odległości (BENNET-CLARK 1989).

Wydawane za pomocą tak zbudowanego aparatu dźwięki są bodźcami złożonymi, a więc charakteryzującymi się określoną strukturą (ryc. 1A). Fale akustyczne wytwarzane przez drgający rezonator (harfę) charakteryzują się pewną częstotliwością nośną (czyli częstotliwością podstawową o najwyższej energii) i jej częstotliwościami harmonicznymi (w przypadku głosów wabiących świerszczy



Ryc. 2. Strydulujące samce świerszczy. Widoczne charakterystyczne ułożenie skrzydeł pierwszej pary w czasie wytwarzania dźwięku.

A. *Gryllus bimaculatus*, B. *Acheta domestica*

częstotliwość nośna dźwięku wynosi 4–5 kHz). Specyficzna budowa harfy sprawia, że częstotliwość podstawowa dźwięku ulega wzmocnieniu. Ponieważ jednak harfa jest wprawiana w drgania okresowo, to znaczy wtedy gdy skrzydła wykonują ruch dośrodkowy, wytwarzany dźwięk nie jest ciągły lecz modulowany, czyli składa się z serii pulsów (sylab dźwięku), których amplituda płynnie narasta i opada (BENNET-CLARK 1989). Jeden puls powstaje podczas pojedynczego ruchu dośrodkowego skrzydeł, gdy *plectrum* pociera o ząbki pilnika, przy czym przesunięcie się *plectrum* po jednym ząbku wytwarza jedną oscylację pulsu (sylaby) (ryc. 1B). W zależności od rytmiki ruchów skrzydeł pulsy są wytwarzane pojedynczo, w grupach lub w długich seriach. Pojedyncze pulsy lub ich krótkie serie to ćwierknięcia. Przez ucho ludzkie są one zawsze odbierane jako pojedyncze dźwięki (EWING 1989). Natomiast długotrwałe i jednostajne serie pulsów są nazywane trylami. Tryle, ćwierknięcia oraz ich różne kombinacje składają się na pewien wzorzec dźwięku zwany sekwencją. Jest on charakterystyczny dla gatunku. Wynika to po części z określonej budowy morfologicznej aparatu strydulacyjnego. Długość pilnika, liczba występujących na nim ząbków oraz odstępów pomiędzy nimi warunkują postać pulsów (BENNET-CLARK 1989, EWING 1989). Dzieje się tak jednak i z tej przyczyny, że wzorzec dźwięku zależy od utrwalonej w ośrodkowym układzie nerwowym rytmiki ruchów strydulacyjnych skrzydeł. Charakterystyczna rytmika ruchów skrzydeł jest regulowana przez ośrodek (centrum) strydulacji, zlokalizowany w drugim zwoju tułowiowym (BARBACKA-SUROWIAK i SUROWIAK 1993).

ODBIERANIE DŹWIĘKÓW

Wydawany przez samce dźwięk jest odbierany przez osobniki obydwu płci. Jego percepcji służą bębenkowe narządy słuchowe zwane narządami tympanalnymi, które są wyspecjalizowanymi narządami chordotonalnymi. Narządy te u prostoskrzydłych należących do podrzędu *Ensifera* (*Gryllidae*, *Tettigonidae*) znajdują się na goleniach pierwszej pary odnóży. Ich budowa wykazuje u świerszczy najwyższy stopień złożoności. Na przednich odnóżach, tuż poniżej stawu łączącego goleń z udem wyraźnie zaznaczają się dwa podłużne otwory zamknięte błonami tympanalnymi. Błony te przylegają do ścian tchawek biegnących wewnątrz odnóży, z których jedna jest główną tchawką odnóży, zaś druga jej bocznym odgałęzieniem. Tchawka główna biegnie wzdłuż odnóży, po czym przechodzi w przetchlinkę zakończoną otworem na boku tułowia. Ten szczegół budowy anatomicznej „ucha” świerszcza jest niezwykle ważny. Budowa taka umożliwia bowiem oddziaływanie fal dźwiękowych na błony bębenkowe zarówno z zewnątrz, jak i od środka ciała poprzez tchawki (EWING 1989). Również ważnym i jednocześnie interesującym szczegółem budowy całego układu jest to, że w tułowiu tchawki z lewego i prawego odnóży stykają się ze sobą. Oddziela je od siebie jedynie cienka, elastyczna błona. Błona ta wprawdzie blokuje bezpośredni przepływ powietrza między tchawkami, ale umożliwia przenoszenie się w nich drgań w taki sposób, że drgania percepowane przez narząd tympanalny z jednej strony ciała docierają aż do narządu słuchowego po drugiej stronie ciała. Taka budowa „ucha” świerszcza umożliwia porównanie akustycznego ciśnienia

dźwięku, który dociera do każdego tympanum zarówno bezpośrednio od strony zewnętrznej, jak i pośrednio od strony wewnętrznej (ang. pressure difference receivers). Ten mechanizm, którego wyjaśnienie zaproponował Autrum już w 1940 roku, pozwala owadowi ustalić kierunek, z którego dochodzi dźwięk (MICHELSEN i LARSEN 1985).

Badania nad zachowaniem się samic wykazały, że rozpoznają one samca swojego gatunku po jego dźwiękach (STOUT i wpółaut. 1983, STOUT i MCGHEE, 1988, WEBER i THORSON 1989). Przeprowadzono bardzo wiele badań aby ustalić, który spośród parametrów dźwięku jest decydujący w rozpoznawaniu przez samicę samca swojego gatunku. W badaniach tych koncentrowano się głównie na roli dźwięku w izolacji seksualnej. Wyniki okazały się bardzo zróżnicowane. Niektórzy badacze twierdzili, że kluczową rolę w procesie fonotaksji odgrywa częstotliwość nośna (HILL 1974). Według innych największe znaczenie miałyby mieć sam wzorzec dźwięku (ZARETSKY 1972). Różnice zdań co do znaczenia poszczególnych parametrów dźwięku w fonotaksji były spowodowane stosowaniem odmiennych metod a po części tym, że badania były prowadzone na różnych gatunkach prostoskrzydłych. Okazało się również, że nie można wskazać jednego określonego parametru dźwięku, który u wszystkich gatunków odgrywałby kluczową rolę w wyzwaniu reakcji fonotaksji. Dowiodły tego badania porównawcze POPOVA i SHUVALOVA (1977) przeprowadzone na kilku gatunkach w Turkmenistanie (EWING 1989). DOHERTY (1985b) badając gatunek świerszcza *Gryllus bimaculatus* i STOUT (1983) badający *Acheta domesticus* zaproponowali hipotezę, że rozpoznawanie dźwięku jako bodźca specyficznego gatunkowo odbywa się na podstawie wielu parametrów (ang. the multiple-recognition hypothesis) (WEBER i THORSON 1989). Dzieli się je obecnie na tak zwane parametry „kluczowe” dla danego gatunku (ang. essential recognition parameters), które są bezwzględnie konieczne dla wystąpienia reakcji fonotaksji i parametry dodatkowe, które warunkują optymalny poziom reakcji (EWING 1989).

Cechy dźwięków wabiących samców wykorzystuje się w taksonomii *Orthoptera* i analizuje zarówno częstotliwość nośną dźwięku, jak i jego wzorzec czasowy (długość pulsu, okres pulsu, liczbę pulsów w jednostce czasu, długość przerw pomiędzy pulsami). Stwierdzono, że takie parametry bodźca akustycznego, jak częstotliwość nośna, liczba pulsów wytwarzanych w jednostce czasu czy struktura trylu są charakterystyczne dla gatunku i są dziedziczne (BENNET-CLARK 1989). Jedyne gatunki allopatryczne (to znaczy takie, które uzyskały izolację seksualną w wyniku izolacji geograficznej) mogą wytwarzać podobne dźwięki. Gatunkami takimi są, na przykład, *Gryllus campestris* i *Gryllus bimaculatus*. Ich dźwięki są bardzo podobne zarówno pod względem częstotliwości, jak i wzorca dźwięku. Natomiast gatunki zamieszkujące to samo środowisko, na przykład *Telleogryllus commodus* i *Telleogryllus oceanicus*, emitują zupełnie różne sygnały (BENNET-CLARK 1989). Oczywiście występuje także pewne zróżnicowanie osobnicze w obrębie każdego gatunku. Jest ono jednak znacznie mniejsze niż zróżnicowanie pomiędzy gatunkami. Na proces strydulacji a przez to również i na parametry dźwięku mają pewien wpływ także czynniki zewnętrzne. Znamienny jest na przykład wpływ temperatury. Liczba pulsów i ćwierknięć w jednostce czasu, będąca odzwierciedleniem rytmiki ruchów skrzydeł owada, wzrasta wraz ze wzrostem temperatury niemal proporcjonalnie. Również częstotliwość nośna

dźwięku, a więc częstotliwość oscylacji w obrębie pojedynczego pulsu zmienia się w zależności od temperatury. Zmiany te nie są jednak tak proporcjonalne, jak zmiany liczby pulsów i ćwierknień, gdyż zależą przede wszystkim od cech fizycznych rezonatora aparatu strydulacyjnego danej grupy świerszczy (BENNET-CLARK 1989).

Stosunkowo ważnym elementem wzorca dźwięku wydaje się być długość okresu międzysylabowego (okres pomiędzy początkiem dwóch następujących po sobie sylab, czyli pulsów). Wykazano u kilku gatunków świerszczy, że sztuczne dźwięki wabiące, różniące się długością okresów międzysylabowych (SP, ang. syllable period), wpływają na reakcję samic. Na przykład dla świerszcza domowego najbardziej atrakcyjnymi są sygnały wabiące o SP równym od 50 do 70 ms, a więc takim, jaki występuje w dźwiękach emitowanych przez samce tego gatunku w warunkach naturalnych (STOUT i współaut. 1983, STOUT i MCGHEE 1988). Poznanie preferencji samicy co do parametrów, którymi charakteryzować się powinien najbardziej atrakcyjny dla niej dźwięk wabiący, jest wykorzystywane w badaniach nad neurofizjologicznym mechanizmem fonotaksji.

FILTROWANIE I PRZETWARZANIE DŹWIĘKU

Gdy sygnał akustyczny dociera do błony bębenkowej narządu tympanalnego samicy, wprawia ją w drgania, które z kolei pobudzają komórki czuciowe receptorów słuchu (sensille chordotonalne) i powodują powstanie w nich potencjałów receptorowych. Sygnał ten jest następnie przekazywany do zwoju przedtułowowego, skąd dociera do mózgu i do ośrodków motorycznych tułowia. Po dotarciu do mózgu sygnał akustyczny jest integrowany z sygnałami pochodzącymi z innych receptorów, po czym już w postaci gotowych instrukcji poprzez interneurony zstępujące dociera do mięśni tułowia (efektorów) i tam inicjuje bądź tylko moduluje aktywność lokomotoryczną owada (MICHELSEN i LARSEN 1985).

Filtrowanie i przetwarzanie dźwięku rozpoczyna się już na poziomie receptorów. Wśród 50–70 słuchowych komórek receptorowych można wyróżnić populacje, z których każda dostrojona jest do odbioru dźwięków o pewnej, określonej częstotliwości. Największa z nich, zawierająca od $\frac{1}{3}$ do $\frac{2}{3}$ wszystkich receptorów, jest dostrojona do częstotliwości nośnej dźwięków wabiących, to jest 4–5 kHz. Oznacza to, że jeżeli utrzymać wszystkie parametry dźwięku na stałym poziomie, a zmieniać tylko częstotliwość nośną, wówczas liczba impulsów nerwowych, generowanych przez każdą komórkę receptorową z tej populacji, jest największa właśnie dla bodźca o częstotliwości 4–5 kHz. Mniejsza populacja receptorów jest dostrojona do 12–16 kHz, zaś najmniejsza populacja najłatwiej ulega pobudzeniu przez dźwięki o częstotliwości nośnej mniejszej niż 2 kHz. Późniejsze badania na świerszczu *Teleogryllus oceanicus* wykazały, że w narządzie słuchowym osobników należących do tego gatunku, oprócz populacji komórek dostrojonej do dźwięków o częstotliwości 4–5 kHz występują także populacje komórek receptorowych inaczej dostrojone. Znalezione zarówno grupy receptorów dostrojone do dwóch różnych częstotliwości, jak i takie które nie są dostrojone do żadnej określonej częstotliwości, a ich pobudliwość jest jednakowa w całym zakresie częstotliwości od 0,5 do 42 kHz (MICHELSEN i LARSEN 1985).

W podobny sposób receptory słuchowe kodują natężenie dźwięku. Zmiany w natężeniu dźwięku znajdują swoje odbicie w zmianach częstotliwości impulsów nerwowych (wyładowań iglicowych) w komórkach receptorowych oraz w zmianach okresu ich utajenia, to jest czasu jaki upływa od momentu zadziałania bodźca do chwili wyzwolenia przez komórkę pierwszego potencjału czynnościowego. Obserwuje się przy tym taką zależność, że wraz ze wzrostem natężenia bodźca wzrasta ilość wyzwolanych potencjałów i jednocześnie skraca się okres utajenia (MICHELSEN i LARSEN 1985).

Bodziec dźwiękowy odbierany przez receptory słuchowe jest przesyłany dalej do zwoju przedtułowiowego. Receptorowe włókna słuchowe organów tympanalnych dochodzą do centralnej części zwoju przedtułowiowego zwanej neuropilem, czyli siateczki zbudowanej z porozgałęzionych wypustek aksonów, gdzie kontaktują się z innymi neuronami (MICHELSEN i LARSEN 1985, EWING 1989).

Intensywne badania z zakresu neurobiologii recepcji słuchowej wielu gatunków prostoskrzydłych przyczyniły się do zidentyfikowania kilku klas interneuronów słuchowych pośredniczących w dalszym przewodzeniu bodźca akustycznego. WOHLERS i HUBER (1982) zidentyfikowali sześć typów neuronów słuchowych w zwoju przedtułowiowym dzieląc je na kilka klas: neurony omega (O), których aksony nie wychodzą poza zwój przedtułowiowy; neurony A, których aksony dochodzą do mózgu; neurony T, których jeden akson dochodzi do mózgu a drugi do zwoju śródtułowiowego oraz neurony D, których aksony dochodzą tylko do zwoju śródtułowiowego (ryc. 3). Boyan opisał natomiast kilka neuronów słuchowych w obrębie samego mózgu (EWING 1989, MICHELSEN i LARSEN 1985).

Interneurony segmentalne (ang. segmental auditory interneuron) umożliwiają porównanie bodźców akustycznych odbieranych przez narządy tympalne po obu stronach ciała. Ponieważ neuropil akustyczny zwoju przedtułowiowego występuje w postaci dwóch rozłącznych struktur występujących w prawej i lewej części zwoju przedtułowiowego, interneurony segmentalne są niejako pomostem umożliwiającym przepływ informacji pomiędzy tymi dwoma częściami neuropilu. Jest to szczególnie ważne w ustalaniu kierunku, z którego dochodzi dany bodziec akustyczny (EWING 1989, MICHELSEN i LARSEN 1985).

Największe neurony segmentalne to tak zwane interneurony omega (ON). Zostały tak nazwane ze względu na ich charakterystyczny kształt przypominający grecką literę Ω . Stwierdzono je u kilku gatunków świerszczy: *Gryllus campestris*, *Teleogryllus oceanicus*, *Gryllus bimaculatus* i *Acheta domestica* (MICHELSEN i LARSEN 1985). Występują dwa typy tych neuronów, ON1 i ON2, każdy w postaci pary komórek. Ciała komórkowe neuronów jednej pary leżą w przeciwległych częściach zwoju przedtułowiowego, a ich strefy dendrytyczne penetrują obydwie części neuropilu akustycznego, prawą i lewą.

Stosunkowo dobrze zostało poznane działanie pary interneuronów typu ON1. Impulsy nerwowe generowane w strefie dendrytycznej, znajdującej się w tej części neuropilu co ciało komórki ON1, są przekazywane wzdłuż aksonu do przeciwległego (kontralateralnego) pola dendrytycznego. Liczba potencjałów czynnościowych przesyłanych do przeciwległej części neuropilu zależy od natężenia dźwięku i aktualnego potencjału spoczynkowego błony neuronu. Stwierdzono, że ta komórka ON1, która jest aktualnie pobudzona hyperpolaryzuje, czyli hamuje drugą komórkę ON1 ze swej pary. Wzajemne hamowanie się

neuronów ON1 podkreśla różnice w pobudzeniu lewej i prawej strony ciała. W taki sposób jest określany kierunek, z którego dochodzi bodziec akustyczny. Inną właściwością interneuronów ON1, jest to, że są najczulsze na bodźce dźwiękowe o takiej samej częstotliwości, jak częstotliwość sygnałów wabiących, czyli 4–5 kHz, chociaż stwierdzono, że mogą reagować także na bodźce o znacznie szerszym (1–40 kHz) zakresie częstotliwości (MICHELSEN i LARSEN 1985).

Właściwości interneuronów ON2 są o wiele słabiej poznane. W zasadzie wiadomo tylko, że ciało komórkowe i dendryty ON2 graniczą z ON1 i w przeciwieństwie do ON1 są pobudzane przez bodźce dochodzące z narządów tympa-
nalnych obu stron ciała (MICHELSEN i LARSEN 1985).

Śród stosunkowo dużej liczby neuronów słuchowych występujących w zwoju przedtułowiowym, tylko dwie lub trzy pary mają aksony dochodzące do mózgu. WOHLERS i HUBER (1982) opisał właściwości integrujące dwóch typów interneuronów wstępujących: AN1 i AN2 (ang. ascending auditory interneurons). Komórki te, podobnie jak neurony omega, występują parami, przy czym dendryty tej komórki, której ciało jest położone w lewej części neuropilu, penetrują jego prawą część i odwrotnie (ryc. 3 A).

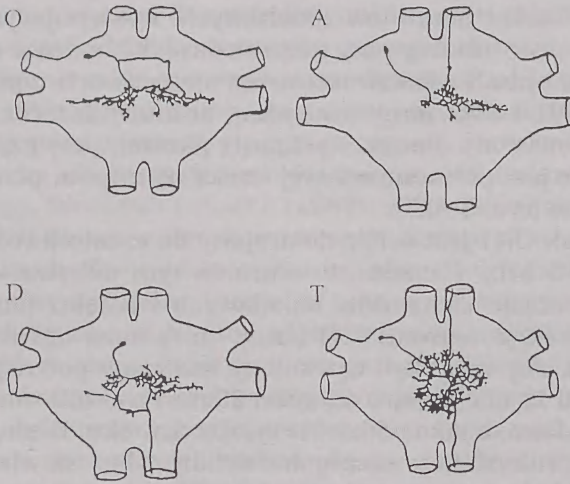
Interneuron AN1 podobnie jak ON1 jest ściśle dostrojony do częstotliwości dźwięków wabiących, to jest 4–5 kHz. Ponadto w neuronie tym odbywa się kodowanie wzorca rozkładu w czasie elementów składowych dźwięku (ang. pulse-coder). Ponieważ okres refrakcji neuronu AN1 (czas, który musi upłynąć od momentu aktywacji neuronu, aby mógł być wyzwolony następny potencjał czynnościowy) jest krótki i wynosi 15 ms, pulsy o długości 25 ms i częstotliwości powtórzeń 25 Hz mogą być tu kodowane jako oddzielne sylaby dźwięku. Dlatego na przykład *Gryllus bimaculatus* rozróżnia poszczególne sylaby tylko we własnych dźwiękach wabiących, natomiast nie rozróżnia ich w dźwiękach innych gatunków świerszczy, u których częstotliwość powtórzeń pulsów jest wyższa (MICHELSEN i LARSEN 1985, EWING 1989).

Interneuron AN2 reaguje na bodźce akustyczne w znacznie szerszym zakresie częstotliwości niż AN1, z tym że przy niskim natężeniu dźwięku najmocniej reaguje na bodźce o wysokiej częstotliwości. Jego długi okres refrakcji (od 40 do 80 ms) uniemożliwia kodowanie przerw między sylabami w przypadku dźwięków wabiących (ang. chirp-coder). Natomiast sygnały zalotne, które są krótkimi dźwiękami o częstotliwości nośnej 14–16 kHz i są powtarzane z niską częstotliwością 2 do 3 kHz, mogą być kodowane przez AN2 (MICHELSEN i LARSEN 1985, EWING 1989).

Większość badaczy opisywała dwie pary interneuronów słuchowych. Stout wyróżnił u świerszcza domowego trzy funkcjonalnie różne klasy L-kształtnych interneuronów słuchowych, które nazwał: L1, L2 i L3. Komórki te, podobnie jak wszystkie opisywane wcześniej neurony, występują w parach. Najważniejszym spośród nich jest neuron L1. Morfologicznie jest on podobny do interneuronu AN1, opisanego u *Gryllus campestris* przez WOHLERSA i HUBERA (1982). Jego próg pobudliwości jest najniższy dla dźwięków wabiących o częstotliwości nośnej 5 kHz i natężeniu od 45 do 50 dB. Już aktywność pojedynczej komórki L1 jest wystarczająca do wystąpienia reakcji fonotaksji (ATKINS i współaut. 1992).

Interneuron L2 przewodzi bodźce dźwiękowe o dużej częstotliwości nośnej (16 kHz), przy czym wartości nadprogowe natężenia bodźca dla tej częstotliwości

wynoszą od 55 do 65 dB. Natomiast natężenie dźwięku o interesującej nas częstotliwości 5 kHz musi przekraczać aż 85 dB, aby bodziec ten osiągnął próg pobudliwości neuronu. Dlatego też L2 nie odgrywa roli w fonotaktycznej reakcji samicy na sygnały wabiące samca. Przypuszcza się natomiast, że neuron L2 *Acheta domesticus*, podobnie jak odkryty u *Teleogryllus oceanicus* neuron INT-1 przewodzący bodźce o wysokiej częstotliwości, może mieć znaczenie w fonotaksji ujemnej. Jak stwierdzono, leży ona u podstawy reakcji ucieczki przed drapieżnikiem wydającym dźwięki o wysokiej częstotliwości, czyli przed nietoperzem (ATKINS i współaut. 1992).



Ryc. 3 Cztery klasy neuronów słuchowych (WOHLERS i HUBER 1982, zmienione).

O — neuron omega (segmentalny);
A — neuron wysyłający akson do mózgu (wstępujący); D — neuron wysyłający akson do zwoju śródtułowiowego (zstępujący) T — neuron wysyłający jeden akson do mózgu i jeden do zwoju śródtułowiowego.

Ostatni z opisanych przez Stouta typ interneuronu L3 ma najniższy próg pobudzenia dla bodźca o częstotliwości nośnej 16 kHz i natężeniu 55–65 dB. Ponieważ jednak pobudzają go także dźwięki o częstotliwości 5 kHz i natężeniu 65–75 dB, odgrywa on istotną rolę w mechanizmie fonotaksji (ATKINS i współaut. 1992). Interesującą właściwością fizjologiczną interneuronu L3 jest to, że jego reakcja na kolejne sylaby w ćwierknięciu stopniowo się obniża. Liczba wyładowań iglicowych uwalnianych w odpowiedzi na trzecią sylabę w ćwierknięciu jest już o połowę mniejsza od liczby iglic wywołanych pierwszą sylabą. Spadek reakcji interneuronu L3 jest największy, gdy czas pomiędzy początkami kolejnych sylab wynosi 50 ms, czyli tyle samo co w dźwięku wabiącym, który jest najbardziej atrakcyjny dla samicy. Przypuszcza się, że działanie interneuronu L3 może odgrywać kluczową rolę w mechanizmie rozpoznawania przez samicę najatrakcyjniejszych dla niej dźwięków wabiących a tym samym w przebiegu zjawiska fonotaksji (HENLEY i współaut. 1992).

Zaklejenie woskiem narządu tympanalnego po jednej stronie ciała u samic *Gryllus bimaculatus* i *Gryllus campestris* powodowało, że neurony słuchowe w zwoju przedtułowiowym po tej stronie nie ulegały pobudzeniu. Samice z narządem tympanalnym czynnym tylko po jednej stronie ciała popełniały błędy. Polegały one na ustawianiu się samicy w kierunku źródła dźwięku bardziej stymulowaną stroną ciała. Takie ustawienie ciała musiało prowadzić do stałego zakrzywania się drogi przebywanej przez samicę (ang. circling), przy czym

zawsze strona ciała z zaklejonym narządem słuchu była zwrócona na zewnątrz kreślonego kręgu. Kołowanie było wynikiem próby zrównoważenia dźwięków dochodzących do narządów tympanalnych po obu stronach ciała. Późniejsze badania (KOHNE i współaut. 1992) wykazały, że szybkość kołowania była największa, jeśli okres międzysylabowy emitowanego dźwięku wabiącego wynosił 50 ms, czyli był najbardziej atrakcyjny dla samicy. Pomimo utrudnionej percepcji (a przez to błędnej lokalizacji źródła dźwięku) samica nadal mogła rozróżniać sygnały wabiące o najatrakcyjniejszym dla niej okresie międzysylabowym.

Podobne zmiany w orientacji w stosunku do źródła dźwięku obserwowano u samicy *Acheta domestica* po jednostronnym zabiciu interneuronów słuchowych promieniami lasera (fotoinaktywacja). Samica zawsze zwracała się w kierunku bodźca stroną bardziej stymulowaną. Natomiast fotoinaktywacja wyłączenie interneuronu L2 nie powodowała zaburzeń w reakcji fonotaktycznej samicy, co potwierdziło przypuszczenie, że ten interneuron nie odgrywa roli w fonotaksji dodatniej w kierunku źródła dźwięku wabiącego, charakterystycznego dla gatunku (ATKINS i współaut. 1992).

Na działanie mechanizmu fonotaksji ma wpływ jeszcze jeden bardzo istotny czynnik oddziałujący na układ nerwowy. Jest nim hormon juwenilny (JH III). Badania nad jego wpływem na fonotaksję przeprowadzono na opisanych wcześniej neuronach L1, L2 i L3 (STOUT i współaut. 1991, 1992).

WPLYW HORMONU JUWENILNEGO (JH III)

Hormon ten jest wytwarzany w gruczołach wydzielania wewnętrznego — *corpora allata* i wpływa na fizjologię rozwoju i rozrodu owadów (CYMBOROWSKI 1984a, b). Jak się okazało, u świerszczy wpływa on również na zachowanie rozrodcze odgrywając ważną rolę w mechanizmie fonotaksji. Stwierdzono, że szybkość biosyntezy JH III w *corpora allata* jest zmienna, zależy od wieku samicy i pociąga za sobą zmiany w jej receptywności na bodźce dźwiękowe (WALIKONIS i współaut. 1991) (ryc. 4).

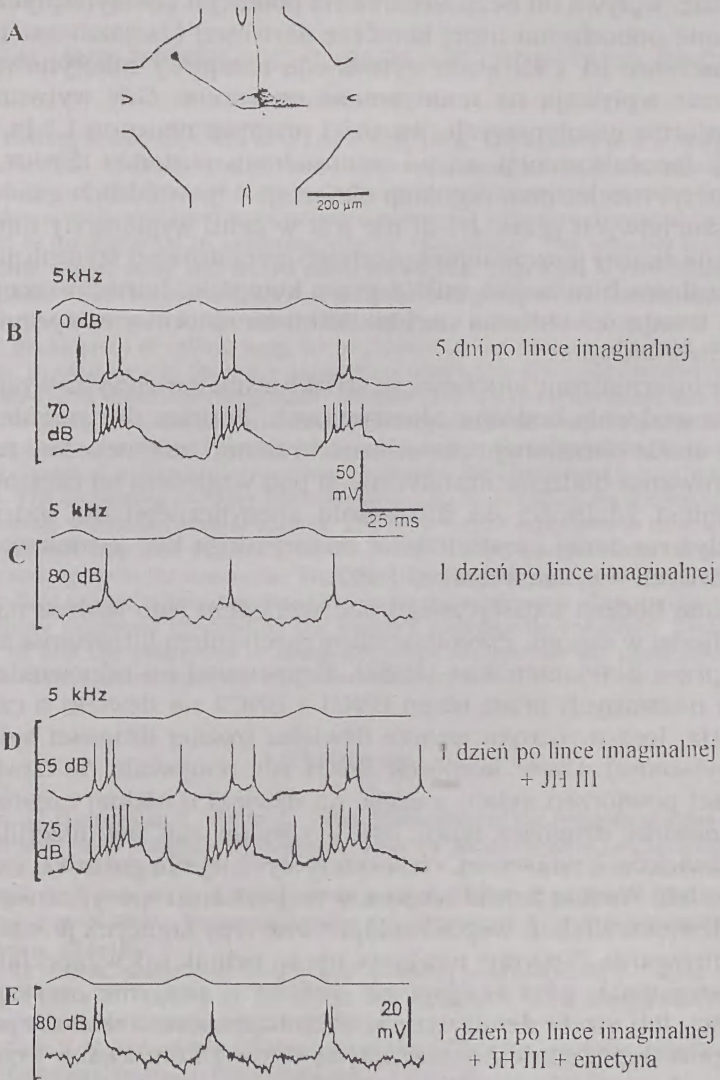
Wabiące sygnały dźwiękowe wywołują reakcję fonotaktyczną samicy dopiero z chwilą, gdy staną się bodźcami nadprogowymi. W pierwszym okresie życia jako owad dorosły samica nie wykazuje jeszcze maksimum wrażliwości na dźwięki. Bezpośrednio po ukończeniu linki do stadium owada dorosłego (linki imaginalnej) reaguje ona dopiero wtedy, gdy natężenie bodźca akustycznego przekroczy 85 dB. Jednak już po upływie od dwóch do czterech dni jej wrażliwość na dźwięki wydawane przez samca wzrasta, tak że wartość bodźca nadprogowego wynosi jedynie 55 dB lub nawet 45 dB. Zauważono, że w tym samym czasie zmienia się również szybkość biosyntezy JH III w *corpora allata*. Stężenie tego hormonu stopniowo wzrasta i osiąga najwyższy poziom właśnie w czwartym dniu po lince imaginalnej (WALIKONIS i współaut. 1991).

Iniekcja JH III do odwłoka samicy w dniu, w którym przeszła ostatnią linkę zwiększa jej wrażliwość na bodźce dźwiękowe. Wtedy już po upływie 12–18 godzin zaczyna reagować na dźwięki o natężeniu o 25 dB niższym od dźwięków, które wywołują reakcję fonotaktyczną bez podawania hormonu (ryc. 4D). Jeśli podać hormon bezpośrednio na powierzchnię zwoju przedtułowiowego, przyspieszenie

reakcji jest jeszcze większe, tak że samica reaguje już po upływie 2 godzin a wartość progowa dźwięku obniża się o 30 dB lub więcej. Powyższe zmiany w reakcji samicy pod wpływem działania hormonu juwenilnego obserwuje się jednak tylko wtedy, gdy jego iniekcja dotyczy zwoju przedtułowiowego, gdzie znajdują się interneurony słuchowe. Jeśli wykonać iniekcję do zwoju śródtułowiowego, nie można zaobserwować żadnych zmian wrażliwości samicy na dźwięki wabiące (STOUT i współaut. 1992).

Badając wpływ JH III także na interneuron L3, WALIKONIS (1991) postawił hipotezę, że stopniowe obniżanie się poziomu hormonu juwenilnego w hemolimfie po upływie 4–5 dni od linki imaginalnej, czyli po osiągnięciu przez niego wartości maksymalnej może być odpowiedzialne za zmniejszanie się z wiekiem selektywności samicy w stosunku do dźwięków o najbardziej atrakcyjnej długości okresu międzysylabowego (SP). Za tą hipotezą przemawiają dane, według których stare (28-dniowe) samice to znaczy takie, które już utraciły selektywność w stosunku do SP, po podaniu JH III odzyskują ją ponownie, reagując tak samo jak osobniki młode (4–5 dniowe formy imago). Prawdopodobnie spadek selektywności z wiekiem jest spowodowany zmianami w reakcji interneuronu L3 na pierwszą sylabę w ćwierknięciu. Natomiast reakcja tego interneuronu na trzecią sylabę jest bardzo podobna zarówno u samic młodych, jak i starych (HENLEY i współaut. 1992). Sądzi się więc, że hormon juwenilny poprzez wpływ na interneuron L3 przynajmniej częściowo reguluje selektywność samicy w stosunku do bodźców akustycznych o różnych okresach międzysylabowych.

Wpływ hormonu juwenilnego na wartości progowe neuronów słuchowych może być zablokowany. Osiągnąć to można stosując bloker transkrypcji, *a-amanitynę*, lub bloker translacji, emetynę (blokery transkrypcji i translacji u mięczaka *Aplysia* sp. MONTAROLO i współaut. 1986). Gdy do zwoju przedtułowiowego podaje się równocześnie hormon i bloker, wtedy bloker znosi działanie hormonu, tak że nie wywołuje on zmian w fonotaksji (rys. 3E). Gdy mikroiniekcja dotyczy tylko jednej strony zwoju, działanie hormonu bądź blokera obserwuje się po stronie kontralateralnej w stosunku do miejsca iniekcji. JH III nie wywiera więc wpływu na procesy zachodzące w dendrytach, lecz na procesy zachodzące w ciałach neuronów, które, tak jak wcześniej powiedziano, są rozmieszczone po przeciwległej stronie zwoju przedtułowiowego. Przypuszczalnie hormon wpływa na ekspresję odpowiednich genów w interneuronie (STOUT i współaut. 1991, 1992). Bodźce hormonalne zwykle są czynnikiem regulującym procesy ekspresji genów w różnych typach komórek zwierzęcych. Hormon po połączeniu się z białkiem receptorowym tworzy kompleks białko-hormon, który przyłącza się do miejsc akceptorowych w chromatynie chromosomów i aktywuje określony odcinek genu. Powoduje przez to wzrost produkcji określonych rodzajów mRNA i kodowanych przez mRNA białek (GAJEWSKI 1987). Za podobnym wpływem JH III na komórki interneuronów słuchowych przemawia fakt, że w zwoju przedtułowym odkryto białka wiążące hormon juwenilny (jego przypuszczalne receptory). STOUT i jego współpracownicy (1991) natomiast, używając genu opisanego u szarańczy dla receptora *a-L1-nikotynowego*, znaleźli komplementarne odcinki mRNA dla *a-L1-podobnego-nikotynowego* receptora u *Acheta domesticus*. Receptor nikotynowy jest receptorem błonowym (neuroreceptorem) zaangażowanym w przekaznictwo synaptyczne. Po uaktywnieniu przez neuroprzekaznik,



Ryc. 4. Zapis wyładowań iglicowych w neuronie L1 samicy *Acheta domestica* w odpowiedzi na sztucznie generowane dźwięki wabiące o różnym natężeniu i częstotliwości nośnej 5 kHz. Kształt linii nad każdym zapisem aktywności neuronu obrazuje kolejne sylaby w ćwierknięciu (STOUT i współaut. 1991, zmienione).

A — Położenie interneuronu L1 w zwoju przedtułowiowym. B — Typowy obraz aktywności interneuronu samicy, która przeszła linkę imaginalną 5 dni wcześniej i gdy bodźcem jest dźwięk o natężeniu 70 dB. C — Minimalna reakcja neuronu samicy, która przeszła linkę imaginalną w dniu poprzednim, na dźwięk o natężeniu 80 dB. D — Wpływ JH III na aktywność neuronu samicy, która poprzedniego dnia przeszła linkę imaginalną. Bodźcem nadprogowym jest już dźwięk o natężeniu 55 dB. Dźwięk o natężeniu 75 dB wywołuje znacznie intensywniejszą reakcję neuronu (liczba iglic generowanych w odpowiedzi na sylabę dźwięku jest większa). E — Jednoczesne podanie JH III i blokera translacji emetyny u samicy, która w dniu poprzednim przeszła linkę imaginalną. Widoczny jest wpływ blokera, który znosi obserwowane wcześniej (D) działanie JH III.

acetylocholinę, wpływa on bezpośrednio na potencjał postsynaptyczny, czyli na przekazywanie pobudzenia innej komórce nerwowej (JANISZEWSKI 1993). Interneurony słuchowe L1 i L3 stale wytwarzają receptory nikotynowe, a zmiany w ich syntezie wpływają na reaktywność neuronów. Gdy wytwarzanych jest więcej receptorów nikotynowych, wartości progowe neuronu L1 (a tym samym próg reakcji fonotaktycznej), są na minimalnym poziomie (STOUT i współaut. 1992). Niestety, mechanizm regulacji ekspresji odpowiednich genów w ciałach neuronów słuchowych przez JH III nie jest w pełni wyjaśniony między innymi dlatego, że nie znamy jeszcze molekularnego mechanizmu stymulującego transkrypcję określonych rodzajów mRNA przez kompleks hormon-receptor. W dalszym ciągu trwają też badania nad białkami receptorowymi specyficznymi dla hormonu juvenilnego.

Opisane interneurony słuchowe są strukturami nerwowymi wyspecjalizowanymi do przewodzenia bodźców akustycznych. Poprzez dostrojenie do odbioru dźwięków o ściśle określonej częstotliwości nośnej interneurony te mają zdolność do filtrowania bodźców akustycznych pod względem tej częstotliwości. Nie mają natomiast zdolności do filtrowania specyficznego dla gatunku wzoru dźwięku, gdyż na danej częstotliwości nośnej mogą być jednakowo kodowane dźwięki o różnych wzorcach (EWING 1989).

Filtrowanie bodźca akustycznego pod względem jego wzorca najprawdopodobniej zachodzi w mózgu. Przypuszczalny mechanizm filtrowania został zaproponowany przez SCHILDBERGERA (1985). Rejestrował on odpowiedzi neuronów mózgowych nazwanych przez niego BNC1 i BNC2 na dźwięki o częstotliwości nośnej 5 kHz, lecz o różnym wzorze dźwięku (różnej długości sylab i przerw pomiędzy sylabami). Część komórek BNC1 nie reagowała na dźwięki o dużej częstotliwości powtórzeń sylab, a część na dźwięki o niskiej częstotliwości powtórzeń. Komórki drugiego typu, BNC2 ulegały zaś pobudzeniu tylko pod wpływem dźwięków o właściwej, charakterystycznej dla gatunku częstotliwości powtórzeń sylab. Według Schildbergera, w rozpoznaniu specyficznego dla gatunku wzorca dźwięku właśnie współdziałają różne typy komórek posiadające różne zdolności filtrowania. Neurony mózgowie nie są jednak tak wyspecjalizowane jak neurony wstępne, gdyż reagują na dźwięki o znacznie szerszym zakresie częstotliwości. Ich strefy dendrytyczne obejmują często tak duże powierzchnie mózgu, że prawdopodobnie kontaktują się także z komórkami przewodzącymi bodźce z innych narządów zmysłu, na przykład wzroku. Umożliwia to integrację informacji dochodzącej do mózgu z receptorów różnych narządów zmysłów (EWING 1989). Po przetworzeniu przez neurony mózgowie jest ona następnie przesyłana do neuronów zstępujących (rys. 2), skąd dociera do mięśni tułowia.

Choć wiele wiemy już na temat struktur nerwowych, biorących udział w reakcji fonotaktycznej, większość naszej wiedzy dotyczy głównie lokalizacji i morfologii neuronów słuchowych. Natomiast wzajemne powiązania pomiędzy neuronami, tworzącymi złożoną sieć połączeń, są znacznie gorzej poznane. Nie można też stwierdzić, czy zidentyfikowano już wszystkie elementy nerwowe biorące udział w mechanizmie fonotaksji. Prawdopodobnie istnieją jeszcze inne, które przypuszczalnie modulują całość zachowania. Dalsze badania z wykorzystaniem technik mikrochirurgicznych i biotechnicznych z pewnością pozwolą nam lepiej zrozumieć działanie mechanizmu fonotaksji u owadów.

BEHAVIOURAL AND PHYSIOLOGICAL BASIS OF PHONOTAXIS IN CRICKETS

Summary

The way of finding sexual partners in crickets (*Gryllidae*, *Orthoptera*) is a striking example of acoustic communication. Cricket males possess highly specialised sound production structures on their forewings (tegmina) which enable them to generate sounds attracting receptive females. These sounds are species-specific and have more or less stereotyped structure (temporal pattern, carrier frequency) which is fundamental in achieving species recognition. The sexually receptive female recognises airborne calling song and tracks down its source. This kind of directional reaction is called the phonotaxis. The behavioural context of phonotaxis is generally well understood. Especially, a lot of attention has been paid to the role of the song as a sexual isolation factor. Experiments revealed that all parameters of calling song are important in the process of sound recognition by females. However, in each species there are parameters which play the most decisive role in species recognition (the so-called "essential recognition" parameters). On the other hand, the neurophysiological basis of processing the information in the carrier frequency and temporal pattern which allows a female to locate a calling male, and identify it as a conspecific one, is beginning to come into focus. There are several classes of auditory interneurons involved in the phonotaxis in prothoracic ganglion and in the brain. The ascending auditory interneurons and their calling song encoding properties have been extensively studied in several species. The most recent experiments have also described the influence of juvenile hormone III (JH III) on the female cricket's phonotactic threshold and the threshold of ascending auditory neurons. Their results suggest that JH III might regulate the phonotactic threshold by controlling directly or indirectly the expression of appropriate genes in the prothoracic auditory neurons involved in the female's phonotactic response. Even though the influence of JH III and the properties of many neurons involved in the phonotaxis have been described, their complex interactions are still to be discovered.

LITERATURA

- ATKINS G., HENLEY J., HANDYSIDES R., STOUT J., 1992. *Evaluation of the behavioral roles of ascending auditory interneurons in calling song phonotaxis by the female cricket (Acheta domesticus)*. J. Comp. Physiol. A, 170, 363-372.
- BARBACKA-SUROWIAK G., SUROWIAK J., 1993. *Generowanie dźwięków u owadów*. [W:] *Neurofizjologia porównawcza*. JANISZEWSKI L., BARBACKA-SUROWIAK G., SUROWIAK J. (red.) Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, 179-180.
- BENNET-CLARK H. C., 1989. *Songs and the physics of sound production*. [W:] *Cricket behavior and neurobiology*. HUBER F., MOORE T. E., LOHER W., Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca and London, 227-261.
- CYMBOROWSKI B., 1984a. *Hormonalna regulacja wzrostu i metamorfozy owadów*. [W:] *Endokrynologia owadów*. B. CYMBOROWSKI (red.), PWN, Warszawa, 120-126.
- CYMBOROWSKI B., 1984b. *Hormonalna regulacja rozmnażania się owadów*. [W:] *Endokrynologia owadów*. B. CYMBOROWSKI (red.), PWN, Warszawa, 148-156.
- DOHERTY J. A., 1985B. *Temperature coupling and trade-off phenomena in the acoustic communication system of the cricket, Gryllus bimaculatus (Orthoptera, Gryllidae)*. J. Comp. Physiol. A Sens. Neural Behav. Physiol. 156, 787-801.
- EWING A. W., 1989. *Intraspecific acoustic communication: calling songs*. [W:] *Arthropod bioacoustics*. A. W. EWING (red.), The Alden Press Ltd, London and Oxford, Great Britain, 143-173.
- EWING A. W., 1989. *Neuroethology of sound reception*. [W:] *Arthropod bioacoustics*. A. W. EWING (red.), The Alden Press Ltd, London and Oxford, Great Britain, 84-93.
- GAJEWSKI W., 1987. *Regulacja hormonalna przy różnicowaniu komórek*. [W:] *Genetyka ogólna i molekularna*. W. GAJEWSKI (red.), PWN, Warszawa, 371-373.
- HENLEY J., GREENWOOD J., STOUT J., ATKINS G., 1992. *Age-corelated 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.
- HILL K. G., 1974. *Carrier frequency as a factor in phonotactic behavior of female crickets Telleogryllus commodus*. J. Comp. Physiol. 93, 7-18.

- HUBER F., 1970. *Nervöse Grundlagen der akustischen Kommunikation bei Insekten*. Rheinisch-Westfäl. Akad. Wiss. Nat. Ing. Wirtschaftswiss. Votr. 205, 41–84.
- JANISZEWSKI L., 1993. *Receptory bionowe*. [W:] *Neurofizjologia porównawcza*. JANISZEWSKI L., BARBACKA SUROWIAK G., SUROWIAK J. (red.), Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, 38–43.
- KOHNE R., ATKINS S., STOUT J., ATKINS G., 1992. *Enhanced calling song syllable period discrimination during one-eared phonotaxis by the female cricket (Acheta domesticus)*. J. Comp. Physiol. A, 170, 357–362.
- LOHER W., 1989. *Temporal organization of reproductive behavior*. [W:] *Cricket behavior and neurobiology*. HUBER F., MOORE T. E., LOHER W. (red.), Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca and London, 83–113.
- MICHELSSEN A., LARSEN O. N., 1985. *Hearing and Sound*. [W:] *Comprehensive insect physiology biochemistry and pharmacology*. KERKUT G. A., GILBERT L. I. (red.), Pergamon Press Ltd., Oxford, 6, 495–556.
- MONTAROLO G., GOELET P., CASTELLUCCI V., MORGAN J., KANDEL E., SCHACHER S., 1986. *A critical period for macromolecular synthesis in long-term heterosynaptic facilitation in Aplysia*. Science, 234, 1249–1254.
- POPOV A. V., SHUVALOV V. F., 1977. *Phonotactic behaviour of crickets*. J. Comp. Physiol. A Sens. Neural Behav. Physiol. 119, 111–126.
- SCHILDBERGER K., 1985. *Recognition of temporal patterns by identified auditory neurons in the cricket brain*. [W:] *Acoustic and vibrational communication in insects*. K. KALMRING, N. ELSNER, P. PAREY (red.), Hamburg, 41–49.
- STOUT J., DEHAAN C., MCGHEE R., 1983. *Attractiveness of the male Acheta domesticus calling song to females. I. Dependence on each of the calling song features*. J. Comp. Physiol. 153, 509–521.
- STOUT J., MCGHEE R., 1988. *Attractiveness of the male Acheta domesticus calling song to females. II. The relative importance of syllable period, intensity and chirp rate*. J. Comp. Physiol. A, 164, 277–287.
- 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., STRUMBER 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. I. (red.), Institut National Recherche Agronomique, Paris, 265–283.
- WALIKONIS 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.
- WEBER T., THORSON J., 1989. *Phonotactic behavior of walking crickets*. [W:] *Cricket behavior and neurobiology*. HUBER F., MOORE T. E., LOHER W. (red.), Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca and London, 83–113.
- WOHLERS D. W., HUBER F., 1982. *Processing of sound signals by six types of neurons in the prothoracic ganglion of the cricket Gryllus campestris L.* J. Comp. Physiol. 146, 161–173.
- ZARETSKY M. D., 1972. *Specificity of the calling song and short term changes in the phonotactic response by female crickets*. J. Comp. Physiol. 79, 153–172.

KATARZYNA TAJCHERT, JANUSZ BŁASZCZYK, KAZIMIERZ ZIELIŃSKI

*Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN**Pasteura 3, 02-093 Warszawa*

ODRUCH WZDRYgniĘCIA

WSTĘP

Charakterystyczną cechą organizmów żywych jest ciągła wymiana informacji z otoczeniem. Proces wymiany jest tym bardziej rozbudowany, im bardziej jest złożony organizm. W rezultacie u człowieka wymiana ta osiąga już takie rozmiary, że tworzy ona nową jakość określaną mianem metabolizmu informacyjnego (KEPIŃSKI 1974).

Wymiana informacji z otoczeniem ma charakter dwukierunkowy. Poprzez rozbudowany system wejść sensorycznych docierają do układu nerwowego zwierzęcia olbrzymie ilości informacji pochodzących zarówno z wnętrza ciała, jak i z otoczenia. Docierające do organizmu bodźce są analizowane pod względem ich znaczenia biologicznego. Informują one zwierzę między innymi o źródłach pokarmu, o zagrożeniach atakiem ze strony innych osobników, o obecności partnera seksualnego oraz o wszelkich zmianach środowiska. Zwrotnie zwierzę przekazuje wiele informacji do otoczenia.

Nie licząc naturalnych okresowych zmian, środowisko w dłuższej perspektywie zmienia się dość wolno. Taka stabilność środowiska zewnętrznego powoduje, że w oparciu o informacje docierające z otoczenia u ssaków jest wytwarzany specyficzny wzorzec środowiska. Przykładem jest reprezentacja przestrzenna środowiska znajdująca się u małp w obszarze tylnej kory ciemieniowej (STEIN 1992). Reprezentacja ta jest egocentryczna, to znaczy opiera się o układ odniesienia, w którego centrum znajduje się osobnik, który ją wytwarza. Neuronalna reprezentacja środowiska jest istotnym dla życia układem odniesienia wykorzystywanym do kontroli zachowania zwierzęcia. W zależności od niej jest selekcjonowana i oceniana informacja docierająca poprzez wejścia sensoryczne. Z olbrzymiej ilości informacji docierających do mózgu wybierane są te o istotnym znaczeniu biologicznym. Na tej podstawie są uruchamiane złożone reakcje organizmu.

Każda zmiana struktury środowiska w wyniku pojawienia się w nim nowych elementów niesie ze sobą potencjalne zagrożenie i wymaga jakościowej oceny nowego wzorca bodźców. Dlatego zmiana wzorca informacji sensorycznej wywołuje wyraźną reakcję organizmu. Jeśli pojawiająca się zmiana jest bez znaczenia dla danego osobnika, to wewnętrzna reprezentacja środowiska może zostać

uzupełniona o nowy element a związany z nią bodziec przestaje wpływać na zachowanie organizmu. Takie zniesienie lub zmniejszenie reakcji organizmu na określony bodziec nazywamy habituacją (DAVIS i FILE 1984, ZIELIŃSKI 1993).

Pojawienie się nowych, istotnych biologicznie bodźców wpływa na zmianę zachowania zwierzęcia. W konsekwencji następuje zwiększenie prawdopodobieństwa określonej reakcji organizmu lub zwiększenie intensywności odpowiedzi na ten bodziec. Taki proces zwiększenia efektywności bodźca określa się mianem uwrażliwienia, czyli sensytyzacji (DAVIS 1974, ZIELIŃSKI 1993).

Nowe, nieoczekiwane bodźce wywołują zawsze w organizmie silną uogólnioną reakcję, nazywaną reakcją orientacyjną (PAVLOV 1927). W trakcie doświadczeń nad odruchami warunkowymi u psów Pawłow zauważył, że każdorazowe pojawienie się nowego bodźca zakłócało wykonywanie zadania doświadczalnego, wywołując charakterystyczne zmiany w zachowaniu zwierzęcia. Reakcja taka wiąże się z zespołem objawów wegetatywnych i somatycznych (SOKOŁOW 1963). Wśród reakcji wegetatywnych dominują zmiany czynności układu krążenia (wzrost tętna i ciśnienia krwi), układu oddechowego, zmiany czynności bioelektrycznej mózgu w postaci reakcji wzbudzenia oraz rozszerzenie źrenic. Natomiast w obrazie zmian somatycznych obserwujemy szereg złożonych objawów, takich jak wzrost napięcia mięśniowego oraz otwarcie oczu, węszenie, zwrócenie głowy w kierunku bodźca, nasłuchiwanie i inne.

Szczególną grupę bodźców stanowią sygnały o dużym natężeniu. Ich intensywność może świadczyć o bezpośrednim zagrożeniu życia zwierzęcia. Dlatego bodźce takie jak błysk, huk czy niespodziewany dotyk wywołują odruch orientacyjny poprzedzony charakterystyczną reakcją ruchową. W wyniku krótkotrwałego pobudzenia mięśni — zginaczy pojawia się przykurcz całego ciała, określany jako wzdrygnięcie. Dlatego tę ruchową reakcję organizmu na silny bodziec nazwano odruchem wzdrygnięcia (ang. startle reflex) (DAVIS i FILE 1984). Reakcja wzdrygnięcia występuje u większości gatunków kręgowców. Jej wielkość zależy od cech osobniczych, od poziomu lęku, uwagi, stresu, progów czułości odpowiednich wejść sensorycznych oraz charakteru bodźca (DAVIS i SOLLBERGER 1971). Łatwość pomiaru odpowiedzi ruchowej spowodowała, że reakcja wzdrygnięcia jest wykorzystywana w badaniach metabolizmu informacyjnego, a w szczególności poziomu lęku, zjawisk habituacji i sensytyzacji oraz wpływu środków farmakologicznych na te zjawiska.

ODRUCH WZDRYGNIECIA NA BODZIEC AKUSTYCZNY

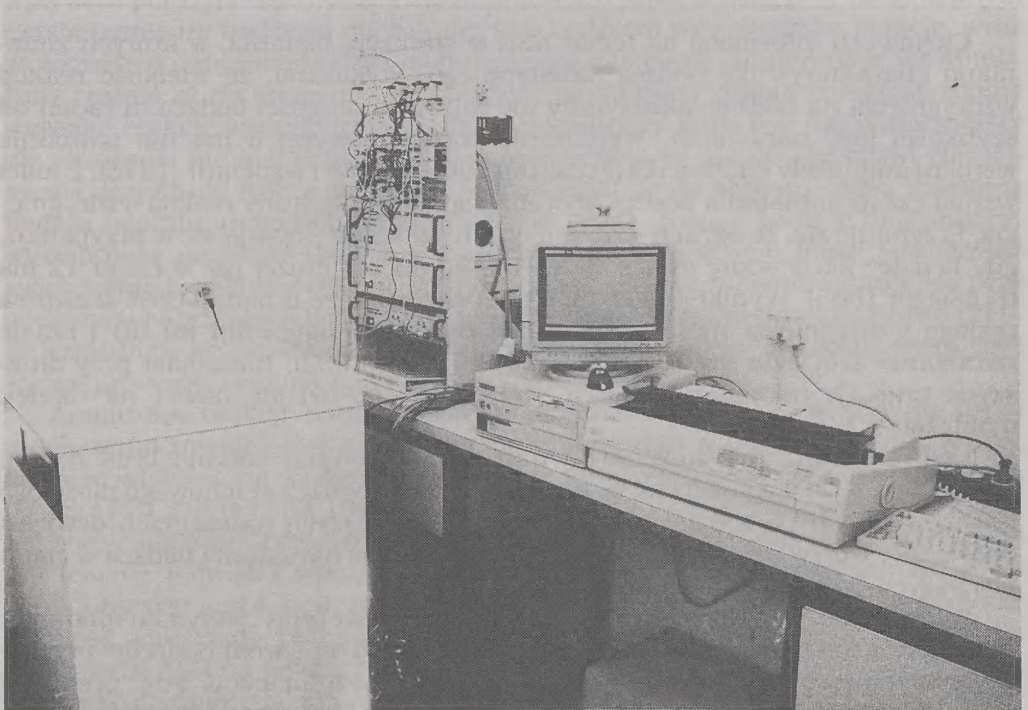
Odruch wzdrygnięcia stanowi odpowiedź zwierzęcia na silny bodziec świetlny, dotykowy lub dźwiękowy. W tym ostatnim przypadku mówimy o tak zwanym akustycznym odruchu wzdrygnięcia (ang. acoustic startle reflex, ASR). Różne gatunki zwierząt wykazują odmienną wrażliwość na cechy bodźca. Na przykład gryzonie łatwiej reagują na bodźce dźwiękowe, natomiast ptaki są bardziej podatne na bodźce świetlne (HOFFMAN i ISON 1980).

Typową miarą reaktywności zwierzęcia na dany bodziec jest czas utajenia, czyli okres pomiędzy momentem podania bodźca a pojawieniem się reakcji. Czas utajenia, nazywany również latencją reakcji wzdrygnięcia, jest różny w zależno-

ści od gatunku zwierzęcia. U szczurów czas utajenia ASR wynosi około 10 ms (ISON i współaut. 1973) a u gołębi czas ten osiąga 20 ms (STITT i współaut. 1976). U człowieka latencja reakcji wzdrygnięcia mierzona mrugnięciem powieki sięga 40 ms (PEAK 1931).

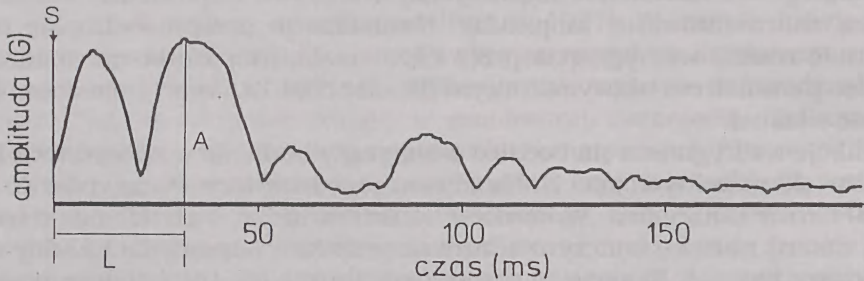
Innym parametrem opisującym odruch wzdrygnięcia jest amplituda odpowiedzi. W wyniku krótkotrwałego skurczu mięśni wzrasta chwilowy nacisk kończyn zwierzęcia na podłoże. Maksimum tego nacisku określa amplitudę wzdrygnięcia. Amplituda reakcji zależy między innymi od siły mięśni oraz masy ciała, dlatego w badaniach ontogenetycznych wielkość odpowiedzi określa się za pomocą znormalizowanej amplitudy. Normalizację przeprowadza się dzieląc amplitudę reakcji wzdrygnięcia przez ciężar ciała. Amplituda znormalizowana jest więc parametrem bezwymiarowym (BŁASZCZYK i TAJCHERT, nie opublikowane dane własne).

Reakcję wzdrygnięcia na bodziec akustyczny bada się w specjalnych komorach dźwiękoszczelnych (fot. 1). Na zdjęciu przedstawiono stanowisko do badania ASR firmy Coulbourn. W komorze są umieszczone 4 platformy, które rejestrują zmiany nacisku kończyn szczura na podłoże w odpowiedzi na silny sygnał akustyczny (rys. 1). Reakcję tę rozpoczyna skurcz mięśni zginaczy przednich kończyn pojawiający się u szczura po 6 ms od momentu podania bodźca dźwiękowego. Po kolejnych 1-2 ms pojawia się aktywność mięśni tylnych kończyn (ISON i współaut. 1973, SZABO 1965, HOFFMAN i SEARLE 1968, MARSH i współaut. 1973). Reakcja wzdrygnięcia jest krótkotrwała i u większości gatun-



Fot. 1. Stanowisko do badania reakcji wzdrygnięcia na bodziec akustyczny.

ków jej całkowity czas trwania nie przekracza 80–500 ms (SEAMAN i współaut. 1994). Szybkość pojawiania się odpowiedzi oraz jej przejściowy charakter świadczą o tym, że ASR jest odruchem o stosunkowo krótkiej pętli, zawierającej jedynie kilka synaps. Niezwykle krótki czas utajenia reakcji pozwala na oszacowanie, że pomiędzy jądrem ślimakowym, rozpoczynającym łuk odruchowy ASR, a odpowiednią grupą neuronów ruchowych (motoneuronów) rdzenia kręgowego znajduje się jedna lub najwyżej dwie synapsy nerwowe (ISON i współaut. 1973, SZABO 1965).



Rys. 1. Przykładowy zapis zmian amplitudy reakcji wzdrygnięcia u szczura mierzonej zmianą nacisku na podłoże.

Na rysunku zaznaczono najważniejsze parametry analizowane w badaniach ASR: S — moment podania bodźca dźwiękowego, L — czas utajenia (latencja), A — amplituda odpowiedzi.

Ciekawych informacji na temat ASR dostarczyły badania, w których zmieniano charakterystykę bodźca akustycznego. Wykazano, że wielkość reakcji wzdrygnięcia na bodziec akustyczny nie zależy od długości bodźca, a raczej od szybkości jego narastania. Wydłużenie bodźca powyżej 6 ms nie powoduje wzrostu amplitudy odpowiedzi (FLESHLER 1965, MARSH i współaut. 1973). Z kolei wzrost czasu narastania bodźca wywołuje spadek amplitudy reakcji wzdrygnięcia. Przyjmuje się, że odruch wzdrygnięcia u szczurów pojawia się w przypadku, gdy bodziec akustyczny osiąga natężenie 90 dB nie dłużej niż w ciągu 12 ms (FLESHLER 1965). Wyniki nowszych badań sugerują, że u ponad 65% szczurów reakcję wzdrygnięcia może wywołać już bodziec o natężeniu 80 dB i czasie narastania krótszym niż 12 ms (CHABOT i TAYLOR 1992). Natomiast przy dłuższych czasach narastania bodźca reakcja nie pojawi się nawet na dźwięk o natężeniu 140 dB.

Doświadczenia prowadzone na ludziach, u których badano czas reakcji mrugnięcia powieką sugerują, że wartość progowa bodźca słuchowego może być jeszcze niższa (BLUMENTHAL i GOODE 1991). Przy dużych natężeniach dźwięku największy wpływ na amplitudę reakcji ma szybkość narastania bodźca w ciągu pierwszych 0,25 ms (MARSH i współaut. 1973).

Wzdrygnięcie, początkowo uważane za odpowiedź typu „wszystko albo nic”, jest reakcją modyfikowalną. Ulega ona zmianie pod wpływem bodźców przygotowawczych (ostrzegawczych, zwanych również modulującymi, ang. prepulse) poprzedzających pojawienie się właściwego bodźca (REIJMERS i PEETERS 1994). Zmniejszenie amplitudy odpowiedzi wzdrygnięcia u szczurów występuje pod

wpływem bodźców ostrzegawczych o różnej modalności: dźwiękowych (HOFFMAN i SEARLE 1968), wzrokowych (BUCKLAND i współaut. 1969) oraz dotykowych (PINCKNEY 1976). Zmiany amplitudy oraz zmiany latencji wzdrygnięcia wywołane bodźcami modulującymi są od siebie niezależne (HOFFMAN i ISON 1980). Autorzy ci stwierdzili, że obniżenie amplitudy reakcji wzdrygnięcia wywoływane przez bodziec modulujący nie zależy od intensywności bodźca wywołującego reakcję. Zmniejszenie amplitudy reakcji ma miejsce przy zastosowaniu bodźca przygotowawczego około 100 ms przed bodźcem wywołującym odruch wzdrygnięcia. Czas utajenia reakcji wzdrygnięcia ulega skróceniu na skutek działania bodźca ostrzegawczego, pojawiającego się na kilka (zwykle mniej niż 10) milisekund przed bodźcem wywołującym reakcję. Taki sam efekt działania bodźców przygotowawczych zaobserwowano u różnych gatunków zwierząt, w tym i u człowieka (HOFFMAN i ISON 1980).

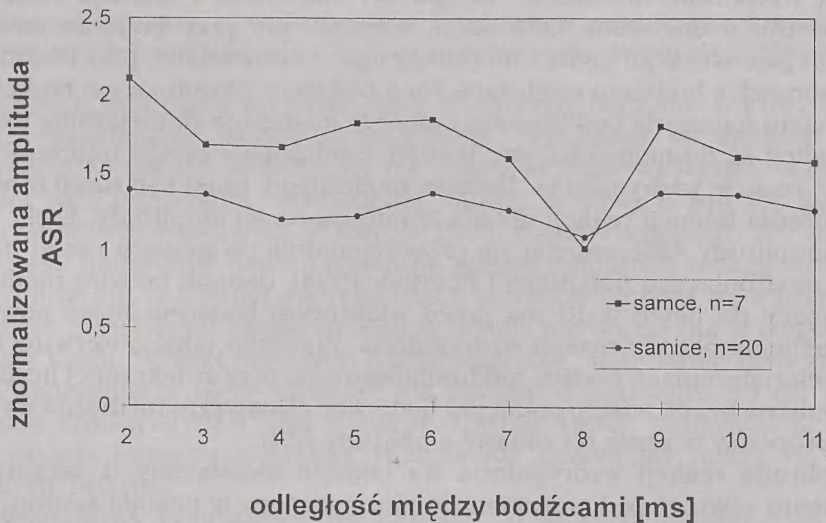
W wielu pracach (patrz HOFFMAN i ISON 1980) autorzy potwierdzają fakt, że dla szczurów maksymalne skrócenie latencji reakcji uzyskuje się działając bodźcem modulującym, niezależnie od jego modalności, na 4 milisekundy przed bodźcem wywołującym reakcję, a maksymalne zmniejszenie amplitudy (o około 50%) — na 30 do 80 ms (HOFFMAN i ISON 1980). Za pomocą dwóch bodźców modulujących można zmniejszyć zarówno amplitudę, jak i skrócić latencję tej samej reakcji wzdrygnięcia. Efekty działania podwójnych bodźców modulujących są wzajemnie niezależne, to znaczy, amplituda i latencja ASR ulegną zmniejszeniu o dokładnie taką samą wartość, jak przy badaniu zmian pod wpływem pojedynczego bodźca modulującego. Jednocześnie, przy niezmiennym czasie pomiędzy bodźcem modulującym a bodźcem wywołującym reakcję, wraz ze wzrostem natężenia bodźca modulującego następuje zmniejszanie się amplitudy reakcji aż do momentu, gdy bodziec modulujący osiąga natężenie zdolne wywołać reakcję wzdrygnięcia. Bodziec modulujący musi być nieco mocniejszy dla skrócenia latencji reakcji niż dla zmniejszenia jej amplitudy. Efekt zmniejszenia amplitudy ASR zmienia się proporcjonalnie do wzrostu czasu działania bodźca modulującego (REIJMERS i PEETERS 1994). Jednak bodziec modulujący, występujący na około 0–10 ms przed właściwym bodźcem może powodować zwiększenie amplitudy reakcji wzdrygnięcia. Zjawisko takie obserwuje się przy większych natężeniach bodźca modulującego oraz przy zwiększonej liczbie prób. Ze względu na krótki odstęp pomiędzy bodźcami akustycznymi można wykluczyć wpływ procesów uczenia na zmiany amplitudy ASR.

Amplituda reakcji wzdrygnięcia na bodziec akustyczny u szczura ulega zwiększeniu również pod wpływem tła akustycznego w postaci szumu. Wzrost jest tym większy, im wyższe jest natężenie szumu i dłuższy jego czas działania (DAVIS 1974, DAVIS i FILE 1984). Amplituda reakcji wzdrygnięcia wzrasta w ciągu pierwszych 30 minut działania tła. Dalsze wydłużenie działania tła akustycznego ma jedynie niewielki wpływ na zwiększenie amplitudy odpowiedzi. Efekt tła zanika bardzo szybko po przerwaniu szumu i już mniej więcej po kwadransie wielkość amplitudy odpowiedzi wraca do poziomu charakterystycznego dla odpowiedzi ASR na tle cisy (DAVIS 1974).

Krótkie zaniki tła akustycznego są odbierane przez zwierzę jako bodźce modulujące i mogą obniżać ASR zależnie od swojej długości oraz odstępu czasu pomiędzy bodźcami (LEITNER i współaut. 1993). Amplitudę odpowiedzi wyraźnie

redukują przerwy w szumie o długości co najmniej 2 ms. Wynika to z fizjologicznych mechanizmów aktywności komórek nerwowych drogi słuchowej (MARSH i współaut. 1973). Mianowicie, pod wpływem szumu w komórkach drogi słuchowej powstają potencjały czynnościowe. Po wygenerowaniu potencjału czynnościowego w neuronie następuje okres całkowitej niewrażliwości, a następnie okres obniżonej pobudliwości na kolejne bodźce. Okresy te, trwające około 1 ms każdy, nazywane są odpowiednio: czasem refrakcji bezwzględnej oraz czasem refrakcji względnej. Dlatego włączenie szumu po przerwie krótszej niż okres refrakcji tych komórek nie wywołuje żadnej odpowiedzi tych komórek a co za tym idzie, ASR, lub wywołuje odpowiedź zmniejszoną (MARSH i współaut. 1973).

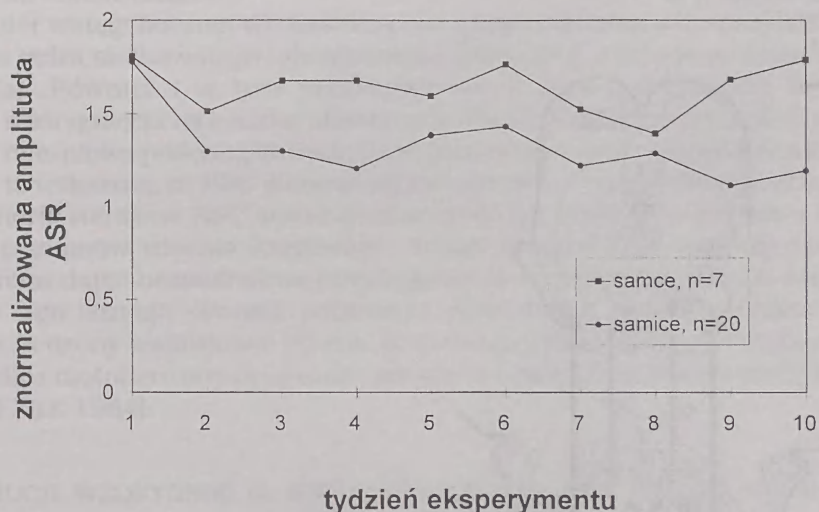
Zmniejszenie ASR może następować również w wyniku powtórzenia tego samego bodźca. Jeśli kolejny bodziec akustyczny pojawi się po czasie krótszym niż 0,5 do 10 sekund, kolejna odpowiedź będzie miała niższą amplitudę. Nie jest to jednak zależność liniowa. Wyniki, jakie otrzymano w badaniach nad odruchem wzdrzygnięcia u młodych szczurów pokazały, że dla krótkich odległości pomiędzy impulsami obserwuje się wzrost amplitudy ASR (BŁASZCZYK i TAJCHERT, nie opublikowane dane własne). Stosując pary identycznych bodźców akustycznych o odstępie zmieniającym się w zakresie od 0 do 11 ms stwierdzono, że amplituda ASR przy odległości między impulsami rzędu 8 ms jest istotnie mniejsza niż przy innych interwałach (rys. 2).



Rys. 2. Wartości amplitudy ASR znormalizowanej do ciężaru ciała zwierzęcia u obu płci szczurów w odpowiedzi na pary bodźców akustycznych o różnej odległości między impulsami (ISI).

BŁASZCZYK i TAJCHERT (nie opublikowane dane własne) wykazali również, że u szczurów w okresie rozwoju osobniczego amplituda ASR wzrasta z wiekiem zwierzęcia. Analiza danych doświadczalnych wskazuje, że wzrost ten jest ściśle skorelowany z ciężarem ciała. Z tego względu dalszą analizę prowadzono na danych znormalizowanych (amplitudy ASR zostały podzielone przez ciężary ciała szczurów). Tak przekształcona amplituda w zasadzie nie zmienia się w kolejnych

tygodniach eksperymentu. Jedynie po pierwszej sesji doświadczalnej nastąpił wyraźny spadek znormalizowanej amplitudy reakcji wzdrygnięcia, związany z habituacją szczurów, czyli z ich przyzwyczajeniem do nowej sytuacji. W kolejnych sesjach eksperymentalnych wielkość amplitudy ASR pozostawała na stałym poziomie, przy czym dla samców był on zawsze wyższy niż dla samic (rys. 3). Może to być związane z szybszym rozwojem układu mięśniowego u samców.



Rys. 3. Wartości znormalizowanej amplitudy ASR w rozwoju ontogenetycznym szczurów w kolejnych tygodniach eksperymentu.

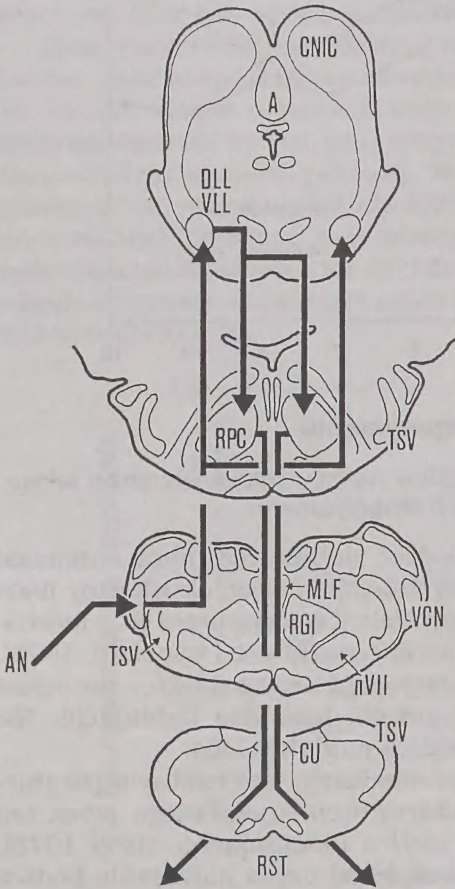
Reakcja wzdrygnięcia na akustyczne bodźce złożone nie ulega natomiast dalszym zmianom, nawet jeśli wprowadzimy kolejny bodziec akustyczny (ISON i KRAUTER 1974). Sugeruje to, że mechanizmy reakcji wzdrygnięcia oraz mechanizmy modulacji tej odpowiedzi są od siebie niezależne (RUSSO i współaut. 1975). Autorzy ci stwierdzili, że wielokrotna prezentacja tego samego bodźca zmniejsza jego zdolność do wywołania reakcji wzdrygnięcia (zjawisko habituacji). Nie zmienia natomiast jego efektywności jako bodźca modulującego.

Czas narastania bodźca, który, jak wspominaliśmy, jest istotnym parametrem decydującym o wielkości odruchu wzdrygnięcia wywołanego przez ten bodziec, nie ma znaczenia jako parametr bodźca modulującego (ISON 1978). Innymi słowy, wielkość amplitudy ASR nie zależy od czasu narastania bodźca modulującego.

PODŁOŻE ANATOMICZNE AKUSTYCZNEGO ODRUCHU WZDRYGNIECIA

Odruch wzdrygnięcia na bodziec akustyczny ma względnie prosty i dobrze poznany obwód neuronalny (DAVIS i współaut. 1982, DAVIS i współaut. 1993). Podstawowy schemat łuku odruchowego ASR przedstawia rysunek 4. Bodziec akustyczny wywołujący odruch wzdrygnięcia pobudza komórki narządu Cortiego ślimaka. Stąd impulsy nerwowe są przekazywane do części tylnobrzusznej

jądra ślimakowego VCN (ang. posteroventral cochlear nucleus). Obustronne uszkodzenie jądra ślimakowego znosi akustyczny odruch wzdrygnięcia. Natomiast elektryczne drażnienie VCN wywołuje u szczurów reakcję podobną do wzdrygnięcia pojawiającą się z latencją około 7 milisekund. Włókna z VCN wychodzące przyśrodkowo i brzusznie tworzą brzuszny szlak słuchowy (ang. VAS, ventral acoustic stria). Uszkodzenie tej drogi znosi lub znacznie upośledza reakcję wzdrygnięcia.



Rys. 4. Schemat łuku odruchowego wzdrygnięcia w odpowiedzi na bodziec akustyczny z zaznaczeniem najważniejszych szlaków nerwowych.

A — wodociąg mózgu, AN — nerw słuchowy, CNIC — jądro środkowe wzgórków czworaczych tylnych, CU — jądro ogoniaste, DLL — jądro grzbietowe wstęgi bocznej, MLF — przyśrodkowy pęczek podłużny, nVII — jądro nerwu VII, RGI — jądro siatkowate olbrzymiokomórkowe, RPC — jądro siatkowate tylnego mostu, RST — droga siatkowo-rdzeniowa, TSV — droga rdzeniowa nerwu V, VCN — boczne jądro ślimaka, VLL — jądro brzuszne wstęgi bocznej.

Drużga synapsa łuku odruchu wzdrygnięcia znajduje się w grzbietowym (DLL) i brzuszonym (VLL) jądrze wstęgi bocznej (ang. dorsal and ventral nuclei of the lateral lemniscus). Obustronne uszkodzenie tych struktur nerwowych eliminuje akustyczny odruch wzdrygnięcia. Do całkowitego zniesienia reakcji wzdrygnięcia w odpowiedzi na bodziec akustyczny podawany do jednego ucha konieczne jest obustronne uszkodzenie obydwu jąder DLL i VLL. Oznacza to, że część włókien wychodzących z jądra ślimakowego ma połączenia z jądrami DLL i VLL po

przeciwnej stronie. Drażnienie prądem elektrycznym jąder wstęgi bocznej (zarówno DLL, jak i VLL) wywołuje odpowiedzi o cechach reakcji wzdrygnięcia pojawiające się po czasie utajenia około 6 milisekund. Na tym poziomie pojawia się różnicowanie odpowiedzi na drażnienie. Jednostronna stymulacja jądra grzbietowego wywołuje tylko odpowiedź w kończynach po tej samej stronie ciała. Z kolei przy drażnieniu jądra brzuszno-wstęgi bocznej obserwuje się odpowiedź po obu stronach ciała.

Z jąder wstęgi bocznej włókna nerwowe biegną do brzuszno-przyśrodkowego obszaru jądra siatkowatego tylnego mostu (RPC, ang. nucleus reticularis pontis caudalis). Również i w tym przypadku obustronne uszkodzenie RPC znosi odruch wzdrygnięcia na bodziec akustyczny. Elektryczne drażnienie RPC wywołuje reakcję mięśniową podobną do wzdrygnięcia ze średnią latencją około 5 milisekund. Wyniki te wskazują, że RPC stanowi ważne ogniwo odruchu wzdrygnięcia.

Komórki nerwowe RPC wysyłają aksony drogą siatkowo-rdzeniową do wszystkich poziomów rdzenia kręgowego. Droga ta przebiega w bocznym pęczku podłużnym dając bezpośrednią projekcję do motoneuronów rdzenia kręgowego. Oprócz tego istnieją również połączenia pośrednie z motoneuronami rdzenia poprzez neurony wstawkowe rdzenia kręgowego (interneurony). W tym ostatnim przypadku motoneurony otrzymują projekcję z jądra brzuszno-wstęgi bocznej (DAVIS i FILE 1984).

ODRUCH WZDRYGNIECIA WZMAGANY LĘKIEM JAKO MODEL DO BADAŃ FARMAKOLOGICZNYCH

Wielkość reakcji wzdrygnięcia zależy od stanu emocjonalnego zwierzęcia, a w szczególności od poziomu lęku. Na tej podstawie BROWN i współpracownicy (1951) wykazali, że amplituda reakcji wzdrygnięcia może być zwiększona jeśli bodziec akustyczny, który ją wywołuje, jest poprzedzony bodźcem warunkowym kojarzonym uprzednio z bólem. W procedurze obronnej warunkowania klasycznego bodziec taki jak na przykład światło, dźwięk czy strumień powietrza jest podawany w zestawieniu z silnym bodźcem bólowym, najczęściej szokiem elektrycznym. Następnie ten sam bodziec warunkowy jest podawany jako bodziec modulujący przed właściwym bodźcem akustycznym w doświadczeniu ASR. Zgodnie z oczekiwaniem obserwowano zwiększenie reakcji wzdrygnięcia. Zjawisko to nazwano odruchem wzdrygnięcia potęgowanego lękiem (ang. fear-potentiated startle paradigm) (DAVIS 1986).

Poziom lęku jest określany poprzez wzrost amplitudy wzdrygnięcia w obecności bodźca warunkowego uprzednio kojarzonego z bólem w porównaniu z normalną odpowiedzią ASR, uzyskiwaną bez tego bodźca. W badaniu ASR potęgowanego lękiem sam bodziec warunkowy nie wywołuje wzdrygnięcia, a bodziec bezwarunkowy, wywołujący reakcję wzdrygnięcia, nigdy nie jest bodźcem bólowym. Efekt zwiększenia amplitudy jest zależny od intensywności szoku elektrycznego używanego podczas treningu warunkowej reakcji obronnej (DAVIS i ASTRACHAN 1978). Okazało się, że umiarkowany poziom szoku powoduje znaczne podwyższenie amplitudy wzdrygnięcia. Natomiast zarówno bardzo niskie, jak i bardzo wysokie natężenia prądu drażniącego nie wywołują istotnej zmiany

ASR. Wzrost amplitudy wzdrygnięcia w obecności obronnego bodźca warunkowego kojarzonego uprzednio z bólem jest efektem długotrwałym i obserwowanym jeszcze co najmniej miesiąc po zakończeniu treningu (CASSELLA i DAVIS 1985). Procedura taka umożliwia więc badanie pamięci długotrwałej.

Warto również wspomnieć, że obserwowany w procedurze potęgowania lękiem wzrost reakcji wzdrygnięcia jest ściśle skorelowany z wielkością tak zwanej reakcji zamierania (ang. freezing), wykorzystywaną jako miara lęku (LEATON i BORSZCZ 1985). Zamieranie jest reakcją obronną obserwowaną u małych zwierząt w przypadku silnego zagrożenia. Polega ona na pozostawaniu zwierzęcia w bezruchu w charakterystycznej pozycji.

Odruch wzdrygnięcia potęgowany lękiem jest również dobrym modelem do badania wpływu leków na poziom lęku (DAVIS 1986). Stanowi czułą nieinwazyjną metodę pozwalającą na wyeliminowanie problemu zmienności osobniczej. Poziom lęku jest bowiem określany jako różnica wielkości amplitudy ASR u tego samego zwierzęcia. Metoda ta pozwala zarówno na ocenę efektów specyficznych leku (zmniejszenie amplitudy reakcji wzdrygnięcia w obecności warunkowego bodźca obronnego) jak i efektów niespecyficznych (zmniejszenie amplitudy reakcji wzdrygnięcia pod nieobecność bodźca warunkowego), a więc na ocenę ilościową i jakościową działania danego leku. Różnorodne leki redukujące lęk, takie jak morfina czy diazepam, zmniejszają ASR potęgowany lękiem. Z kolei leki zwiększające lęk, jak na przykład johimbina, wykazują działanie odwrotne. Jednocześnie leki te prawie nigdy nie oddziałują na amplitudę ASR w sytuacji, gdy nie występuje bodziec warunkowy. Bodźca bólowego nie wprowadza się podczas testu, co eliminuje problem zmienionej przez lek wrażliwości na ból i pozwala badać wpływ leków na pamięć zarówno w procesie uczenia się, jak i odtwarzania informacji. Badanie reakcji wzdrygnięcia potęgowanego lękiem stwarza dobrą alternatywę przy testowaniu związków zwiększających lęk również dlatego, że odpowiedź zostaje podwyższona, a nie jak w większości metod — osłabiona.

Zwiększenie reakcji wzdrygnięcia badano również na podstawie analizy czynności bioelektrycznej w mięśniach szyi szczura (elektromiogramów). Zwiększenie tej aktywności obserwuje się nawet w przypadku, gdy nie ma zauważalnej reakcji posturalnej (CASSELLA i współaut. 1986). Ścisła korelacja pomiędzy wielkością odpowiedzi posturalnej wyrażonej zmianą nacisku na podłoże oraz amplitudą elektromiogramu pozwala na zastosowanie tej drugiej metody w precyzyjnych badaniach latencji odruchu wzdrygnięcia. Czas utajenia reakcji wzdrygnięcia mierzony za pomocą elektromiogramu zmniejsza się w obecności obronnego bodźca warunkowego z 8 do 5 milisekund. Sugeruje to, że bodziec warunkowy skraca transmisję informacji w obwodzie neuronalnym odpowiedzialnym za ASR (CASSELLA i współaut. 1986, DAVIS 1986).

Wyniki badań, w których stosowano drażnienie elektryczne poszczególnych struktur na drodze nerwowej reakcji wzdrygnięcia (VCN, VLL i RPC) (BERG i DAVIS 1985) dowodzą, że lęk zmienia transmisję nerwową na poziomie VLL lub RPC. W procesie tym jest zaangażowane ciało migdałowate. Nawet słabe drażnienie elektryczne jądra centralnego i jądra środkowego ciała migdałowatego znacząco podwyższa amplitudę reakcji wzdrygnięcia (ROSEN i DAVIS 1986). Efekt ten pojawia się w ciągu kilku milisekund od momentu rozpoczęcia stymulacji.

Obserwowane zmiany odruchu wzdrygnięcia są obiektywną miarą warunkowego lęku (HITCHCOCK i DAVIS 1986). Stwarza to możliwość określenia miejsca działania leków zmieniających wielkość reakcji wzdrygnięcia potęgowanej lękiem.

Odruch wzdrygnięcia jest bardzo interesującym modelem doświadczalnym znajdującym coraz szersze zastosowanie zarówno w badaniach behawioralnych, neurofizjologicznych, jak i farmakologicznych. Na podstawie badań nad ASR możliwe będzie poznanie zarówno mechanizmów pamięci jak i procesów selekcji informacji docierającej do układu nerwowego. W ostatnim czasie takie badania zapoczątkowano w Instytucie Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN, dzięki dotacji Fundacji na Rzecz Nauki Polskiej w ramach Programu BRAIN'94.

MAMMALIAN STARTLE REFLEX

Summary

The mammalian startle reflex can be activated by a sudden intense stimulus (e.g., touch, sound pulse, light flash). This reflex is a part of a complex reaction, commonly called the orienting response. Many somatic and vegetative symptoms accompany this reaction. The most pronounced motor component of the startle reflex results from a strong transient muscle contraction of the whole body. This short-latency response begins in the head and spreads down the body producing transitory flexor contractions that can be measured as changes in the ground reaction forces. Acoustic startle reflex measurements have been successfully used in a variety of experiments to assess changes in auditory functioning, to evaluate the emotional state of the animal and to study the influence of some psychotropic drugs on the nervous system.

LITERATURA

- BERG W. K., DAVIS M., 1985 *Associative learning modifies startle reflexes at the lateral lemniscus*. Behav. Neurosci. 99, 191-199.
- BLUMENTHAL T. D., GOODE C. T., 1991. *The startle eyeblink response to low intensity acoustic stimuli*. Psychophysiology 28, 296-306.
- BUCKLAND G., BUCKLAND J., JAMIESON C., ISON J. R., 1969. *Inhibition of startle response to acoustic stimulation produced by visual prestimulation*. J. Comp. Physiol. Psychol. 67, 493-496.
- BROWN J. S., KALISH I. I., FARBER I.E., 1951. *Conditioned fear as revealed by magnitude of startle response to an auditory stimulus*. J. Exp. Psychol. 41, 317-327.
- CASSELLA J. V., DAVIS M., 1985. *Fear-enhanced acoustic startle is not attenuated by acute or chronic imipramine treatment in rats*. Psychopharmacology 87, 278-282.
- CASSELLA J. V., HARTY P. T., DAVIS M., 1986. *Fear conditioning pre-pulse inhibition and drug modulation of a short latency startle response measured electromyographically from neck muscles in the rat*. Physiol. Behav. 36, 1187-1191.
- CHABOT C. C., TAYLOR D., 1992. *Daily rhythmicity of the rat acoustic startle response*. Physiol. Behav. 51, 885-889.
- DAVIS M., 1974. *Sensitization of the rat startle response by noise*. Comp. Physiol. Psychol. 87, 571-581.
- DAVIS M., 1986. *Pharmacological and anatomical analysis of fear conditioning using the fear-potentiated startle paradigm*. Behav. Neurosci. 100, 814-824.
- DAVIS M., SOLLBERGER A., 1971. *Twenty-four periodicity of the startle response in rats*. Psychon.Sci. 25, 37-39.
- DAVIS M., ASTRACHAN D. I., 1978. *Conditioned fear and startle magnitude: effects of different footshock or backshock intensities used in training*. J. Exp. Psychol. Anim. Behav. 4, 95-103.
- DAVIS M., FILE S. E., 1984. *Intrinsic and extrinsic mechanisms of habituation and sensitization: implications for the design and analysis of experiments*. [W:] PEEKE H. V. S., PETRINOVICH L. (red.) *Habituation, Sensitization, and Behavior*. Academic Press, Inc. New York, 287-321.
- DAVIS M., GENDELMAN D. S., TISCHLER M. D., GENDELMAN P. M., 1982. *A primary acoustic startle circuit: Lesion and stimulation studies*. Neurosci. 2, 791-805.

- DAVIS M., FALLS W. A., CAMPEAU S., KIM M., 1993. *Fear-potentiated startle: a neural and pharmacological analysis*. Beh. Brain Res. 58, 175–198.
- FLESHLER M., 1965. *Adequate acoustic stimulus for startle reaction in the rat*. Comp. Physiol. Psychol. 60, 200–207.
- HITCHCOCK J. M., DAVIS M., 1986. *Lesions of the amygdala, but not of the cerebellum or red nucleus, block conditioned fear as measured with the potentiated startle paradigm*. Behav. Neurosci. 100, 11–22.
- HOFFMAN H. S., SEARLE J. L., 1968. *Acoustic and temporal factors in the evocation of startle*. J. Acoust. Soc. Am. 47, 489–497.
- HOFFMAN H. S., ISON J. R., 1980. *Reflex modification in the domain of startle: 1. Some empirical findings and their implication for how the nervous system processes sensory input*. Psych. Rev. 87, 175–189.
- ISON J. R., 1978. *Reflex inhibition and reflex elicitation by acoustic stimuli differing in abruptness of onset and peak intensity*. Anim. Learn. Behav. 6, 106–110.
- ISON J. R., KRAUTER E. E., 1974. *Reflex-inhibiting stimuli and the refractory period of the acoustic startle reflex in the rat*. J. Comp. Physiol. Psychol. 86, 420–425.
- ISON J. R., MCADAM D. W., HAMMOND G. R., 1973. *Latency and amplitude changes in the acoustic startle reaction produced by variation in auditory prestimulation*. Physiol. Behav. 10, 1035–1039.
- KEPIŃSKI A., 1974. *Melancholia*. PZWL, Warszawa, 156 str.
- LEATON R. N., BORSZCZ G. S., 1985. *Potentiated startle: Its relation to freezing and shock intensity in rats*. J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Processes 11, 421–428.
- LEITNER D. S., HAMMOND G. R., SPRINGER C. P., INGHAM K. M., MEKILLO A. M., BODISON P. R., ARANDA M. T., SHAWARYN M. A., 1993. *Parameters affecting gap detection in the rat*. Percept. Psychophys. 54, 395–405.
- MARSH R., HOFFMAN H. S., STITT C. L., 1973. *Temporal integration in the acoustic startle reflex of the rat*. J. Comp. Physiol. Psychol. 82, 507–511.
- PAVLOV I. P., 1927. *Conditioned reflexes*. G. V. ANREP (red.) Oxford University Press, London, 130–183.
- PEAK H., 1931. *Modification of the lid-reflex by voluntarily induced sets*. Psychol. Monogr. 47, 135–147.
- PINCKNEY L. A., 1976. *Inhibition of the startle reflex in the rat by prior tactile stimulation*. Anim. Learn. Behav. 4, 467–472.
- REIJMERS L. G. J. E., PEETERS B. W. M. M., 1994. *Effects of acoustic prepulses on the startle reflex in rats: a parametric analysis*. Brain Res. 661, 174–180.
- ROSEN J. B., DAVIS M., 1986. *Electrical stimulation of the amygdala enhances acoustically and electrically-elicited startle*. Soc. Neurosci. Abstr. 12, 517.
- RUSSO J. M., REITNER L. A., ISON J. R., 1975. *Repetitive exposure does not attenuate the sensory impact of the habituated stimulus*. J. Comp. Physiol. Psychol. 88, 665–669.
- SEAMAN R. L., BEBLO D. A., RASLEAR T. G., 1994. *Modification of acoustic and tactile startle by single microwave pulses*. Physiol. Behav. 55, 587–595.
- SOKOŁOW Y. N., 1963. *Perception and the conditioned reflex*. New York: Pergamon, 7–42.
- STEIN J. F., 1992. *The representation of egocentric space in the posterior parietal cortex*. Behav. Brain Sci. 15, 691–700.
- STITT C. L., HOFFMAN H. S., MARSH R. R., SCHWARTZ G. M., 1976. *Modification of the pigeon's visual startle reaction by sensory environment*. J. Comp. Physiol. Psychol. 90, 601–619.
- SZABO I., 1964. *Analysis of the muscular action potentials accompanying the acoustic startle reaction*. Acta Physiol. Hung. 27, 167–178.
- ZIELIŃSKI K., 1993. *Warunkowanie a powstawanie asocjacji*. Kosmos 42, 427–453.

JANUSZ BŁASZCZYK

*Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego
Pasteura 3, 02-093 Warszawa*

LOKOMOCJA SSAKÓW: KOORDYNACJA RUCHÓW KOŃCZYN

WPROWADZENIE

Życie większości zwierząt jest związane z pewnym, specyficznym obszarem nazywanym strefą mieszkalną. Położenie i zasięg tej strefy zależy między innymi od wielkości zwierzęcia, sposobu odżywiania się oraz od zdolności celowego przemieszczania się, czyli lokomocji. W zależności od charakteru środowiska, w którym dany gatunek żyje, spotykamy różne formy poruszania się. U ssaków oprócz typowej lokomocji naziemnej rzadziej występuje pływanie oraz w przypadku nietoperzy — latanie. Lokomocja, podobnie jak każda aktywność, znajduje się pod kontrolą ośrodków motywacyjnych. Pozwala ona, między innymi, na eksplorację środowiska, zdobywanie pokarmu, poszukiwanie partnera seksualnego oraz ucieczkę w przypadku zagrożenia. Wszelkie stany popędowe, takie na przykład jak głód czy pragnienie, wyzwalają aktywność lokomocyjną. Motywacja wyznacza cel lokomocji oraz prędkość poruszania się. Inaczej porusza się zwierzę w czasie eksploracji, a inaczej w czasie ucieczki lub ataku.

Lokomocja jest wynikiem skoordynowanych ruchów całego ciała, chociaż u ssaków główna część sił potrzebnych do przemieszczenia się zwierzęcia jest wytwarzana z reguły przez mięśnie kończyn. Dlatego najczęściej opisuje się lokomocję naziemną za pomocą kolejności stawiania nóg na podłoże. Obserwacja poruszających się zwierząt pozwoliła na wyróżnienie typowych sekwencji ruchów kończyn. Każdą taką charakterystyczną sekwencję nazywa się chodem. Stwierdzono, że istnieje ścisły związek pomiędzy cechami morfologicznymi danego gatunku a rodzajem używanych chodów (HILDEBRAND 1989).

W czasie ruchu zwierzę zużywa duże ilości energii. Skończone zasoby energii, którymi dysponuje żywy organizm oraz związana z tym konieczność ciągłego ich odnawiania spowodowały, że w rozwoju filogenetycznym zostały wyselekcjonowane chody wymagające najmniejszych nakładów energii. Większość energii wytwarzanej w czasie intensywnego biegu jest zamieniana w ciepło, które kumulując się w organizmie wywołuje zmęczenie. Różne gatunki ssaków mają różną tolerancję na zmęczenie wywołane intensywną lokomocją (CAPUTA 1993). Drapieżniki oraz ssaki niedrapieżne, które mają bezpieczną niszę ekologiczną łatwo reagują zmęczeniem. Natomiast ssaki parzystokopytne żyjące na otwartej przestrzeni i wskutek tego narażone na częste ataki drapieżników mają znacznie

większą tolerancję na zmęczenie (CAPUTA 1993). Dlatego też spośród kilku tysięcy teoretycznie możliwych chodów (KOOZENKANANI i MCGHEE 1973) poszczególne gatunki ssaków wykorzystują zaledwie kilka lub kilkanaście optymalnych pod względem energetycznym chodów (HILDEBRAND 1989). Na przykład u koni opisano aż 21 różnych chodów, z czego w warunkach naturalnych jest używanych tylko pięć. Każdy z chodów charakteryzuje odmienny zakres szybkości poruszania się i dlatego każdy z nich używany jest w różnych kontekstach behawioralnych.

Zasada minimalizacji wydatku energetycznego nie stosuje się do sytuacji decydujących o przeżyciu danego osobnika. Ma to miejsce zarówno w czasie polowania, jak i ucieczki. Ofiara ataku zmusza swój organizm do maksymalnego wysiłku i ilość traconej energii oraz zmęczenie wywołane przegrzaniem mają dla niej drugorzędne znaczenie aż do momentu całkowitego wyczerpania organizmu (CAPUTA 1993). Również drapieżnik musi racjonalnie gospodarować swoimi zasobami energetycznymi. Nawet tak szybkie zwierzęta jak gepardy, które potrafią biegać z szybkością do 110 km/godz. rezygnują z pościgu, jeśli nie schwytyją ofiary na dystansie około 100 m (GAMBARJAN i współaut. 1971). Każda nieudana próba osłabia zwierzę a tym samym zmniejsza szansę zdobycia pokarmu.

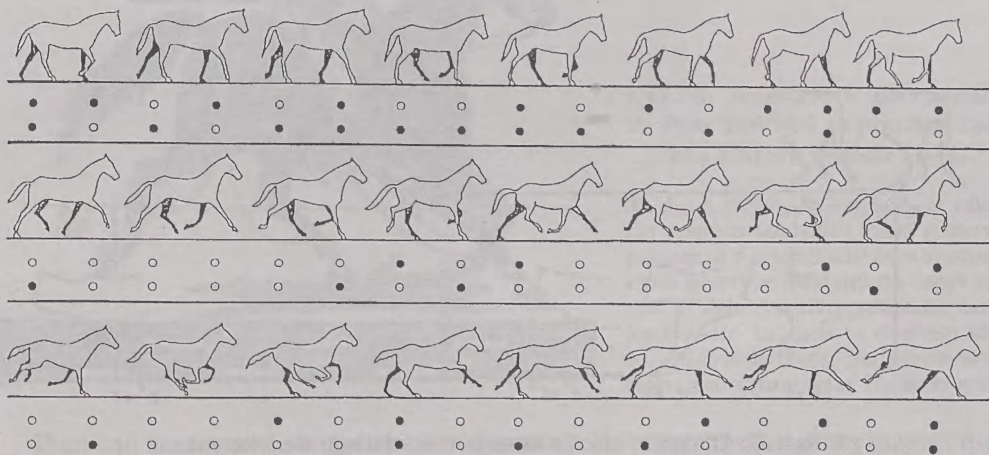
Minimalizacja wydatku energetycznego jest realizowana poprzez wybór rodzaju chodu i zakresu szybkości poruszania się. U większości ssaków lądowych typowym sposobem poruszania się jest bieg z umiarkowaną szybkością (BŁASZCZYK 1984). W ten sposób porusza się większość gatunków kotów w czasie eksploracji swoich terenów łowieckich (GAMBARJAN i współaut. 1971). W czasie poszukiwania pokarmu tygrys przebywa codziennie ponad 50 km. Jeśli uwzględnimy, że tylko co piąty atak na ofiarę kończy się sukcesem, wynika stąd wielkie znaczenie racjonalnego gospodarowania zasobami energetycznymi u drapieżników.

W warunkach naturalnych przemieszczanie się osobnika ma zazwyczaj określony cel: zdobywanie pokarmu, ucieczka, czy poszukiwanie partnera seksualnego. Realizacja takich celów zależy od sprawności poruszania się. Sprawność ta zależy od ogólnego stanu organizmu, a w szczególności od umiejętności szybkiego reagowania na różnego typu zakłócenia. W czasie biegu zwierzę może trafić na niespodziewane przeszkody, nierówności podłoża, czy inne zmiany warunków lokomocji. Pomimo tych przeszkód osobnik musi kontynuować lokomocję. Celem dynamicznej kontroli stabilności lokomocji jest utrzymanie ciągłości i płynności ruchu (HILDEBRAND 1989). Głównym elementem kontroli stabilności lokomocji jest koordynacja ruchów zwierzęcia. Ssaki posługują się stałymi wzorcami koordynacji ruchów kończyn, które, jak się wydaje, są wpisane w strukturę rdzenia kręgowego — głównego ośrodka kontrolującego ruchy lokomocyjne (LOEB 1989). Jednakże dzięki aktywności trzech głównych układów sensorycznych: wzroku, narządu równowagi (błędniaka) oraz czucia głębokiego (propriocepcji), jest możliwa adaptacja rdzeniowych programów koordynacji ruchów kończyn do aktualnych warunków zewnętrznych. Dostosowywanie takie odbywa się zarówno poprzez zmiany ruchu każdej kończyny z osobna, jak i poprzez modyfikację koordynacji ruchów kończyn.

PODSTAWOWE CHODY CZWORONOŻNE

Zasadniczy podział chodów naturalnych ssaków wprowadził HOWELL (1944). Opierając się na rejestrowanych w czasie lokomocji sekwencjach faz podparcia i przeniesienia kończyn Howell podzielił lokomocję czworonożną na chody symetryczne obejmujące przede wszystkim stęp, kłus i inochód oraz na chody niesymetryczne, do których zaliczył różne odmiany galopu. Podstawowym kryterium powyższego podziału jest symetria ruchów kończyn po obu stronach ciała (SUHANOV 1967, GRILLNER 1975, HILDEBRAND 1966). W kłusie, na przykład, zwierzę podpira się na przemian parami kończyn diagonalnych, to znaczy po podparciu na nogach prawej przedniej i lewej tylnej następuje podparcie drugą parą przekątną (lewa przednia i prawa tylna). Natomiast w czasie inochodu osobnik podpira się na zmianę parami kończyn jednostronnych. Ten ostatni chód symetryczny występuje głównie u zwierząt o proporcjonalnie długich kończynach w stosunku do długości tułowia, głównie u wielbłądów i żyraf a także u niektórych ras psów i koni (HILDEBRAND 1989).

Koordinację kończyn w czasie najczęściej obserwowanych chodów czworonożnych ilustruje rysunek 1. Na tym rysunku chody symetryczne reprezentuje stęp i kłus. Pod każdą figurką zwierzęcia pokazano odpowiadający danej fazie



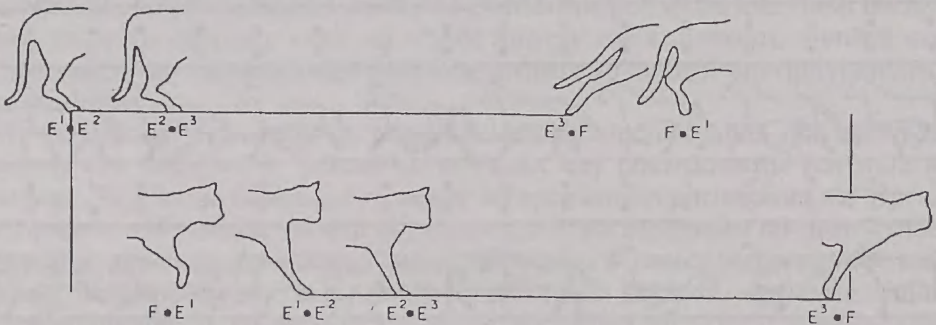
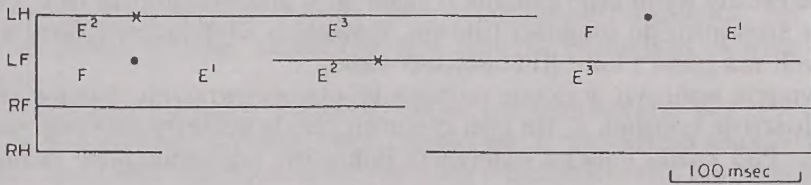
Rys. 1. Koordinacja kończyn w trzech głównych chodach konia.

Pod każdym rysunkiem zwierzęcia umieszczono odpowiadającą danej fazie ruchu formułę podparcia. Czarnymi punktami zaznaczono kończyny mające kontakt z podłożem.

lokomocji wzorzec podparcia. Taki sposób opisu lokomocji wprowadził, jeszcze pod koniec XIX wieku, amerykański fotograf i badacz lokomocji MUYBRIDGE (1957). Nie dysponując jeszcze kamerą filmową wykonał on, jako pierwszy, serie fotografii kolejnych faz lokomocji konia. Wykorzystał do tego celu szereg aparatów fotograficznych ustawionych wzdłuż drogi zwierzęcia. Migawki aparatów były wyzwalane kolejno za pomocą nitki przeciągniętych w poprzek drogi. Na podstawie analizy zdjęć uzyskano pierwsze sekwencje ruchów lokomocyjnych,

zapisywanych za pomocą czterech kropek reprezentujących poszczególne nogi zwierzęcia (rys. 1). Ciemne kropki oznaczają kończyny w fazie podparcia a jasne — kończyny w fazie przeniesienia (czyli nie stykające się z podłożem). Wprowadzony przez Muybridge'a opis chodu, tak zwana formuła podparcia, miał jednak zasadniczą wadę. Formuła podparcia nie pokazuje czasu trwania poszczególnych faz.

Inny graficzny opis koordynacji ruchów lokomocyjnych kończyn, nazywany diagramem chodu, przypisywany jest HILDEBRANDOWI (1959). Przykładowy diagram chodu dla idącego stępem kota pokazano na rysunku 2. Chciałbym jednak podkreślić, że na wiele lat przed pracami Hildebranda diagramy chodu wprowadził MAREY (1874). Wykorzystując czujniki pneumatyczne montowane do kopyt końskich, Marey zapisał typowe sekwencje faz podparcia i przeniesienia czterech kończyn jednocześnie (rys. 3). Prace Mareya, choć dzisiaj zapomniane, prawie o cały wiek wyprzedziły podobne osiągnięcia w dziedzinie badań lokomocji.

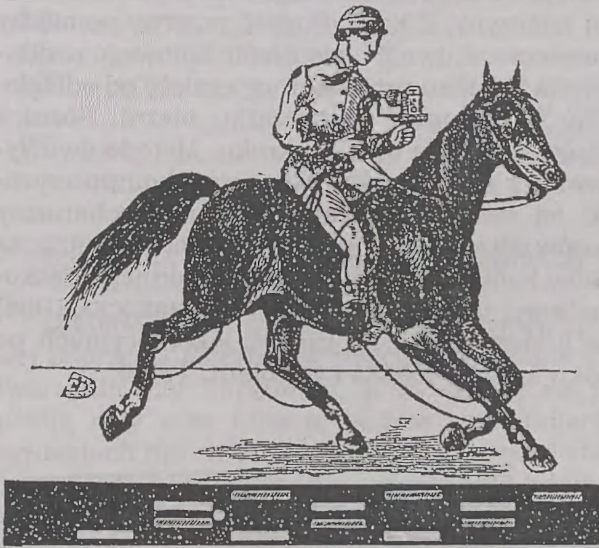


Rys. 2. Diagram chodu kota poruszającego się stępem.

Długość linii odpowiada okresowi kontaktu kończyny (LT — lewej tylnej, LP — lewej przedniej, PP — prawej przedniej, PT — prawej tylnej) z podłożem. W dolnej części rysunku pokazano ułożenie tylnej i przedniej kończyny w czasie kolejnych okresów fazy podparcia. Poszczególne okresy odpowiadają cykлом prostowania (E) i uginania (F) kończyny. Szczegółowy opis w tekście.

Duży postęp w badaniach nad lokomocją uzyskano dzięki metodzie filmowania zwierzęcia w ruchu za pomocą szybkiej kamery filmowej (WETZEL i STUART 1976). Metoda ta, chociaż pozwoliła na dość dokładne pomiary faz lokomocji oraz kątów stawowych kończyn, okazała się jednak bardzo pracochłonna, gdyż obróbka danych wymagała analizy filmu klatka po klatce. Pojawiła się więc potrzeba opracowania nowej metody pozwalającej na automatyczną obróbkę danych. W Instytucie Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego opracowano

nową technikę rejestracji faz podparcia z czterech kończyn równocześnie, tak zwaną metodę rejestracji kontaktów elektrycznych (AFELT i KASICKI 1975). Na nogach kota umieszczano „buciki”, do których były mocowane elektrody. Kontakt każdej elektrody z przewodzącym podłożem powodował zamknięcie odpowiedniego obwodu elektrycznego. Fakt zetknięcia kończyny z podłożem zapisywano za pomocą rejestratora atramentowego. Podobną zasadę rejestracji faz podparcia i przeniesienia wykorzystali w swoich doświadczeniach badacze amerykańscy (CHAPIN i współaut. 1980). Jednak zamiast umieszczania na nogach zwierzęcia bucików-elektrod, które mogą zakłócać lokomocję, wykorzystano zjawisko przewodnictwa elektrycznego w żywej tkance. Kontakt kończyny z przewodzącym podłożem, połączonym ze źródłem prądu zmiennego o częstotliwości kilku kiloherców był rejestrowany za pomocą elektrod implantowanych na mięśniach nóg. Metoda ta pozwalała na jednoczesną rejestrację faz podparcia i przeniesienia oraz aktywności elektrycznej mięśni.



Rys. 3. Rejestracja koordynacji ruchów kończyn za pomocą aparatu Mareya (MAREY 1874).

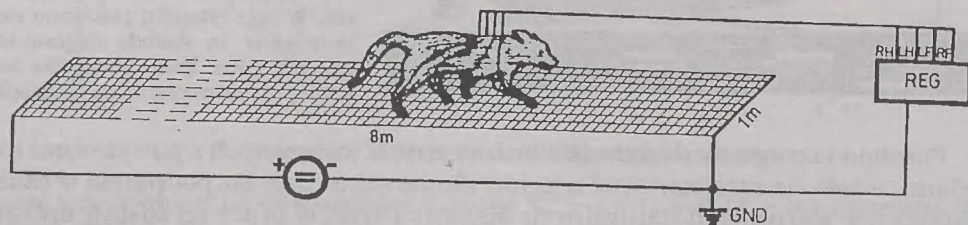
Jeździec trzyma rejestrator w ręku. Od aparatu odchodzą rurki gumowe połączone z czujnikami pneumatycznymi przytwierdzonymi do kopyt konia. W dole rysunku pokazano zarejestrowany tą metodą diagram kłusa. Aktualna faza podparcia kończyny jest zaznaczona białą kropką.

Pomimo szeregu niedogodności technicznych, związanych z powyższymi metodami, udało się zarejestrować u kotów długie sekwencje faz podparcia w czasie lokomocji w warunkach naturalnych (KASICKI 1979). W pracy tej zostały opisane zmiany czasów trwania poszczególnych faz cyklu kroku przy różnych prędkościach i w różnych chodach.

Metoda rejestracji kontaktów elektrycznych, mająca niewątpliwą przewagę nad techniką filmową, miała dość istotną wadę — nie dawała żadnych informacji na temat długości kroku i nie pozwalała mierzyć szybkości poruszającego się zwierzęcia. W wyniku wieloletnich wysiłków została opracowana nowa metoda rejestracji koordynacji kończyn w czasie lokomocji (AFELT i współaut. 1983a, BŁASZCZYK 1984, BŁASZCZYK i DOBRZECKA 1985). Nazwano ją metodą dwuwymiarowych diagramów chodu. W tej metodzie zapis typowych sekwencji czasów trwania faz podparcia i przeniesienia został uzupełniony o dodatkowy parametr

przestrzenny — długość kroku każdej kończyny. Dzięki temu dwuwymiarowe diagramy chodu pozwalają na określenie szybkości lokomocji. Pierwotnie metoda ta była wykorzystywana do rejestracji lokomocji psa (AFELT i współaut. 1983b, BŁASZCZYK 1984, BŁASZCZYK i DOBRZECKA 1986, 1989a, b, 1995). Obecnie jest używana również do badania u kotów zmian koordynacji kończyn powstałych w wyniku uszkodzeń wybranych struktur rdzenia kręgowego (GÓRSKA i współaut. 1993).

Dwuwymiarowe diagramy chodu są rejestrowane w czasie lokomocji na stacjonarnym podłożu (rys. 4). Na palcach zwierzęcia są umieszczone delikatne elektrody zbudowane z cienkiego splotu miedzianego, pozwalające na rejestrację kontaktu kończyny z podłożem. W czasie badania zwierzę porusza się po dziesięciometrowej bieżni zbudowanej z delikatnej metalowej siatki. Końce bieżni są zasilane prądem stałym o napięciu rzędu 80 mV. W ten sposób uzyskano liniowy rozkład napięcia wzdłuż drogi zwierzęcia. Zapis dwuwymiarowego diagramu chodu kłusującego psa pokazano na rysunku 5. Kontakt kończyny z podłożem jest rejestrowany w postaci impulsu prostokątnego, którego czas trwania wyznacza długość fazy podparcia danej kończyny. Z kolei długość przerwy pomiędzy impulsami równa jest fazie przeniesienia. Z uwagi na istnienie liniowego rozkładu napięcia wzdłuż bieżni, amplituda impulsu prostokątnego zależy od odległości miejsca postawienia kończyny w stosunku do początku bieżni. Różnica amplitud dwóch kolejnych impulsów wyznacza długość kroku. Metoda dwuwymiarowych diagramów chodu pozwala na kompleksowe i w pełni skomputeryzowane badania lokomocji. Dzięki tej metodzie zostały zbadane mechanizmy regulacji prędkości lokomocji u psów (BŁASZCZYK 1984, BŁASZCZYK i DOBRZECKA 1989a), zmiany koordynacji ruchów kończyn w wyniku jednostronnego uszkodzenia pierwszorzędowej kory ruchowej u psów (BŁASZCZYK i DOBRZECKA 1995) oraz zmiany koordynacji ruchów kończyn i powrót funkcji lokomocyjnych po uszkodzeniach rdzenia kręgowego u kotów (GÓRSKA i współaut. 1993).

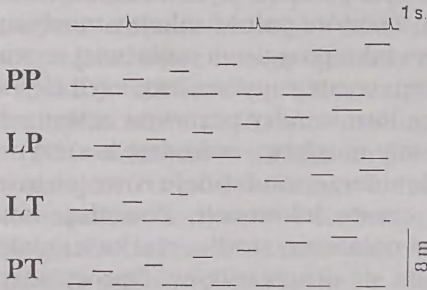


Rys. 4. Rejestracja koordynacji ruchów kończyn metodą dwuwymiarowych diagramów chodu.

Wzdłuż dziesięciometrowej metalowej bieżni, włączonej w obwód źródła prądu stałego (U) o napięciu 80 mV, porusza się pies z umieszczonymi na palcach elektrodami. Elektrody rejestrują kontakt kończyny z podłożem. Sygnały te — RH, LH, LF, RF — są przekazywane do rejestratora (REG). Jeden z końców bieżni jest uziemiony (GND).

Dużą zaletą opracowanej przez nas metody jest badanie lokomocji na stałym podłożu, czyli w warunkach zbliżonych do naturalnych. W większości ośrodków

naukowych bada się lokomocję zwierząt poruszających się na ruchomej bieżni (BŁASZCZYK i LOEB 1993). Bieżnie takie znalazły powszechne uznanie dzięki małym rozmiarom. Ruchoma bieżnia ułatwia również rejestrację aktywności elektrycznej mięśni i różnych ośrodków nerwowych zaangażowanych w kontroli lokomocji, gdyż tylko kończyny zwierzęcia poruszają się względem ruchomego bieżnika, a całe zwierzę pozostaje w miejscu. Niestety okazało się, że lokomocja zwierzęcia poruszającego się na ruchomej bieżni jest inna od tej obserwowanej w naturalnych warunkach (BŁASZCZYK i LOEB 1993). Na ruchomej bieżni oprócz zmiany poszczególnych faz kroku jest zmieniona również koordynacja kończyn. Na przykład koty na ruchomej bieżni poruszają się inochodem. Ten typ koordynacji nigdy nie jest obserwowany w warunkach naturalnych.



Rys. 5. Dwuwymiarowy diagram zarejestrowany u kłusującego psa.

Zetknięcie się kończyny z podłożem jest zapisywane w postaci prostokątnego impulsu, którego czas trwania zależy od długości fazy podparcia. Różnica amplitud pomiędzy kolejnymi impulsami wyznacza długość kroku. Oznaczenia poszczególnych kończyn jak na rysunku 2.

KOŃCZYNA JAKO ELEMENT WYKONAWCZY SYSTEMU LOKOMOCYJNEGO

Lokomocja jest wynikiem sekwencyjnego procesu wytwarzania siły napędowej poprzez kończyny zwierzęcia. W lokomocji naziemnej kończyny oprócz wytwarzania siły napędowej, pozwalającej na przemieszczenie się organizmu, pełnią cały czas funkcję podpór utrzymujących ciężar ciała, a w pewnych sytuacjach (np. w czasie skoków) działają dodatkowo jako amortyzatory absorbujące siłę uderzenia. Rola przednich i tylnych kończyn w lokomocji nie jest identyczna. Z reguły przednie nogi wytwarzają większe siły podporowe, podczas gdy w tylnych kończynach powstają większe siły napędowe (WETZEL i STUART 1976).

W czasie lokomocji kończyny pracują w sposób pulsacyjny (BŁASZCZYK 1984). W ich pracy wyróżnia się dwie fazy. Pierwsza z nich — faza podparcia — obejmuje okres, kiedy kończyna styka się z podłożem. Właśnie w tej fazie noga wypełnia funkcje podporowo-napędowe. Druga część kroku to faza przeniesienia, czyli okres kiedy kończyna znajduje się w powietrzu. W tym czasie noga jest przemieszczana z tylnego skrajnego położenia do przodu w celu rozpoczęcia kolejnej fazy podparcia. Fazę przeniesienia dzieli się na dwa podzakresy. Przeniesienie rozpoczyna się uginaniem kończyny we wszystkich stawach (oznaczone literą F na rys. 2) a kończy prostowaniem (E^1), przygotowującym kończynę do ponownego zetknięcia z podłożem. Brak kontaktu z podłożem powoduje, że w fazie przeniesienia kończyna nie podpira ciała i nie wytwarza siły napędowej. Jest więc zrozumiałe, że czas trwania tej fazy ma istotny wpływ na stabilność lokomocji. Im dłużej kończyny nie mają kontaktu z podłożem, tym silniejszy jest wpływ

wszelkiego rodzaju zakłóceń. Dlatego faza przeniesienia powinna być jak najkrótsza. Należy jednak pamiętać, że czas trwania fazy przeniesienia zależy przede wszystkim od amplitudy ruchu nazywanej także wymachem kończyny. Od wymachu zależy także czas trwania fazy podparcia a tym samym szybkość i stabilność lokomocji (BŁASZCZYK i DOBRZECKA 1989a). Poprzez zmianę czasu trwania fazy przeniesienia układ nerwowy może również wpływać na miejsce postawienia kończyny, co pozwala mu kontynuować bieg nawet po nierównym terenie (BŁASZCZYK i DOBRZECKA 1989a).

Ważnym zadaniem kończyn jest utrzymanie odpowiedniej, stabilnej postawy ciała w czasie lokomocji. Podczas kontaktu z podłożem kończyna wytwarza siłę podporową, która równoważy siłę grawitacji i momenty sił spowodowane zakłóceniami. Fazę podparcia można podzielić na dwa podzakresy. Fazę podparcia rozpoczyna ugięcie kończyny (okres E^2 na rys. 2), które pełni funkcję amortyzującą oraz stabilizującą. Znaczenie funkcjonalne takiego ugięcia najłatwiej zrozumieć analizując szybką lokomocję. Podczas biegu występuje faza lotu czyli okres, gdy żadna z kończyn nie dotyka podłoża. Fazę lotu kończy ponowne zetknięcie nóg z podłożem. Działające w tym momencie siły mogłyby uszkodzić kończynę. Zapobiega temu ugięcie nóg, które osłabia siłę uderzenia. Istnieje również inne funkcjonalne znaczenie ugięcia kończyn w czasie lokomocji. Powoduje ono obniżenie pozycji tułowia, a tym samym niższe położenie środka ciężkości ciała. Jest to szczególnie widoczne w czasie skradania się drapieżników. Oprócz oczywistego znaczenia maskującego, pozwalającego zwierzęciu podejść bliżej do potencjalnej ofiary, obniżenie tułowia pozwala na wydłużenie czasu trwania fazy podparcia. Zwiększa to zdolność zwierzęcia do gwałtownego przyspieszenia w czasie ataku. Wydłużony kontakt nóg z podłożem zwiększa również stabilność postawy oraz manewrowość, czyli zdolność do zmiany kierunku i szybkości biegu. Wreszcie, obniżenie pozycji tułowia daje możliwość zmniejszenia ruchów środka ciężkości, a to między innymi decyduje o ilości zużywanej w czasie lokomocji energii (HILDEBRAND 1989).

W momencie, gdy oś stawu biodrowego w przypadku tylnej kończyny a oś stawu barkowego dla przedniej kończyny przejdą nad punktem podparcia nogi rozpoczyna się druga część fazy podparcia (okres E^3 na rys. 2). Oprócz kontynuacji funkcji podporowej w tym czasie jest wytwarzana główna siła napędowa (BŁASZCZYK 1984).

PROBLEM STABILNOŚCI W LOKOMOCJI CZWORONOŻNEJ

U większości naziemnych kręgowców cztery kończyny wyznaczają cztery punkty podparcia ciała. U stojącego zwierzęcia, to jest w warunkach statycznych, te cztery punkty wyznaczają czworobok podparcia, w którym zamknięty jest rzut środka ciężkości. Tak długo, jak rzut środka ciężkości pozostaje wewnątrz tego czworoboku, postawa zwierzęcia jest stabilna. O stabilności statycznej decydują również czynniki morfologiczne — kształt, proporcje oraz ciężar ciała. Im większy jest czworobok podparcia i im niżej położony jest środek ciężkości ciała tym lepsza jest stabilność statyczna (BŁASZCZYK 1993).

Rzut środka ciężkości ciała zwierzęcia nie wypada dokładnie w środku czworoboku podparcia. U większości ssaków środek ciężkości ciała jest przesunięty do przodu ze względu na ciężar głowy. Dlatego warunek stabilności statycznej jest spełniony również, gdy zwierzę stoi na trzech nogach. Jednak w tym przypadku postawa zwierzęcia jest bardziej wrażliwa na wszelkie zakłócenia, czyli ma mniejszy zapas stabilności.

Styczna postawa jest punktem wyjścia do wszelkich zachowań ruchowych z lokomocją włącznie. Lokomocja i postawa mają wspólny aparat wykonawczy, dlatego tak duże znaczenie dla skuteczności lokomocji ma współdziałanie mechanizmów posturalnych i lokomocyjnych. Wytwarzanie ciągłej siły napędowej w czasie lokomocji wymaga okresowego odrywania kończyn od podłoża. Z kolei podniesienie kończyny powoduje utratę jednego punktu podparcia, co w konsekwencji zmienia warunki stabilności. Również skrócenie czasu trwania fazy podparcia, które następuje wraz ze wzrostem szybkości lokomocji (ARSHAVSKY i współaut. 1965, AFELT i KASICKI 1975, WETZEL i STUART 1976, BŁASZCZYK 1984) zmniejsza stabilność dynamiczną.

Najważniejszym zadaniem sterowania lokomocją jest zapewnienie skoordynowanych ruchów kończyn i dostosowanie ich do warunków zewnętrznych. Neuronalne sterowanie lokomocją musi uwzględniać również pewne cechy morfologiczne zwierzęcia, takie jak wzajemne położenie i długość kończyn. U większości ssaków o stosunkowo długich kończynach istnieje niebezpieczeństwo następowania tylną nogą na kończynę przednią. Dlatego sterowanie lokomocją musi wykluczyć możliwość takich kolizji. Układ nerwowy zapewnia bezkólizyjne ruchy kończyn poprzez tworzenie odpowiednich zależności pomiędzy amplitudą i fazą ruchów kończyn jednostronnych (BŁASZCZYK 1984, BŁASZCZYK i LOEB 1993).

Kolejnym problemem optymalizacji sterowania lokomocją jest utrzymanie równowagi. Zmiana szybkości lokomocji ma istotny wpływ na stabilność. Wraz ze zmniejszeniem szybkości lokomocji rosną wymagania związane z utrzymaniem równowagi ciała. Dlatego wyróżnia się chody z równowagą statyczną i chody z równowagą dynamiczną. Do pierwszej grupy są zaliczane chody, w sekwencji których dominują podparcia na trzech i czterech kończynach, na przykład stęp. W chodach ze stabilnością dynamiczną — w kłusie, inochodzie, czy w galopie — w cyklu kroku przeważają podparcia na dwóch nogach. Jak wielkie znaczenie dla koordynacji kończyn ma stabilność oraz optymalizacja zużycia energii najłatwiej dostrzec w modelach matematycznych lokomocji czworonożnej. Okazało się, że uwzględnienie w modelu tylko tych dwóch czynników pozwala na znalezienie teoretycznych koordynacji, które są bardzo zbliżone do chodów naturalnych (REIBERT i SUTHERLAND 1983).

Warunkiem stabilności dynamicznej lokomocji jest zrównoważenie w dłuższym przedziale czasowym wszystkich momentów sił. Zmniejszenie stabilności dynamicznej w wyniku skrócenia faz podparcia lub chwilowy brak kontaktu kończyny z podłożem nie powoduje natychmiastowej utraty równowagi. Zaburzenie równowagi może się jednak pojawić w czasie lokomocji po nierównym podłożu oraz przy szybkich zmianach kierunku i szybkości poruszania się. Dlatego tak ważnym parametrem koordynacji ruchów kończyn jest miejsce stawiania nóg (BŁASZCZYK i DOBRZECKA 1989a). Biegające zwierzę widzi teren bezpośrednio przed sobą. Dzięki temu ma możliwość zmiany miejsca stawiania

przednich kończyn. Z kolei, żeby zmniejszyć prawdopodobieństwo upadku tylne kończyny są stawiane zazwyczaj w pobliżu miejsca, gdzie przed chwilą podpieła się przednia kończyna.

Utrzymaniu równowagi dynamicznej sprzyja bezwładność ciała, skrócenie do minimum czasu trwania faz przeniesienia oraz równomierne rozłożenie w czasie pracy kończyn. Dlatego optymalną sekwencję stawiania kończyn reprezentują chody symetryczne, a w szczególności kłus, który jest chodem naturalnym najbardziej preferowanym przez psy (BŁASZCZYK 1984). Zmniejszenie szybkości kłusa powoduje pogorszenie stabilności dynamicznej. Ażeby zapobiec utracie równowagi pies musi wydłużyć czas trwania fazy podparcia poprzez zwiększenie amplitudy ruchu kończyny. W kłusie taka zmiana nie jest możliwa, gdyż powstaje niebezpieczeństwo następowania tylnymi nogami na przednie. Dlatego układ sterowania lokomocją wprowadza wydłużenie fazy podparcia z jednoczesnym przesunięciem w czasie ruchów kończyn jednostronnych. Tak zmodyfikowany chód nazywa się stępem. Dzięki zmianom relacji czasowo-przestrzennych ruchów kończyn w stępie dominują podparcia trójnożne, dzięki czemu poprawia się stabilność chodu (BŁASZCZYK 1984). Zmiana odwrotna, to jest zwiększenie szybkości lokomocji, wiąże się z przeciwnymi do opisanych powyżej zmianami koordynacji (AFELT i współaut. 1983b, BŁASZCZYK 1984, BŁASZCZYK i DOBRZECKA 1989b).

Nieco inaczej przedstawia się problem stabilności chodów niesymetrycznych. Różne odmiany galopu zaliczane do klasy chodów niesymetrycznych cechuje to, że tylko jedna para kończyn przekątnych lub jednostronnych pracuje jednocześnie. Czas trwania kontaktu nogi z podłożem może być w galopie bardzo krótki. U geparda faza podparcia stanowi tylko 16% do 18% całego cyklu kroku (HILDEBRAND 1989). Głównym elementem galopu u większości ssaków jest długa faza lotu, kiedy to wszystkie kończyny nie mają kontaktu z podłożem. Faza ta pod względem stabilności jest bezpieczna, gdyż zwierzę porusza się ruchem balistycznym. Jednocześnie jednak mniejsza jest manewrowość galopu i dlatego chody niesymetryczne są używane w sytuacjach, gdy jest wymagana znaczna prędkość, a kwestia stabilności chodu schodzi na drugi plan. Warto również wspomnieć, że faza lotu pozwala na wydłużenie fazy przeniesienia kończyny i dlatego umiarkowany galop jest bardziej efektywny niż bardzo szybki kłus. Wymach kończyn w galopie jest dodatkowo zwiększony poprzez ruchy grzbietu. Znaczna szybkość ruchu kończyn oraz duża praca związana z przemieszczaniem środka ciężkości ciała powodują, że galop pochłania duże ilości energii i dlatego jest używany jedynie w sytuacjach decydujących o przeżyciu zwierzęcia.

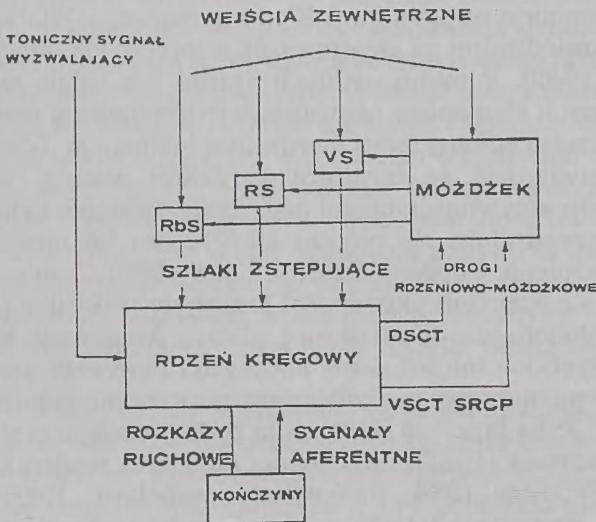
Ważną, a jednocześnie bardzo mało poznaną rolę w stabilizacji lokomocji ssaków odgrywają ruchy głowy i ogona (WETZEL i STUART 1976). Poprzez zmianę pozycji głowy zwierzę może wpływać na położenie środka ciężkości ciała. Zmiana położenia głowy względem tułowia poprzez wrodzone odruchy błędnikowe wpływa na długość kroku. Przemieszczenia środka ciężkości spowodowane ruchami głowy ułatwiają przeniesienie ciężaru ciała z jednej na drugą kończynę. Stabilizujący wpływ skoordynowanych ruchów głowy jest doskonale widoczny w lokomocji naziemnej ptaków. W tym przypadku częstotliwość ruchów głowy jest ściśle skorelowana z częstotliwością ruchu kończyn (FROST 1978).

NEURONALNE MECHANIZMY STEROWANIA LOKOMOCJĄ U SSAKÓW

Pomimo intensywnych badań lokomocja w dalszym ciągu kryje wiele tajemnic. Jak dotychczas udało się w miarę dobrze opisać wiele zjawisk towarzyszących lokomocji. Dysponujemy dokładnym opisem ruchów kończyn i tułowia oraz opisem całej mechaniki ruchu (WETZEL i STUART 1976). Znacznie mniej wiadomo na temat samego sterowania lokomocją na poziomie układu nerwowego. Wiadomo, że rdzeń kręgowy jest odpowiedzialny za generowanie wzorców lokomocji (WETZEL i STUART 1976, LOEB 1989). Pomimo usilnych starań nie udało się jednak poznać struktury i głównych elementów centralnego (rdzeniowego) generatora lokomocji oraz nie stworzono spójnej teorii sterowania lokomocją (LOEB 1989). Udało się dotychczas stwierdzić, że centralny generator wzorca nie opracowuje każdorazowo rozkładu aktywności mięśni nóg. Takie działanie byłoby bardzo czasochłonne i wprowadzałoby do układu sterującego lokomocją opóźnienia uniemożliwiające spełnienie założonej funkcji (LOEB 1989). Zamiast tego układ nerwowy posługuje się wzorcem aktywności kończyny traktując ją jako podstawową jednostkę funkcjonalną. W strukturę rdzenia kręgowego są wpisane wzorce aktywności wszystkich mięśni danej kończyny. Powyższy program sterowania ruchem kończyny może być modyfikowany poprzez informacje czuciowe docierające do rdzenia. Taka hipoteza sterowania ruchami lokomocyjnymi, sformułowana przez BERNSTEINA (1967), ma obecnie najwięcej zwolenników (BIZZI i współaut. 1982, FELDMAN 1986, BERKINBLIT i współaut. 1986). Koncepcja ta zakłada, że układ sterowania lokomocją ustala jedynie docelową pozycję ruchu każdej kończyny. Do realizacji tego celu układ nerwowy korzysta z gotowych wzorców pobudzenia mięśni, które nie zależą od informacji sensorycznej. Nie oznacza to, że te „sztywne” programy sterujące nie są w ogóle modyfikowalne. Istnieją trzy podstawowe kanały dostarczające bieżącej informacji na temat wykonywanych ruchów ciała oraz warunków ich realizacji. Są to wejścia do rdzeniowego generatora lokomocji z receptorów proprioceptywnych (czucia głębokiego), z układu przedsionkowego oraz z narządu wzroku. Te trzy sygnały pozwalają na bieżąco korygować błędy sterowania oraz dostosować sterowanie do warunków zewnętrznych (WETZEL i STUART 1976).

Istotną rolę w integracji informacji sensorycznej z aktywnością generatora rdzeniowego pełni mózdzek (ARSHAVSKY i współaut. 1983). Schemat organizacji pętli rdzeniowo-mózdkowej pokazano na rysunku 6. Informacja wynikająca z cyklicznej aktywności generatora rdzeniowego jest przesyłana do mózdku grzbietową (DSCT) i brzusznią (VSCT) drogą rdzeniowo-mózdkową oraz drogą rdzeniowo-siatkowo-mózdkową (SRCP). Grzbietowa droga rdzeniowo-mózdkowa przekazuje szczegółową informację o działaniu ruchowego aparatu wykonawczego określając fazy i siły skurczu mięśni, kąty stawowe, fazy ruchu kończyny. Maksimum aktywności tej drogi przypada na okres podparcia kończyny. Aktywność DSCT zanika po deaferentacji, czyli po uszkodzeniu nerwów czuciowych kończyn. Z kolei szlakami: brzusznią i rdzeniowo-siatkową są przesyłane do mózdku informacje na temat aktywności wewnętrznej rdzeniowych struktur lokomocyjnych. Nic więc dziwnego, że deaferentacja kończyn nie wpływa na te

sygnały. W mózdzku następuje integracja sygnałów rdzeniowych z informacją proprioceptywną, przedsionkową i wzrokową. Odpowiednio zmodyfikowane sygnały mózdkowe są przesyłane do rdzenia trzema drogami: siatkowo-rdzeniową (RS), przedsionkowo-rdzeniową (VS) i czerwienno-rdzeniową (RbS). Pozwala to na dostosowanie ruchów kończyn i całego ciała do zmieniających się warunków środowiska.



Rys. 6. Schemat pętli mózdkowo-rdzeniowej umożliwiającej dostosowanie ruchów lokomocyjnych do warunków zewnętrznych.

Toniczny sygnał wyzwalający uruchamia rdzeniowy generator ruchów lokomocyjnych. Informacja wynikająca z cyklicznej aktywności tego generatora jest przesyłana do mózdzku grzbietową (DSCT) i brzuszna (VSCT) drogą rdzeniowo-mózdkową oraz drogą rdzeniowo-siatkowo-mózdkową (SRCP). Zmodyfikowane sygnały mózdkowe są przesyłane ponownie do rdzenia drogami zstępującymi: czerwienno-rdzeniową (RbS), siatkowo-rdzeniową (RS) oraz przedsionkowo-rdzeniową (VS).

Zgromadzona dotychczas wiedza na temat mechaniki ruchu, aktywności struktur nerwowych w czasie lokomocji oraz poznanie mechanizmów stabilizacji dynamicznej pozwalają żywić nadzieję, że w najbliższym czasie stworzymy kompleksową teorię kontroli lokomocji. Jak daleko jesteśmy od tego celu niech świadczy fakt, że dotychczas, pomimo dużych wysiłków, nie udało się zbudować maszyny, która chodzi, pływa lub lata w oparciu o mechanizmy wykorzystywane w przyrodzie.

LOCOMOTION IN MAMMALS: PRINCIPLE OF INTERLIMB COORDINATIONS

Summary

Vertebrate locomotion is a vast and complex topic. The manner in which an animal moves depends on the behavioural context that determines the goal, speed and direction of the locomotion. The animal limbs are the main source of the propulsive and support forces that are needed for locomotion. The gaits that animals select are related not only to their body proportions, speed, and agility, but also to the biomechanics of their bodies, their expenditure of energy, and the neuromuscular control that is required. At the phenomenological level, we have good descriptions of locomotion. However, we do not really have a theory of control for locomotion. Both the musculoskeletal mechanics and the neural control circuitry are complex enough to make intuitive guesses about how locomotion works unlikely to be successful. Different aspects of locomotion have been studied in the Nencki Institute for over 20 years. A new method for animal locomotion investigation developed in our Institute contributed to a great advancement in these studies. The 2-D gait diagram method allows for simultaneous measurement of the basic overground locomotion parameters such as swing and stance durations, stride length, velocity of movement etc. Using this method we were able to

investigate physiological mechanisms of locomotion velocity control in quadrupeds and to study neuronal circuitry involved in the interlimb coordination during locomotion. Results of these studies are discussed in the paper.

LITERATURA

- AFELT Z., KASICKI S., 1975. *Limb coordinations during locomotion in cats and dogs*. Acta Neurobiol. Exp. 35, 369–379.
- AFELT Z., BŁASZCZYK J. W., DOBRZECKA C., 1983a. *Stepping frequency and stride length in animal locomotion: a new method of investigation*. Acta Neurobiol. Exp. 45, 227–233.
- AFELT Z., BŁASZCZYK J. W., DOBRZECKA C., 1983b. *Speed control in animal locomotion: transitions between symmetrical and nonsymmetrical gaits in the dog*. Acta Neurobiol. Exp. 45, 233–250.
- ARSHAVSKY Y. I., GELFAND I. M., ORLOVSKY G. N., 1983. *The cerebellum and control of rhythmical movement*. TINS 6, 417–422.
- ARSHAVSKY Y. I., KOTS Y. M., ORLOVSKY G. N., RODIONOV I. M., SHIK M. L., 1965. *Investigation of the biomechanics of running by the dog*. Biophysics 10, 737–746.
- BERKINBLIT M. B., FELDMAN A. G., FUKSON O. I., 1986. *Adaptability of innate motor patterns and motor control mechanisms*. Beh. Brain Sci. 9, 585–638.
- BERNSTEIN N. A., 1967. *The co-ordination and regulation of movement*. Oxford, Pergamon Press.
- BIZZI E., ACCORNERO N., CHAPPLE W., HOGAN N., 1982. *Arm trajectory formation in monkey*. Exp. Brain Res. 46, 139–143.
- BŁASZCZYK J. W., 1984. *Fizjologiczne mechanizmy regulacji prędkości lokomocji czworonożnej na przykładzie psa*. Praca doktorska. IBD. PAN. Warszawa.
- BŁASZCZYK J. W., 1993. *Kontrola stabilności postawy ciała*. Kosmos 42(2), 473–486.
- BŁASZCZYK J. W., DOBRZECKA C., 1985. *Physiological mechanisms of velocity control in quadrupedal locomotion*. Physiol. Bohemoslov. 34, 9–13.
- BŁASZCZYK J. W., DOBRZECKA C., 1986. *Two-dimensional gait diagrams applied to the study of normal and pathological gaits*. Int. Conf. „Novel Approaches to the Study of Motor Control”, Banff, Kanada, 6–7.
- BŁASZCZYK J. W., DOBRZECKA C., 1989a. *Speed control in quadrupedal locomotion: Principles of limb coordination in the dog*. Acta Neurobiol. Exp. 49, 105–124.
- BŁASZCZYK J. W., DOBRZECKA C., 1989b. *Alteration in the pattern of locomotion following a partial movement restraint in puppies*. Acta Neurobiol. Exp. 49, 39–46.
- BŁASZCZYK J. W., DOBRZECKA C., 1995. *Locomotion in dogs with unilateral somatosensory cortex lesion*. Acta Neurobiol. Exp. 55, 133–140.
- BŁASZCZYK J. W., LOEB G. E., 1993. *Why cats pace on the treadmill?* Physiol. Beh. 53, 501–507.
- CAPUTA M., 1993. *Dlaczego skóra twarzy zdradza nasze emocje? Termoregulacja mózgu*. Kosmos 42, 347–363.
- CHAPIN J. K., LOEB G. E., WOODWAD D. J., 1980. *A simple technique for determination of footfall patterns of animals during treadmill locomotion*. J. Neurosci. Meth. 2, 97–102.
- FELDMAN A. G., 1986. *Once more on the equilibrium-point hypothesis for motor control*. J. Mot. Beh. 18, 17–54.
- FROST B. J., 1978. *The optokinetic basis of head-bobbing in the pigeon*. J. Exp. Biol. 74, 187–196.
- GAMBARJAN P. P., ORLOVSKI G. N., PROTOPOPOVA T. G., SEVERIN F. W., SHIK M. L., 1971. *Rabota myszcz pri raznykh vidakh lokomocji koszki i prisposobitilnyje izmieniienia organow dwizhenja w semiejstwie Felidae*. [W:] *Morfotogia i ekologia pozwonocznych*. Izdatelstwo Nauka, 220–235.
- GÓRSKA T., MAJCZYŃSKI H., BEM T., ZMYSŁOWSKI W., 1993. *Hindlimb swing, stance and step relationships during unrestrained walking in cats with lateral funicular lesion*. Acta Neurobiol. Exp. 53, 133–142.
- GRILLNER S., 1975. *Locomotion in vertebrates — central mechanisms and reflex interaction*. Physiol. Rev. 55, 247–304.
- HILDEBRAND M., 1959. *Motion of the running cheetah and horse*. J. Mammal. 40, 481–495.
- HILDEBRAND M., 1966. *Analysis of the symmetrical gaits of tetrapods*. Folia Biotheoret. 6, 9–22.
- HILDEBRAND M., 1989. *The quadrupedal gaits of vertebrates*. Bioscience 39, 766–775.
- HOWELL A. B., 1944. *Speed in Animals*. Chicago, University of Chicago Pres, 12–87.
- KASICKI S., 1979. *Koordynacja ruchów kroczących kota w czasie symetrycznych rodzajów lokomocji*. Praca doktorska. IBD. PAN.

- KOOZENKANANI S. M., MCGHEE R. B., 1973. *Occupancy problems with pairwise exclusion constraints - an aspect of gait enumeration*. J. Cyber. 2, 14-26.
- LOEB G. E., 1989. *Neural control of locomotion*. Bioscience 39, 800-804.
- MAREY E. J., 1874. *Machina zwierzęca*. Redakcja Przeglądu Tygodniowego, Warszawa, 140-177.
- MUYBRIDGE E., 1957. *Animal in motion*. New York. Dover, 23-181.
- REIBERT R. M., SUTHERLAND I. E., 1983. *Machine that walk*. Scientific American 248(1), 32-39.
- SUHANOV V. B., 1967. *Materiały po tokomocji naziemnych pozwonoczných: I. Obszczaja klasifikacja simmetriczeskich pohodok*. Moskowskoje Obszczestwo Ispytatielei Prirody. Biuletin Novaja Seria 72, 118-135.
- WETZEL M. C., STUART D. G., 1976. *Ensemble characteristics of cat locomotion and its neural control*. Prog. Neurobiol. 7, 1-98.

IRENA ŁUKASZEWSKA

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

EKSPLORACJA I HABITUACJA

Zachowanie określane jako eksploracja — badanie, poszukiwanie — występuje powszechnie u zwierząt, gdyż ma ono zasadnicze znaczenie dla życia w naturalnym środowisku. Eksploracja jest niezbędna do poznania otoczenia, miejsc niebezpiecznych i kryjówek oraz źródeł pożywienia. Przestrzeń ma strukturę wyznaczoną znajdującymi się tam obiektami, zwierzę musi więc je rozpoznawać, jak również znać ich wzajemne położenie. Znajomość własnego terytorium nigdy nie jest wystarczająca, gdyż ono podlega stale mniejszym lub większym zmianom, zachodzi więc konieczność jego patrolowania, dostrzegania zmian i dostosowania wiedzy do aktualnej sytuacji. Obecnie uważa się, że jedną z głównych funkcji eksploracji jest nabywanie informacji dla terażniejszego i przyszłego użytku (np. RENNER 1990).

Zachowanie eksploracyjne jest od dawna przedmiotem badań laboratoryjnych prowadzonych głównie na gryzoniach, przede wszystkim na szczurach i myszach, a także na chomikach i gerbilach. Większość danych w tym artykule dotyczy eksploracji szczurów.

Można wyróżnić dwie podstawowe formy: eksplorację przestrzeni i przedmiotu. Wyróżnienie to odpowiada w pewnym stopniu podziałowi wprowadzonemu przez BERLYNE'A (1960) na eksplorację poznawczą (inspective), która jest wywołana i utrzymywana przez fizyczną obecność bodźca oraz poszukiwawczą (inquisitive) odnoszącą się do sytuacji, w której obecność bodźca nie jest natychmiastowo widoczna.

W badaniach eksploracji przestrzeni są stosowane proste pojemniki o różnej wielkości, tak zwane „otwarte pola” (open field). Otwarte pole, jako metoda badania eksploracji przestrzeni, było krytykowane za brak możliwości rozróżnienia między prawdziwą eksploracją wyrażającą się lokomocją i wspinaniem na ścianki, a chęcią ucieczki z sytuacji, do której zwierzę było zmuszone (forced exploration; WALSH i CUMMINS 1976). W dalszych badaniach stosowano niekiedy otwarte pole z wyciętym otworem, do którego przystawiano klatkę mieszkalną szczura (SCHENK 1989). Szczur mógł dobrowolnie wyjść z klatki i eksplorować otwarte pole, puste lub zawierające przedmioty (free exploration, np. SCHENK 1989).

Aktywność lokomocyjna w otwartym polu jest ogólnie uznawana za jeden ze składników eksploracji. Często w podłodze lub ścianie aparatu są umieszczone otwory stanowiące wtedy główny element eksploracji, a niekiedy wkłada się do nich małe przedmioty lub bodźce zapachowe poszerzając eksperyment o dodatkową jakość sensoryczną. Są stosowane również aparaty przestrzenne bardziej skomplikowane w postaci labiryntów, najczęściej w kształcie litery T lub Y. Tu też wprowadza się czasem dodatkowo bodźce wzrokowe umieszczając różne wzory na podłodze lub ścianach labiryntu (np. XAVIER i współaut. 1991).

Analizę eksploracji przedmiotu przeprowadza się umieszczając go w pojemniku pojedynczo lub w grupie kilku innych. Stosuje się dwa typy przedmiotów: manipulacyjne — dające się przesuwać oraz większe i cięższe przedmioty nie manipulacyjne. Czas poświęcony na eksplorację przedmiotu zależy od dwóch czynników: liczby kontaktów z przedmiotem oraz czasu ich trwania. Czynniki te nie są ze sobą związane i mogą zmieniać się niezależnie od siebie. CHEAL (1981) uważa, że są one wyrazem odmiennych procesów uwagi. Procesy te można rozdzielić farmakologicznie. Gerbille, którym podano skopolaminę (bloker receptora cholinergicznego) mają problemy z utrzymaniem uwagi, więc zbliżają się do bodźca często, ale kontakty są krótkie. Przy uszkodzonej zdolności do przenoszenia uwagi zwierzęta „persewują reakcje”, ich kontakty z przedmiotem są długie, jak gdyby nie mogły się od niego oderwać. O selektywności uwagi można z kolei wnosić na podstawie, na przykład, odmienności reakcji na bodziec nowy i znany. Selektywność uwagi dojrzewa około 21 dnia życia gerbili, co ma duże znaczenie adaptacyjne, ponieważ w tym czasie gerbille opuszczają gniazdo i stają się niezależne od rodziców (CHEAL 1987).

Reakcja eksploracyjna jest wywołana głównie przez nowe bodźce. Nowość ma właściwości stresogenne, wywołuje lęk i niepewność, lecz równocześnie budzi ciekawość i chęć poznania (MONTGOMERY 1955). Aktywność eksploracyjna wynika z interakcji między tendencją badawczą wywołującą chęć zbliżenia się do bodźca, a lękiem budzącym chęć oddalenia się. Jeśli bodziec wywołuje zbyt silny lęk, szczur wycofuje się, ale przy umiarkowanej intensywności lęku szczur podejmuje eksplorację. Prowadzi to do poznania bodźca i zmniejszenia lęku. MONTGOMERY (1955) wykazał, że szczury więcej eksplorowały labirynt ze ściankami niż labirynt odsłonięty, budzący większy lęk, ale w kolejnych ekspozycjach eksploracja odsłoniętego labiryntu wzrastała. Powodem tego było zmniejszanie się lęku na skutek nabywania informacji o otoczeniu odsłoniętego labiryntu nie kryjącego zagrożenia.

Mimo różnic w zachowaniu eksploracyjnym, wynikających z rodzaju bodźca, aparatury i innych cech metody, ogólny przebieg eksploracji u szczura jest podobny. Zwierzę umieszczone w aparacie, który jest dla niego nowym środowiskiem po pewnym, dość krótkim okresie znieruchomienia podejmuje intensywną działalność eksploracyjną. Porusza się szybko i nieregularnie, rozgląda dookoła, często staje na tylnych łapach, obwachuje ścianki i podłogę aparatu oraz znajdujące się tu przedmioty. Typową cechą eksploracji jest to, że słabnie w czasie aż do osiągnięcia poziomu asymptotycznego. Jest to przejaw habituacji. Zakłada się, że asymptotyczny poziom eksploracji oznacza zakończenie w pewnym stopniu integracji cech charakterystycznych nowego środowiska (SAVE i współaut. 1992).

Eksploracja przedmiotu ma różne aspekty sensoryczne. Zwykle dostarcza szczurowi wielorakich bodźców wzrokowych, dotykowych, węchowych, termicznych a nawet smakowych. Interakcja z przedmiotem może przybierać różne formy (RENNER i SELTZER 1991). Może polegać na bezpośrednim kontakcie, dotykaniu nosem, jedną lub dwiema łapami, wspinaniu się. Zwierzę może przedmiot lizać, próbować go ugryźć lub przesuwać (w przypadku przedmiotu manipulacyjnego). Zachowanie eksploracyjne może polegać także na zatrzymaniu się przy przedmiocie i oglądaniu go lub węszeniu z pewnej, niewielkiej odległości (RENNER i SELTZER 1991). Zakres interakcji z przedmiotem zależy od wielu czynników, między innymi od wczesnego doświadczenia szczura (RENNER 1987). Jednak nawet dorosłe szczury trzymane przez okres 5 tygodni przed eksperymentem w tak zwanym wzbogaconym środowisku (grupowo w dużych klatkach wypełnionych różnymi przedmiotami) wykazywały większą różnorodność interakcji z nowym przedmiotem niż zwierzęta przebywające w zubożonym środowisku (pojedynczo w niewielkich pustych klatkach). Wpływ środowiska ujawnił się również w ogólnej wielkości eksploracji (INGLIS 1975).

Silny wpływ na charakter eksploracji ma stres. Szczury poddane szokom elektrycznym w łapy dwa dni przed właściwym eksperymentem wykazywały zmniejszoną różnorodność interakcji oraz mniejszą liczbę kontaktów z przedmiotem (ROSELLINI i WIDMAN 1989).

Zachowanie eksploracyjne pojawia się w bardzo wczesnym wieku. Jak podaje CHEAL (1987), nawet najmłodsze gerbille jeszcze przed otwarciem oczu, kiedy natkną się na miseczkę zatrzymują się, obwąchują ją i gryzą. Jednakże eksploracja przedmiotów i bodźców zapachowych osiąga poziom taki, jak u osobników dorosłych dopiero po 28 dniu życia. W wielu badaniach na szczurach stwierdzono, że osobniki stare (22–24-miesięczne) eksplorują mniej niż młode, dojrzałe zwierzęta (np. WILLIG i współaut. 1987). Należy jednak zauważyć, że słabsza eksploracja osesków lub starych szczurów mogła być odbiciem zależności od czynników środowiska, na przykład temperatury, separacji od współtowarzyszy lub słabszej reaktywności na właściwości bodźca.

Nie jest zupełnie jasne, czy płęć zwierząt ma wpływ na poziom i charakter eksploracji. Niewielka liczba badań tego typu i rozbieżności metodyczne utrudniają jednoznaczną odpowiedź.

Poziom zaspokojenia potrzeb biologicznych organizmu jest także istotnym czynnikiem wpływającym na eksplorację. Głodne lub spragnione szczury mniej eksplorują znany labirynt niż zwierzęta nasycone. Natomiast w nowym środowisku poziom eksploracji jest jednakowo wysoki, tak u szczurów głodnych, jak i nasyconych, ponieważ eksploracja prowadzi do poznania środowiska i wytworzenia poczucia bezpieczeństwa (MONTGOMERY 1953). W wielu eksperymentach stwierdzono, że nawet bardzo głodne szczury nie rozpoczną jedzenia pokarmu w nieznanym środowisku, zanim nie przeprowadzą odpowiedniej eksploracji (np. BOLLES i RAPP 1965). Potwierdzają to obserwacje własne (I. Ł.). Poczucie bezpieczeństwa jest więc podstawową potrzebą organizmu.

Wreszcie, poziom eksploracji u szczurów i prawdopodobnie u innych zwierząt zależy od rodzaju eksplorowanych bodźców. Ogólnie można powiedzieć, że im większa (do pewnego stopnia) różnorodność lub zmiana, tym bardziej jest nasiloną eksploracja. Przedmioty większe o rozbudowanych kształtach przycią-

gają większą uwagę niż małe i proste. To samo dotyczy płaskich wzorów (skomplikowane są eksplorowane chętniej), przestrzeni o wielu zakamarkach (np. wielokorytarzowy labirynt będzie eksplorowany dłużej niż prosta skrzynka o tej samej powierzchni; BERLYNE 1960, DENNY 1975, LEYLAND i współaut. 1976, RENNER i SELTZER 1991, SALES 1968). Bodźce nowe mają w tym względzie znaczną przewagę nad bodźcami znanymi. Ten sam przedmiot przedstawiony powtórnie po upływie krótkiego czasu wywoła znacznie słabszą reakcję eksploracyjną niż za pierwszym razem, co jest wyrazem habituacji. Widząc równocześnie przedmiot znany i nowy szczur będzie częściej i dłużej kontaktował się z przedmiotem nowym. BERLYNE (1950) wykazał, że po zastąpieniu jednego z trzech znanych przedmiotów przez przedmiot nowy, szczur znacznie dłużej eksplorował ten ostatni niż pozostałe dwa znane przedmioty. Szczur mając do wyboru skrzynkę, w której był trzymany przez kilka minut lub skrzynkę nową więcej czasu spędzi w nowej skrzynce (HUGHES 1968). Nowe bodźce społeczne również wywołują większą reakcję eksploracyjną. Młody szczur wpuszczony do klatki szczura dorosłego wywołał duże zainteresowanie. Szczur dorosły obwąchiwał go i dotykał, ale gdy po przerwie rzędu kilku minut konfrontowano dorosłego szczura ponownie z tym samym młodym osobnikiem zainteresowanie znikało. Dorosły szczur potrafi po upływie tego czasu odróżnić znanego młodego osobnika od pochodzącego z tej samej klatki osobnika nie znanego, którym będzie się żywo interesował (THOR i HOLLOWAY 1982).

Przykładem preferencji nowości może być zachowanie się określone jako spontaniczna alternacja (DEMBER i EARL 1957). Przy możliwości swobodnego wyboru jednego z dwóch ramion labiryntu w kształcie litery T lub Y, szczury, myszy i wiele innych zwierząt mają tendencje do alternacyjnego wyboru ramion w kolejnych wejściach (reakcje te nie są wzmacniane). Spontaniczna alternacja jest ogólnie uznawana za reakcję eksploracyjną skierowaną na bardziej nową alternatywę, to jest na ramię ostatnio nie odwiedzane. Podobnie jak w innych przypadkach reakcji na nowość i zmianę, poziom spontanicznej alternacji jest obniżony przez działanie bodźców awersyjnych (DEMBER i FOWLER 1958). Preferowanie nowości i zmiany zależy od stanu emocjonalnego zwierzęcia. Zwierzę przestraszone lub znajdujące się w dyskomforcie fizycznym będzie wolało bodźce znane niż nowe oraz nie zmienione niż zmienione. Na przykład, w takiej sytuacji szczury będą unikały alei, w której nastąpiła zmiana jasności i wybierały raczej tę, która pozostała nie zmieniona (GAFFAN 1972).

Oprócz dostarczania informacji eksploracja ma jeszcze inne znaczenie dla zwierząt — zaspokaja ich potrzebę stymulacji. Zwierzęta poszukują stymulacji sensorycznej. BERLYNE (1950) zakładał istnienie „curiosity drive” — napędu ciekawości. MONTGOMERY (1954) oraz MONTGOMERY i SEGALL (1955) wykazali, że szczury uczą się w prostym labiryncie drogi prowadzącej do skomplikowanego labiryntu, który mogą eksplorować w ciągu 2 min. Było to w tej sytuacji jedyne wzmocnienie dodatnie. SCHNEIDER i GROSS (1964) stwierdzili, że chomiki szybciej biegną prostą aleją, jeśli na jej końcu pojawiają się nowe bodźce. Małpy naciskały dźwignię, ażeby zwiększyć lub zmniejszyć oświetlenie pomieszczenia, w którym przebywały (MOON i LODAHL 1956).

Początkowe badania nad zachowaniem się szczura, prowadzone we wczesnych latach naszego wieku, dotyczyły głównie mechanizmów uczenia się w róż-

nych rodzajach labiryntów. Niektórzy badacze zauważyli, że szczur ucząc się określonej drogi w labiryncie poznaje jego ogólny plan, zdarzało się bowiem, że zwierzę wydostawało się na górę labiryntu i biegło wprost do celu. Według TOLMANA (1948) zwierzęta mogą stosować różne mechanizmy orientacyjne, żeby dotrzeć do pożądanego miejsca. Informacja może być zakodowana w postaci listy reakcji na sekwencję bodźców, na przykład wykonania skrętu w lewo lub w prawo przy odpowiednim obiekcie. Znacznie większe możliwości orientacyjne daje posługiwanie się „poznawczą mapą” przestrzenną (cognitive map) reprezentującą środowisko. Dzięki takiej mapie środowiska zwierzęta mogą swobodnie poruszać się w swoim terenie, wybierać najkrótszą drogę do celu, jak również dostosować się do ewentualnych zmian zachodzących w środowisku.

Wiele lat później ideę poznawczej mapy przestrzennej podjęli na nowo i znacznie ją rozwinęli O'KEEFE i NADEL (1978). TOLMAN opierał się na przesłankach behawioralnych, O'KEEFE (1976) miał podstawy elektrofizjologiczne. Autor ten stwierdził, że niektóre neurony w hipokampie szczura, głównie w polu CA1 są aktywne wtedy, gdy szczur znajduje się w określonym miejscu środowiska lub przechodzi z jednego miejsca do drugiego. Komórki tego rodzaju mogą przypuszczalnie stanowić neuronalną reprezentację poszczególnych miejsc w przestrzeni a przez wzajemne połączenia tworzyć mapę poznawczą, czyli neuronalną reprezentację tego środowiska.

Mapa środowiska określa wzajemne stosunki między różnymi bodźcami w kategoriach odległości i kierunków. Zależności te są postrzegane przez zwierzę lub człowieka jako stałe i niezależne od jego ruchu lub pozycji. Ten system służy do identyfikacji miejsca zajmowanego przez zwierzę w danej chwili, jak również do określenia położenia innych miejsc w znanym środowisku. Poznawcza mapa przestrzenna wytwarza się na podstawie eksploracji. W czasie poruszania się w danym terenie zwierzę nabywa informacje o bliższych i dalszych mijanych obiektach czy źródłach innych bodźców oraz o ich wzajemnych stosunkach przestrzennych. Zdolność ta została wykorzystana do stworzenia dwóch ważnych testów behawioralnych szeroko obecnie stosowanych do badania różnych zachowań szczura, zwłaszcza pamięci i wpływu różnych uszkodzeń mózgu oraz wpływu różnych środków farmakologicznych. Jednym z nich jest labirynt promienisty zaprojektowany przez OLTONA i SAMUELSONA (1976). Labirynt składa się z kilku lub kilkunastu ramion, na końcach których znajdują się kęsy pokarmu. Ponieważ opróżnione z pokarmu ramię pozostaje puste, szczur stara się go unikać. W krótkim czasie szczur uczy się wchodzić do danego ramienia tylko jeden raz. Jak wykazały badania OLTONA i współpracowników (1979) rozróżnienie opróżnionych ramion odbywa się w oparciu o rozpoznanie przedmiotów znajdujących się w danym pomieszczeniu. Szczur poznał te przedmioty w czasie poruszania się po ramionach labiryntu a więc na drodze „zdalnej” eksploracji bodźców zewnętrznych w stosunku do labiryntu.

Innym szeroko stosowanym testem jest „basen Morrisa” wypełniony nieprzezroczystym płynem. Wprowadzony do basenu szczur pływa tak długo, dopóki nie natrafi na ukrytą platformę, która pozwoli mu wyjść z wody. Po kilku lub kilkunastu próbach szczury szybko trafiają do platformy niezależnie od miejsca, z którego zostały wprowadzone do basenu. Tak jak w przypadku labiryntu promienistego umożliwia im to zespół bodźców zewnętrznych wchodzących wraz

z basenem i platformą w skład poznawczej mapy przestrzennej, wytworzonej przez szczura w czasie kolejnych prób (MORRIS 1984).

TOLMAN (1948) a także O'KEEFE i NADEL (1978) uważają, że główną funkcją aktywności eksploracyjnej zwierząt jest tworzenie poznawczej mapy nowego środowiska oraz uaktualnianie mapy już istniejącej. GRAY (1982) twierdzi, że zwierzęta poznawszy uprzednio charakterystykę jakiegoś środowiska przewidują jego stan i reagują na rozbieżności między oczekiwanym i aktualnym obrazem. Ilustrują to wyniki doświadczenia ŁUKASZEWSKIEJ (1978). Szczur miał możliwość zapoznać się z dwoma różnymi ramionami labiryntu T; jedno z nich było białe, a drugie czarne. Przy ponownym wprowadzeniu szczura do tegoż labiryntu zmieniono kolor jednego z ramion na przeciwny tak, że oba były białe lub czarne. Szczury w większości reagowały na zmianę i wchodziły do tego ramienia, w którym zmieniono kolor, reagując na rozbieżność między aktualną percepcją i mentalną reprezentacją tej sytuacji. Podobna rozbieżność wystąpiła w doświadczeniach XAVIERA i współpracowników (1991). Stwierdzili oni, że zmiana kolejności wzorów umieszczonych na ścianach alei, którą szczury biegly do pokarmu wywołała ogólną reakcję eksploracyjną. Usunięcie tylko jednego ze wzorów powodowało eksplorację tylko tego miejsca, gdzie był on poprzednio umieszczony, co oznacza, że szczur „spodziewał” się jego obecności w tym miejscu.

W znacznej liczbie eksperymentów badano reakcje szczurów, a także chomików i gerbili na zmianę konfiguracji uprzednio prezentowanych przedmiotów. THINUS-BLANC i współpracownicy (1987) umieszczali w pojemniku kilka przedmiotów, najczęściej cztery ustawione w kształcie kwadratu. Po zapoznaniu się chomika z daną sytuacją wprowadzali zmiany w ustawieniu przedmiotów. Odśnięcie tylko jednego przedmiotu zmieniające geometryczny kształt układu było zauważone przez chomiki powodując selektywną reeksplorację tego przedmiotu. Natomiast rozsuniecie wszystkich przedmiotów zwiększające odległości między nimi przy zachowaniu geometrycznego układu nie wywoływało reakcji zwierząt. Świadczy to, że chomiki traktują układ jako określoną całość. Kodowany jest prawdopodobnie kształt układu, a nie jego wielkość (przynajmniej do pewnego stopnia). Ta interpretacja jest zgodna z hipotezą CHENGA (1986), zakładającą istnienie u szczura czysto geometrycznych modułów kodujących tylko kształt geometryczny środowiska, natomiast cechy jakościowe miałyby być zawarte w oddzielnych rejestrach. Preferencja geometrycznych relacji jest widoczna w wielu doświadczeniach na ssakach. Są doniesienia, że występuje również u ptaków (VALLORTIGARA i współaut. 1990) oraz bezkręgowców (BEUSEKOM 1948). Zmiany w układzie przedmiotów, które tylko modyfikują aktualną konfigurację, wywołują eksplorację skierowaną na źródło modyfikacji (często jeden przedmiot) natomiast zmiany, które zniekształcają konfigurację, wywołują uogólnioną eksplorację skierowaną na wszystkie przedmioty (POUCET i współaut. 1986). Uogólnioną eksplorację wywołują również zmiany prowadzące do odmiennej konfiguracji. ŁUKASZEWSKA i KLEPACZEWSKA (1995) dawały szczurom do eksploracji trzy różne przedmioty ustawione w linii prostej. Następnie przedmiot środkowy odsuwały na pewną odległość przekształcając układ w formę trójkąta, a jeden z przedmiotów z krawędzi linii zamieniały na inny. Na skutek tych zmian każdy z przedmiotów miał inny walor: jeden był przedmiotem nowym, drugi występował w nowym miejscu, a trzeci — nie zmieniony pozostawał w dawnym miejscu.

Zmiany te wywołały reakcję eksploracyjną skierowaną w jednakowym stopniu na wszystkie trzy przedmioty, co świadczy, że szczury traktowały nowy „trójkątny” układ jako zupełnie nową sytuację i nie porównywały widzianych przedmiotów z ich reprezentacją, bowiem przy takim porównaniu bodziec nie zmieniony, pozostający w nie zmienionym miejscu powinien być najmniej eksplorowany. Powyższe doświadczenia wskazują na rozróżnienie między zmianą w układzie przedmiotów, która nastawia eksplorację na różnice między aktualną sytuacją bodźcową a jej mentalną reprezentacją oraz zmianą całego układu, a raczej zamianą jednej konfiguracji przedmiotów na inną, którą szczur traktuje jako nową sytuację i tworzy nową reprezentację przestrzenną, nie odwołując się do już istniejącej.

Wykrycie zmiany jest możliwe jedynie przez porównanie aktualnej sytuacji z wewnętrzną reprezentacją poprzedniej sytuacji, a więc przez odwołanie się do pamięci. Ten typ pamięci nosi nazwę pamięci rozpoznawczej. W rozmaitych formach testów pamięć rozpoznawcza jest badana często nie pod kątem eksploracji, lecz dla poznania funkcji danej struktury mózgowej, czy roli danego neuroprzekaźnika. Pamięć rozpoznawcza może dotyczyć miejsca lub przedmiotu. Różnice między pamięcią rozpoznawczą przedmiotu i przestrzeni stwierdzono w wielu eksperymentach. Uszkodzenia hipokampa i jego połączeń upośledzają pamięć przestrzenną, ale nie mają wpływu na pamięć przedmiotów (SAVE i WSPÓŁAUT 1992). Uszkodzenie tylnej kory ciemieniowej u małp upośledza przewodzenie informacji przestrzennych, nie związanych z cechami przedmiotu, podczas gdy uszkodzenie przyśrodkowego płata skroniowego zaburza informacje dotyczące przedmiotu (POHL 1973). Testy przestrzenne są zakłócone przez mniejszą dawkę scopolaminy niż rozpoznawanie przedmiotu (ENNACEUR i MELIANI 1992b). Stare zwierzęta mają w poważnym stopniu zaburzoną pamięć rozpoznawczą przestrzeni przy często nienaruszonej pamięci rozpoznawczej przedmiotu (CAVOY i DELACOUR 1993, ŁUKASZEWSKA i RADULSKA 1994). Rozpoznanie miejsca jest bardziej podatne na uszkodzenie prawdopodobnie dlatego, że opiera się na mniejszym zasobie informacji. Pamięć przedmiotu może dotyczyć wielu jego różnorodnych cech odnoszących się do różnych modalności sensorycznych. Nie można wykluczyć, że w różnych eksperymentach nie stwierdzono uszkodzeń pamięci rozpoznawczej przedmiotu ze względu na wytworzenie się silniejszej reprezentacji cech przedmiotu w korze mózgowej. Jednakże istnieje znaczna liczba danych wskazujących na anatomiczny rozdział przewodzenia informacji odnoszących się do percepcji cech przedmiotu i jego lokalizacji przestrzennej (DE YOE i VAN ESSEN 1988).

Nieodłączną cechą eksploracji jest habituacja czyli zmniejszanie się reakcji behawioralnej na bodziec ciągle lub powtarzany w krótkich odstępach czasu. Zwierzęta eksplorujące nowe środowisko czy przedmioty zmniejszają swoją aktywność eksploracyjną w ciągu pojedynczej sesji, jak również przy następnych ekspozycjach. Obniżenie aktywności w ciągu sesji eksperymentalnej określa się czasem jako krótkoterminową habituację, natomiast spadek aktywności obserwowany w następnej eksploracji tych samych bodźców jest określany jako habituacja długoterminowa (POUCET i WSPÓŁAUT. 1988). Czas jej trwania zależy od długości pierwotnej eksploracji i przerwy między nimi. Habituacja jest prostą formą długotrwałej plastyczności behawioralnej występującej powszechnie

w świecie zwierząt na wszystkich poziomach rozwoju. Habituacji ulegają odruchy i różne złożone formy zachowania się. Proces habituacji ma podstawowe znaczenie biologiczne, prowadzi bowiem do ignorowania bodźców, które nie są dla zwierzęcia istotne — jest wyrazem pewnej ekonomii zachowania się. THORPE (1963) określił habituację jako negatywne uczenie się — uczenie się nie wykonywania reakcji.

Habituacja reakcji behawioralnej i fizjologicznej na bodźce nie przynoszące pożytku lub nie stanowiące zagrożenia jest zjawiskiem często złożonym z kilku niezależnie zmieniających się składników. Dobrą ilustracją może być eksperyment ZBROŻYNY (1983) na kotach konfrontowanych z nieagresywnym psem. Kot wykazywał reakcję „grożąca” (threatening response), na którą składało się rozszerzenie źrenic, piloerekcja (czyli zjeżenie sierści), wygięcie grzbietu i wokalizacja. W kolejnych konfrontacjach reakcje te zmniejszały się niezależnie od siebie, z różną szybkością i różnie u poszczególnych kotów. Taki sam wynik otrzymano na małych kotkach hodowanych w laboratorium, nie mających uprzedniego doświadczenia z psem. Poszczególne składniki zanikały na różnych etapach habituacji. Odnosi się to również do składników sercowo-naczyniowych reakcji (MARTIN i współaut. 1976). Badania te wskazują, że proces habituacji wywiera wpływ na struktury kontrolujące poszczególne składniki reakcji, a nie na hipotetyczny ośrodek integrujący całą reakcję.

Reakcje, które uległy habituacji mogą być reaktywowane albo samoistnie — po upływie znacznego czasu od ustania działania bodźca, lub też po zastosowaniu innego, silnego bodźca. Jest to tak zwana dyshabituacja (TIGHE i LEATON 1976). Dyshabituacja jest często uważana za jedną z podstawowych cech określających habituację. Wystąpienie dyshabituacji pozwala na odróżnienie habituacji od innych form zmniejszania się reakcji, na przykład wynikających z adaptacji receptora lub zmęczenia efektorów. SPENCER i współpracownicy (1966) przedstawili pierwszy dowód, że dyshabituacja odruchu (w ich badaniach był to odruch fleksji u kota z przeciętym rdzeniem) nie polega na zniesieniu czy przerwaniu habituacji, lecz jest specjalnym przypadkiem uwrażliwienia (sensitization), kiedy to silny bodziec wzmagą różne odruchy w tym także odruch, który uległ habituacji. Wynik ten był potwierdzony w eksperymencie, w którym badano odruch wzdrygnięcia u szczura (startle) w odpowiedzi na głośny ton (GROVES i THOMPSON 1970). Szereg zastosowań tonu w krótkich odstępach czasu prowadzi do habituacji tej reakcji. Jeśli jednak następnie zastosuje się błysk światła następuje wzrost reakcji, która szybko wraca do poziomu grupy kontrolnej. Dyshabituacja nie polega więc na zniesieniu procesu habituacji; habituacja i uwrażliwienie są oddzielnymi, nałożonymi na siebie procesami (teoria podwójnego procesu; GROVES i THOMPSON 1970). Zgodnie z tą teorią habituacja jest wynikiem interakcji dwóch niezależnych procesów: jeden działa hamująco, drugi ma charakter pobudzający.

THOMPSON i SPENCER (1966) przeprowadzili szczegółową charakterystykę habituacji i podali 9 jej kryteriów: (1) Powtarzanie bodźca powoduje zmniejszenie się reakcji. Spadek przyjmuje zwykle formę ujemnej krzywej wykładniczej. (2) Po zaprzestaniu działania bodźców następuje spontaniczna odnowa reakcji (dyshabituacja). (3) W kolejnych epizodach habituacji i dyshabituacji habituacja staje się coraz szybsza. (4) Im większa częstotliwość stymulacji tym szybsza i większa

habituacja. (5) Słaby bodziec powoduje szybszą i silniejszą habituację. Silne bodźce mogą wywoływać nieznaczną habituację. (6) Trening habituacyjny może powodować asymptotyczny poziom reakcji (to znaczy, że dostatecznie długie powtarzanie bodźca nie będzie już powodować dalszego zmniejszania się reakcji). (7) Występuje generalizacja bodźca — bodźce podobne mogą również powodować habituację reakcji. (8) Prezentacja innego (zwykle silnego) bodźca powoduje dyshabituację. (9) Powtarzanie dyshabitującego bodźca prowadzi do zmniejszania się dyshabituacji (habituacja dyshabituacji). Wymienione kryteria odnoszą się do teoretycznego procesu habituacji. Dane empiryczne mogą od nich odbiegać zależnie od dziedziny badań.

Szybkość habituacji zależy od wieku zwierzęcia. Bardzo młode i stare zwierzęta habitują wolniej niż dorosłe. Obserwowano nagłe przejście od słabej habituacji zachowania eksploracyjnego lub nawet jej braku u 15-dniowych szczurów do normalnego przebiegu typowego dla dorosłych szczurów między 18 a 25 dniem ich życia (np. FEIGLEY i współaut. 1972). Podobnie PARSONS i współpracownicy (1973) badając eksplorację tuby, do której szczury mogły wkładać głowę stwierdzili, że habituacja reakcji eksploracyjnej miała wolniejszy przebieg u 15-dniowych szczurów w stosunku do szczurów 25-dniowych, szczurów dorosłych (200–300 dni) oraz szczurów starzejących się. Nagłe przejście od braku habituacji do jej wystąpienia jest równoległe do rozwoju cholinergicznym mechanizmów przedomózgowia w ciągu 3-go i 4-go tygodnia po urodzeniu. WILLIAMS i współpracownicy (1975) stwierdzili podobne różnice ontogenetyczne w habituacji reakcji eksploracyjnej, ale nie znaleźli wyraźnej zależności między wiekiem szczura a habituacją odruchu wzdrygnięcia. Według tych autorów jest to jeden z dowodów na pewną odmienną habituacji w zachowaniu dowolnym (eksploracja) i odruchowym (odruch wzdrygnięcia).

BRENNAN i współpracownicy (1984) stwierdzili, że stopień złożoności środowiska wpływa na habituację reakcji eksploracyjnej u dorosłych (8-miesięcznych) myszy. Bardziej skomplikowane środowisko zmniejszało habituację między kolejnymi sesjami i zaburzało habituację wewnątrz sesji. Natomiast stare myszy (28-miesięczne) nie wykazywały habituacji reakcji eksploracyjnych niezależnie od stopnia złożoności środowiska. Autorzy twierdzą, że różnica między dorosłymi i starymi myszami jest spowodowana odmienną reaktywnością na wywołujące wzbudzenie (arousal) cechy nowego środowiska. Dużą rolę w przebiegu habituacji odgrywa również motywacja eksploracyjna. W badaniach własnych (ŁUKASZEWSKA i KLEPACZEWSKA, w przygotowaniu) zauważono, że szczury, które cechuje wysoki poziom eksploracji, wykazują słabszą habituację wewnątrzpróbową, wyrażoną mniejszym spadkiem liczby kontaktów z przedmiotem niż szczury o niskim poziomie reakcji eksploracyjnej.

Przebieg habituacji reakcji eksploracyjnej przedmiotu zależy też od tego, czy został on umieszczony w znanym czy też w nieznanym środowisku. RADULSKA 1993 (praca magisterska) badała ten problem i otrzymała następujące wyniki. W czasie krótkiej eksploracji przedmiotu przedstawionego w nieznanym otoczeniu nie występowała typowa habituacja wewnątrzpróbową, ponieważ szczur naprzemiennie eksplorował przedmiot i jego otoczenie (arenę). Już jednorazowe zapoznanie się z areną przed testem powodowało wcześniejsze zainteresowanie przedmiotem i dłuższy czas pierwszego z nim kontaktu. Pojawiła się typowa

habituaacja wewnątrzpróbową. Stopień znajomości areny nie wpłynął jednak na całkowity czas eksploracji, tylko na jej przebieg.

Znaczna większość badań nad neuroanatomicznym podłożem eksploracji i habituacji była powodowana odkryciem wpływu hipokampa na zachowanie przestrzenne, głównie przypisywanej mu roli w tworzeniu poznawczej „mapy przestrzennej”. Wyniki zostały wyczerpująco omówione w książce *Hipokamp jako mapa przestrzenna* (O'KEEFE i NADEL 1978). Wiele wcześniejszych badań dotyczyło upośledzenia przez uszkodzenia hipokampalne spontanicznej alternacji wyborów ramienia labiryntu T. Pomijając element przestrzenny testu, wynik może być tłumaczony jako obniżenie preferencji nowości, a nawet jej unikanie przez zwierzęta z uszkodzonym hipokampem.

Uszkodzenia hipokampa zmniejszały lub znosiły reakcję na zmianę. W badaniach MARKOWSKIEJ i ŁUKASZEWSKIEJ (1981) małe uszkodzenia w grzbietowej lub brzusznej części hipokampa znosiły reakcję na zmianę jasności w jednym z ramion labiryntu T. XAVIER i współpracownicy (1990) wykazali, że szczury z uszkodzonym hipokampem nie reagowały na zmianę położenia znanego wzoru. Podobnie SAVE i współpracownicy (1992) stwierdzili brak reakcji na zmianę położenia przedmiotu znajdującego się w określonej konfiguracji z innymi przedmiotami u szczurów z uszkodzonym hipokampem. W doświadczeniach przedstawionych powyżej, oprócz elementów nowości związanej ze zmianą w otoczeniu, występuje również element przestrzenny. Nie jest to jednak czynnik decydujący, bo inne doświadczenia nie miały przestrzennego charakteru, a jednak uszkodzenia hipokampalne wywierały szkodliwy wpływ na habituację reakcji eksploracyjnej. Zmniejszenie się szybkości habituacji lub zaburzenie jej przebiegu wystąpiło w doświadczeniach LEATONA (1965) i FOREMANA (1983). Wyniki zależą często od stosowanej metody, na przykład XAVIER i współpracownicy (1990) obserwowali prawidłowy przebieg habituacji u szczurów z uszkodzonym hipokampem. Po przerwaniu połączeń między hipokampem i korą mózgową szczury nie rozpoznawały zmienionego przedmiotu lub też różnice w reakcji na przedmiot znany i zmieniony były mniejsze niż u szczurów kontrolnych (MYHRER 1989).

Hipokamp jest powiązany anatomicznie z jądrami przegrody (*septum*). Duże uszkodzenie przegrody u szczurów znosiło spontaniczną alternację (DOUGLAS i RAPHELSON 1966) powodując raczej powtarzanie wyboru. Uszkodzenia części przyśrodkowej przegrody powodowały u szczurów preferencję małego pomieszczenia; szczury z tym uszkodzeniem nie eksplorowały otwartego pola dostępnego z klatki domowej (KOHLEK i SREBRO 1980). Autorzy uważają, że te wyniki wskazują na zmiany w emocjonalności. Operowane szczury mają nasilony lęk przed nowym miejscem i aktywnie go unikają. Uszkodzenie bocznej części przegrody nie wywoływało takich zmian. Preferencja nowego przedmiotu była zachowana po uszkodzeniu przegrody (ENNACEUR i MELIANI 1992a). FEIGLEY i HAMILTON (1971) wykazali, że uszkodzenie przyśrodkowego jądra przegrody zmniejsza szybkość habituacji do nowego otoczenia, a POU CET (1989) stwierdził uszkodzenie habituacji reakcji eksploracyjnej przedmiotu i reakcji na zmianę przestrzenną u szczurów z takimi uszkodzeniami. Wiele wczesnych badań farmakologicznych poświęconych habituacji i eksploracji powstało pod wpływem opinii wyrażonej przez CARLTONA (1968), że w procesy behawioralnej habituacji jest włączo-

na acetylocholina (podobnie jak i w inne procesy behawioralne związane z hamowaniem reakcji). Stosowano najczęściej skopolaminę i atropinę — związki blokujące receptor cholinergiczny i w ten sposób uniemożliwiające działanie acetylocholino. CARLTON wraz ze współpracownikami (WILLIAMS i współaut. 1974) rozróżnili habituację reakcji eksploracyjnej (emitted response) i habituację odruchu wzdrygnięcia (elicited reflex). Habituacja reakcji eksploracyjnej zależy od centralnego układu cholinergicznego, natomiast habituacja odruchu wzdrygnięcia — od serotoniny. Ponieważ przyśrodkowe jądro przegrody wysyła projekcję cholinergiczną do hipokampa, w wielu badaniach obserwowano podobieństwo wpływu uszkodzeń tych struktur oraz podawania środków antycholinergicznym. DOUGLAS i ISAACSON (1966) wykazali zmniejszenie spontanicznej alternacji do poziomu przypadkowości u szczurów po podaniu skopolaminy. Natomiast podanie fizostygminy (powodującej przejściowy wzrost zawartości acetylocholino w mózgu) podniosło poziom spontanicznej alternacji (SQUIRE 1969). Podanie skopolaminy lub atropiny znacznie obniżało poziom reakcji szczurów na zmianę jasności jednego z ramion labiryntu T (ŁUKASZEWSKA i DŁAWICHOWSKA 1985, DŁAWICHOWSKA i ŁUKASZEWSKA 1986), natomiast fizostygmina przywracała reakcję na tę zmianę do normalnego poziomu (ŁUKASZEWSKA i DŁAWICHOWSKA 1990). FEIGLEY i HAMILTON (1971) obserwowali po podaniu skopolaminy zmniejszenie szybkości habituacji do nowego otoczenia, podobnie jak po uszkodzeniu przegrody. Skopolamina upośledzała odróżnienie nowego przedmiotu od przedmiotu znanego (ENNACEUR i MELIANI 1992b), SOFFIE i LAMBERTY (1988) podają, że po iniekcji skopolaminy dorosły szczur nie rozpoznawał młodego samca. W tym samym eksperymencie stwierdzono, że skopolamina wywoływała zaburzenia preferencji własnego zapachu, wydaje się więc, że upośledzenie rozpoznania społecznego ma to samo węchowe podłoże. W eksploracji przedmiotu przez szczury skopolamina skracała czas kontaktu z bodźcem (BUHOT i współaut. 1989, RENNER i współaut. 1992). CHEAL (1981) obserwowała u gerbili będących pod działaniem skopolaminy, że skróconym kontaktom z nowym przedmiotem towarzyszyło zwiększanie ich ilości, co jej zdaniem jest przejawem uszkodzenia uwagi, niemożności jej utrzymania przez taki okres czasu, jak u normalnych gerbili. Chociaż układ cholinergiczny był badany jako jeden z pierwszych i do tej pory skupia uwagę eksperymentatorów, są liczne doniesienia o znaczeniu innych systemów w zachowaniu eksploracyjnym, na przykład serotoniny (LIPSKA i współaut. 1992). Badano również efekt benzodiazepin (FILE 1985).

Szczególnie interesujący wydaje się związek eksploracji z endogennymi opioidami (KATZ i GELBART 1978, ARNSTEN i SEGAL 1979). Jak wykryto stosunkowo niedawno, każda nowa sytuacja powoduje uwolnienie w mózgu β -endorfiny. Powtórzenie tej samej sytuacji już nie wywołało zmiany w poziomie β -endorfiny (IZQUIERDO i współaut. 1984). Przyczyną uwalniania endorfiny w nowej sytuacji może być jej stresogenność. Jest sprawą znaną, że stres niezależnie od rodzaju aktywuje endogenny układ opioidowy. Stres wywiera taki sam wpływ na zachowanie eksploracyjne jak opioidy. W doświadczeniach ARNSTENA i współpracowników (1985) ucisk ogona, hałas lub skrępowanie ruchów powodowało zmiany w eksploracji podobne do tych, które występują po podaniu morfiny. Szczury miały zmniejszoną lokomocję, czas kontaktu z bodźcami otoczenia był bardzo ograniczony. Zmiany te były zablokowane przez małe dawki (0,1–0,25 mg/kg)

naloksonu, blokeru receptora β -endorfiny. Sam nalokson znacznie przedłużał czas kontaktów z bodźcem. Również w wielu innych eksperymentach używano naloksonu do badań nad wpływem systemu endogennych opioidów na eksplorację. KATZ i GELBART (1978) stwierdzili na myszach, że nalokson obniżał eksplorację otworów w podłodze aparatu i liczbę przejść do nowego przedziału w aparacie. W tym samym badaniu nalokson obniżał również liczbę naciśnień dźwigni dla uzyskania sensorycznej stymulacji (światło i stuk). ŁUKASZEWSKA i KLEPACZEWSKA (1995) stwierdziły u szczurów po iniekcji naloksonu brak reakcji eksploracyjnej zarówno na zmianę przedmiotu, jak i jego położenie. Autorki sądzą, że nalokson powoduje upośledzenie procesów uwagi związanych z percepcją przestrzeni.

Opisane powyżej efekty uszkodzeń mózgowych i interwencji farmakologicznej stanowią zaledwie fragment obrazu badań w tej dziedzinie. Zachowanie eksploracyjne ma wiele aspektów, oddziałują nań różne czynniki, więc różne systemy neuronalne mają udział w ekspresji różnych składników eksploracji. Zachowanie eksploracyjne zwierząt, ich preferencja nowości oraz reagowanie na zmianę bodźców różnych modalności jest podstawą wielu nowoczesnych testów behawioralnych, stosowanych w badaniach funkcjonowania mózgu. Habitacja jest atrakcyjnym modelem w badaniach behawioralnych i fizjologicznych. Pozwala unikać wielu trudności metodycznych występujących w innych modelach.

EXPLORATION AND HABITUATION

Summary

Exploration of novel environments permits animals to sample and process information that may be of survival value. This phenomenon has been subject to many laboratory investigations performed mainly on rodents. Exploration can be elicited by novel stimuli or by a change in the familiar set of stimuli. The magnitude and characteristics of an individual's exploratory behaviour depend on several factors: age, previous experience, motivational state of the animal and the characteristics of the environment or the stimuli i. e. their salience and complexity.

The main function of the exploratory activity is to form a new "cognitive map" of the environment or to update the existing map. Novelty has rewarding properties. Many animals will learn when reinforced by an opportunity to explore novel stimuli.

Continuous or repeated exposure to the same stimulus results in habituation, i. e. in decrement of response to this stimulus. Habituated responses recover spontaneously if the stimulus is withheld; they can be dishabituated by presentation of another stimulus. Habituation is a simple and universal form of negative learning — learning to stop responding to nonsignificant stimuli. Exploration and habituation have been proved to be sensitive to brain damage and to various pharmacological treatments. Some examples are presented in the article.

LITERATURA

- ARNSTEN A. T., SEGAL D. S., 1979. *Naloxone alters locomotion and interaction with environmental stimuli*. Life Sci. 25, 1035-1042.
- ARNSTEN A. F. T., BERRIDGE C., SEGAL D. S., 1985. *Stress produces opioid-like effects on investigatory behavior*. Pharmacol. Biochem. Behav. 22, 803-809.
- BERLYNE D. E., 1950. *Novelty and curiosity as determinants of exploratory behaviour*. Br. J. Psychol. 41, 68-80.
- BERLYNE D. E., 1960. *Conflict, arousal and curiosity*. McGraw-Hill. New York, str. XII+350.
- BEUSEKOM G. VAN., 1948. *Some experiments on the optical orientation in *Philanthus triangulum* Fabr.* Behaviour 1, 195-225.

- BOLLES R. C., RAPP H. M., 1965. *Readiness to eat and drink: Effect of stimulus conditions*. J. Comp. Physiol. Psychol. 60, 93-97.
- BRENNAN M. J., ALLEN D., ALEMAN D., AZMITIA E. C., QUARTERMAIN D., 1984. *Age differences in within-session habituation of exploratory behavior: Effects of stimulus complexity*. Behav. Neural Biol. 42, 61-72.
- BUHOT M. C., SOFFIE M., POUJET B., 1989. *Scopolamine affects the cognitive processes involved in selective object exploration more than locomotor activity*. Psychobiology 17, 409-417.
- CARLTON P. L., 1968. *Brain acetylcholine and habituation*. [W:] BRADLEY P. B., FINK M. (red.) Amsterdam Elsevier. Prog. Brain Res. 28, 48-60.
- CAVOY A., DELACOUR J., 1993. *Spatial but not object recognition is impaired by aging in rats*. Physiol. Behav. 53, 527-530.
- CHEAL M. L., 1981. *Scopolamine disrupts maintenance of attention rather than memory processes*. Behav. Neural Biol. 33, 163-187.
- CHEAL M. L., 1987. *Attention and habituation: separation of specific components in development*. Physiol. Behav. 41, 415-425.
- CHENG K., 1986. *A purely geometric module in the rats spatial representation*. Cognition 23, 149-178.
- DEMBER W. N., EARL R. W., 1957. *Analysis of exploratory, manipulatory and curiosity behavior*. Psychol. Rev. 64, 91-96.
- DEMBER W. N., FOWLER H., 1958. *Spontaneous alternation behavior*. Psychol. Bull. 55, 412-428.
- DENNY N. S., 1975. *The rats long-term preference for complexity in its environment*. Anim. Learn. Behav. 3, 245-249.
- DE YOE E. A., VAN ESSEN D. C., 1988. *Concurrent processing streams in monkey visual cortex*. Trends Neurosci. 11, 219-226.
- DLAWICHOWSKA E., LUKASZEWSKA I., 1986. *Effects of atropine on response-to-change*. Acta Neurobiol. Exp. 46, 1-10.
- DOUGLAS R. J., ISAACSON R. L., 1966. *Spontaneous alternation and scopolamine*. Psychon. Sci. 4, 283-284.
- DOUGLAS R. J., RAPHELSON A. C., 1966. *Spontaneous alternation and septal lesions*. J. Comp. Physiol. Psychol. 62, 320-322.
- ENNAEUR A., MELIANI K., 1992a. *A new one-trial test for neurobiological studies of memory in rats. III. Spatial vs non-spatial working memory*. Behav. Brain Res. 51, 83-92.
- ENNAEUR A., MELIANI K., 1992b. *Effects of physostigmine and scopolamine on rats performances in object-recognition and radial-maze tests*. Psychopharmacology 109, 321-330.
- FEIGLEY D. A., HAMILTON L. W., 1971. *Response to novel environment following septal lesions or cholinergic blockade in rats*. J. Comp. Physiol. Psychol. 76, 496-504.
- FEIGLEY D. A., PARSON P. J., HAMILTON L. W., SPEAR N. E., 1972. *Development of habituation to novel environments in the rat*. J. Comp. Physiol. Psychol. 79, 443-452.
- FILE S. E., 1985. *What can be learned from the effects of benzodiazepines on exploratory behaviour?* Neurosci. Biobehav. Rev. 9, 45-54.
- FOREMAN N. P., 1983. *Head-dipping in rats with superior collicular, medial frontal cortical and hippocampal lesions*. Physiol. Behav. 30, 711-717.
- GAFFAN D., 1972. *Loss of recognition memory in rats with lesions of the fornix*. Neuropsychologia 10, 327-341.
- GRAY J. A., 1982. *The neurophysiology of anxiety*. Oxford: Clarendon Press. str. 548.
- GROVES P. M., THOMPSON R. F., 1970. *Habituation: A dual proces theory*. Psychol. Rev. 77, 419-450.
- HUGHES R. N., 1968. *Behaviour of male and female rats with free-choice of two environments differing in novelty*. Anim. Behav. 16, 92-96.
- INGLIS I. R., 1975. *Enriched sensory experience in adulthood increases subsequent exploratory behaviour in the rat*. Anim. Behav. 23, 932-940.
- IZQUIERDO I., SOUZA D. O., DIAS R. D., CARRASCO M. A., VOLKMER N., PERRY M. L. S., NETTO C. A., 1984. *Effects of various behavioral training and testing procedures on brain β -endorphin-like immunoreactivity, and the possible role of B-endorphin in behavioral regulation*. Psychopharmacology (Berlin) 79, 381-389.
- KATZ R. J., GELBART J., 1978. *Endogenous opiates and behavioral responses to environmental novelty*. Behav. Biol. 24, 338-348.
- KOHLER C., SREBRO B., 1980. *Effects of lateral and medial septal lesions on exploratory behavior in the albino rat*. Brain Res. 182, 423-440.
- LEATON R. N., 1965. *Exploratory behavior in rats with hippocampal lesions*. J. Comp. Physiol. Psychol. 59, 325-330.

- LEYLAND M., ROBBINS T., IVERSEN S. D., 1976. *Locomotor activity and exploration: the use of traditional manipulators to dissociate these two behaviours in the rat*. Anim. Learn. Behav. 4, 261-265.
- LIPSKA B. K., JASKIER G. E., ARYA A., WEINBERGER D. R., 1992. *Serotonin depletion causes long-term reduction of exploration in the rat*. Pharmacol. Biochem. Behav. 43, 1247-1252.
- ŁUKASZEWSKA I., 1978. *The effects of exposure time and retention interval on response to environmental change in rats*. Acta Neurobiol. Exp. 38, 323-331.
- ŁUKASZEWSKA I., DŁAWICHOWSKA E., 1985. *Scopolamine impairs response-to-change following observation of the environment but not after its exploration by the rat*. Physiol. Behav. 34, 625-629.
- ŁUKASZEWSKA I., DŁAWICHOWSKA E., 1990. *Memory restoration or memory block: differential effects of physostigmine depend on the age of the memory trace*. Acta Neurobiol. Exp. 50, 181-190.
- ŁUKASZEWSKA I., KLEPACZEWSKA A., 1995. *Naloxone impaired spatial attention in rats*. ENA Satellite Symposium. „Brain and behavioral approach to spatial processing and navigation in animal and man.” Amstersdam 1995.
- ŁUKASZEWSKA I., RADULSKA A., 1994. *Object recognition is not impaired in old rats*. Acta Neurobiol. Exp. 54, 143-150.
- MARKOWSKA A., ŁUKASZEWSKA I., 1981. *Response to stimulus change following observation or exploration by the rat: Differential effects of hippocampal damages*. Acta Neurobiol. Exp. 41, 325-338.
- MARTIN J., SUTHERLAND C. J., ZBROZYNA A. W., 1976. *Habituation and conditioning of the defence reactions and their cardiovascular components in cats and dogs*. Pflg. Arch. 365, 37-47.
- MONTGOMERY K. C., 1953. *The effect of the hunger and thirst drives upon exploratory behavior*. J. Comp. Physiol. Psychol. 46, 315-319.
- MONTGOMERY K. C., 1954. *The role of the exploratory drive in learning*. J. Comp. Physiol. Psychol. 47, 60-64.
- MONTGOMERY K. C., 1955. *The relation between fear induced by novel stimulation and exploratory behavior*. J. Comp. Physiol. Psychol. 48, 254-260.
- MONTGOMERY K. C., SEGALL M., 1955. *Discrimination learning based upon exploratory drive*. J. Comp. Physiol. Psychol. 48, 225-228.
- MOON L. E., LODAHL T. M., 1956. *The reinforcing effect of changes in illumination on lever-pressing in the monkey*. Am. J. Psychol. 69, 288-290.
- MORRIS R. G. M., 1984. *Developments of water-maze procedure for studying spatial learning in the rat*. J. Neurosci. Methods 11, 47-60.
- MYHRER T., 1989. *Exploratory behavior, reaction to novelty and proactive memory in rats with temporo-entorhinal connections disrupted*. Physiol. Behav. 45, 431-436.
- O'KEEFE J., NADEL L., 1978. *The hippocampus as a cognitive map*. Oxford: University Press. Oxford, str. 570.
- O'KEEFE J., 1976. *Place units in the hippocampus of the freely-moving rat*. Exp. Neurol. 51, 78-109.
- OLTON D. S., BECKER J. T., HANDLEMAN G. E., 1979. *Hippocampus, space and memory*. Behav. Brain Sci. 2, 313-365.
- OLTON D. S., SAMUELSON R. J., 1976. *Remembrance of places passed: spatial memory in rats*. J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Processes 2, 97-116.
- PARSONS P. J., FAGAN T., SPEAR N. E., 1973. *Short-term retention of habituation in the rat: A developmental study from infancy to old age*. J. Comp. Physiol. Psychol. 84, 515-553.
- POHL W., 1973. *Dissociation of spatial discrimination deficits following frontal and parietal lesions in monkeys*. J. Comp. Physiol. Psychol. 82, 227-239.
- POUCET B., 1989. *Object exploration, habituation and response to a spatial change in rats following septal or medial frontal cortical damage*. Behav. Neurosci. 103, 1009-1016.
- POUCET B., CHAPUIS N., DURUP M., THINUS-BLANC C., 1986. *A study of exploratory behavior as an index of spatial knowledge in hamsters*. Anim. Learn. Behav. 14, 93-100.
- POUCET B., DURUP M., THINUS-BLANC C., 1988. *Short-term and long-term habituation of exploration in rats*. Behav. Processes 16, 203-211.
- RADULSKA A., 1993. *Habituaacja eksploracji przedmiotu jako model pamięci u szczura*. Praca magisterska. Uniwersytet Warszawski.
- RENNER M. J., 1987. *Experience dependent changes in exploratory behavior in the adult Rat (Rattus norvegicus): Overall activity level and interactions with objects*. J. Comp. Psychol. 101, 94-100.
- RENNER M. J., 1990. *Neglected aspects of exploratory and investigatory behavior*. Psychobiology 18, 16-22.
- RENNER M. J., DODSON D. L., LEDUC P. A., 1992. *Scopolamine supresses both locomotion and object contact in a free-exploration situation*. Pharm. Biochem. Behav. 41, 625-636.

- RENNER M. J., SELTZER C. P., 1991. *Molar characteristics of exploratory and investigatory behavior in the rat (Rattus norvegicus)*. J. Comp. Psychol. 105, 326-339.
- ROSELLINI R. A., WIDMAN D. R., 1989. *Prior exposure to stress reduces the diversity of exploratory behavior of novel objects in the rat (Rattus norvegicus)*. J. Comp. Psychol. 103, 339-346.
- SALES S. M., 1968. *Stimulus complexity as a determinant of approach behavior and inspection time in the hooded rat*. Can. J. Psychol. 22, 11-17.
- SAVE E., POU CET B., FOREMAN N., BUHOT M. C., 1992. *Object exploration and reactions to spatial and nonspatial changes in hooded rats following damage to parietal cortex or hippocampal formation*. Behav. Neurosci. 106, 447-456.
- SCHENK F., 1989. *A homing procedure for studying spatial memory in immature and adult rodents*. J. Neurosci. Methods. 26, 249-258.
- SCHNEIDER G. E., GROSS C. G., 1964. *Curiosity in hamster*. J. Comp. Physiol. Psychol. 59, 150-152.
- SOFFIE M., LAMBERTY Y., 1988. *Scopolamine effects on juvenile conspecific recognition in rats: Possible interaction with olfactory sensitivity*. Behavioural Processes 17, 181-190.
- SPENCER W. A., THOMPSON R. F., NEILSON D. R. Jr., 1966. *Response decrement of the flexion reflex in the acute spinal cat and transient restoration by strong stimuli*. J. Neurophysiol. 29, 221-239.
- SQUIRE L. R., 1969. *Effects of pretrial and posttrial administration of cholinergic and anticholinergic drugs on spontaneous alternation*. J. Physiol. Psychol. 69, 69-75.
- THINUS-BLANC C., BOUZOUBA L., CHAIX K., CHAPUIS N., DURUP M., POU CET B., 1987. *A study of spatial parameters encoded during exploration in hamsters*. J. Exp. Psychol. Animal Behavior Processes. 13, 418-427.
- THOMPSON R. F., SPENCER W. A., 1966. *Habituation: A model phenomenon for the study of neural substrates of behavior*. Psychol. Rev. 73, 16-43.
- TIGHE T. J., LEATON R. N. (red.), 1976. *Habituation*. Lawrence Erlbaum, Hillsdale, New Jersey, str. 356.
- TOLMAN E. C., 1948. *Cognitive maps in rats and men*. Psychol. Rev. 55, 189-208.
- THOR D. H., HOLLOWAY W. R., 1982. *Social memory of the male laboratory rat*. J. Comp. Psychol. 96, 1000-1006.
- THORPE W. H., 1963. *Learning and instinct in animals* (2nd ed.) Cambridge, Massachusetts; Harvard University Press, str. X+558.
- VALLORTIGARA G., ZANFORLIN M., PASTI G., 1990. *Geometric modules in animals spatial representations: A test with chicks (Gallus gallus domesticus)*. J. Comp. Psychol. 104, 248-254.
- WALSH R. N., CUMMINS R. A., 1976. *The open-field test: A critical review*. Psychol. Bull. 83, 482-504.
- WILLIAMS J. M., HAMILTON K. W., CARLTON P. L., 1974. *Pharmacological and anatomical dissociation of two types of habituation*. J. Comp. Physiol. Psychol. 87, 724-732.
- WILLIAMS J. M., HAMILTON L. W., CARLTON P. L., 1975. *Ontogenetic dissociation of two classes of habituation*. J. Comp. Physiol. Psychol. 89, 733-737.
- WILLIG F., PALACIOS A., MONMAUR P., M'HARZI M., LAURENT J., DELACOUR J., 1987. *Short-term memory, exploration and locomotor activity in aged rats*. Neurobiol. Aging 8, 393-402.
- WOODS P. J., DAVIDSON E. H., 1964. *The behavioural effects of changes in environmental complexity*. Can. J. Psychol. 18, 23-37.
- XAVIER G. F., STEIN C., BUENO O. F. A., 1990. *Rats with dorsal hippocampal lesions do react to new stimuli but not to spatial changes of known stimuli*. Behav. Neural Biol. 54, 172-183.
- XAVIER G. F., SAITO M. I. P., STEIN C., 1991. *Habituation of exploratory activity to new stimuli, to the absence of a previously presented stimulus and to new contexts, in rats*. Q. J. Exp. Psychol. 43B (2), 157-175.
- ZBROŻYNA A. W., 1983. *Habituation of the threatening response in cats and kittens*. Acta Neurobiol. Exp. 43, 183-192.

WOJCIECH PISULA, JERZY T. OSIŃSKI

Wydział Psychologii UW

Stawki 5/7, 00-183 Warszawa

WIELOWYMIAROWA ANALIZA ZACHOWANIA SIĘ SZCZURÓW W TEŚCIE EKSPLOKACJI

WPROWADZENIE

Zwierzęta spędzają znaczną ilość czasu angażując się w zachowania, których nie da się wyjaśnić wyłącznie w kategoriach zaspokajania podstawowych biologicznych popędów, a więc głodu, pragnienia i popędu seksualnego. Część tych zachowań można sklasyfikować jako zachowania bodźcopszukujące, czyli motywowane potrzebą stymulacji. Oznacza to, że bodźce i zmiany bodźców, jakich powyższe zachowania dostarczają, są podstawowym wzmocnieniem decydującym o ich pojawianiu się. Do zachowań motywowanych potrzebą stymulacji należą zachowania eksploracyjne, typowe dla sytuacji, które są dla zwierzęcia nowe. Poprzez zachowania eksploracyjne zwierzę zdobywa informacje o nowym środowisku i o wpływie, jakie wywiera jego zachowanie na to środowisko (MATYSIAK 1992).

Badania nad zachowaniami eksploracyjnymi szczurów są podejmowane z wielu powodów. Stanowią one między innymi wątek psychologii różnic indywidualnych (HENDERSON 1994, PISULA i współaut. 1995). Odgrywają ważną rolę rozwoju teorii psychologicznej (MATYSIAK 1992). W opisanym poniżej badaniu proponujemy nowe podejście do zagadnienia zachowań eksploracyjnych, polegające na ich wielowymiarowej analizie, która pozwala na wyłonienie podstawowych wzorców zachowania spośród wielu analizowanych wskaźników. Analizę taką zastosowano już we wcześniejszym badaniu przeprowadzonym z użyciem testu otwartego pola, polegającym na umieszczeniu zwierzęcia w otwartej przestrzeni i rejestracji wszystkich jego zachowań (PISULA 1994). Dzięki tej analizie otrzymano wyniki wskazujące na bezużyteczność stosowania izolowanych, ustalonych *a priori*, wskaźników zachowania. Badanie różnic indywidualnych w zachowaniu oparte więc być powinno na wielowymiarowej analizie zachowania.

Złożoność prezentowanego przez zwierzę zachowania jest do pewnego stopnia odbiciem złożoności środowiska, w jakim ono funkcjonuje. Test otwartego pola stwarza środowisko uproszczone, nie dające wielu możliwości podejmowania różnych form aktywności. Stąd przypuszcza się, że zachowanie się w tym teście jest zubożone i nie odzwierciedla złożoności zachowania, właściwej dla badanego

zwierzęcia w środowisku bardziej urozmaiconym (PISULA 1994). Weryfikacja tej hipotezy jest jednym z celów naszego badania.

MATYSIAK (1992) zaproponował model teoretyczny stanowiący próbę wyjaśnienia mechanizmów motywacyjnych sterujących zachowaniami bodźcopszukującymi. W modelu tym jest postulowane istnienie dwóch odrębnych faz zachowania bodźcopszukującego. Fazy te cechują się różnymi mechanizmami motywacyjnymi. W fazie pierwszej dominuje mechanizm oparty na wzbudzeniu emocjonalnym, w fazie drugiej główną składową jest wzbudzenie niespecyficzne układu siatkowatego pnia mózgu. W fazie pierwszej napływająca stymulacja jest analizowana pod względem informacyjnym, w fazie drugiej zaś pod względem energetycznym. Jednym z celów prezentowanej pracy jest znalezienie behawioralnych korelatów analizowanych procesów postulowanych przez MATYSIAKA (1992), które powinny odzwierciedlać złożoność tychże procesów. Problem ten był już omawiany we wcześniejszej pracy (PISULA 1994).

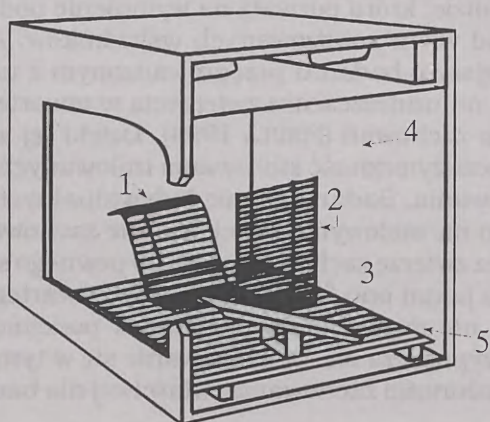
Ze względu na powszechnie akcentowane różnice międzypłciowe w zachowaniach eksploracyjnych (FITCH i DENNENBERG 1995), w badaniu uwzględniliśmy płeć zwierząt. Z kolei, znaczne różnice w poziomie aktywności motorycznej szczurów zależne od wieku (BRONSTEIN 1972, OAKLEY i PLOTKIN 1975) powodują konieczność włączenia do badania osobników znajdujących się na różnym etapie rozwoju.

METODA I WYNIKI

Do badania wybraliśmy szczury rasy Wistar. Przebadaliśmy 35 samców w wieku 5, 10, 15, 20 i 25 tygodni oraz 20 samic w wieku 5, 10, 15 i 20 tygodni.

W badaniach używaliśmy kamerę do pomiaru zachowań eksploracyjnych własnej konstrukcji (pominięte zostały detale techniczne). Kamerę ilustruje rycina 1.

Badane zwierzę umieszczaliśmy w kamerze doświadczalnej na okres 60 min. Przez cały czas zachowanie się szczura było rejestrowane przez kamerę video. W pierwszym etapie analizy wyników doświadczenia zachowania szczurów zostały wpisane w dwuwymiarową tabelę, w której odzwierciedlono zachowania poprzedzające (kolumny) i następujące (wiersze). W tabelach uwzględniono



Ryc. 1. Kamera do pomiaru zachowań eksploracyjnych szczurów. Wymiary kamery: 42 × 32 × 40 cm.

Objaśnienia oznaczeń: 1 — drabinka ukośna oparta o ścianę; 2 — drabinka pionowa wolno stojąca; 3 — równoważnia; 4 — okno z pleksiglasu; 5 — podłoga z metalowych prętów. Przedmioty 1, 2 i 3 są wykonane z metalu.

22 formy zachowań, wyodrębnione w badaniu pilotażowym. Były to: chodzenie, bieg, skok, stójka, stójka z oparciem o ścianę, stójka z oparciem o obiekt, czyszczenie się — tak zwany grooming, węszenie podłoża, węszenie obiektu, węszenie górne, gryzienie, drapanie się, leżenie płaskie, bezruch, leżenie w kłębku, manipulacja obiektem, obmacywanie obiektu, wspinaczka na drabinę z odwróceniem od podłoża, siedzenie, rozciąganie się, czołganie się. Zawartość tabeli ilustruje więc częstość występowania określonych sekwencji zachowań. Przeszkolony obserwator analizujący zapis video klasyfikował zachowania i wpisywał je we właściwe pole tabeli. Dla każdego badanego zwierzęcia opracowano trzy tabele: dla pierwszych 5 minut trwania testu, kolejnych 15 minut oraz ostatnich 40 minut pomiaru. Tabele utworzone dla 22 zachowań posiadały 484 pola danych ilustrujących częstość występowania poszczególnych sekwencji. Dla dalszej analizy zawartość każdego pola potraktowano jako odrębną zmienną, wprowadzaną do wielowymiarowych analiz statystycznych. Tak więc, zachowanie każdego przebadanego szczura zostało opisane jako trzy zestawy 484 wskaźników zachowania.

W celu wyodrębnienia wzorców zachowania prezentowanych przez szczury w sytuacji testowej przeprowadziliśmy hierarchiczną analizę skupień. Analiza ta (ang. hierarchical cluster analysis) pozwala na grupowanie obiektów pod względem podobieństwa. W naszym przypadku chodzi o podobieństwo wzorców zachowania szczurów opisanych jako wymienione wcześniej trzy zestawy 484 wskaźników zachowania. Analiza była oparta o 484 zmienne zestawione w tabelach zmian zachowania, sporządzonych oddzielnie dla pierwszych 5 minut trwania testu, kolejnych 15 minut oraz ostatnich 40 minut każdego pomiaru. Efektem analizy było wyodrębnienie grup (skupień) osobników prezentujących podobne wzorce zachowania. Analiza pierwszych 5 minut oraz następnych 15 minut pomiaru doprowadziła w obydwu przypadkach do wyodrębnienia po siedem skupień osobników, zaś analiza ostatnich 40 minut pomiaru doprowadziła do wyodrębnienia pięciu takich skupień.

Strukturę wyłonionych skupień ilustruje rycina 2.

Dla każdego skupienia sporządziliśmy ryciny ilustrujące wzorce zachowania się osobników należących do danej grupy (ryc. 3, 4, 5).

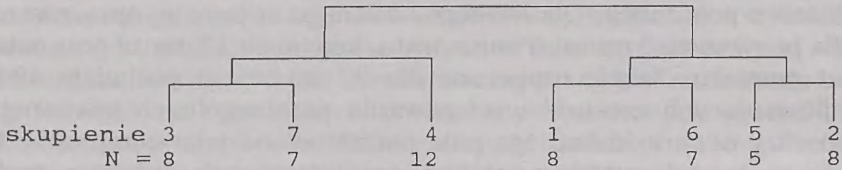
DYSKUSJA WYNIKÓW

ANALIZA WYNIKÓW PORÓWNAŃ MIĘDZYGRUPOWYCH

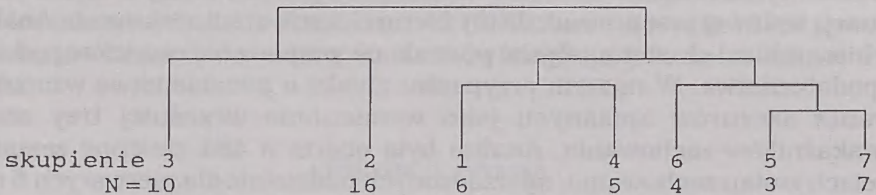
Porównania międzypłciowe nie wykazały wielu różnic między zachowaniem się samców i samic szczurów. Brak różnic międzypłciowych w większości badanych form aktywności jest godny podkreślenia. GRAY (1971) stwierdził u samic szczurów wyższy poziom aktywności i niższy poziom lęku w porównaniu do samców. Wniosek ten, choć szeroko cytowany (FITCH i DENNENBERG 1995), nie znalazł jednak przekonujących danych eksperymentalnych na swe poparcie. W badaniu przeprowadzonym w naszym laboratorium (OSTASZEWSKI i PISULA 1994) było porównywane indywidualne zróżnicowanie szczurów w zachowaniach eksploracyjnych oraz zachowaniach interpretowanych jako wskaźniki reaktywności emocjonalnej. W badaniu tym wzięło udział 99 szczurów obu płci

należących do następujących szczepów: DA/Han, August, Long-Evans oraz WAG. Analizowane były różnice ze względu na płeć oraz ze względu na genotyp szczurów. Wyniki okazały się niejednoznaczne. W przypadku trzech szczepów szczurów (DA/Han, August, Long-Evans) samice były aktywniejsze w otwartym polu. W przypadku szczepu WAG zależność była odwrotna. Podobny efekt otrzymali wcześniej GRAY i LALLJEE (1974).

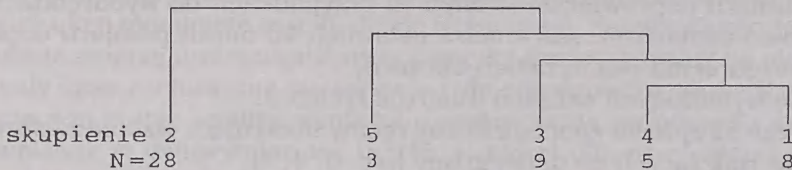
A) Pomiar 1 (pierwsze 5 min)



B) Pomiar 2 (kolejne 15 min)



C) Pomiar 3 (ostatnie 40 min)

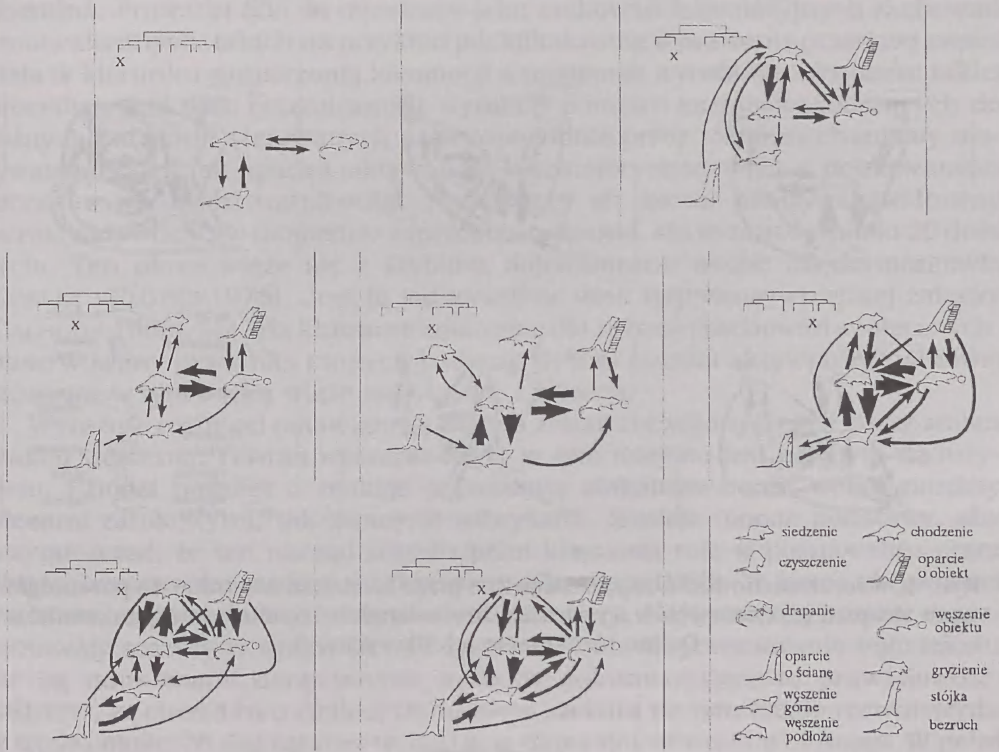


Ryc. 2. Odwrócone dendrogramy ilustrujące strukturę skupień wyłonionych w trakcie analizy.

U podstawy gałęzi dendrogramów są zawarte następujące informacje: numer skupienia (nadany przez program analizujący dane) oraz N = liczba osobników.

Interesującą różnicą w zachowaniu się samic i samców w obecnym badaniu było intensywniejsze wykonywanie przez samce reakcji czyszczenia się. Reakcja ta bywa określana jako reakcja przerzutowa i jest interpretowana jako przejaw wewnętrznego konfliktu (BINDRA i SPINNER 1958, MCFARLAND 1993). Częstsze czyszczenie się może więc świadczyć o występowaniu silniejszego konfliktu motywacyjnego u samców. Pozostaje do rozstrzygnięcia, jakie składowe motywacyjne lub jaki mechanizm leży u podłoża tego zjawiska. Sądzimy, że ma ono charakter wielopoziomowy. Na poziomie fizjologicznym istotną rolę mogą odgry-

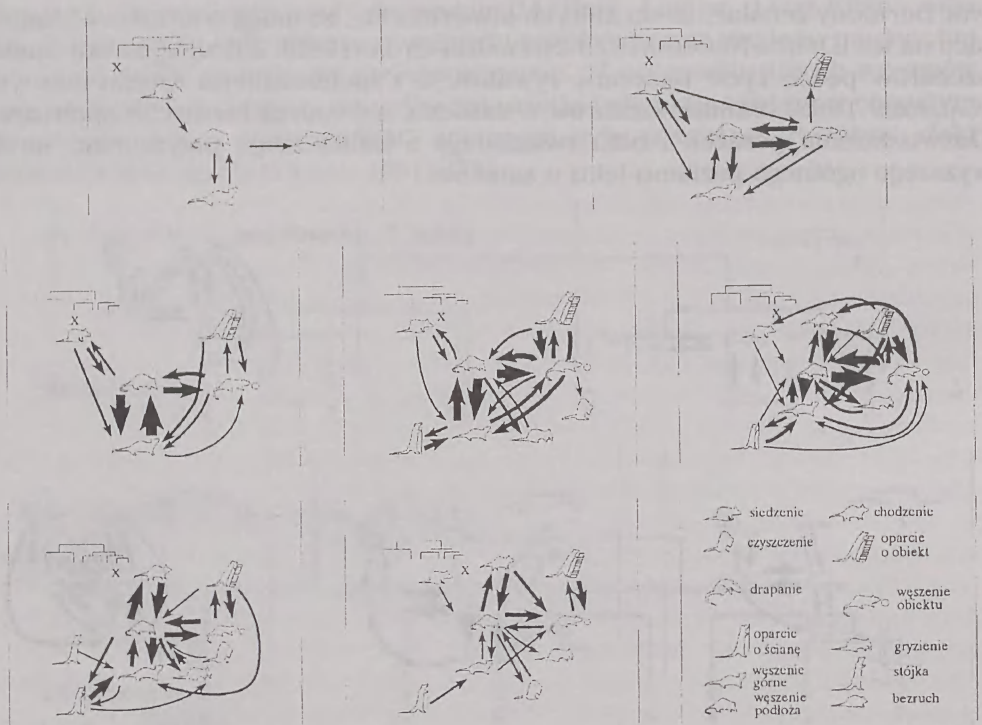
wać hormony żeńskie, co do których stwierdza się, że mogą oddziaływać hamująco na lęk (DENTI i NEGRONI 1975, STEWART i CYGAN 1980). Z drugiej strony samce szczurów pędzą życie nasycone rywalizacją i zachowaniami hierarchicznymi (CALHOUN 1963). Samice szczurów w zasadzie nie tworzą hierarchii społecznej. Doświadczenia porażek i bólu związanego z walką mogą przyczyniać się do wyższego ogólnego poziomu lęku u samców.



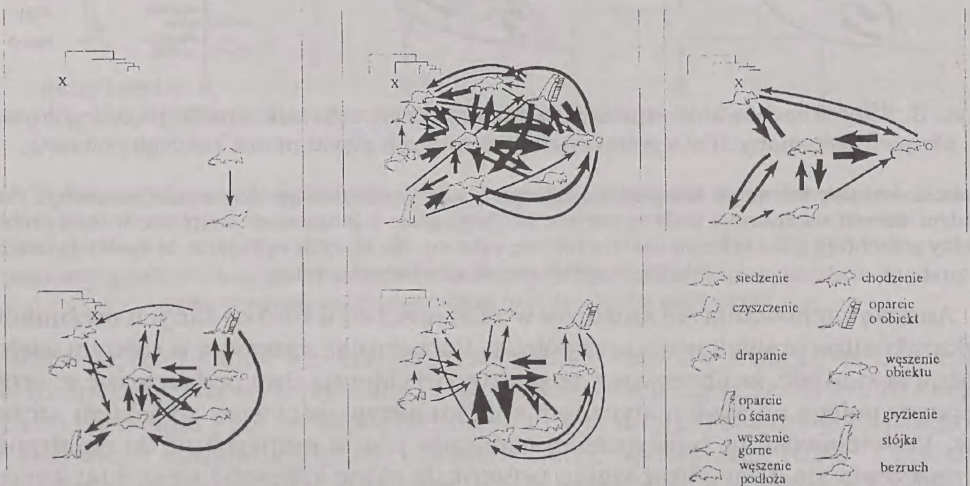
Ryc. 3. Wzorce zachowania zaprezentowane przez zwierzęta zaliczone do poszczególnych skupień otrzymanych w wyniku analizy pierwszych pięciu minut każdego pomiaru.

Grubość strzałek łączących wizerunki szczurów ilustruje częstość występowania sekwencji. Przy każdym wzorcu zachowania podano miejsce (znak X), jakie zajmuje dane skupienie w całej próbie. Ryciny prezentują tylko te formy zachowania się zwierząt, dla których wykazano, że spełniają istotną rolę we współtworzeniu wzorca zachowania.

Analiza zachowania się szczurów w zależności od wieku badanych osobników wykazała silne prawidłowości rozwojowe. Porównując zwierzęta w różnym wieku można stwierdzić, że obserwowane zmiany przybierają dwa podstawowe wzorce. Pierwszy polega na systematycznym spadku aktywności wraz z wiekiem szczurów. Prawidłowość ta najwyraźniej widoczna jest w odniesieniu do chodzenia i czyszczenia się. Inny obraz zmian prezentują różne kategorie węszenia: węszenie podłoża, obiektu lub tak zwane węszenie górne. W tym przypadku mamy do czynienia ze wzrostem intensywności zachowania, a następnie ze spadkiem. Szczury w wieku 10 i 15 tygodni węszyły wyraźnie więcej niż zwierzęta w wieku 5 i 20 tygodni.



Ryc. 4. Wzorce zachowania zaprezentowane przez zwierzęta zaliczone do poszczególnych skupień otrzymanych w wyniku analizy kolejnych 15 minut każdego pomiaru. Dalsze objaśnienia jak dla ryciny 3.



Ryc. 5. Wzorce zachowania zaprezentowane przez szczury zaliczone do poszczególnych skupień otrzymanych w wyniku analizy ostatnich 40 minut każdego pomiaru. Dalsze objaśnienia jak dla ryciny 3.

Obraz zmian obserwowany w odniesieniu do chodzenia i czyszczenia się dobrze koresponduje z wynikami wcześniejszych prac. BRONSTEIN (1972), badając dokładnie zależność aktywności szczurów w otwartym polu od wieku zwierząt stwierdził, że aktywność spada wraz z wiekiem. Wskaźnikiem aktywności stosowanym w badaniach Bronsteina była liczba linii przekroczonych głową i przynajmniej jedną przednią łapą w teście otwartego pola. Jest to miara bardzo liberalna. Prowadzi ona do rejestracji jako zachowań lokomocyjnych zachowań ambiwalentnych, takich na przykład jak kilkakrotne wysuwanie przedniej części ciała w kierunku zamierzonej lokomocji a następnie wycofanie. Skutkiem takiej procedury jest więc przemieszanie wyników pomiaru zachowań należących do różnych kategorii, sterowanych prawdopodobnie przez różne mechanizmy motywacyjne. Jednak spadek aktywności lokomotorycznej wraz z dojrzewaniem szczurów nie budzi wątpliwości. Rozwijający się szczur przeżywa gwałtowny wzrost aktywności w momencie zaprzestania ssania. Ma to miejsce około 20 dnia życia. Ten okres wiąże się z szybkim dojrzewaniem okolic międzymózgowia (OAKLEY i PLOTKIN 1975). Jest to jednocześnie wiek najintensywniejszej zabawy (CALHOUN 1963). Ma ona kluczowe znaczenie dla rozwoju zachowań społecznych. Obserwowany przez nas i innych badaczy wysoki poziom aktywności ruchowej szczurów w tym wieku wiąże się właśnie z zabawą.

Wyraźnie różny od omawianego wzorca zmian rozwojowych jest obraz zmian reakcji węszenia. Termin węszenie użyty w tym miejscu jest pewnym nadużyciem. Chodzi bowiem o reakcję poruszania zlokalizowanymi wokół nozdrzy włosami zatokowymi, tak zwanymi wibrysami. Istnieją mocne podstawy, aby przypuszczać, że ten narząd zmysłu pełni kluczową rolę w poznawaniu przez zwierzę właściwości środowiska fizycznego (CALHOUN 1963). Ta forma aktywności wiąże się bezpośrednio ze zdobywaniem informacji. Najwyższy jej poziom zaprezentowały szczury w wieku 10 i 15 tygodni. W chwili powstawania tego tekstu nie są nam znane dane innych autorów dokumentujące tę prawidłowość. Sądzimy, że chodzi tu o zmianę trybu życia szczura na tym etapie rozwojowym. W wieku około 70 dni szczury wchodzą w okres dojrzewania płciowego. W pełni dojrzałe stają w wieku około 90–100 dni (SOKOLOV i KARASJOVA 1990). Jest to niezwykle trudny dla zwierzęcia etap rozwoju. Młody szczur przystępuje do samodzielnej realizacji najważniejszych zadań życiowych. Samce stają do rywalizacji o pozycję w kolonii i dostęp do partnerek. Rywalizacja wewnątrzgrupowa zmusza do pokonywania znacznych przestrzeni w celu znalezienia pokarmu (CALHOUN 1963). Przetrwanie zależy wprost od zdolności rozpoznania niebezpieczeństw czyhających w środowisku. Spadek intensywności węszenia w wieku późniejszym może być interpretowany jako przystosowanie się do warunków środowiskowych i osiągnięcie stabilizacji w rozwoju psychicznym zwierzęcia. Interpretacja ta wymaga weryfikacji eksperymentalnej.

ANALIZA WYNIKÓW PROCEDURY SKUPIANIA

Płeć a struktura skupień

Rola płci w formowaniu skupień opartych na wzorcach zachowania prezentowanych przez poszczególne osobniki nie była jednoznaczna. Analiza rozkładu płci w poszczególnych skupieniach wykazała brak różnic w grupach uformowa-

nych na podstawie danych otrzymanych w ciągu pierwszych 5 minut pomiaru. Związek płci zwierząt z przynależnością do poszczególnych skupień ujawnił się natomiast w dalszych etapach pomiaru. Wynik ten może sugerować, że w sytuacjach nowych dominuje wspólny dla wszystkich osobników danego gatunku mechanizm sterowania zachowaniem. Może to być związane z zagrożeniem płynącym ze środowiska. W sytuacji zagrożenia obowiązują schematy zachowania takie same dla wszystkich. Rola czynników związanych z płcią rośnie natomiast w miarę przystosowania się zwierzęcia do warunków otoczenia.

Wiek zwierząt a struktura skupień

Przeprowadzona analiza wykazała silny związek wieku badanych zwierząt z przynależnością do grup wyłonionych w trakcie analizy skupień. Wynik ten jest dość oczywisty, gdy weźmiemy pod uwagę, że wiek był zmienną wyraźnie różnicującą zachowanie się badanych zwierząt. Interesujący jest zanik związku wieku z przynależnością do wyłonionych skupień w trzeciej, czterdziestominutowej fazie pomiaru. W tej ostatniej fazie pomiaru różnice w zachowaniu się zwierząt ze względu na wiek nadal się utrzymywały. Jednak zanika związek wieku z formowanymi skupieniami. Oznacza to, że w późniejszej fazie badania, przy utrzymywaniu się różnic ilościowych w zachowaniu pomiędzy zwierzętami należącymi do różnych kategorii wiekowych zanika rola wieku w wyznaczaniu różnic jakościowych w zachowaniu, współdecydujących o formowaniu skupień.

Charakterystyka formowania skupień

Analiza dendrogramów wyłonionych w trakcie analizy skupień (ryc. 2) wykazała, że istnieją dwie podstawowe strategie funkcjonowania szczurów w nowym otoczeniu. Prawdopodobnie ta dotyczyła wszystkich trzech etapów badania. Porównanie lewych, głównych gałęzi dendrogramów przedstawionych na rycinie 2 z prawymi prowadzi do wniosku, iż te pierwsze odpowiadają niskiemu poziomowi aktywności, zaś drugie oznaczają wzorce zachowania cechujące się wysokim ogólnym poziomem aktywności. Tak więc podstawowym wymiarem różnicującym te strategie wydaje się być ogólny poziom aktywności. Wynik ten pozostaje w zgodności z danymi uzyskanymi wcześniej w teście otwartego pola (PISULA 1994). Jednakże obraz zachowania się zwierząt w teście eksploracji w obecnym badaniu był znacznie bardziej złożony niż uzyskany uprzednio w teście otwartego pola. Wynik ten potwierdza przypuszczenie, że test otwartego pola w swej powszechnie stosowanej postaci jest procedurą zubażającą repertuar zachowania się zwierząt. Złożoność środowiska, rozumiana w kategoriach teorii zapotrzebowania na stymulację jako potencjalna złożoność relacji między zachowaniem a środowiskiem, jest więc ważnym wyznacznikiem zachowania.

Z analizy dendrogramów wynika, że nie ma prostego związku pomiędzy ogólnym poziomem aktywności a prezentowanym treściwym wzorcem tej aktywności. Wydaje się, że istnieje pewien pozytywny związek poziomu aktywności z jej złożonością. Jednak w ramach grup wysoko- i niskoaktywnych można wyodrębnić proste i złożone wzorce aktywności. Wzorce te różnią się także treściowo, to znaczy zawierają odmienne sekwencje wymienionych wcześniej zachowań. Można też wyodrębnić wzorce zachowania podobne treściowo lecz prezentowane przez zwierzęta przynależne do grup o wysokim lub niskim poziomie aktywności.

Stwierdzone prawidłowości można podsumować następująco:

- Pierwszoplanowym czynnikiem dla formowania skupień jest ogólny poziom aktywności ruchowej.
- Przy względnie wyrównanym poziomie aktywności w formowanych skupieniach uwidaczniają się drugorzędowe treściowe różnice w aktywności.

Powyższe zestawienie cech procesu formowania skupień pozwala nam na sformułowanie poglądu na temat mechanizmów regulacji zachowania się szczura w teście eksploracji.

Wydaje się, że regulacja zachowania się szczurów w teście eksploracji odbywa się na co najmniej dwóch poziomach sterowania. Pierwszy, związany z wyznaczaniem ogólnego poziomu aktywności, jest związany z niespecyficznym poziomem wzbudzenia ośrodkowego układu nerwowego. Neuroanatomicznym substratem wydaje się być układ siatkowaty pnia mózgu oraz międzymózgowia (EYSENCK 1967, ROUTTENBERG 1968). Wspierają ten pogląd klasyczne dane (GLICKMAN i współaut. 1964). W pracy tej autorzy dokonywali uszkodzeń na różnych poziomach organizacji ośrodkowego układu nerwowego (OUN) szczurów. Największe zmiany w aktywności eksploracyjnej otrzymali po uszkodzeniach międzymózgowia. Jest to także zgodne z wynikami OAKLEYA i PLOTKINA (1975) pokazującymi, iż rozwój aktywności ruchowej szczurów jest sprzężony z dojrzewaniem poszczególnych pięter OUN, przy czym największy poziom aktywności związany był z dojrzewaniem międzymózgowia.

Inny poziom sterowania zachowaniami eksploracyjnymi obejmuje treściową organizację zachowania. O ile w pierwszym przypadku chodzi o wyznaczanie energetycznej charakterystyki zachowania, ujawniającej się w każdej formie aktywności, o tyle na poziomie analizy treściowej chodzi o ustosunkowanie się organizmu do bodźców kierunkowych płynących ze środowiska, wybór formy zachowania oraz jego organizację w czasie. Niewątpliwie ten poziom regulacji zachowania jest oparty na strukturach układu limbicznego (ROUTTENBERG 1968) oraz kory czołowej (KOLB 1984). Jest to więc wyższy jakościowo poziom regulacji zachowania, związany z młodszymi filogenetycznie piętrami OUN.

Wyniki analizy skupień w świetle teorii zapotrzebowania na stymulację

W swym modelu teoretycznym MATYSIAK (1992) postuluje istnienie dwóch faz zachowania bodźcopszukującego. Faza pierwsza (informacyjna) to właściwe zachowanie eksploracyjne. Jest ono motywowane przez złożony mechanizm emocjonalny. Faza kolejna, regulacyjna jest zawiadywana przez mechanizm sterowania ulokowany w układzie siatkowatym pnia mózgu oraz międzymózgowia (RAS). Wyodrębnione w analizowanym obecnie badaniu poziomy regulacji zachowania wydają się mieć wiele wspólnego z zaproponowanymi przez J. Matysiaka mechanizmami regulacji zachowania bodźcopszukującego. Można sądzić, że wyznaczanie ogólnego poziomu aktywności wiąże się z RAS, a co za tym idzie, z regulacyjnym mechanizmem sterowania zachowaniami bodźcopszukującymi, dominującym w drugiej, regulacyjnej fazie zachowania bodźcopszukującego. Treściowa organizacja zachowania naszym zdaniem jest oparta na emocjonalnej analizie informacji środowiskowej. Musi więc wiązać się z zaangażowaniem limbicznej części układu nerwowego. Ten poziom sterowania zachowaniem odpowiada mechanizmowi motywacyjnemu opisywanemu przez MATY-

SIAKA (1992) dla fazy wstępnej, informacyjnej zachowania bodźcopszukującego. Wydaje się więc, że wyniki analizy skupień przeprowadzonej w obecnej pracy pozostają w zgodzie z założeniami teorii zapotrzebowania na stymulację.

Istnieje jednak różnica pomiędzy oczekiwaniami, jakie można sformułować na podstawie teorii zapotrzebowania na stymulację a otrzymanym obrazem zachowania eksploracyjnego szczurów. W ujęciu MATYSIAKA (1992) faza informacyjna zachowania bodźcopszukującego wyprzedza w czasie fazę regulacyjną. Warunkiem uruchomienia mechanizmu motywacyjnego odpowiedzialnego za fazę regulacyjną jest przebycie przez organizm etapu zdobywania informacji w fazie informacyjnej. Informacje te prowadzą do zmniejszenia znaczenia lub wręcz wyłączenia procesów emocjonalnych z regulacji zachowania. Osiągnięcie tego stanu wiąże się z zakończeniem fazy informacyjnej i rozpoczęciem fazy regulacyjnej. W otrzymanym przez nas obrazie zachowania się szczurów w kamerze doświadczalnej nie obserwuje się postulowanego przez model Matysiaka następstwa czasowego fazy informacyjnej i regulacyjnej. We wszystkich analizowanych przedziałach czasowych wyodrębniono obydwie poziomy sterowania zachowaniem: decydujący o ogólnym poziomie aktywności i decydujący o treściwym ukierunkowaniu zachowania.

Interpretacja tej rozbieżności może prowadzić w następujących kierunkach:

1. Poziomy sterowania zachowaniem się szczurów w kamerze do pomiaru zachowań eksploracyjnych nie odpowiadają mechanizmom motywacyjnym proponowanym w teorii zapotrzebowania na stymulację, ponieważ

- czas trwania pomiaru (60 min) nie pozwolił na wyodrębnienie się fazy regulacyjnej,
- brak obiektów silnie stymulujących w kamerze powoduje brak zachowań opartych na mechanizmach nawykowych.

2. W teorii zapotrzebowania na stymulację błędnie założono występowanie faz zachowania w następstwie czasowym.

Weryfikację powyższych hipotez przyniosą kolejne badania nad zachowaniami eksploracyjnymi szczurów.

A MULTIVARIATE ANALYSIS OF RAT BEHAVIOUR IN EXPLORATION TEST

Summary

A multivariate approach to exploratory behaviour in rats is presented. Rats were tested for exploratory behaviour in an experimental chamber constructed for this purpose. 484 behavioral indices were taken into account. Hierarchical cluster analysis revealed that rat behaviour is shaped by processes running at two levels: activation and organization. Data indicating the independence of these factors are presented.

LITERATURA

- BINDRA D., SPINNER N., 1958. *Response to a different degrees to novelty: The incidence of various activities*. J. Exp. Anal. Beh. 1, 341-350.
- BRONSTEIN P. M., 1972. *Open-field behavior of the rat as a function of age*. J. Comp. Physiol. Psychol. 80, 335-341.
- BROWN R. E., McFARLAND D. J., 1979. *Interaction of hunger and sexual motivation in the male rat: A time-sharing approach*. Anim. Behav. 27, 887-896.

- CALHOUN J. B., 1963. *The ecology and sociology of the norway rat*. U. S. Department of Health, Education and Welfare, Bethesda, Maryland, str. 288.
- DENTI A., NEGRONI J., 1975. *Activity and learning in neonatally hormone treated rats*. *Acta Physiologica Latinoamerica* 25, 99-106.
- EYSENCK H. J., 1967. *The biological bases of personality*. C. C. Thomas, Springfield.
- FITH R. H., DENENBERG V. H., 1995. *A role of ovarian hormones in sexual differentiation of the brain (56 paragraphs, 1159 lines, 93 references)*. *Psychology*. 95. 6. 05. sex-brain. 1. fitch. Available E-mail: psyc@pucc Message: Get psych 95-6-05
- GLICKMAN S. E., SROGES R. W., HUNT J., 1964. *Brain lesions and locomotor exploration in the albino rats*. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 58, 93-100.
- GRAY J. A., LALLJEE B., 1974. *Sex differences in emotional behavior in the rat: correlation between open-field defecation and active avoidance*. *Anim. Behav.* 22, 856-861.
- GRAY J. A., 1971. *Sex differences in emotional behavior in mammals including man: endocrine bases*. *Acta Psychol.* 35, 29-46.
- HENDERSON B., 1994. *Individual differences in experience-reducing tendencies*. [W:] *Curiosity and exploration*. H. KELLER, K. SCHNEIDER, B. HENDERSON (red.). Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 213-225.
- KOLB B., 1984. *Functions of the frontal cortex of the rat: a comparative review*. *Brain Res. Rev.* 8, 65-98.
- MATYSIAK J., 1992. *Theory of need for stimulation*. *Polish Psychol. Bull.* 23, 363-370.
- McFARLAND D., 1993. *Animal behaviour: psychobiology, ethology and evolution*. Longman, London, str. 585.
- OAKLEY D. A., PLOTKIN H. C., 1975. *Ontogeny of spontaneous locomotor activity in rabbit, rat and guinea pig*. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 89, 267-273.
- OSTASZEWSKI P. M., PISULA W., 1994. *Sex and strain differences in anxiety, emotional reactivity, exploration, and need for sensory stimulation in rats*. *Polish Psychol. Bull.* 25, 137-146.
- PISULA W., 1994. *Sequential analysis of rat behavior in the open field*. *Int. J. Comp. Psychol.* 7, 194-201.
- PISULA W., OSTASZEWSKI P. M., OSIŃSKI J. T., TROJAN M., MATYSIAK J., 1995. *Exploratory behavior in comparative psychology of individual differences*. *Polish Psychol. Bull.* 26, 239-250.
- ROUTTENBERG A., 1968. *The two-arousal hypothesis: Reticular formation and limbic system*. *Psychol. Rev.* 75, 51-80.
- SCHNEIRLA T. C., 1965. *Aspects of stimulation and organization in approach/withdrawal processes underlying vertebrate behavioral development*. [W:] *Advances in the study of behavior*. D. S. LEHRMAN, R. A. HINDE, E. SHAW (red), Academic Press, New York, 1-71.
- SOKOLOV V. E., KARASJOVA E. V., 1990. *Norway Rat: systematics, ecology, regulation of its population*. Nauka Publishers, Moscow, str. 452.
- STEWART J., CYGAN D., 1980. *Ovarian hormones act early in development to feminize open field behavior in the rat*. *Hormones and Behavior* 14, 20-32.

JERZY ANDRZEJ CHMURZYŃSKI

Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN

Pracownia Etologii, Zakład Neurofizjologii

Pasteura 3, 02-093 Warszawa

LOTY BŁONKÓWEK JAKO ELEMENT MECHANIZMÓW POZNAWCZYCH
I WSKAŹNIK STANU INFORMACYJNEGO ZWIERZĘCIA

WSTĘP

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

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

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

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

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

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

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

LOTY ŻĄDLÓWEK A ICH ORIENTACJA

Postaram się wykazać dwie rzeczy:

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

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

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

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

$$P = (\text{arc sin } R_0/L) : \pi. \quad [1]$$

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

Wyniki te nasuwają następujące wnioski:

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

2° uczą się czegoś podczas lotów koło tych miejsc;

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

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

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

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

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

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

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

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

ZWIĄZEK LOTU OWADA Z POZNANIEM WZROKOWYM

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

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

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

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

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

JAK LOT SŁUŻY ZDOBYWANIU INFORMACJI TOPOGRAFICZNEJ PRZEZ BŁONKÓWKĘ?

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

Podstawą były dwa teoretyczne założenia:

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

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

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

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

wzrokowo detalach i określonych czasowych parametrach wzroku wyraża formuła:

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

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

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

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

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

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

— jest mianowicie:

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

zaś z zależności [3] — wynika, że

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

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

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

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

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

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

CZEGO BŁONKÓWKA SIE UCZY Z DALA OD GNIAZDA?

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

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

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

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

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

ORIENTACJA BLISKA

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

LOTY „EMOCJONALNE”

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

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

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

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

Podsumowując możemy stwierdzić:

- 1° Loty błonkówek mogą odzwierciedlać albo poziom niewiedzy owada, albo poziom rozbieżności między informacją zakodowaną w pamięci i aktualnie dostępną — przy czym
- 2° ich długość jest wprost proporcjonalna do zakłócenia.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

brak
lub
niezgodność } informacji \Rightarrow loty \Rightarrow nabywanie informacji \Rightarrow likwidowanie niepewności \Rightarrow redukcja lotów

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

KONKLUZJE

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

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

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

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

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

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

Summary

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

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

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

LITERATURA*

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

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

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

JULITA KORCZYŃSKA

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

ROLA CZYNNIKÓW NABITYCH W ONTOGENEZIE PREFERENCJI ŚRODOWISKOWYCH I POKARMOWYCH MRÓWEK

Zagadnienie, na ile zachowanie się mrówek jest w sposób sztywny zakodowane genetycznie, a w jakim stopniu zależy od indywidualnych doświadczeń danego osobnika, jest dyskutowane od ponad stu lat. Początkowo uważano, że owady, w tym również mrówki, reagują wyłącznie na zasadzie wrodzonych odruchów, a ich zachowanie jest ściśle stereotypowe (WILSON 1979). Późniejsze badania dowiodły jednak istotnej roli elementów nabytych w zachowaniu się tych owadów (HÖLDOBLER i WILSON 1990).

Procesy uczenia się zwierząt mogą być oparte na różnych mechanizmach. Habitacja (przywykanie) to proces stopniowego zmniejszania się i zaniku reakcji na często powtarzający się bodziec nie mający istotnego znaczenia dla zwierzęcia (SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989, KUPFERMANN 1991). Wpajanie (imprinting), zwane też czasem uczeniem się wybiórczym, jest to proces szybkiego uczenia się zwierząt, zachodzący jedynie w określonych okresach życia (tzw. okresach krytycznych) i nie wymagający wzmocnienia. Efekty wpajania są trwałe i prowadzą do preferowania obiektów o cechach wpojonych (SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989, KUPFERMANN 1991, GODZIŃSKA 1992). Warunkowanie polega na wytwarzaniu się reakcji (oddruchów) warunkowych klasycznych lub instrumentalnych. W warunkowaniu klasycznym następuje skojarzenie obojętnego bodźca z bodźcem bezwarunkowym wywołującym określoną reakcję wrodzoną. W warunkowaniu instrumentalnym wzrasta prawdopodobieństwo pojawienia się zachowań, które prowadzą do osiągnięcia kontaktu z bodźcem atrakcyjnym lub też zapobiegają zadziałaniu albo przerywają działanie bodźca awersyjnego (zachowania te są nagradzane, czyli występuje tzw. wzmocnienie dodatnie). Spada natomiast prawdopodobieństwo wystąpienia zachowań, które nie prowadzą do uzyskania wzmocnienia dodatniego lub które prowadzą do kontaktu z bodźcami awersyjnymi (zachowania takie są karane, czyli występuje tak zwane wzmocnienie ujemne) (SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989, KUPFERMANN 1991, ZIELIŃSKI 1991).

Owady społeczne, a zwłaszcza mrówki, są szczególnie interesującym obiektem badań procesów uczenia się. Liczne prace dowodzą, że u mrówek wczesne doświadczenia osobnika mają decydujące znaczenie dla kształtowania się jego interakcji ze środowiskiem i innymi osobnikami. Jak wykazano, mrówki z wielu

gatunków we wczesnym okresie życia nabywają preferencje do opieki nad potomstwem własnego gatunku (LE MOLI i PASSETTI 1978, ERRARD i współaut. 1992) oraz z własnej kolonii (ISINGRINI i współaut. 1985), zdolność rozpoznawania współtowarzyszek z gniazda (CARLIN i HÖLDOBLER 1983, ERRARD 1986) i własnej królowej (BERTON i współaut. 1991). Stwierdzono również wpływ wczesnych doświadczeń społecznych na zdolność robotnic do opieki nad potomstwem (LE MOLI i MORI 1981, CHAMPALBERT i LACHAUD 1990) oraz ich późniejszą specjalizację w wykonywaniu różnych funkcji w kolonii (MCDONALD i TOPOFF 1985, CHAMPALBERT 1986). Dotychczas uzyskane dane sugerują, że u mrówek występują dwa podstawowe okresy, w których owady te są wrażliwe na stymulację zewnętrzną i podczas których zachodzą u nich procesy wpajania. Są to okres larwalny i stadium neomaginalne — okres bezpośrednio po wykluciu się formy dorosłej (*imago*) z poczwarki (CAUBET i współaut. 1992).

PREFERENCJE WARUNKÓW OŚWIETLENIA

Już w zeszłym stuleciu stwierdzono, że mrówki mają tendencję do unikania światła. Przedłużona przymusowa ekspozycja na światło może jednak prowadzić u tych owadów do habituacji do przebywania na świetle (WHEELER 1911). Należy jednak pamiętać, że przyzwyczajania do przebywania na świetle nie można utożsamiać z preferowaniem takich warunków oświetlenia. Próbę wyjaśnienia, czy i w jakim stopniu preferencje warunków oświetlenia zależą u mrówek od czynników nabytych podjęły ostatnio KORCZYŃSKA i GODZIŃSKA (1992, 1995).

Wstępne badania (KORCZYŃSKA i GODZIŃSKA 1992) przeprowadzono na *Formica polyctena*, pospolitej w Polsce mrówce z grupy *Formica rufa* (podrodzina *Formicinae*). Mrówki z grupy *F. rufa* mają w zasadzie aktywność dzienną, choć mogą opuszczać gniazdo także w nocy (ROSENGREN 1977a, b). Robotnice hodowano w laboratorium przez pierwszych sześć miesięcy życia imaginalnego w stałej ciemności (grupa 1) lub w naturalnym rytmie oświetlenia dziennego (grupa 2). Następnie mrówki przełożono do gniazd doświadczalnych, składających się z dwóch połączonych kanalikiem identycznych probówek, z których każda zawierała wodę i pokarm. Jedna połowa każdego gniazda została zaciemniona, druga była ekspozowana na naturalny rytm oświetlenia dziennego. Doświadczenie to wykazało, że mrówki z obu grup, niezależnie od wcześniejszych warunków oświetlenia, wyraźnie preferowały przebywanie w ciemności. Jednakże robotnice hodowane od chwili wyklucia się z poczwarek w naturalnym rytmie oświetlenia dziennego unikały światła w mniejszym stopniu niż robotnice hodowane w stałej ciemności.

Badania te kontynuowano następnie na afrykańskiej mrówce *Camponotus melanocnemis* (*Formicinae*) (KORCZYŃSKA, GODZIŃSKA 1995). W przeciwieństwie do *F. polyctena*, *C. melanocnemis* prowadzi ściśle nocny tryb życia, choć niektóre robotnice mogą być aktywne w dzień i pobierać wtedy słodkie wydzieliny owadów z rodziny *Membracidae*. Obserwowano też robotnice *C. melanocnemis* polujące na owady w pobliżu pułapek świetlnych (DEJEAN, informacja ustna). Fakty te świadczą o tym, że *C. melanocnemis* mogą w pewnych warunkach modyfikować swe preferencje warunków oświetlenia. W doświadczeniu KORCZYŃSKIEJ i GODZIŃSKIEJ (1995) młode królowe-założycielki *C. melanocnemis* umieszczono

w stałej ciemności. Po pojawieniu się pierwszych poczwarek utworzono dwie grupy eksperymentalne: kolonie należące do grupy pierwszej przebywały nadal w stałej ciemności, natomiast kolonie należące do grupy drugiej eksponowano na rytm 12:12 LD (12 godzin światła i 12 godzin ciemności). Robotnice wylęgające się stopniowo z poczwarek przebywały w takich warunkach przez pierwsze trzy do sześciu tygodni życia imaginalnego. Następnie wszystkie mrówki umieszczono na miesiąc w stałej ciemności. Oznakowane indywidualnie robotnice testowano w takich samych gniazdach, jak w pierwszym doświadczeniu.

W eksperymencie tym uzyskano wyniki podobne, jak we wcześniejszym doświadczeniu z *F. polyctena*. Mrówki z obu grup eksperymentalnych przebywały częściej w zaciemnionej połowie gniazda, lecz robotnice eksponowane na światło we wczesnym okresie życia unikały światła w mniejszym stopniu, niż mrówki hodowane w stałej ciemności. Co ciekawe, różnice pomiędzy grupami ujawniły się dopiero po 10 dniach trwania testów. Dla wyjaśnienia tego efektu wysunięto hipotezę, że robotnice *C. melanocnemis* obawiają się eksplorowania nieznanego i oświetlonego terenu, jeśli nie jest on wysycony zapachem kolonii i to niezależnie od tego, czy miały już wcześniej kontakt ze światłem, czy też przebywały uprzednio wyłącznie w ciemności. W naszym doświadczeniu mrówki mogły jednak eksplorować obie części gniazda w nocy, gdyż wtedy w całym gnieździe panowała ciemność. Po dziesięciu dniach całe gniazdo prawdopodobnie było mrówkom znane i wysycone ich zapachem. Dopiero wtedy u robotnic eksponowanych na światło we wczesnym okresie życia imaginalnego mogła się ujawnić zwiększona gotowość do eksplorowania stref oświetlonych, gdyż nie była już hamowana przez tendencję do unikania stref nie wysyconych znanym zapachem. Późniejsze nie opublikowane doświadczenia Korczyńskiej i Godzińskiej potwierdziły w znacznym stopniu tę hipotezę. Jak się więc wydaje, gotowość do eksplorowania strefy oświetlonej nie zależy u *C. melanocnemis* wyłącznie od wcześniejszego doświadczenia robotnicy i od postrzeganych aktualnie bodźców świetlnych. Decydujący wpływ może na nią wywierać również percepcja bodźców chemicznych (najprawdopodobniej chodzi tu o zapach własny kolonii lub sygnały chemiczne używane przez mrówki do znakowania terytorium).

Późniejsze doświadczenia na robotnicach *C. melanocnemis* (Korczyńska i Godzińska, wyniki nie opublikowane) wskazują, że u robotnic eksponowanych na działanie światła w wieku nieco starszym (w drugim miesiącu życia imaginalnego) preferencje warunków oświetlenia nie ulegają modyfikacjom. Całość tych badań dowodzi, że warunki, w jakich robotnice *F. polyctena* i *C. melanocnemis* przebywają we wczesnym okresie życia imaginalnego nie są co prawda w stanie odwrócić ich naturalnej preferencji ciemności, lecz mogą ją istotnie osłabić.

WYBÓR MIEJSCA I MATERIAŁU DO BUDOWY GNIAZDA

Liczne gatunki mrówek budują gniazda na roślinach lub w ich wnętrzu (HÖLDOBLER i WILSON 1990). Powszechnie jest znany fakt, że ten sam gatunek mrówek może występować na kilku gatunkach roślin, przy czym na danym terenie jedna z tych roślin jest zwykle preferowana (DEJEAN i DJIETO 1990, DEJEAN i współaut. 1992). Nasuwa się więc pytanie, do jakiego stopnia preferen-

cje roślin gniazdowych wynikają z różnic w genotypach poszczególnych populacji mrówek, do jakiego zaś stopnia zależą od czynników nabytych.

W doświadczeniu JAISSONA (1980) robotnice *Camponotus vagus* i *Formica polyctena* (*Formicinae*) hodowano w laboratorium przez pierwsze 3–4 tygodnie życia imaginalnego w obecności gałązek tymianku (grupa eksperymentalna) lub w gniazdach bez tymianku (grupa kontrolna). Następnie mrówki przeniesiono do nowych gniazd, w których miały możliwość wyboru pomiędzy próbówką zawierającą gałązki tymianku i próbówką bez tej rośliny. Obecność tymianku była wyraźnie preferowana przez mrówki z grupy eksperymentalnej, natomiast awersyjna dla mrówek z grupy kontrolnej. JAISSON (1980) przeprowadził również podobny eksperyment na dojrzałych robotnicach *C. vagus* i *F. polyctena* pobranych z kolonii naturalnych. W teście wyboru ujawniły one preferencję próbówki nie zawierającej tymianku. Preferencja ta była jednak mniej silna niż w przypadku grupy kontrolnej w pierwszym eksperymencie. Zachowanie się robotnic przyzwyczajonych do obecności tymianku różniło się w zależności od wieku, w którym miały kontakty z tą rośliną. Młode mrówki wyhodowane w obecności tymianku wchodziły między jego gałązki, natomiast robotnice, które zetknęły się z tymiankiem dopiero w starszym wieku, unikały kontaktu z tą rośliną. Dojrzałe mrówki hodowane w obecności tymianku miały też wysoką śmiertelność, wydaje się więc, że wpływ tej rośliny był dla nich szkodliwy. Doświadczenia Jaissona wykazały więc, że nawet roślina będąca dla mrówek źródłem bodźców awersyjnych lub wręcz dla nich szkodliwa może stać się atrakcyjna dla tych owadów, jeśli we wczesnym okresie imaginalnym miały z nią kontakt umożliwiający im wpojenie jej cech. Wywołanie preferencji tymianku możliwe było jedynie u młodych robotnic; u starszych mrówek pochodzących z dojrzałych kolonii nastąpiło tylko nieznaczne zmniejszenie reakcji awersyjnej.

W analogicznym doświadczeniu GARCIA-PEREZ (1987) wywołał preferencję tymianku u mrówek z dwóch gatunków należących do dwóch różnych podrodziny: *Camponotus vagus* (podrodzina *Formicinae*) oraz *Crematogaster scutellaris* (podrodzina *Myrmicinae*). Jednakże u robotnic obu tych gatunków nie udało się wywołać preferencji cynamonu, rośliny nie występującej na terenach przez nie zamieszkiwanych. Wydaje się więc, że wpajanie cech rośliny związanej z miejscem gniazdowania zachodzi łatwiej, jeśli roślina ta jest obecna w naturalnym środowisku danego gatunku mrówek.

DEJEAN (1990) badał czynniki decydujące o wyborze rośliny stanowiącej miejsce gniazdowania u mrówek z gatunku *Pachycondyla villosa* należącego do prymitywnej podrodziny *Ponerinae*. W rezerwacie Sian Ka'an w Meksyku mrówki te zakładają gniazda niemal wyłącznie w epifitach *Aechmea bracteata* z rodziny *Bromeliaceae*, a jedynie sporadycznie w martwych gałęziach lub w nadrzewnym storczyku *Schomburgkia tibicinilis*. Młode mrówki poddano testom, w których dokonywały wyboru pomiędzy próbówką pustą, próbówką zawierającą cząstkę *A. bracteata* oraz próbówką z cząstką *S. tibicinilis*. Robotnice pochodzące z gniazd naturalnych (w *A. bracteata*) preferowały próbówki zawierające cząstki tej rośliny. Robotnice wyhodowane w laboratorium bez kontaktu z jakąkolwiek rośliną wybierały równie często próbówki zawierające cząstki *A. bracteata*, próbówki zawierające cząstki *S. tibicinilis* oraz próbówki puste. Robotnice wyhodowane w obecności *S. tibicinilis* preferowały próbówki zawierające cząstki tej

rośliny. Robotnice *P. villosa* nie wykazują więc spontanicznej preferencji rośliny gniazdowej; przypuszczalnie wybór miejsca na gniazdo jest u nich uwarunkowany wpajaniem cech rośliny, z którą kontaktowały się we wczesnym okresie życia.

Dejean przetestował również skrzydlate królowe pochodzące z naturalnych gniazd w epificie *A. bracteata* oraz pobrane z takich gniazd w stadium poczwarki i następnie hodowane w laboratorium bądź bez kontaktu z jakąkolwiek rośliną, bądź w kontakcie z *S. tibicinilis*. Królowe pochodzące z gniazd naturalnych oraz hodowane od stadium poczwarki bez kontaktu z jakąkolwiek rośliną preferowały *A. bracteata*. Wyniki te sugerują więc, że albo *A. bracteata* jest spontanicznie atrakcyjna dla królowych *P. villosa* (możliwość stosunkowo mało prawdopodobna, jako że nie zaobserwowano takiego zjawiska u robotnic tego gatunku), albo też wpojenie cech *A. bracteata* zachodzi u królowych już w okresie larwalnym.

Królowe *P. villosa*, które życie larwalne spędziły w naturalnych gniazdach w kontakcie z *A. bracteata*, zaś pierwsze tygodnie życia imaginalnego spędziły w obecności *S. tibicinilis*, wybierały natomiast równie często *A. bracteata* i *S. tibicinilis*. Sugeruje to, że królowe *P. villosa* uczą się cech rośliny gniazdowej nie tylko w okresie larwalnym, lecz również w okresie neoimaginalnym.

Wydaje się więc, że preferencja rośliny gniazdowej jest u *P. villosa* nabywana podczas życia preimaginalnego i wzmacniana w okresie neoimaginalnym. W rezerwacie Sian Ka'an doprowadziło to u tych mrówek do wytworzenia się lokalnej tradycji gnieźdzenia się niemal wyłącznie w epificie *A. bracteata*.

DEJEAN i DJIÉTO (1990) badali czynniki decydujące o wyborze rośliny stanowiącej miejsce gniazdowania u afrykańskich mrówek-tkaczek z podrodziny *Formicinae*, *Oecophylla longinoda*. Robotnice tego gatunku budują gniazda z liści, które szepiają przędzą wydzielaną przez ich larwy. Konstrukcja gniazda jest zawsze taka sama, lecz może zmieniać się gatunek zasiedlanej rośliny. Do doświadczenia użyto mrówek pobranych z gniazd znajdujących się na mango, pomarańczy słodkiej, palmie kokosowej i guawie. Grupy robotnic z potomstwem umieszczano na otwartej arenie, gdzie mogły znaleźć schronienie w tubach ze zwiniętych liści drzew. W każdym teście mrówki miały do wyboru tubę sporządzoną z liści rośliny, na której się wychowały i drugą tubę sporządzoną z liści jednej z pozostałych roślin. We wszystkich przypadkach robotnice częściej wybierały schronienie w tubach z liści drzewa, z którego pochodziły. Wynik ten wskazuje na znaczenie czynników nabytych w preferencjach rośliny gniazdowej.

Następnie, w celu sprawdzenia spontanicznej atrakcyjności tych roślin dla *O. longinoda*, takim samym testom poddano osobniki zasiedlające wcześniej *Cardia aurentica*, roślinę z rodziny *Boraginaceae*. Analiza statystyczna wyników wykazała, że dla tego gatunku mrówek najatrakcyjniejszą rośliną jest mango, a dalej kolejno: pomarańcza, guawa i palma kokosowa. Wybór rośliny gniazdowej nie zależy więc u *O. longinoda* wyłącznie od czynników nabytych: mają nań wpływ także spontaniczne preferencje wykazywane przez te mrówki.

Analogiczne doświadczenie przeprowadzili DEJEAN i współpracownicy (1992) na *Tetramorium aculeatum*, pospolitej w Afryce mrówce z podrodziny *Myrmicinae*. Mrówki te budują gniazda z miękkiego kartonu, umieszczając je pod jednym lub dwoma liśćmi w koronach drzew. W warunkach naturalnych zasiedlają wiele gatunków roślin. Badano robotnice pochodzące z gniazd zbudowanych na:

mango, pomarańczy słodkiej, kawie, drzewie kakaowym i guawie, a także królowe pochodzące z gniazd na mango (złapane w pułapki świetlne w czasie lotu godowego). We wszystkich przypadkach w teście wyboru mrówki wyraźnie preferowały schronienie w tubach z liści drzewa, z którego były pobrane.

Do zbadania spontanicznej atrakcyjności tych roślin użyto robotnic *T. aculeatum* pochodzących z gniazd na palmie olejowej. Otrzymane wyniki wskazują, że u *T. aculeatum* hierarchia atrakcyjności roślin jest odmienna niż u *O. longinoda*. Najatrakcyjniejszą rośliną jest guawa, a dalej kolejno: kawa, drzewo kakaowe, mango, pomarańcza słodka.

Całość badań nad czynnikami decydującymi o wyborze rośliny, na której kolonia mrówek zakłada gniazdo dowodzi, że wybór ten zależy od dwóch czynników. Jednym z nich jest wrodzona, spontaniczna atrakcyjność rośliny, charakterystyczna dla danego gatunku mrówek. Drugim czynnikiem jest wpojenie cech rośliny, zachodzące w okresie larwalnym lub/i neoimaginalnym, gdy młode mrówki nie wychodzą jeszcze z gniazda.

Znajomość preferencji mrówek dotyczących wyboru roślin związanych z zakładaniem gniazda oraz stopnia, w jakim preferencje te mogą być modyfikowane, może mieć również znaczenie praktyczne. Cennych wskazówek w tym względzie dostarcza przebieg introdukcji *Formica lugubris*, budujących kopce mrówek z grupy *F. rufa* (PAVAN 1960). W celu zwalczania szkodnika drzew iglastych, korowódki *Thaumetopoea pityocampa*, *F. lugubris* pochodzące z Alp Lombardzkich przeniesiono w Apeniny Liguryjskie. Na wiosnę pobrano duże fragmenty kolonii z lasu modrzewiowo-jodłowego i przeniesiono (wraz z materiałem gniazdowym) do lasu sosnowego (sosna zwyczajna i sosna czarna). Ta pierwsza próba introdukcji *F. lugubris* zakończyła się niepowodzeniem. Co prawda, przez całe lato mrówki polowały intensywnie, ograniczając liczebność szkodnika, nie potrafiły jednakże zbudować z dostępnego im materiału (igieł sosnowych) gniazd odpowiednich do przetrwania zimy. Na jesieni mrówki rozproszyły się i zimą wyginęły. Drugą próbę introdukcji *F. lugubris* przeprowadzono w tym samym lesie, tym razem umieszczając znacznie większe fragmenty kolonii tego gatunku w pobliżu niewielkich skupisk modrzewia i jodły. Tym razem introdukcja była w pełni udana. Wieloletnie obserwacje zachowania się mrówek przeniesionych do Apenin pozwoliły również na zebranie interesujących informacji dotyczących trwałości preferencji materiału gniazdowego. Początkowo mrówki zupełnie nie wykorzystywały igieł sosnowych, lecz pokonywały nawet znaczne odległości, by przynieść igły modrzewia lub jodły. Po pewnym czasie niektóre kolonie zaczęły transportować igły sosnowe, ale porzucały je u podstawy kopca. Stopniowo jednak robotnice zaczęły wносить igły najpierw na boki, potem na wierzchołek kopca i wreszcie zaczęły wbudowywać nowy materiał w konstrukcję gniazda. Po upływie ośmiu lat stwierdzono istnienie na tym terenie trzech typów kopców *F. lugubris*, zbudowanych (1) głównie z igieł modrzewia, (2) głównie z igieł jodły, oraz (3) z igieł sosny zwyczajnej i sosny czarnej. Badania te dowiodły, że robotnice *F. lugubris* wykazują stosunkowo trwałe preferencje do wykorzystywania określonego, nie zawsze najłatwiej dostępnego materiału do budowy gniazda. Preferencje te mogą jednak ulec zmianie, być może na skutek stopniowego przyzwyczajania się mrówek do specyficznych cech nieznanego dotąd budulca (np. do jego zapachu). Nie wiemy, czy proces ten jest możliwy u dojrzałych

mrówek. Możliwe, że igły sosnowe zbierały tylko robotnice, które wykluły się już w nowych warunkach i nigdy wcześniej nie budowały gniazda. Przypuszczalnie *F. lugubris* przeniesione do nowego środowiska musiały też nauczyć się manipulowania igłami sosny, które są znacznie dłuższe i cięższe od igieł jodły i modrzewia (PAVAN 1960). Jak to dowodzą prace DOBRZAŃSKIEGO (1970, 1971) oraz DOBRZAŃSKIEGO i DOBRZAŃSKIEJ (1982), tendencje do chwytania materiału budowlanego, transportowania go i układania na powierzchni kopca są u mrówek wrodzone. Młode robotnice uczą się jednak doboru budulca nadającego się do transportu, jego sprawnego noszenia i omijania przeszkód oraz wmontowywania go w konstrukcję kopca. Można więc przypuszczać, że utrzymywanie się preferencji igieł jodły i modrzewia u *F. lugubris* przeniesionych do lasu sosnowego mogło być spowodowane albo wpojeniem cech znanego im materiału, albo też nieumiejętnością manipulowania budulcem o większych rozmiarach, bądź też oba te czynniki odgrywały znaczącą rolę w tym zjawisku.

PREFERENCJE POKARMOWE

Mrówki potrafią wykorzystywać różne źródła pokarmu w zależności od zmieniającej się ich dostępności i obfitości. Zdolność zbieraczek do efektywnego odnajdywania, rozpoznawania oraz transportowania nie znanego im wcześniej pokarmu do gniazda została szczególnie dobrze udokumentowana u mrówek żniwiarek. Terminem „żniwiarki” określa się mrówki, które w swej diecie wykorzystują regularnie nasiona. W procesie ewolucji zdolność do wykorzystywania nasion jako źródła pokarmu wytworzyła się niezależnie w kilku podrodzinach mrówek (*Ponerinae*, *Myrmicinae* i *Formicinae*) (HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

Jak wykazał RISSING (1981), poszczególne robotnice pustynnych mrówek-żniwiarek *Pogonomyrmex rugosus* i *Messor (= Veromessor) pergandei* (*Myrmicinae*) specjalizują się w zbieraniu jednego, określonego gatunku nasion. Preferencje te mogą być różne u różnych robotnic; co ciekawe, nie ma prostej zależności pomiędzy preferencjami wykazywanymi przy wyborze nasion i wielkością robotnicy. Nabywanie specjalizacji zachodzi stosunkowo szybko i specjalizacja taka utrzymuje się co najmniej przez kilka dni. Robotnice *P. rugosus* i *M. pergandei* zwykle badają i odrzucają wiele nasion, zanim rozpoczną transport jednego z nich do gniazda. Czynniki decydujące o zaakceptowaniu nasiona przez mrówki nie są dokładnie znane, lecz w grę wchodzi tu prawdopodobnie ocena wielkości ziarna, jego twardości oraz poziomu związków toksycznych. Specjalizacja mrówek w zbieraniu wyłącznie nasion określonego typu ułatwia im szybkie i trafne identyfikowanie właściwych nasion. Specjalizacja taka zwiększa więc indywidualną wydajność poszczególnych robotnic, a w konsekwencji również efektywność zaopatrywania w pokarm całej kolonii.

JOHNSON (1991) oraz JOHNSON i współpracownicy (1994) badali reakcje *Pogonomyrmex rugosus* i *Messor pergandei* na nasiona nie znanego im gatunku trawy umieszczając skupiska ziaren trawy z odmiany Kentucky Blue Grass w odległości 5 metrów od wejścia do gniazda badanej kolonii. Zbieraczki obu gatunków mrówek szybko uczyły się zbierać nowe nasiona. Mrówki zwiększały też wydajność zbierania tych nasion poprzez skrócenie czasu poświęconego na inspekcję

każdego z nich i manipulowanie nim przed transportem oraz poprzez skrócenie odstępów czasowych pomiędzy kolejnymi powrotami do skupiska nasion (tzn. sumy czasu potrzebnego na powrót do gniazda, spędzonego w gnieździe i pozbędnego na powrót do skupiska nasion).

Mrówki stosowały też inne techniki zwiększania wydajności zbierania nasion, odmienne w przypadku każdego z badanych gatunków. Stosunkowo duże robotnice *P. rugosus* zwiększały stopniowo liczbę nasion przynoszonych jednorazowo do gniazda: już po pięciu dniach 91% osobników przynosiło za każdym razem więcej niż jedno ziarno. Natomiast mniejsze od nich zbieraczki *M. pergandei*, które mogły transportować tylko jedno ziarno jednocześnie zwiększały wydajność zbierania poprzez zmniejszanie liczby nasion odrzucanych po fazie inspekcji bez podjęcia prób transportu. Uczyły się też wybierać nasiona większe.

JOHNSON (1991) wykazał, że w trakcie zapoznawania się z nowym skupiskiem nasion robotnice *P. rugosus* i *M. pergandei* modyfikowały swoje zachowania poszukiwawcze. Początkowo mrówki wyruszające na wyprawę zbieracką poruszały się powoli, szukając nasion wzdłuż szlaku. Stopniowo zachowanie się zbieraczek stawało się coraz bardziej stereotypowe, mrówki szły szybko wprost do skupiska ziaren o znanej lokalizacji. W wyniku tego skracał się czas potrzebny na wyprawę, co również zwiększało wydajność zbierania nasion.

JOHNSON (1991) oraz JOHNSON i współpracownicy (1994) stwierdzili, że modyfikacje zachowania zbierackiego mrówek, wywołane przez podanie nowego gatunku nasion, nie były jednak trwałe. W różnych odstępach czasu (2–100 dni) po zaprzestaniu podawania nasion Kentucky Blue Grass mrówki z badanych kolonii przetestowano podając im te ziarna ponownie. Już po około 2–3 miesiącach mrówki z badanych kolonii reagowały na te ziarna w taki sam sposób, jak to czyniły mrówki z kolonii, które nigdy nie miały styczności z tym gatunkiem nasion. Co ciekawe, czas utrzymywania się nabytych modyfikacji zachowania zbierackiego u mrówek z badanych kolonii był jednak dłuższy niż maksymalna długość życia zbieraczek, oceniana jako około 50 dni w laboratoryjnych testach na przeżycie. Autorzy wysunęli więc hipotezę, zgodnie z którą zbieraczki *P. rugosus* i *M. pergandei* mogą zapoznawać się z właściwościami aktualnie dostępnych w środowisku nasion poprzez kontakty z nasionami magazynowanymi przez kolonię w komorach spichrzowych wewnątrz gniazda. Zgodnie z tą hipotezą, robotnice, które poddają te ziarna dalszej obróbce (koniecznej, by mogły one służyć jako pożywienie) zaznajamiają się przy tej okazji z ich cechami fizycznymi i chemicznymi. Wkrótce potem mrówki te zostają zbieraczkami i mogą wykorzystać zdobytą w gnieździe informację podczas własnych wypraw po pokarm. Moim zdaniem, hipoteza ta jednak powinna być traktowana z dużą ostrożnością, gdyż opiera się jedynie na dość niepewnych przesłankach, to znaczy na ocenie przeżywania robotnic *M. pergandei* i *P. rugosus* w testach laboratoryjnych. Przeżywalność ta wydaje się zaś zaskakująco krótka.

JOHNSON (1991) oraz JOHNSON i współpracownicy (1994) stwierdzili też, że tempo uczenia się rozpoznawania nowych nasion oraz zapamiętywania ich właściwości jest szybsze u *M. pergandei* niż u *P. rugosus*. Wynik ten można powiązać z odmiennymi zachowaniami zbierackimi obu gatunków. Szlaki *M. pergandei* zmieniają kierunek prawie codziennie, co powoduje, że zbieraczki mają do czynienia z wciąż zmieniającymi się cechami środowiska, takimi jak punkty

orientacyjne oraz lokalizacja, zagęszczenie i rozkład nasion. Dla *P. rugosus* te cechy środowiska zmieniają się rzadko: robotnice udające się na wyprawy po pokarm wykorzystują w zasadzie stałe szlaki główne. Gatunki mające do czynienia z wciąż zmieniającymi się cechami środowiska mają częsty kontakt z nowymi bodźcami, lecz nowe informacje wkrótce tracą wartość. Korzystne jest więc dla nich szybkie tempo nabywania informacji o środowisku i krótszy okres przechowywania takich informacji w pamięci (GOULD i MARLER 1984).

Porównywano również tempo uczenia się *P. rugosus* i *M. pergandei* w środowiskach różniących się ilością dostępnych rodzajów nasion. Zbieraczki obu gatunków uczyły się rozpoznawania nowych nasion tym wolniej, im bogatsze zamieszkiwały środowisko. Wynik ten jest zgodny z hipotezą, że szybkość uczenia się jest odwrotnie proporcjonalna do złożoności środowiska, gdyż liczba nowo nabywanych informacji przeładowuje pamięć i ogranicza w związku z tym możliwość nabywania nowych informacji (LEWIS 1986).

GODZIŃSKA i współpracownicy (1996) badali modyfikacje zachowania zachodzące podczas zaznajamiania się z uprzednio nie znanymi obiektami u innej mrówki żniwiarki, *Messor sanctus* (*Myrmicinae*). Mrówki te w procesie ewolucji utraciły żądło, można jednak nadal zaobserwować u nich zachowanie przypominające żądlenie. Takie zachowanie pseudożądłace może być wywołane przez bardzo różnorodne obiekty zarówno jadalne, jak i niejadalne. Atrakcyjne obiekty jadalne wywołują więcej reakcji niż niejadalne, lecz częstość pseudożądlenia zależy głównie od tego, czy i w jakim stopniu dany obiekt jest mrówkom znany: maleje w miarę zapoznawania się robotnic z określoną kategorią obiektów. Częstość zachowań pseudożądłacych jest więc wskaźnikiem stopnia ogólnego wzbudzenia mrówek, wywołanego przez kontakt z nie znanym uprzednio obiektem.

W dalszych dwóch doświadczeniach zbadano reakcje *M. sanctus* na nowe gatunki nasion: ziarna słonecznika oraz ryżu. Stwierdzono, że kontakt z nie znanym uprzednio gatunkiem nasion także wyzwala u tych mrówek stan silnego wzbudzenia, charakteryzujący się dużą częstością zachowań pseudożądłacych.

Podczas zaznajamiania się robotnic *M. sanctus* z ziarnami słonecznika obserwowano przede wszystkim stopniowe zmniejszanie się częstości pseudożądlenia oraz wzrost tendencji do transportowania nasion bezpośrednio po ich uchwyceniu lub ugryzieniu. Po upływie kilku dni i po trzydniowej przerwie w testach zachowanie się mrówek zmieniło się jakościowo: robotnice reagowały na ziarno słonecznika szybkim podejściem, chwyceniem i transportem do gniazda. U mrówek nastąpiła więc skokowa zmiana zachowania, przełączyły się z zachowań stanowiących wyraz ogólnego wzbudzenia na stereotypowe zachowania zbierackie. W analogicznym doświadczeniu z ziarnami ryżu również zaobserwowano stopniowe zmniejszanie się częstości zachowań pseudożądłacych. W kolejnych testach obserwowano jednak spadek tendencji do badania ziaren (gryzienia i manipulowania): coraz częściej były one odrzucane zaraz po kontakcie czułkowym. Próby transportu ziaren ryżu były rzadkie i szybko zanikły całkowicie.

Doświadczenia te wykazały, że modyfikacje zachowania się robotnic *M. sanctus* w odpowiedzi na nie znane im gatunki nasion mogą prowadzić w dwóch kierunkach: akceptacji lub odrzucenia nowych nasion. Początkowo obserwuje się u mrówek głównie zachowania stanowiących wyraz ogólnego wzbudzenia. W

miarę zaznajamiania się z nowym gatunkiem nasion, robotnice uczą się ich szybkiej akceptacji lub odrzucania.

Modyfikacje zachowań u mrówek żniwiarek, opisane przez GODZIŃSKĄ i współautorów (1996), wykazują pewną analogię do wyników uzyskanych przez JOHNSONA (1991). W obu przypadkach zachowanie się mrówek staje się coraz bardziej stereotypowe. Można też zauważyć pewne podobieństwo pomiędzy uczeniem się nowych gatunków nasion przez *M. sanctus* i uczeniem się przez mrówki labiryntu. Jak wykazał SCHNEIRLA (1929, 1941, 1943) w fazie wstępnej uczenia się labiryntu robotnica przyzwyczaja się do nowej sytuacji i zmniejsza się stopień jej ogólnego wzbudzenia. W fazie drugiej, gdy zachowanie się mrówki nie jest już zdominowane przez reakcje na nowość, rozpoczyna się proces stopniowego uczenia się przez robotnicę struktury przestrzennej labiryntu. Podobnie u *M. sanctus* podczas pierwszych testów z ziarnami słonecznika obserwowano głównie zachowania stanowiące wyraz ogólnego wzbudzenia. Dopiero po kilku dniach robotnice reagowały na nowe nasiona szybkim, zdecydowanym podejściem i akceptacją. Wydaje się więc, że podobne mechanizmy uczenia się (obejmujące wstępny okres ogólnej habituacji do nowości) zachodzą u mrówek zarówno w sytuacjach nabywania preferencji pokarmowych, jak i uczenia się drogi w labiryncie.

BECKERS i współpracownicy (1994) badali u mrówek *Lasius niger* (Formicidae) wpływ czynników nabytych na preferencje zapachu pokarmu oraz przebywania w strefie przesyconej zapachem. Badano zarówno robotnice z młodych, rozwijających się kolonii, jak i dojrzałe robotnice w wieku powyżej sześciu miesięcy pochodzące z dojrzałej, dużej kolonii hodowanej w laboratorium. Grupy eksperymentalne otrzymywały roztwór cukru o zapachu anyżu; grupy kontrolne karmiono roztworem cukru. Młode kolonie w miesiąc po wykluciu się robotnic poddano trzymiesięcznej hibernacji. Połowa młodych kolonii eksperymentalnych otrzymywała cukier o zapachu anyżu w pierwszym miesiącu życia imaginalnego (przed hibernacją), a druga połowa w szóstym miesiącu życia (po hibernacji). Dojrzałe robotnice nie przechodziły hibernacji i otrzymywały nawoniony cukier w ciągu pięciu miesięcy od chwili rozpoczęcia doświadczenia.

W testach dotyczących preferencji zapachu pokarmu mrówki dokonywały wyboru pomiędzy roztworem cukru o zapachu anyżu i roztworem cukru bez tego zapachu. Młode robotnice, którym podawano pokarm o zapachu anyżu w pierwszym miesiącu po wykluciu się wykazywały preferencję pokarmu z anyżem zarówno bezpośrednio po hibernacji (w piątym miesiącu życia), jak i dwa miesiące później. Młode robotnice karmione cukrem z anyżem po hibernacji (w szóstym miesiącu życia) również preferowały pokarm o tym zapachu, choć słabiej niż poprzednia grupa. Natomiast starsze robotnice z dojrzałych kolonii, testowane po miesiącu podawania im cukru z zapachem anyżu, unikały pokarmu o tym zapachu. Młode robotnice z grup kontrolnych wykorzystywały w równym stopniu oba źródła pokarmu bezpośrednio po hibernacji, jednak po dalszych dwóch miesiącach wybierały roztwór cukru bez anyżu. Dojrzałe robotnice z grup kontrolnych ujawniły jeszcze wyraźniejszą awersję w stosunku do pokarmu z anyżem. Badania te wykazały, że u robotnic *L. niger* możliwe jest wywołanie preferencji pokarmu o zapachu spontanicznie dla nich awersyjnym oraz że zdolność uczenia się nowego zapachu pokarmu może zależeć u tych

mrówek od wielu czynników, takich jak wiek i stan fizjologiczny osobników oraz stadium rozwojowe kolonii, z której pochodzą. Zdolność uczenia się zapachu pokarmu zmniejsza się u *L. niger* wraz z wiekiem osobników i rozwojem kolonii, aż do zaniku w przypadku dojrzałych robotnic pochodzących z dojrzałych kolonii. Jak się wydaje, zdolność ta podlega równocześnie wahaniom sezonowym, związanym ze zmianami fizjologicznymi zachodzącymi u mrówek podczas hibernacji. Zjawisko to może mieć wpływ na strategię pokarmową kolonii wczesną wiosną. Robotnica może wtedy eksploatować każde dostępne źródło pokarmu, lub — jeśli zachowała w pamięci wcześniejsze doświadczenia — preferować pokarmy o znanym już zapachu. Fakt, że efekty uczenia się utrzymują się po hibernacji, może ułatwić doświadczonym zbieraczkom odszukanie źródeł pokarmu wczesną wiosną i zwiększyć dla całej kolonii szanse przetrwania tego trudnego okresu.

BECKERS i współpracownicy (1994) badali również u robotnic *L. niger* tendencję do przebywania w strefie gniazda przesyconej zapachem anyżu. Młode robotnice karmione cukrem o zapachu anyżu w pierwszym miesiącu życia imaginalnego i testowane bezpośrednio po hibernacji ujawniły wyraźną skłonność do przebywania w pobliżu tego zapachu. Dla starszych robotnic pochodzących z dojrzałych kolonii zapach anyżu był obojętny po miesiącu podawania nawozonego pokarmu, lecz po dwóch miesiącach był już słabo preferowany. Natomiast młode mrówki z kolonii kontrolnych unikały przebywania w strefie przesyconej zapachem anyżu. Dla starszych robotnic z grup kontrolnych zapach ten był również awersyjny podczas dwóch pierwszych testów, a następnie obojętny. Wyniki te dowodzą, że robotnice *L. niger* spontanicznie unikają przebywania w strefach przesyconych zapachem anyżu. U mrówek może jednak wystąpić habituacja do tego zapachu, a nawet może on stać się dla nich atrakcyjny, zwłaszcza w przypadku robotnic młodych. Jednakże preferencja przebywania w strefie przesyconej danym zapachem nie jest jednoznaczna z preferencją pokarmu o tym zapachu: chociaż dojrzałe robotnice *L. niger* przyzwyczyły się do przebywania w strefie przesyconej zapachem anyżu, unikały jednak pokarmu o tym zapachu.

Większość mrówek należy do sprawnych i skutecznych drapieżników polujących na owady i inne drobne bezkręgowce. Wiadomo jednak, że mrówki unikają niektórych potencjalnych ofiar, jak na przykład termitów z rodzaju *Nasutitermes* (COLLINS i PRESTWICH 1983). Owady te posiadają dobrze rozwinięty system obrony chemicznej, w sytuacji zagrożenia wydzielają specjalne płyny odstrasżające, a nawet toksyczne dla mrówek (MILL 1983).

DEJEAN (1988) badał reakcje robotnic *Odontomachus troglodytes* (Ponerinae) na larwy afrykańskich stonkowatych (*Chrysomelidae*) z nie zidentyfikowanego gatunku wyposażone w systemy obrony chemicznej przeciwko naturalnym wrogom. Podczas pierwszego kontaktu z nie znaną im wcześniej ofiarą mrówki dotykały ofiarę czułkami. Jeżeli w trakcie kontaktu czułkowego larwa uwolniła substancję obronną, robotnica cofała się natychmiast. W przeciwnym wypadku mrówka atakowała, lecz gdy jej czułki, żuwaczki lub przednie nogi weszły w kontakt z hemolimfą ofiary, wywoływało to zawsze natychmiastową ucieczkę mrówki. W obu przypadkach robotnice dokładnie czyściły części ciała, którymi dotknęły wydzieliny obronnej larwy. Larwy takie uwalniano następnie na wybie-

gu gniazda badanej kolonii przez pięć kolejnych dni po pierwszym kontakcie mrówek z tymi owadami. Ani jedna larwa nie została zaatakowana; zwykle robotnice odchodziły zaraz po jej zlokalizowaniu, a w kilku przypadkach obserwowano gwałtowną ucieczkę. Nieliczne mrówki, które wykonały kontakt czułkowy z larwą, natychmiast wycofywały czułki, szybko się cofały, a następnie długo czyściły. W ten sam sposób reagowały robotnice, które skonfrontowano z taką larwą dopiero w 28 dni po pierwszym spotkaniu.

Robotnice *O. troglodytes* uczą się więc w jednej próbie unikania kontaktu z potencjalną ofiarą wyposażoną w system obrony chemicznej, a także potrafią rozpoznać ją po stosunkowo długim czasie. Co ciekawe, w większości przypadków mrówki te rozpoznawały larwę z gatunku używanego w tych testach z pewnej odległości, nawet bez konieczności kontaktu czułkowego.

Kontakt z niebezpieczną ofiarą nie zawsze jednak prowadzi do jej unikania w przyszłości: mrówki mogą również dostosowywać swoje zachowanie łowieckie do typu ofiary, na którą polują. DEJEAN i współpracownicy (1990) zaobserwowali, że robotnice *Pachycondyla villosa* (*Ponerinae*) mogą się nauczyć atakować żołnierzy termitów z rodziny *Rhinotermitidae* posiadających potężne żuwaczki przyjmując pewną szczególną pozycję, tak zwaną „postawę ostrożności”. Podczas chwytania i żądlenia żołnierza robotnice odrzucają do tyłu czułki i unoszą nogi. Te same mrówki polując na robotnika termita dotykają go czułkami, a podczas chwytania często opierają się nogami o ofiarę.

UWAGI KOŃCOWE

Powyższy przegląd prac dowodzi, że zachowanie się mrówek jest wypadkową elementów dziedzicznych oraz nabytych w trakcie rozwoju osobniczego. Zdolność tych owadów do modyfikacji zachowania pod wpływem doświadczeń osobniczych została już szeroko udokumentowana, a dalsze badania dostarczają wciąż nowych jej przykładów. Modyfikacje preferencji środowiskowych i pokarmowych mrówek mogą stanowić dogodny model procesów uczenia się zwierząt.

Pragnę podziękować dr hab. E. J. Godzińskiej za cenne i krytyczne uwagi oraz pomoc w redagowaniu tej pracy. Dziękuję również mgr A. Szczuce za wiele inspirujących i pomocnych dyskusji.

THE ROLE OF ACQUIRED FACTORS IN THE ONTOGENESIS OF ENVIRONMENTAL AND FOOD PREFERENCES IN THE ANTS

Summary

Behaviour of ants is the result of interactions of innate and acquired components. Learning processes are an important factor influencing the ontogenesis of habitat and food preferences in these insects. This paper provides a review of the following learning phenomena in various ant species:

- reduction of spontaneous preference for darkness as an effect of illumination conditions experienced during the early period of imaginal life in *Formica polyctena* and *Camponotus melanocnemis* (*Formicinae*);
- effect of imprinting of the host plant on the choice of the nesting site in *Camponotus vagus*, *Formica polyctena*, *Oecophylla longinoda* (*Formicinae*), *Crematogaster scutellaris*, *Tetramorium aculeatum* (*Myrmicinae*) and *Pachycondyla villosa* (*Ponerinae*);

- acquisition of a preference for new nest material in *Formica lugubris* (Formicinae);
- learning how to recognize a new variety of seeds and learning processes leading to the increase in the foraging efficiency in the harvester ants *Pogonomyrmex rugosus*, *Messor pergandei* and *Messor sanctus* (Myrmicinae);
- development of preferences towards previously aversive food in *Lasius niger* (Formicinae);
- acquisition of ability to avoid of potential prey equipped with a chemical defence system in *Odontomachus troglodytes* (Ponerinae);
- acquisition of special hunting tactics for exploiting potentially dangerous prey in *Pachycondyla villosa* (Ponerinae).

LITERATURA

- BECKERS R., LACHAUD J. P., FRESNEAU D., 1994. *The influence of olfactory conditioning on food preference in the ant Lasius niger* (L.). Ethol. Ecol. Evol. 6, 159–167.
- BERTON F., LENOIR A., NOWBAHARI E., BARREAU S., 1991. *Ontogeny of queen attraction to workers in the ant Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae). Ins. Soc. 38, 293–305.
- CARLIN N. F., HÖLLDOBLER B., 1983. *Nestmate and kin recognition in interspecific mixed colonies of ants*. Science 222, 1027–1029.
- CAUBET Y., JAISSE P., LENOIR A., 1992. *Preimaginal induction of adult behaviour in insects*. Q. J. Exp. Psychol. 44B, 165–178.
- CHAMPALBERT A., 1986. *Individual ontogenesis of social behaviour in Ectatomma tuberculatum* (Ponerinae) ants. [W:] *The individual and society*. PASSERA L., LACHAUD J. P. (red.), Privat, Toulouse, 127–137.
- CHAMPALBERT A., LACHAUD J. P., 1990. *Existence of a sensitive period during the ontogenesis of social behaviour in a primitive ant*. Anim. Behav. 39, 850–859.
- COLLINS M. S., PRESTWICH G. D., 1983. *Defense in Nasutitermes octopilis Banks* (Isoptera, Termitidae): *Comparative effectiveness of soldier secretion*. Ins. Soc. 30, 70–81.
- DEJEAN A., 1988. *Memory effect on predatory behaviour of Odontomachus troglodytes* (Formicidae - Ponerinae). Behaviour 107, 131–137.
- DEJEAN A., 1990. *Influence de l'environnement pré-imaginal et précoce dans le choix du site de nidification de Pachycondyla (= Neoponera) villosa* (Fabr.) (Formicidae, Ponerinae). Behav. Proc. 21, 107–125.
- DEJEAN A., DJIÉTO C., 1990. *The choice of the nesting site by Oecophylla longinoda: roles of imprinting and selective attraction to plants*. Proc. 11th Int. Congr. IUSSI, India, 84–85.
- DEJEAN A., CORBARA B., OLIVA-RIVERA J., 1990. *Mise en évidence d'une forme d'apprentissage dans le comportement de capture des proies chez Pachycondyla (= Neoponera) villosa* (Formicidae, Ponerinae). Behaviour 115, 175–187.
- DEJEAN A., DJIÉTO C., NGNOKAM S., 1992. *Les relations plantes-fourmis: nouvel aperçu*. M. Soc. Belg. Ent. 35, 563–567.
- DOBZĄŃSKI J., 1970. *Reakcje wrodzone i nabyte w zachowaniu się budowlanym mrówek*. Kosmos A, 4 (105), 395–414.
- DOBZĄŃSKI J., 1971. *Manipulatory learning in ants*. Acta Neurobiol. Exp. 31, 111–140.
- DOBZĄŃSKI J., DOBZĄŃSKA J., 1982. *Are the ants capable to learn the nest-building activity atypical to the species? (A study of Formica cinerea Mayr.)*. Acta Neurobiol. Exp. 42, 369–378.
- ERRARD 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.), Toulouse, Privat, 55–66.
- ERRARD C., LENOIR A., FRANCOEUR A., 1992. *Effects of early experience on interactions between the parasite ant Formicoxenus provancheri and its host Myrmica incompleta* (Hymenoptera: Formicidae). Anim. Behav. 43, 787–794.
- GARCIA-PEREZ J. A., 1987. *Ant - plant relationships. Environmental induction by early experience in two species of ants: Camponotus vagus* (Formicinae) and *Crematogaster scutellaris* (Myrmicinae). Fol. Entomol. Mex. 71, 55–65.
- GODZIŃSKA E. J., 1992. *Neuroetologiczne mechanizmy uczenia się i pamięci*. Problemy 11, 9–14.
- GODZIŃSKA J. E., SZCZUKA A., KORCZYŃSKA J., 1996. *Pseudostinging behaviour of the harvester ant Messor sanctus Forel as a response to novelty*. [W:] *Comparative psychology of invertebrates: The field and laboratory study of insect behavior*. GREENBERG G., TOBACH E. (red.), New York, Garland Press, Inc., 245–276.

- GOULD J.L., MARLER P., 1984. *Ethology and the natural history of learning*. [W:] *The biology of learning*. MARLER P., TERRACE H. S. (red.), Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, Springer-Verlag, 47–74.
- HÖLLDOBLER B., WILSON E.O. 1990. *The ants*. Berlin, Springer Verlag, 732 str.
- 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. USA 82, 8545–8547.
- JAISSON P., 1980. *Environmental preference induced experimentally in ants (Hymenoptera: Formicidae)*. Nature 286, 388–389.
- JOHNSON R. A., 1991. *Learning, memory, and foraging efficiency in two species of desert seed-harvester ants*. Ecology 72, 1408–1419.
- JOHNSON R. A., RISSING S. W., KILLEEN P.R., 1994. *Differential learning and memory by co-occurring ant species*. Ins. Soc. 41, 165–177.
- KORCZYŃSKA J., GODZIŃSKA E. J., 1992. *The role of acquired factors in determining illumination preferences in the wood ant *Formica polyctena* Först.* I International Congress of the Polish Neurosciences Society. Abstracts. Acta Neurobiol. Exp. 52, 186.
- KORCZYŃSKA J., GODZIŃSKA E. J., 1995. *Effect of early illumination conditions on illumination preferences in the ant*. Acta Neurobiol. Exp. 55, 222.
- KUPFERMANN I., 1991. *Learning and memory*. [W:] *Principles of neural science*. 3d edition. KANDEL E. R., SCHWARTZ J. H., JESSEL T. M. (red.), New York, Elsevier, 997–1008.
- LE MOLI F., MORI A., 1981. *Social interactions between adult and naive young red wood ant-workers*. Pubbl. Inst. Entomol. Univ. Pavia, 2–13.
- LE MOLI F., PASSETTI M., 1978. *Olfactory learning phenomena and cocoon nursing behaviour in the ant *Formica rufa* L.* Boll. Zool. 45, 389–397.
- LEWIS A. C., 1986. *Memory constraints and flower choice in *Pieris rapae**. Science 232, 863–865.
- MCDONALD P., TOPOFF H., 1985. *Social regulation of behavioral development in the ant *Novomessor albisetosus* (Mayr)*. Journal of Comparative Psychology 99, 3–14.
- MILL A. E., 1983. *Behavioural and toxic effects of termite defensive secretions on ants*. Physiol. Entomol. 8, 413–418.
- PAVAN M., 1960. *Les transplantations de *Formica lugubris* sur les Appennins de la Province de Pavie*. Collana Verde, Minist. Agric. Forest. Roma 7, 161–169.
- RISSING S. W., 1981. *Foraging specializations of individual seed-harvester ants*. Behav. Ecol. Sociobiol. 9, 149–152.
- ROSENGREN R., 1977a. *Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group). I. Age polyethism and topographic traditions*. A. Zool. Fenn. 149, 1–30.
- ROSENGREN R., 1977b. *Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group). II. Nocturnal orientation and diel periodicity*. A. Zool. Fenn. 150, 1–30.
- SADOWSKI B., CHMURZYŃSKI J. A., 1989. *Biologiczne mechanizmy zachowania*. Warszawa, PWN, 614 str.
- SCHNEIRLA T. C., 1929. *Learning and orientation in ants*. Comp. Psychol. Mon. 6 (4).
- SCHNEIRLA T. C., 1941. *Studies on the nature of ant learning: I. The characteristics of a distinctive initial period of generalized learning*. J. Comp. Psychol. 32, 41–82.
- SCHNEIRLA T. C., 1943. *The nature of ant learning: II. The intermediate stage of segmental maze adjustment*. J. Comp. Psychol. 35, 149–176.
- WHEELER M., 1911. *Ants. Their structure, development and behavior*. New York, Columbia University Press, 663 str.
- WILSON E. O., 1979. *Spółczesność owadów*. Warszawa, PWN, 684 str.
- ZIELIŃSKI K., 1991. *Warunkowanie*. [W:] *Mechanizmy uczenia się i pamięci*. VIII Szkoła Zimowa Instytutu Farmakologii PAN, Mogiłany 1991. Kossut M. (red.), Warszawa, IBD PAN, 78–86.

ANNA SZCZUKA

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

ELASTYCZNOŚĆ BEHAVIORALNA MRÓWEK

WPROWADZENIE

Kolonie owadów społecznych składają się z osobników wysoce zróżnicowanych zarówno pod względem morfologii, jak i pod względem przejawianych zachowań. Dwa kluczowe pojęcia odnoszące się do tych zjawisk to kasta oraz polietyzm. Kasta to grupa osobników w danej kolonii, odmienna morfologicznie i wyspecjalizowana pod względem zachowania. U mrówek występują trzy kasty samic: królowa — wyspecjalizowana w reprodukcji, robotnica minor — samica nie biorąca udziału w reprodukcji i wykonująca wszystkie prace w kolonii i żołnierz (nazywany robotnicą major) — duża robotnica o powiększonej głowie i żuwaczkach wyspecjalizowana przede wszystkim do pełnienia funkcji obronnych w kolonii. U wielu gatunków występują formy pośrednie między kastami, lub jest tylko jedna kasta robotnic różniących się między sobą wielkością ciała, ale bez zmian w proporcjach poszczególnych ich części. Oddzielną kastę stanowią samce biorące zazwyczaj udział jedynie w reprodukcji (WILSON 1971). Polietyzm to podział pracy wśród członków kolonii. Podział pracy oparty na różnicach w zakresie wykonywanych funkcji pomiędzy robotnicami należącymi do różnych kast morfologicznych nazywamy polietyzmem kastowym. Ponadto ten sam osobnik w zależności od wieku może przechodzić kolejno przez etapy specjalizacji w wykonywaniu różnych funkcji i taki podział pracy jest nazywany polietyzmem wiekowym (WILSON 1971).

W normalnie funkcjonującej kolonii owadów społecznych repertuar zachowań każdego z osobników jest determinowany przez wiele czynników. Do najważniejszych z nich należą:

— Przynależność do kasty morfologicznej. Tak na przykład u mrówek z rodzaju *Pheidole* duże robotnice major, zwane żołnierzami, mają inny — dużo węższy — repertuar zachowań niż małe robotnice minor (WILSON 1984). Robotnice minor uczestniczą we wszystkich pracach związanych z opieką nad larwami, poczwarkami i wykluwającymi się młodymi robotnicami, karmią i czyszczą robotnice major, samce i królową, usuwają odpadki i martwe mrówki z wnętrza gniazda, wykonują prace budowlane, znoszą materiał do budowy gniazda a także zbierają i znoszą do gniazda pożywienie. Biorą też udział w obronie gniazda

i rozkruszaniu dużych ziaren, choć są tu dużo mniej efektywne niż robotnice major. Z kolei repertuar zachowań robotnic major jest ograniczony w zasadzie do obrony gniazda i rozdrabniania dużych ziaren. Sporadycznie pełnią rolę strażniczek lub biorą udział w transporcie pokarmu lub larw (WILSON 1984). U gatunków, u których nie ma wyraźnych kast morfologicznych, poszczególne osobniki mogą jednak różnić się znacznie wielkością i robotnice o różnej wielkości mogą wykazywać nieco inne zachowania. Zależność funkcji pełnionej przez robotnicę od jej wielkości może być przy tym zupełnie różna w przypadku różnych gatunków mrówek. W kolonii *Formica sanguinea* duże robotnice pełnią głównie rolę opiekunek, natomiast mniejsze wykazują tendencję do pracy poza gniazdem (DOBRZAŃSKA 1959). U gatunku *Solenopsis invicta* jest natomiast odwrotnie: mniejsze mrówki chętniej opiekują się potomstwem, większe zostają zbieraczkami, a największe polują (MIRENDA i VINSON 1981).

— Wiek osobnika. Najmłodsze robotnice zajmują się z reguły opieką nad potomstwem, w miarę upływu czasu przechodzą do innych prac wewnątrz gniazda, potem zajmują się pracami budowlanymi na zewnątrz gniazda, a później zostają zbieraczkami lub polują, a najstarsze osobniki pełnią rolę zwiadowczyń lub bronią granic terytorium kolonii. Te zmiany w zachowaniu są skorelowane z dojrzywaniem fizjologicznym osobnika (LENOIR i ATAYA 1983, HÖLDOBLER i WILSON 1990).

— Zmienność indywidualna, która decyduje o specjalizacji osobnika w ramach własnej kasty morfologicznej i wiekowej (DOBRZAŃSCY 1966, WILSON 1971, LENOIR 1987). Zależy ona od bardzo różnorodnych czynników. Mają na nią wpływ cechy genetyczne osobnika (LENOIR 1987). Dużą rolę odgrywają również indywidualne wcześniejsze doświadczenia (LENOIR 1987).

Robotnice wykonują ogromnie dużo różnorodnych funkcji w zależności od gatunku mrówek i etapu rozwoju kolonii. Funkcje te można podzielić na dwie zasadnicze grupy: (1) prace wewnątrz gniazda, obejmujące przede wszystkim opiekę nad jajami, larwami, poczwarkami i królową, (2) prace na zewnątrz gniazda, obejmujące zachowania obronne i zbieranie pokarmu. Przejście robotnicy od wykonywania funkcji wewnątrz gniazda do prac poza gniazdem wiąże się z zasadniczą zmianą otoczenia i wymaga innych sposobów orientowania się w nim. Mrówki pełniące funkcje we wnętrzu gniazda pozostają w ciemności i orientują się głównie za pomocą dotyku i węchu. Podjęcie funkcji na zewnątrz gniazda wiąże się z przebywaniem na świetle i koniecznością orientacji na otwartej przestrzeni, również za pomocą wzroku. Taka zmiana funkcji jest związana też ze zmianami fizjologicznymi. Przestają funkcjonować gruczoły gardzielowe służące do karmienia larw, a rozwijają się gruczoły jadowe używane do obrony i gruczoły służące do znakowania szlaków (LENOIR 1987).

PLASTYCZNOŚĆ I ELASTYCZNOŚĆ BEHAVIORALNA

Kolonia mrówek funkcjonuje w zmiennych warunkach środowiska zewnętrznego. Ponadto wraz ze wzrostem i rozwojem kolonii zmieniają się też jej potrzeby. Dostosowywanie się do tych zmian wymaga zmienności w zachowaniu zarówno kolonii jako całości, jak i poszczególnych jej członków. Zmiany zachowania w

obrębie kolonii zachodzić mogą w dłuższym horyzoncie czasowym, na przykład z roku na rok lub z sezonu na sezon, ale również z dnia na dzień czy nawet z godziny na godzinę w odpowiedzi na zmiany środowiska zewnętrznego i społecznego (GORDON 1991). Źródłem tej zmienności jest plastyczność i elastyczność behawioralna. Plastyczne zmiany zachowania to modyfikacje zachodzące pod wpływem bodźca zewnętrznego, których efekt jest stały, a przynajmniej utrzymuje się przez dłuższy czas (LENOIR 1987). Na poziomie kolonii taką zmianą może być dostosowanie jej wielkości do ilości zasobów pokarmowych dostępnych w środowisku (NONACS i CALABI 1992, ROBINSON 1992), czy zmiany proporcji pomiędzy różnymi kastami robotnic (ROBINSON 1992, WILSON 1983, LENOIR 1987). Na poziomie pojedynczego osobnika jako zmiany plastyczne określa się na ogół modyfikacje zachowania powstałe pod wpływem uczenia się, wliczając w to również takie szczególne formy uczenia się, jak imprinting (nazywany też wpażaniem, czyli bardzo szybkie uczenie się określonych zachowań występujące tylko w niektórych okresach życia zwierzęcia, tak zwanych okresach krytycznych) i habituacja (stopniowe zmniejszanie się aż do całkowitego zaniku reakcji na powtarzający się bodziec) (FAGEN 1982). Także polietyzm wiekowy (ROBINSON 1992), czyli podział pracy zależny od wieku robotnic, zaliczyć można do zmian plastycznych, gdyż jest związany w dużym stopniu z osiąganiem kolejnych etapów rozwoju fizjologicznego. Powstanie zmian plastycznych zazwyczaj wymaga dość długiego czasu potrzebnego na przykład do wychowania następnego pokolenia robotnic lub rozwoju, czy też uaktywnienia się określonych gruczołów (CAMMAERTS-TRICOT 1974, CAMMAERTS-TRICOT i VERHAEGHE 1974, McDONALD i TOPOFF 1988). Natomiast zmiany zachodzące w środowisku są często zbyt szybkie, aby zmiany plastyczne mogły za nimi nadążyć. Na gwałtowne zmiany środowiskowe lub też na daleko idące zmiany w strukturze społecznej kolonii, wymagające natychmiastowej reakcji, kolonia odpowiada więc elastycznymi zmianami zachowania poszczególnych robotnic. Zmiany te mogą pojawić się już po godzinie od momentu zadziałania bodźca (WILSON 1984) i są odwracalne, to znaczy zanikają po ustąpieniu bodźca, który je wywołał. Zmiany takie nakładają się na podział pracy występujący w kolonii w okresie, gdy funkcjonuje ona w sposób nie zakłócony gwałtownymi zmianami i modyfikują go, czasem bardzo istotnie (ROBINSON 1992, WILSON 1971, 1984, LENOIR 1987). Elastyczność behawioralna najczęściej jest określana angielskim terminem „flexibility” (WILSON 1971, FAGEN 1982, ROBINSON 1992). FAGEN (1982) zdefiniował elastyczność behawioralną (behavioral flexibility) jako „zdolność zwierzęcia, w obliczu nowej sytuacji, do zmiany zachowania lub — poprzez zmianę zachowania — do zmiany ekologii zwiększającej szanse pozostawienia żyjącego potomstwa lub bliskich krewnych”. W szczególności, większa elastyczność behawioralna umożliwia zwierzęciu szybsze przestawianie się z jednego alternatywnego sposobu zachowania się na inny. Wypełnianie każdej z ważnych funkcji biologicznych jest bowiem zazwyczaj zapewniane w danym gatunku przez kilka programów behawioralnych zwanych alternatywnymi sposobami zachowania się lub taktykami alternatywnymi (OSTER i WILSON 1978, FAGEN 1982, DOMINEY 1984, Caro i BATESON 1986, GODZIŃSKA 1995).

WILSON (1971) określa elastyczność behawioralną (behavioral flexibility) owadów społecznych jako „modyfikacje normalnego planu pracy osobnika opar-

tego na polietyzmie wiekowym i kastowym". Modyfikacje te obejmują bardzo szeroki zakres zmian, od przyspieszania czy hamowania normalnego rozwoju osobniczego i związanych z tym zmian tempa przejść do czynności wykonywanych przez kolejne stadia wiekowe, aż po powtórny rozwój nieczynnych już gruczołów obserwowany u pszczoły miodnej (FREE 1965, LENOIR 1987). Badania WILSONA (1984) nad modyfikacją podziału pracy u mrówek żniwiarek z rodzaju *Pheidole* posiadających wyraźne kasty morfologiczne wykazały, że elastyczność behawioralna może obejmować także, w przypadku drastycznych zmian struktury społecznej, okresowe poszerzenie repertuaru zachowań o czynności normalnie nie wykonywane przez robotnice z tej kasty w żadnym okresie życia. Taką zdolność do okresowego poszerzania lub zawężania repertuaru zachowań w zależności od potrzeb kolonii Wilson określił terminem „elasticity” podkreślając szybkość powstawania i odwracalność zmian zachodzących pod wpływem bodźców społecznych. LENOIR (1987) omawiając czynniki determinujące podział pracy w społeczeństwach owadów podkreśla, że mechanizmy regulacji społecznej, umożliwiające dostosowanie się kolonii do gwałtownych zmian, są w dużej mierze oparte na elastyczności behawioralnej poszczególnych robotnic. Elastyczność behawioralna jest jednak do pewnego stopnia ograniczana przez przynależność do kasty morfologicznej oraz przez zmiany plastyczne, na przykład zmiany fizjologiczne związane z wiekiem robotnicy. Z drugiej strony plastyczny rozwój osobnika pozostawia zawsze pewne możliwości zmian elastycznych i precyzyjne rozróżnienie pomiędzy tymi dwoma mechanizmami powstawania zmian zachowania nie zawsze jest możliwe. ROBINSON (1992) wskazuje również, że podział pracy w społeczeństwach owadów obok plastyczności wynikającej z polietyzmu wiekowego i kastowego i ze zmienności indywidualnej zachowuje duże możliwości modyfikacji dzięki elastyczności behawioralnej poszczególnych robotnic. Elastyczne zmiany zachowania robotnic umożliwiają znacznie szybszą reakcję kolonii na zmiany zachodzące w środowisku niż zmiany plastyczne i to właśnie skala elastyczności poszczególnych zachowań może być głównym czynnikiem determinującym organizację kolonii różnych gatunków owadów społecznych.

CZYNNIKI MODYFIKUJĄCE PODZIAŁ PRACY W KOLONIACH MRÓWEK

Podział pracy w kolonii mrówek może być w dużym stopniu modyfikowany przez zmiany w strukturze społecznej, na przykład przez gwałtowne zmniejszenie się liczby zbieraczek lub pojawienie się dużej liczby młodych robotnic (ROBINSON 1992). Również zmiany w środowisku, na przykład pojawienie się obfitego źródła pokarmu czy konieczność naprawy gniazda powodują szybkie, okresowe zmiany w podziale pracy osiągane dzięki elastyczności behawioralnej robotnic (GORDON 1989). Elastyczne zmiany zachowania można też łatwo wywołać doświadczalnie wprowadzając odpowiednie zmiany w środowisku kolonii lub manipulując wielkością grupy, strukturą wiekową i proporcjonalnym udziałem różnych kast w badanej grupie robotnic (ROBINSON 1992). Najprostszą reakcją kolonii na takie zmiany jest zwiększenie liczby pracujących robotnic, osiągane przez uruchomienie rezerw. W normalnie funkcjonującej kolonii duża część robotnic przez większość czasu jest nieaktywna. Są to przeważnie młode

robotnice, które przez pewien czas brały udział w opiece nad potomstwem, i w razie potrzeby mogą jeszcze wrócić do pełnienia tej funkcji, a są już na tyle zaawansowane w rozwoju osobniczym, że mogą podejmować również prace na zewnątrz gniazda (LENOIR 1987). W doświadczeniach przeprowadzanych na mrówkach żniwiarkach *Pogonomyrmex barbatus* (GORDON 1988, 1989) wywoływano konieczność natychmiastowego uporządkowania otoczenia wejścia do gniazda barykadując je drobnymi patyczkami. W tych pracach porządkowych brały udział robotnice nie obserwowane poprzednio przy innych zajęciach. Nie obserwowano ich również później przy wykonywaniu innych czynności. Wskazuje to na to, że pochodziły one z puli robotnic rezerwowych i zostały przywołane przez współtowarzyszki do wykonania prac porządkowych, po czym wróciły do stanu nieaktywności. Uaktywnienie robotnic z puli rezerwowej często zachodzi równoległe ze wzmoczeniem intensywności pracy robotnic wykonujących już określoną funkcję w ramach normalnego podziału pracy w kolonii. Tak na przykład usunięcie 90% zbieraczek z kolonii mrówki grzybiarki *Atta cephalotes* nie wpłynęło na tempo przynoszenia do gniazda pociętych liści. Do pracy przystąpiły wtedy mniej doświadczone w cięciu liści robotnice z puli rezerwowej, uzupełniając liczbę zbieraczek do zwykłej liczebności, a jednocześnie pozostawione 10% doświadczonych zbieraczek wzmogło intensywność pracy pięciokrotnie (WILSON 1983).

Zmiany wprowadzone w środowisku dotyczące bezpośrednio tylko robotnic wykonujących określone zadanie pośrednio wpływają również na tempo pracy i liczbę robotnic wykonujących inne zadania. Konieczność zwiększenia liczby mrówek wykonujących jakies zadanie może spowodować przerzucanie się do tej pracy części robotnic należących do tej samej kasty morfologicznej i wiekowej, ale wykonujących dotąd inne zadania. U mrówek żniwiarek *Pogonomyrmex barbatus* takie zmiany zachodzą łatwiej w młodych koloniach, gdzie specjalizacja robotnic nie jest jeszcze wyraźna i część robotnic bierze udział na przemian w wykonywaniu dwóch różnych zadań. W koloniach starszych robotnice wyraźnie specjalizują się w wykonywaniu prac jednego typu (GORDON 1989).

Zmiana wykonywanego zadania nie jest dowolna: robotnice specjalizujące się w jednej z prac mają tendencję do przerzucania się tylko do niektórych z pozostałych zadań. Na przykład robotnice *Pogonomyrmex barbatus* specjalizujące się w budowie i naprawie gniazda, patrolujące okolice gniazda oraz zajmujące się usuwaniem odpadów, w razie odkrycia przez kolonię obfitego źródła pokarmu mogą czasowo pełnić rolę zbieraczek. Odwrotna zmiana funkcji nie jest jednak możliwa (GORDON 1989). Podobne zjawiska zaobserwowano również u młodszych robotnic pracujących wewnątrz gniazda. Na przykład robotnice *Formica sanguinea* sprawujące różne formy opieki nad larwami, poczwarkami i wykluwającymi się młodymi robotnicami mogą w razie potrzeby pełnić swoje funkcje wymiennie, ale robotnice karmiące larwy i opiekunki poczwarek wykazują większy stopień przywiązania do swojej funkcji niż inne robotnice pracujące wewnątrz gniazda (DOBZANSKA 1959).

Przerzucenie się części robotnic do wykonywania innego zadania może mieć dla kolonii daleko idące konsekwencje. W laboratoryjnym doświadczeniu NONACSA i CALABIEGO (1992) zbieraczki z kolonii mrówek *Camponotus floridanus* pod wpływem eksperymentalnych częstych spotkań z obcymi robotnicami tego sa-

mego gatunku ograniczały zbieranie pokarmu na rzecz innych działań, głównie patrolowania terenu i pilnowania wejść do gniazda. W niektórych z badanych kolonii podjęły nawet prace wewnątrz gniazda lub przeszły do stanu nieaktywnego. Te zmiany zachowania ograniczyły liczbę spotkań zbieraczek z ewentualnymi przeciwnikami, a więc zminimalizowały ewentualne straty. Zmniejszenie liczby zbieranego pokarmu spowodowało ponadto konieczność ograniczenia ilości potomstwa przez kanibalizm młodszych larw, lub zmniejszenie jego biomasy przez wychowywanie mniejszych osobników. Elastyczne zmiany behawioralne poszczególnych robotnic doprowadziły więc również do przystosowawczego zahamowania wzrostu kolonii w odpowiedzi na ryzyko drapieżnictwa i konkurencję z innymi mrówkami z tego samego gatunku. Zmiany te dostosowały tempo rozwoju kolonii do aktualnych warunków środowiska i zminimalizowały straty ponoszone przez kolonię (NONACS i CALABI 1992).

Zmiana zakresu pełnionych funkcji od opieki nad potomstwem do prac na zewnątrz gniazda wiąże się zazwyczaj nie tylko ze zmianami behawioralnymi, ale i ze zmianami fizjologicznymi związanymi z wiekiem. Następuje wtedy degeneracja jajników i gruczołów gardzielowych, których wydzieliną karmione są larwy, twardej powłoka ciała i rozwijają się gruczoły jadowe, które są lepiej rozwinięte u robotnic pełniących funkcje obronne i zbieraczek. Zwiększa się także wrażliwość na feromony alarmowe i feromony szlaków zapachowych i zmienia skład wydzieliny niektórych gruczołów (CAMMAERTS-TRICOT 1974, CAMMAERTS-TRICOT i VERHAEGHE 1974, McDONALD i TOPOFF 1985, LENOIR 1987). Tempo tych zmian dostosowujących zachowania i możliwości fizjologiczne poszczególnych osobników do potrzeb kolonii może być bardzo różne. W młodej, rozwijającej się kolonii mrówek *Ectatomma tuberculatum* (LACHAUD i FRESNEAU 1987) rozwój osobniczy robotnic pełniących rolę pierwszych zbieraczek przebiegał znacznie szybciej, niż obserwowano to później w dojrzałej kolonii. Tempo rozwoju młodych robotnic może też zostać przyspieszone przez stratę dużej liczby zbieraczek, czy pojawienie się dużej liczby młodych robotnic lub larw, co zwiększa potrzeby pokarmowe kolonii (OSTER i WILSON 1978, ROBINSON 1992). Natomiast obecność wystarczającej liczby zbieraczek zaspokajających zapotrzebowanie kolonii na pokarm hamuje rozwój młodych robotnic i prowadzi u nich do przejścia w stan nieaktywności i zasilenia puli robotnic rezerwowych lub do przedłużonego pełnienia funkcji opiekunek i innych prac wewnątrz gniazda (McDONALD i TOPOFF 1985, ROBINSON 1992). Głębokie zaburzenia struktury społecznej kolonii mrówek mogą również spowodować przyspieszenie lub spowolnienie tych zmian funkcji, a nawet powrót niektórych osobników do etapów już wcześniej przebytych w rozwoju osobniczym. Odbudowywanie struktury społecznej kolonii przez dostosowanie zachowania poszczególnych robotnic do nowej sytuacji nosi nazwę regulacji społecznej i jest osiąganę dzięki elastyczności behawioralnej robotnic (GRASSE 1946, LENOIR 1987, LACHAUD i FRESNEAU 1987). Tak na przykład u mrówek z gatunku *Pheidole pallidula* eksperymentalne usunięcie dojrzałych robotnic major (żołnierzy) pełniących funkcje obronne z kolonii mającej kontakt z intruzami obcego gatunku powoduje znaczne skrócenie czasu potrzebnego do wykształcenia się zachowań obronnych u młodych żołnierzy. Intensywna stymulacja czułkowa przez robotnice minor skłania młode, świeżo wyklute robotnice major do wcześniejszego wychodzenia z gniazda i ataków na intruza.

Robotnice te zaczynają pełnić funkcje obronne już w wieku 7 dni, a nie w wieku ponad 17 dni, jak to ma miejsce w kolonii funkcjonującej bez zakłóceń (AARAB i JAISON 1992). Regulacja społeczna jest też w stanie zrekompensować znacznie dalej idące zaburzenia w strukturze społecznej kolonii. LACHAUD i FRESNEAU (1987) rozdzielili niewielką kolonię mrówek z gatunku *Neoponera apicalis* na dwie części, z których jedna zawierała tylko robotnice opiekujące się potomstwem, a druga jedynie zbieraczki i robotnice nieaktywne. W ciągu 10 dni trwania doświadczenia w każdej z tych części pojawiły się grupy robotnic wypełniające funkcje brakujących towarzyszek. Nowy podział pracy był stabilny przez okres separacji grup, ale po ponownym ich połączeniu robotnice powróciły do funkcji wykonywanych pierwotnie, to jest przed rozdzieleniem. Dane te dowodzą, że w grupie robotnic wypełniających pierwotnie podobny zakres funkcji może się w krótkim czasie odtworzyć normalna struktura podziału pracy oraz że kompensacyjne zmiany zachowania robotnic, pojawiające się w odpowiedzi na drastyczne zaburzenia normalnej struktury kolonii, mają charakter elastyczny i mogą być w pełni odwracalne. Równie sprawnie odbywa się odtwarzanie pełnego podziału pracy w eksperymentalnie stworzonych koloniach składających się z robotnic w tym samym wieku (LENOIR 1979). W doświadczalnych koloniach mrówek z gatunku *Tapinoma erraticum* złożonych wyłącznie z młodych robotnic pojawiają się zbieraczki liczące zaledwie 10–15, a czasem nawet 4–5 dni, podczas gdy w pełnej kolonii robotnice w tym wieku opiekują się potomstwem, a zbieraczkami zostają w wieku 30–40 dni. Z kolei w koloniach złożonych wyłącznie z robotnic w wieku powyżej 30 dni pewna część robotnic dotąd pełniących rolę zbieraczek przejmuje opiekę nad potomstwem. Młode zbieraczki i stare opiekunki nie wypełniają jednak swoich funkcji tak dobrze, jak mrówki wykonujące te zadania w ramach normalnego, zgodnego z wiekiem podziału obowiązków. Młode zbieraczki są mniej efektywne, a larwy pod opieką starych robotnic wykazują zwiększoną śmiertelność, niemniej elastyczność behawioralna umożliwia kolonii przetrwanie do czasu odbudowania normalnej struktury demograficznej (LENOIR 1979).

W sytuacji zagrażającej istnieniu kolonii elastyczność behawioralna umożliwia niektórym robotnicom nawet podjęcie zadań które nie wchodzą w zakres zadań wykonywanych przez ich kastę. Mrówki żniwiarki z rodzaju *Pheidole* mają wyraźnie wyodrębnione kasty robotnic minor i major (żołnierzy). W dojrzałej kolonii stosunek liczbowy robotnic minor do major waha się w zależności od gatunku od 3:1 do 20:1. Robotnice minor mają bardzo szeroki repertuar zachowań: wykonują wszystkie czynności związane z opieką nad potomstwem, budową i naprawą gniazda i zbieraniem pożywienia. Robotnice major mają wąski repertuar zachowań, u niektórych gatunków ograniczony jedynie do zachowań związanych z obroną gniazda, u innych obejmujący również udział w zbieraniu pokarmu. Nie obejmuje on jednak opieki nad potomstwem, a zwłaszcza karmienia larw (WILSON 1984). Eksperymentalne zmniejszenie liczby robotnic minor tak, że stosunek ilościowy robotnic minor do major spada poniżej 1:1, powoduje rozszerzenie repertuaru zachowań robotnic major do niemal pełnego repertuaru zachowań robotnic minor. Robotnice major już po godzinie od usunięcia robotnic minor podejmują opiekę nad potomstwem i zwiększają ogólne tempo aktywności 8–12 razy. Umożliwia to utrzymanie aktywności kolonii złożonej głównie z robotnic major na poziomie 75–85% aktywności kolonii

o normalnym składzie. Powrót do normalnych proporcji między robotnicami major i minor powoduje ponowne zawężenie repertuaru zachowań żołnierzy do wąskiej specjalizacji charakterystycznej dla tej kasty. Ogromna elastyczność behawioralna umożliwia robotnikom major niektórych gatunków z rodzaju *Pheidole* wypełnianie wszystkich funkcji istotnych dla przetrwania kolonii. Elastyczność ta charakteryzuje jedynie zachowanie robotnic major. Robotnice minor nie zmieniają swojego repertuaru zachowań i tempa aktywności ani w odpowiedzi na zmiany proporcji robotnic minor do major, ani nawet w odpowiedzi na całkowite usunięcie robotnic major (WILSON 1984).

Zakres elastycznych zmian behawioralnych jest więc różny w przypadku różnych gatunków mrówek, a nawet w przypadku różnych kast wiekowych i morfologicznych w obrębie tego samego gatunku. Zwłaszcza u zbieraczek niektórych gatunków mrówek elastyczność behawioralna jest ograniczona, co wiąże się prawdopodobnie z ograniczoną możliwością reaktywacji nieczynnych gruczołów (LENOIR 1987).

Mechanizmy stanowiące podłoże elastyczności behawioralnej u mrówek nie są jak dotąd dokładnie znane. Badania WILSONA (1984) wykazały, że nowe elementy w repertuarze zachowań robotnic major u mrówek z rodzaju *Pheidole* pojawiają się już w godzinę po spadku stosunku liczbowego robotnic major do minor poniżej wartości progowej 1:1. Szybkość tej zmiany jest zbyt duża, by mogła być spowodowana uczeniem się lub zmianami hormonalnymi. Świadczy to o tym, że odpowiednie programy behawioralne stanowiące podłoże tych zachowań znajdują się w centralnym układzie nerwowym tych mrówek w formie utajonej, czekając na bodziec, który umożliwi ekspresję kodowanych przez nie zachowań. Do uruchomienia danego programu są często niezbędne odpowiednie zmiany plastyczne, takie jak odpowiednie zmiany fizjologiczne, indywidualne doświadczenie, uczenie się, czy wystawienie na działanie konkretnego bodźca w okresie krytycznym. Przykładowo, u młodych robotnic mrówki *Ectatomma tuberculatum* normalne zachowania opieki nad potomstwem ujawniają się jedynie wtedy, gdy mrówki te miały nieprzerwane kontakty społeczne z larwami przez 4 dni, w ciągu pierwszych ośmiu dni po wykluciu się z poczwarki (CHAMPALBERT i LACHAUD 1990). Tak więc zmiany plastyczne rozszerzają wachlarz taktyk alternatywnych i zwiększają potencjalną różnorodność zachowań, a elastyczność behawioralna umożliwia stosowanie różnych taktyk zależnie od warunków, co zwiększa efektywność reakcji na zmiany w środowisku.

Neurobiologiczne podłoże elastyczności behawioralnej jest znacznie lepiej poznane u pszczoły miodnej. Badania ROBINSONA (1987) nad podziałem pracy w kolonii pszczoły miodnej wykazują, że przejście robotnicy do roli zbieraczki jest związane ze wzrostem poziomu hormonu juvenilnego. Zmiany poziomu hormonu juvenilnego zachodzą zarówno wtedy, gdy przejście to odbywa się w normalnie funkcjonującej kolonii (a więc gdy robotnica osiąga odpowiedni wiek), jak i wtedy, gdy objęcie roli zbieraczki zostaje przyspieszone wskutek regulacji społecznej, na przykład po usunięciu z kolonii starszych robotnic pełniących rolę zbieraczek. Zarówno zmiany zachowania uznane za plastyczne, związane z wiekiem robotnicy, jak i szybkie zmiany spowodowane regulacją społeczną i uznawane za elastyczne mają to samo podłoże — zmianę poziomu hormonu juvenilnego.

U robotnicy pszczoły miodnej zmiana funkcji z opiekunki spędzającej cały czas w ciemności wewnątrz ula na zbieraczkę posiadającą zdolność nawigowania na otwartej przestrzeni i orientowania się w dużej mierze za pomocą bodźców wzrokowych wiąże się również ze zmianami strukturalnymi mózgu (WITHERS i współaut. 1993). Zmiany te dotyczą budowy wewnętrznej ciała grzybkowatego — struktury związanej z analizą i integracją odbieranych bodźców i z uczeniem się. Nie wiadomo jeszcze, czy hormon juvenilny ma bezpośredni wpływ na te zmiany. Wielkość ciała grzybkowatego opiekunek i zbieraczek nie różni się, ale w miarę dojrzewania pszczoły w jego obrębie zmniejsza się objętość zajmowana przez ciała tak zwanych komórek Kenyona, a zwiększa objętość neuropilu, czyli wypustek nerwowych stanowiących podłoże połączeń synaptycznych. Diamentalna zmiana zachowania wiąże się więc tu ze zmianami neuroanatomicznymi, a więc plastycznymi. Takie same zmiany zachodzą jednak również w mózgu pszczoły, której rozwój osobniczy został eksperymentalnie przyśpieszony. W doświadczalnej kolonii złożonej wyłącznie z bardzo młodych pszczoł robotnice w tym samym wieku odtworzyły normalny podział pracy w kolonii, to znaczy różnicowały się pod względem zachowania na opiekunki i zbieraczki. U robotnic tych stwierdzono różnice w budowie ciała grzybkowatego charakterystyczne dla wykonywanych funkcji: objętość zajmowana przez ciała komórek Kenyona była znacznie mniejsza u zbieraczek niż u opiekunek, natomiast objętość neuropilu była większa u zbieraczek. Wyniki tych badań jeszcze bardziej zacierają i tak nie zawsze wyraźny podział na plastyczność i elastyczność behawioralną. Wskazują jednak na ogromne możliwości owadów społecznych w precyzyjnym dostosowaniu swojego zachowania, fizjologii, a nawet neuroanatomii do aktualnych potrzeb kolonii i wymogów środowiska zewnętrznego.

BEHAVIOURAL FLEXIBILITY IN THE ANTS

Summary

Behavioural flexibility refers to the capacity of an individual to respond to rapid changes in the environment or in the colony conditions by fast, reversible changes in behaviour. In contrast, behavioural plasticity includes more or less irreversible changes in behaviour such as the effects of learning (including habituation and imprinting), or physiological changes associated with maturation. In the social insects both behavioural plasticity and flexibility are studied mainly in relation to division of labour in an undisturbed colony. Experimental changes in the external or social environment of the colony produce flexible changes in behaviour adjusting the behaviour of individual workers to the actual needs of the colony. These changes range from those in the proportion of individuals working, through increased activity levels within the normal caste repertoire, and task switching within the normal caste repertoire, to accelerated, retarded, or reversed behavioural development. Flexible changes may also involve expansion of the behavioural repertoire of individual workers to include tasks not found within the scope of their normal caste repertoire. Neurobiological mechanisms underlying behavioural flexibility in the ants are still very little known. However, recent research on behavioural development in honeybees discovered changes in juvenile hormone levels and in the internal structure of the mushroom bodies associated with the transition from the role of a nurse to that of a forager.

LITERATURA

AARAB A., JAISSON P., 1992. *How to become a good ant-soldier: the effect of solicitation by minors on the development of aggressive behavior in soldiers.* Anim. Behav. 44, 593–595.

- CAMMAERTS-TRICOT M. C., 1974. *Production and perception of attractive pheromones by differently aged workers of Myrmica rubra (Hymenoptera: Formicidae)*. Ins. Soc. 21, 235–248.
- CAMMAERTS-TRICOT M. C., VERHAEGHE J. C. 1974. *Ontogenesis of trail pheromone production and trail following behaviour in the workers of Myrmica rubra L. (Formicidae)*. Ins. Soc. 21, 275–282.
- CARO T. M., BATESON P. 1986. *Organization and ontogeny of alternative tactics*. Anim. Behav. 34, 1483–1499.
- CHAMPALBERT A., LACHAUD J. P., 1990. *Existence of a sensitive period during the ontogenesis of social behaviour in a primitive ant*. Anim. Behav. 39, 850–859.
- DOBZANŃSKI J. J., 1966. *Zmienność indywidualna w zachowaniu się mrówek*. Przegl. Psychol. 11, 130–140.
- DOBZANŃSKA J., 1959. *Studies on the division of labour in ants genus Formica*. Acta Biol. Exp. 19, 57–81;
- DOMINEY W. J., 1984. *Alternative mating tactics and evolutionarily stable strategies*. Am. Zool. 24, 385–396.
- FAGEN R., 1982. *Evolutionary issues in development of behavioural flexibility*. [W:] *Perspectives in ethology*. Vol. 5. *Ontogeny*. BATESON P. P. G., KLOPFER P. M. (red.), London, Plenum Press, 365–383.
- FREE J. B., 1965. *The allocation of duties among worker honeybees*. Symp. Zool. Soc. London 14, 39–59.
- GODZIŃSKA J. E., 1995. *Taktyki alternatywne w zachowaniu się owadów*. Kosmos 44, 11–24.
- GORDON D. M., 1988. *The group context in role switching in harvester ants*. [W:] *Interindividual behavioural variability in social insects*. JEANNE R.L. (red.), Westview Press, Boulder & London, 53–59.
- GORDON D. M., 1989. *Dynamics of task switching in harvester ants*. Anim. Behav. 38, 194–204.
- GORDON D. M., 1991. *Behavioral flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants*. Amer. Nat. 138, 379–411.
- GRASSE P. P., 1946. *Sociétés animales et effet de grupe*. Experientia 2, 77–82.
- HÖLDOBLER B., WILSON E.O. 1990. *The ants*. Berlin, Springer Verlag, 732 str.
- LACHAUD J. P., FRESNEAU D. 1987. *Social regulation in ponerine ants*. Experientia (Suppl.) 54, 197–217.
- LENOIR A., 1979. *Feeding behaviour in young societies of the ant Tapinoma erraticum L.: trophallaxis and polyethism*. Ins. Soc. 26, 19–37;
- LENOIR A., ATAYA H., 1983. *Polyethism et repartition des niveaux d'activité chez la fourmi Lasius niger L.* Z. Tierpsychol. 63, 213–232.
- LENOIR A., 1987. *Factors determining polyethism in social insects*. [W:] *From individual to collective behavior in social insects*. PASTEELS J. M., DENEUBOURG J. L. (red.), Birkhauser, Basel. Boston. Experientia (Suppl.) 54, 219–240.
- MCDONALD P., TOPOFF H., 1985. *Social regulation of behavioral development in the ant Novomessor albisetosus (Mayr)*. J. Comp. Psych. 99, 3–14.
- MCDONALD P., TOPOFF H., 1988. *Biological correlates of behavioral development in the ant, Novomessor albisetosus (Mayr)*. Behav. Neuroscience 102, 986–991.
- MIRENDA J.T., VINSON B., 1981. *Division of labour and specification of castes in the red imported fire ant Solenopsis invicta Buren*. Anim. Behav. 29, 410–420.
- NONACS P., CALABI P., 1992. *Competition and predation risk: their perception alone affects ant colony growth*. Proc. R. Soc. Lond. B. 249, 95–99.
- OSTER G., WILSON E. O., 1978. *Caste and ecology in the social insects*. Princeton, Princeton Univ. Press, 352 str;
- 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.
- WILSON E. O., 1971. *The insect societies*. Cambridge, MA: Belknap/Harvard Univ. Press. 548 str.
- WILSON E. O., 1983. *Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta)*. III. *Ergonomic resiliency in foraging by A. cephalotes*. Behav. Ecol. Sociobiol. 14, 55–60.
- WILSON E. O., 1983. *Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta)*. IV. *Colony ontogeny of A. cephalotes*. Behav. Ecol. Sociobiol. 14, 55–60.
- WILSON E. O., 1984. *The relation between caste ratios and division of labor in the genus Pheidole (Hymenoptera: Formicidae)*. Behav. Ecol. Sociobiol. 16, 89–98.
- WITHERS G. S., FAHRBACH S. E., ROBINSON G. E., 1993. *Selective neuroanatomical plasticity and division of labour in the honeybee*. Nature 364, 238–240.

EWA JOANNA GODZIŃSKA

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

TECHNIKI I TAKTYKI ŁOWIECKIE MRÓWEK

WPROWADZENIE

Zachowania łowieckie mrówek są szczególnie wdzięcznym przedmiotem analizy etologicznej przede wszystkim z uwagi na niezwykłą różnorodność. Mrówki (*Formicidae*) to rodzina owadów należąca do rzędu błonkówek (*Hymenoptera*). Około 8 800 znanych gatunków współcześnie żyjących mrówek zalicza się do 297 rodzajów zgrupowanych w 11 podrodzinach. Ocenia się jednak, że ogólna liczba współcześnie żyjących gatunków mrówek może przekraczać dwadzieścia tysięcy (HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

Niektóre gatunki mrówek wtórnie utraciły zachowania łowieckie (np. mrówkom-grzybiarkom z rodzaju *Atta* i *Acromyrmex* całkowicie wystarcza spożywanie specjalnych ciałek wytwarzanych przez hodowane przez nie grzyby; HÖLLDOBLER i WILSON 1990). Większość gatunków mrówek musi jednak polować (zachowanie łowieckie) lub wykorzystywać jako pokarm martwe zwierzęta (zachowanie nekrofagiczne) przede wszystkim po to, aby dostarczyć substancji białkowych rozwijającym się larwom (HASKINS i HASKINS 1950, LE MASNE 1953, HORN-MROZOWSKA 1976, BRIAN i ABBOTT 1977, HOWARD i TSCHINKEL 1981).

U różnych gatunków mrówek obserwuje się podczas poszukiwania ofiar, ich chwytania, zabijania i transportu do gniazda różne, często wysoce wyspecjalizowane, złożone wzorce zachowania; na ich określenie będą używać terminu „techniki łowieckie”. Szczególnie liczne prace poświęcili temu zagadnieniu DEJEAN i współpracownicy (DEJEAN 1980a, b, 1981, 1985a, b, c, d, 1986, 1987a, b, c, d, 1988b, c, d, e, 1990a, 1991b, DEJEAN i BASHINGWA 1985, DEJEAN i CORBARA 1990a, DEJEAN i SUZZONI 1991, DEJEAN i LACHAUD 1992, DEJEAN i współaut. 1989, 1990, 1991, 1994, LENOIR i DEJEAN 1994). Techniki łowieckie różnych gatunków mrówek omawiają też w swej monografii HÖLLDOBLER i WILSON (1990).

Bogactwo i różnorodność zachowań łowieckich mrówek wynika również z tego, że repertuar zachowań łowieckich, charakterystyczny dla każdego gatunku, obejmuje zazwyczaj liczne taktyki łowieckie, czyli wzorce zachowania łowieckiego, stanowiące dla mrówek alternatywne opcje i będące dla nich przedmiotem wyboru (DOMINEY 1984, GODZIŃSKA 1995). Dzięki temu mrówki są w stanie dostosowywać swoje zachowanie do zmiennych sytuacji, z którymi spotykają się

w środowisku (= elastyczność behawioralna; GORDON 1991). Alternatywne wzorce zachowania łowieckiego były badane u mrówek przede wszystkim przez DEJEANA i współpracowników (DEJEAN 1980b, 1981, 1985b, d, 1986, 1987a, b, c, d, 1988b, c, d, e, 1990a, 1991a, b, DEJEAN i BASHINGWA 1985, DEJEAN i CORBARA 1990a, b, DEJEAN i SUZZONI 1991, DEJEAN i LACHAUD 1992, DEJEAN i współaut. 1989, 1990, 1991, 1994, LENOIR i DEJEAN 1994); omawia je także GODZIŃSKA (1995).

Zmienność i różnorodność zachowań łowieckich mrówek z określonego gatunku wynika nie tylko z elastyczności, lecz także z plastyczności tych zachowań, czyli zdolności do ulegania długotrwałym modyfikacjom stanowiącym przede wszystkim skutki różnorodnych procesów uczenia się (LENOIR 1987). Plastyczność zachowań łowieckich u mrówek jest wciąż jeszcze stosunkowo słabo znana. Badali ją między innymi DEJEAN i współpracownicy (DEJEAN 1988a, DEJEAN i współaut. 1990) oraz GODZIŃSKA i współpracownicy (1994).

Zachowanie łowieckie mrówek składa się najczęściej z następujących elementów układających się w sekwencję: (1) poszukiwanie ofiary, (2) jej wykrycie, (3) lokalizacja, (4) zbliżenie się do niej, (5) kontakt czułkowy z potencjalną ofiarą, (6) atak, (7) opanowanie lub zabicie ofiary, (8a) pochwylenie ofiary w sposób umożliwiający jej transport lub (8b) pocięcie ofiary na mniejsze części i wreszcie (9) transport ofiary (lub jej części) do gniazda. Potencjalna ofiara może zostać porzucona na każdym z kolejnych wyżej wymienionych podstawowych etapów sekwencji zachowania łowieckiego (GODZIŃSKA, ujęcie własne oparte przede wszystkim na następujących pracach: AYRE 1968, DEJEAN 1980a, b, 1981, 1985b, c, d, 1986, 1987a, b, c, d, 1988a, c, d, e, 1990a, 1991b, DEJEAN i BASHINGWA 1985, DEJEAN i CORBARA 1990 a, b, DEJEAN i SUZZONI 1991, DEJEAN i LACHAUD 1992, DEJEAN i współaut. 1989, 1990, 1991, 1994, LENOIR i DEJEAN 1994, HÖLLDOBLER i WILSON 1990, TRANIELLO i BESHES 1991). Tylko stosunkowo nieliczne mrówki polują samotnie (HÖLLDOBLER i WILSON 1990); w zachowaniach łowieckich wielu gatunków mrówek niezwykle istotną rolę odgrywa komunikacja między współtowarzyszkami, oparta o sygnały o różnym charakterze (bodźce dotykowe, wibracyjne, wzrokowe oraz chemiczne). Szczególnie ważną rolę odgrywają w niej feromony (sygnały chemiczne uczestniczące w komunikacji pomiędzy osobnikami należącymi do tego samego gatunku) (HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

TECHNIKI POSZUKIWANIA OFIAR I ATAKU

POSZUKIWANIE OFIAR

Najbardziej pierwotną pod względem ewolucyjnym techniką poszukiwania ofiar jest samotne wyruszanie robotnicy na wyprawy łowieckie. Całkowicie samotnie polują najprymitywniejsze ze współcześnie żyjących mrówek, *Nothomyrmecia macrops* (HÖLLDOBLER i TAYLOR 1983). Gatunek ten, określane też czasem jako mrówka-dinozaur, jest uznawany powszechnie za najbardziej prymitywny pod względem ewolucyjnego rozwoju; stworzono dla niego osobną podrodzinę *Nothomyrmecinae* (TAYLOR 1978). Mrówki te występują jedynie w Australii i z uwagi na niezwykle rzadkie występowanie objęte są ścisłą ochro-

na. *N. macrops* żyją w gniazdach ziemnych, lecz polują głównie na drzewach na niewielkie muchówki. Udają się na łowy wyłącznie w nocy i, co ciekawe, są bardziej aktywne w nocie zimne (przy temperaturze +5 – +10°C). Przymuszczać przy tak niskiej temperaturze polowanie jest ułatwione, gdyż ofiary *N. macrops* popadają w odrętwienie (HÖLLDOBLER i TAYLOR 1983).

Samotnie polują również mrówki z innej prymitywnej podrodziny australijskiej, *Myrmeciinae*. U mrówek tych nie zaobserwowano dotychczas żadnych form rekrutacji współtowarzyszek do źródeł pokarmu (HASKINS i HASKINS 1950, GRAY 1971, 1974, ROBERTSON 1971), mimo że posiadają one bardzo sprawne systemy rekrutacji współtowarzyszek do obrony gniazda, oparte na specyficznych reakcjach na liczne feromony alarmowe (ROBERTSON 1971). Całkowicie samotnie polują też niektóre mrówki należące do podrodzin stojących na wyższym szczeblu rozwoju ewolucyjnego, na przykład mrówki z gatunku *Polyrhachis laboriosa* należące do podrodziny *Formicinae* (DEJEAN i współaut. 1994).

Mrówki mogą też wyruszać na wyprawy łowieckie w grupach. Zbiorowe wyprawy łowieckie (rajdy) obserwuje się między innymi u licznych gatunków mrówek z prymitywnej podrodziny *Ponerinae* specjalizujących się w polowaniu na termyty (WILSON 1979). Rajdy tak zwanych mrówek koczujących z podrodzin *Dorylinae* i *Ecitoninae* to przemarsze całej olbrzymiej kolonii: kolonie mrówek z rodzaju *Dorylus* mogą liczyć ponad dwadzieścia milionów osobników (HÖLLDOBLER i WILSON 1990). Rajd mrówek koczujących może przybierać różne formy; mrówki mogą tworzyć stosunkowo wąską kolumnę, lecz mogą również przeczesywać środowisko posuwając się naprzód bardzo szerokim frontem w formie wachlarza (HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

U wielu gatunków mrówek łowczyni wyruszają na polowanie samotnie, lecz następnie przywołują do siebie (rekrutują) współtowarzyszki. Rekrutacja taka może mieć miejsce natychmiast po napotkaniu lub schwytaniu ofiary, gdy pomoc współtowarzyszek jest potrzebna do jej opanowania. Mrówka zwołuje wtedy najczęściej współtowarzyszki do ofiary nie oddalając się od niej; taki typ rekrutacji określa się jako tak zwaną rekrutację o krótkim zasięgu (short-range recruitment), gdyż pozwala ona jedynie na zwołanie mrówek, które już znajdują się w pobliżu. Gdy mrówka powraca do gniazda i z niego przywołuje współtowarzyszki, mówimy o tak zwanej rekrutacji o dalekim zasięgu (long-range recruitment). Taki typ rekrutacji jest stosowany zwykle wtedy, gdy mrówka wykryła bardzo liczne potencjalne ofiary, albo też wtedy, gdy mrówka już zabiła lub opanowała ofiarę, a pomoc współtowarzyszek jest potrzebna jedynie po to, aby spożyć ofiarę lub zabrać ją do gniazda (HÖLLDOBLER i WILSON 1990, DEJEAN 1991a).

Wiele mrówek podczas wypraw łowieckich przemieszcza się nie po powierzchni ziemi, gdzie są narażone na ataki wrogów naturalnych, lecz w specjalnych tunelach. Takie tunele budują między innymi pospolite w Polsce mrówki *Lasius fuliginosus* (podrodzina *Formicinae*) (DOBRAŃSKA 1966). Afrykańskie mrówki z gatunku *Camponotus acvapimensis* (podrodzina *Formicinae*) również udają się na wyprawy łowieckie przemieszczając się w podziemnych tunelach lub w kanałkach pozostałych po martwych korzeniach i wynurzają się na powierzchnię ziemi dopiero w bezpośrednim sąsiedztwie obszaru, który będą eksploatować (LÉVIEUX 1971). Strumień przemieszczających się mrówek koczujących z rodzaju

Dorylus jest często osłaniany przez „żywy tunel” utworzony przez rozwarte ogromne żuwaczki ich większych współtowarzyszek, które ustawiają się na skraju kolumny podczas jej przemarszu (HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

Podczas wypraw łowieckich mrówki nie zawsze przemieszczają się w poszukiwaniu ofiary: mogą też polować z zasadzki. Polowanie z zasadzki jest typową techniką łowiecką niektórych gatunków mrówek należących do prymitywnych podrodziny *Myrmeciinae* (np. *Myrmecia desertorum* i *M. varians*; GRAY 1971, 1974) i *Ponerinae* (np. *Ectatomma tuberculatum*; DEJEAN i współaut. 1989, DEJEAN i LACHAUD 1992). Polujące robotnice *M. varians* mogą czekać nieruchomo na ofiarę nawet przez pół godziny (GRAY 1974), zaś *E. tuberculatum* nawet przez kilka godzin (DEJEAN i współaut. 1989, DEJEAN i LACHAUD 1992). Długotrwałe nieruchome oczekiwanie na ofiarę obserwuje się także u wielu gatunków mrówek z podrodziny *Myrmicinae* (DEJEAN 1985a, b, 1988d, HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

Brazylijskie mrówki z gatunku *Azteca languinosa* (podrodzina *Dolichoderinae*) posługują się bardzo ciekawą techniką łowiecką — tak zwaną grupową zasadzką (MORAIS 1994). Grupy mrówek z tego gatunku kryją się na dolnej stronie dużego liścia tuż przy jego brzegu, tak że poza brzeg liścia wystają jedynie ich rozwarte żuwaczki. Wylądowanie owada na środku liścia wyzwala jedynie nieznaczne ruchy czekających w zasadzce mrówek. Dopiero gdy owad przybliży się do brzegu liścia, wszystkie mrówki równocześnie ruszają do błyskawicznego ataku. Ofiara zostaje przeciągnięta na dolną stronę liścia i tam pocięta na części; znika więc natychmiast z oczu następnym potencjalnym ofiarom. Gdy jedne mrówki tną upolowaną ofiarę na części i transportują je do gniazda, inne ponownie zasiadają w zasadzce na następne ofiary.

Mrówki mogą też aktywnie przywabiać do siebie potencjalne ofiary. DEJEAN (1985a, c, d, 1988b) zebrał dane sugerujące, że mrówki z rodzaju *Smithistruma* (podrodzina *Myrmicinae*) specjalizujące się w polowaniu na skoczogonki, mogą przywabiać swoje ofiary za pomocą allomonów (= sygnałów chemicznych używanych w komunikacji pomiędzy osobnikami należącymi do różnych gatunków, przynoszących korzyść osobnikowi, który je emituje; HÖLLDOBLER i WILSON 1990). Po zlokalizowaniu skoczogonka polująca robotnica nie rzuca się od razu w jego kierunku, lecz nieruchomieje oczekując na przybliżenie się skoczogonka (przywabianego przez jej allomony). Atak następuje dopiero wtedy, gdy ofiara znajduje się tuż przy mrówce. Co ciekawe, ta bardzo specyficzna technika łowiecka nie jest zachowaniem o charakterze wrodzonym; mrówki nabywają ją stopniowo i muszą się nauczyć, że takie zachowanie się jest opłacalne. Robotnice, które w początkowej fazie pełnienia w kolonii funkcji łowczyń stykały się nie ze skoczogonkami lecz z ofiarami, które nie reagowały na ich allomony, w późniejszym życiu nigdy nie stosują techniki łowieckiej zawierającej fazę znieruchomienia, nawet podczas polowania na skoczogonki (DEJEAN 1985c, 1988b).

Mrówki mogą również rabować ofiary zanoszone do gniazda przez mrówki należące do innych gatunków: nie poszukują wtedy potencjalnych ofiar, lecz powracających do gniazda zbieraczek innych gatunków mrówek. Klasyczny przykład takiego zachowania opisał HÖLLDOBLER (1986) u mrówek-miodziarek *Myrmecocystus mimicus* (podrodzina *Formicinae*) żyjących na pustyni w stanie New

Mexico, które regularnie rabują ofiary (głównie termity) powracającym do gniazd zbieraczkom mrówek-żniwiarek z rodzaju *Pogonomyrmex* (HÖLLDOBLER 1986).

ATAK

Techniki ataku są u mrówek jeszcze bardziej różnorodnie niż techniki poszukiwania ofiar. Najbardziej pierwotną pod względem ewolucyjnym techniką ataku jest pochwylenie ofiary żuwaczkami i użądlenie jej. W taki sposób atakowały przypuszczalnie swe ofiary samotne żądłówki, które były przodkami mrówek. Żłwione przez nie ofiary, sparaliżowane w wyniku użądlenia, stanowiły następnie źródło pokarmu dla rozwijających się larw (MALYSHEV 1968, MASCHWITZ i współaut. 1979). Zdolność do paraliżowania ofiar zachowała się wciąż jeszcze u wielu prymitywnych mrówek, na przykład u *Harpegnathus saltator* i *Leptogenys chinensis* z podrodziny *Ponerinae* (MASCHWITZ i współaut. 1979) oraz u *Myrmecia nigriceps* z podrodziny *Myrmecinae* (Monnin, informacja ustna). MASCHWITZ i współautorzy (1979) przypuszczają, że u mrówek z gatunków bardziej zaawansowanych pod względem rozwoju ewolucyjnego utrata zdolności do paraliżowania ofiar mogła wynikać z rozwinięcia się u nich zdolności do gromadzenia rezerw pokarmu w tak zwanym żołądku społecznym (= wyspecjalizowanej części przewodu pokarmowego służącej jako magazyn płynnego pokarmu; HÖLLDOBLER i WILSON 1990) oraz zdolności do trofalaksji (= wymiany płynnego pokarmu pomiędzy członkami kolonii; HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

Żądlenie nie jest stałym elementem ataku: żadlone są na ogół jedynie ofiary duże lub stawiające opór. Ofiary o niewielkich rozmiarach lub mało ruchliwe są z reguły po prostu chwytane i zanoszone do gniazda (ROBERTSON 1971, DEJEAN 1980a, b, 1981, 1985b, 1986, 1987a, b, c, d, 1988c, d, e, 1991b, DEJEAN i BASHINGWA 1985, DEJEAN i CORBARA 1990a, b, DEJEAN i SUZZONI 1991, DEJEAN i współaut. 1989).

U wielu mrówek żądło uległo wtórnie uwstecznieniu. U mrówek z podrodziny *Formicinae* rozwinęła się w zamian za to zdolność wyrzucania w określonym kierunku i na stosunkowo dużą odległość zawartości gruczołu jadowego, zawierającego przede wszystkim silnie stężony kwas mrówkowy (HERMANN 1983, HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

U wielu gatunków mrówek z różnych podrodziny wykształciły się w procesie ewolucji niezwykle wydłużone żuwaczki, które mogą się rozwierać pod bardzo szerokim kątem, a następnie zatrząskują się jak pułapka na ciele ofiary. W ten sposób obezwładniają swe ofiary między innymi mrówki z rodzajów *Odontomachus* (podrodzina *Ponerinae*; DEJEAN i BASHINGWA 1985), *Strumigenys* (podrodzina *Myrmicinae*; BROWN i WILSON 1959, DEJEAN 1985d, 1987a, HÖLLDOBLER i Wilson 1990) oraz *Myrmoteras* (podrodzina *Formicinae*; MOFFETT 1986a). Gigantyczne żuwaczki mrówek z rodzaju *Myrmoteras* mogą się rozwierać nawet pod kątem 280° (MOFFETT 1986a).

Wydłużone żuwaczki prymitywnych mrówek z gatunków *Mystrium camillae* i *Plectroctena minor* (podrodzina *Ponerinae*) również zatrząskują się gwałtownie podczas ataku, ale nie zamykają się na ciele ofiary, lecz obok niej. Końce zatrząskiwanych żuwaczek krzyżują się wtedy gwałtownie i jeden z nich uderza

ofiare, odrzucając ją i często ogłuszając. Robotnice *Plectroctena minor* polują w ten sposób przede wszystkim na wije (MOFFETT 1986b, DEJEAN i SUZZONI 1991).

TRANSPORT OFIARY (LUB JEJ CZĘŚCI) DO GNIAZDA

Ofiary zwierzęce nie zawsze są transportowane do gniazda: mrówki z rodzaju *Aphaenogaster* karmią swoje larwy przynosząc je do ofiary i umieszczając je wprost na jej ciele (BUSCHINGER 1973, GODZIŃSKA, obserwacje własne). Mrówki mogą też wykorzystywać ofiarę jako źródło pokarmu jeszcze przed zabranie jej do gniazda. Mrówki z rodzaju *Myrmoteris*, posiadające niezwykle wydłużone żuwaczki, na zmianę żują ofiarę żuwaczkami i wysysają uzyskaną w ten sposób płynną masę. Mrówki te mogą też zanurzać przednie odnóża w półpłynnej masie wypływającej z przeżutej ofiary i następnie wprowadzać je w kontakt z narządami gębowymi (MOFFETT 1986a). W laboratoryjnych doświadczeniach AYRE'A (1968) mrówki z gatunku *Crematogaster lineolata* (podrodzina *Myrmicinae*) nigdy nawet nie próbowały transportować ofiar do gniazda: zawsze wykorzystywały je jako źródło pożywienia tam, gdzie zostały zabite. W warunkach środowiska naturalnego istnieje jednak zawsze ryzyko przejęcia ofiary przez konkurentów (są nimi najczęściej inne mrówki). Zabranie ofiary do gniazda pozwala na znaczne zmniejszenie tego ryzyka (HÖLLDOBLER i WILSON 1990, TRANIELLO i BESHES 1991).

Technika transportu ofiary do gniazda zależy w znacznym stopniu od tego, jaki jest stosunek wielkości polującej mrówki i jej ofiary. Bardzo duże afrykańskie mrówki *Pachycondyla soror* i *Paltothyreus tarsatus*, należące do prymitywnej podrodziny *Ponerinae*, mogą transportować jednocześnie kilka kolejno zabitych termitów (w przypadku *P. tarsatus* nawet do dziesięciu) (DEJEAN 1988c, 1991, HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

Jeśli pozwala na to wielkość ofiary, jest ona transportowana do gniazda przez pojedynczą mrówkę. Udział wielu robotnic w transporcie może prowadzić do znacznego zmniejszenia wydajności transportu, gdyż mrówki mogą sobie wzajemnie przeszkadzać ciągnąc ofiarę każda w swoim kierunku (CHAUVIN 1950, AYRE 1968, SUDD 1963, 1965).

Mrówki mogą aktywnie unikać współtowarzyszek pragnących przyłączyć się do transportu. Robotnice pospolitej mrówki *Formica polyctena* mogą w tym celu stosować uniki przypominające „zwody” wykonywane przez piłkarzy (GODZIŃSKA i współaut. 1991), lub nawet przyjmować pozy grożące lub aktywnie odpędzać współtowarzyszki (CHAUVIN 1950, GODZIŃSKA i współaut. 1991).

Ofiary zbyt duże, by mogła je transportować pojedyncza robotnica, są cięte na mniejsze części lub transportowane w całości przez grupy robotnic. Grupowy transport całej ofiary do gniazda bez cięcia jej na części zmniejsza ryzyko jej przechwycenia przez konkurentów, gdyż ofiara znajduje się w gnieździe po znacznie krótszym czasie. Uważa się więc powszechnie, że jest to technika transportu bardziej zaawansowana pod względem ewolucyjnym niż dzielenie ofiary na mniejsze części jeszcze poza gniazdem i następnie indywidualny transport jej pociętych części (HÖLLDOBLER i współaut. 1978, HÖLLDOBLER i WILSON 1990, TRANIELLO i BESHES 1991). Grupowy transport całych ofiar do gniazda

nie jest jednak jedyną techniką umożliwiającą mrówkom skuteczną obronę ofiar przed konkurentami. Mrówki mogą też bronić swych ofiar wydzielając specjalne substancje odstraszające lub czynnie odpędzając konkurentów (HÖLLDOBLER i WILSON 1990, DEJEAN, informacja ustna).

Zdolność do zbiorowego transportu całych ofiar wytworzyła się w procesie ewolucji w killku grupach gatunków mrówek o różnej ekologii (HÖLLDOBLER i współaut. 1978, HÖLLDOBLER i WILSON 1990, TRANIELLO i BESHES 1991). Pierwsza grupa obejmuje między innymi gatunki należące do rodzajów *Formica*, *Lasius* (podrodzina *Formicinae*) oraz *Aphaenogaster* (podrodzina *Myrmicinae*). Mrówki te z jednej strony nie mają dobrze rozwiniętych umiejętności cięcia ofiar na części, zaś z drugiej strony muszą niezwykle intensywnie współzawodniczyć o pokarm z innymi gatunkami mrówek. Grupowy transport całej ofiary do gniazda bez cięcia jej na części umożliwia im szybkie usunięcie jej z zasięgu innych mrówek, które mogłyby ją przechwycić.

Grupowy transport ofiar występuje też u mrówek koczujących, u których samo poszukiwanie ofiar ma już charakter grupowy (rajdy). Grupy mrówek z gatunku *Eciton burchelli* wspólnie transportujące ofiary tworzą tak zwane zespoły (teams) o charakterystycznej strukturze. W skład każdego takiego zespołu wchodzi zazwyczaj jedna stosunkowo duża robotnica, tak zwana robotnica submajor, oraz zmienna liczba mniejszych robotnic. Bardzo rzadko spotyka się grupy nie zawierające robotnicy submajor lub też zawierające więcej niż jedną taką robotnicę (FRANKS 1986).

Zdolność do grupowego transportu ofiar jest też silnie rozwinięta u afrykańskich mrówek-tkaczek *Oecophylla longinoda* (HÖLLDOBLER i WILSON 1990, WOJTUSIAK i współaut. 1995). Zagadnienie to jest szczegółowo omówione w następnym podrozdziale.

ALTERNATYWNE TAKTYKI ŁOWIECKIE

TAKTYKI ŁOWIECKIE MRÓWEK-TKACZEK *OECOPHYLLA LONGINODA*

Alternatywne taktyki łowieckie zostały szczególnie dobrze poznane u tropikalnych mrówek-tkaczek z rodzaju *Oecophylla*. Mrówki te budują swe nadrzewne gniazda z żywych liści spajanych pasmami przędzy wydzielanymi przez ich larwy. Podczas budowy gniazda mrówki z tego rodzaju chwytają larwy w żuwaczki i posługują się nimi jak czółenkami tkackimi; stąd pochodzi ich nazwa „tkaczki” (HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

Dojrzałe kolonie mrówek z rodzaju *Oecophylla* mogą osiągać bardzo duże rozmiary. Kolonia afrykańskich mrówek-tkaczek (*Oecophylla longinoda*) może liczyć do kilkuset tysięcy robotnic i zamieszkiwać system setek gniazd zajmujących całą koronę wielkiego drzewa lub nawet kilka drzew (HÖLLDOBLER i WILSON 1990). Robotnice należące do takiej kolonii bezustannie patrolują zamieszkiwane przez nią drzewo, które stanowi tak zwane centralne terytorium tej kolonii (DEJEAN 1990a, b, 1991a). Gęstość robotnic *O. longinoda* patrolujących centralne terytorium dojrzałej kolonii tego gatunku jest bardzo wysoka: może nawet wynosić około sto osobników na metr kwadratowy. Każda z polujących robotnic

ma więc w pobliżu współtowarzyszki, które może w każdej chwili przywołać (DEJEAN 1990a).

Robotnice *O. longinoda* patrolujące centralne terytorium swej kolonii wykrywają potencjalne ofiary na drodze wzrokowej. Mrówki są w stanie śledzić ruchy latających owadów przybliżających się do drzewa i ocenić, w którym miejscu owad taki wyląduje; podążają więc w jego kierunku jeszcze zanim to nastąpi (DEJEAN 1990). Ofiary są z reguły chwywane przez pojedyncze robotnice (DEJEAN 1990). *O. longinoda* chwyta swe ofiary przede wszystkim za wystające części ciała (odnóża, czułki, skrzydła). Dzięki przylgom na odnóżach, które są u tych mrówek szczególnie dobrze rozwinięte, pojedyncza robotnica *O. longinoda* może utrzymać w miejscu ofiarę wielokrotnie przewyższającą ją rozmiarami (DEJEAN i współaut. 1991, WOJTUSIAK i współaut. 1995). Robotnica, która schwytała ofiarę zwołuje do niej następnie współtowarzyszki uwalniając feromony obecne w gruczołach żuwaczkowych oraz w gruczole sternalnym mającym ujście w brzusznej części odwłoka (BRADSHAW i współaut. 1975, HÖLLDOBLER i WILSON 1978). Z chwilą przybycia współtowarzystek atak indywidualny przechodzi w atak grupowy, w którym mrówki stosują technikę tak zwanego rozciągania („stretching”), chwytając za wystające części ciała ofiary i ciągnąc je z całej siły w przeciwstawne strony (HÖLLDOBLER i WILSON 1990, DEJEAN 1990a, 1991a, WOJTUSIAK i współaut. 1995). „Rozciąganie” jest wysoce wyspecjalizowaną formą ataku grupowego, opierającą się na skoordynowanych działaniach uczestniczących w nim robotnic. Co ciekawe, *O. longinoda* stosują tę formę ataku nawet wtedy, gdy ofiara mogłaby być pokonana przez pojedynczą robotnicę (DEJEAN 1990a).

Jeśli ofiara jest bardzo duża i grupa robotnic zwołanych do niej na drodze rekrutacji o krótkim zasięgu nie jest w stanie poradzić sobie z jej opanowaniem, kilka z nich wyrusza po dalszą pomoc do gniazda (rekrutacja o długim zasięgu) (WOJTUSIAK i współaut. 1995). *O. longinoda* stosują rekrutację o długim zasięgu (odkładając szlaki zapachowe) także wtedy, gdy chcą przywołać towarzyszek do bardzo licznych ofiar. Rekrutację taką zaobserwowano, na przykład, podczas przemarszu przez terytorium *O. longinoda* kolumny mrówek koczujących z rodzaju *Anomma* oraz w przypadku rójki termitów (DEJEAN 1991a).

Technika używana przez *O. longinoda* podczas polowania na mrówki koczujące jest bardzo podobna do techniki używanej podczas polowania w obrębie centralnego terytorium. Robotnice *O. longinoda* ustawiają się na obrzeżu kolumny marszowej tych mrówek i wyławiają z niej pojedyncze osobniki. Także i tym razem pochwylenie ofiary jest dziełem pojedynczej robotnicy, lecz jej opanowanie wymaga współdziałania kilku robotnic, stosujących przy tym technikę rozciągania (GOTWALD 1972).

O. longinoda polują także w obrębie tak zwanych terytoriów wtórnych — na ziemi u stóp drzew zajmowanych przez ich kolonię. Zagęszczenie robotnic w obrębie terytoriów wtórnych jest jednak znacznie niższe niż w obrębie terytoriów centralnych, a szczególnie spada w nocy. Stąd też potencjalne ofiary *O. longinoda* w znacznie większym stopniu unikają terytoriów centralnych tych mrówek niż ich terytoriów wtórnych (DEJEAN 1990a, b, 1991a).

W okresach szczególnie podwyższonego zapotrzebowania kolonii na białko zwierzęce — zwłaszcza w okresach produkcji form płciowych — mrówki z dużych

kolonii *O. longinoda* mogą wyruszać na zbiorowe wyprawy łowieckie, rajdy, tworząc typowe kolumny podobne do kolumn tworzonych przez mrówki koczujące (DEJEAN i współaut. 1991, WOJTUSIAK i współaut. 1995). Jak to wykazano doświadczalnie, skuteczność chwytania dużych owadów jest u *O. longinoda* najwyższa, gdy mrówki stosują tę właśnie taktykę łowiecką (WOJTUSIAK i współaut. 1995).

O. longinoda mogą również stosować różne taktyki transportu. Ostatnio, szczególnie spektakularne przypadki indywidualnego i grupowego transportu ofiar przez mrówki z tego gatunku opisali WOJTUSIAK i współpracownicy (1995). Opisano między innymi grupowy transport martwych kręgowców (ptaków, płazów, gadów i ssaków). *O. longinoda* są w stanie zaciągnąć tak duże ofiary do swoich nadrzewnych gniazd wspinając się z nimi po niemal pionowych pniach drzew i pokonując w trakcie transportu liczne przeszkody (np. pnącza rosnące na pniu). *O. longinoda* tylko w niewielkiej liczbie przypadków cięły swoje ofiary na części: w ogromnej większości przypadków ofiary tych mrówek były transportowane w całości. Zdolność *O. longinoda* do transportu tak dużych ofiar wpływa niewątpliwie w dużej mierze ze szczególnie silnie rozwiniętych zdolności do współpracy w wykonywaniu różnych zadań. Z drugiej strony jednak, w równie dużej mierze zdolność ta jest wynikiem przystosowania morfologicznego robotnic tego gatunku do nadrzewnego trybu życia, jakim są duże przylgi na ich odnóżach. Dzięki obecności tych przylg pojedyncza robotnica *O. longinoda* potrafi utrzymać zwisające z jej żuwaczek martwe pisklę ważące 7 gramów, a więc ofiarę wielokrotnie przewyższającą ją ciężarem (WOJTUSIAK i współaut. 1995).

TAKTYKI STOSOWANE PRZEZ MRÓWKI PODCZAS POLOWANIA NA OFIARY DYSPONUJĄCE ŚRODKAMI OBRONY PRZED WROGAMI NATURALNYMI

Potencjalne ofiary mrówek mogą dysponować środkami biernej i czynnej obrony przeciwko wrogom naturalnym. Bierną obronę przed atakiem wrogów naturalnych mogą zapewniać między innymi ostre i gęste szczecinki, uniemożliwiające pochwycenie ofiary (AYRE i HITCHON 1968). Wiele owadów broni się też przed atakiem ze strony mrówek wydzielając rozmaite wydzieliny obronne. Szczególnie dobrze rozwinięte mechanizmy obrony przed mrówkami posiadają termity: owady te mogą wydzielać rozmaite wydzieliny obronne, a żołnierze termitów są ponadto często wyposażeni w potężne żuwaczki (HONDA 1983, MILL 1983, DEJEAN 1988a, HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

Szczególnie silnie rozwinięte mechanizmy obrony chemicznej przed naturalnymi wrogami rozwinęły się też w procesie ewolucji u chrząszczy z rodziny stonkowatych (*Chrysomelidae*). Zaatakowane osobniki dojrzałe stonki ziemniaczanej (*Leptinotarsa decemlineata*) wydzielają aż cztery rodzaje wydzielin obronnych: wydzieliny specjalnych gruczołów obronnych rozmieszczonych głównie na przedpleczu i na pokrywach, krople hemolimfy, przeżuty pokarm oraz odchody (DEROE i PASTEELS 1977). Wydzieliny gruczołów obronnych oraz hemolimfa stonki ziemniaczanej działają odstraszająco na mrówki z rodzaju *Myrmica* i są dla nich toksyczne (DEROE i PASTEELS 1977, DALOZE i współaut. 1986). Uwalnianie wydzielin obronnych nie chroni jednak zupełnie stonki ziemniaczanej przed atakami mrówek z rodzaju *Formica*. Mrówki te mogą atakować stonkę masowo, atakując bez wahania także i te osobniki, których ciała są niemal całkowicie

pokryte mieszaniną wydzielin obronnych (GODZIŃSKA 1986, 1989, GODZIŃSKA i współaut. 1990). Badania te dowiodły, że obrona chemiczna wysoce skuteczna przeciwko pewnej określonej grupie mrówek może być całkowicie nieskuteczna przeciwko mrówkom z innej grupy.

Mrówki najczęściej uczą się unikania ofiar dysponujących skuteczną obroną chemiczną. Mrówki z afrykańskiego gatunku *Odontomachus troglodytes* (podrodzina *Ponerinae*) mogą się nauczyć unikania larw nie zidentyfikowanego afrykańskiego gatunku chrząszczy z rodziny *Chrysomelidae* w następstwie pojedynczego kontaktu czułkowego z wydzielinami gruczołów obronnych lub z hemolimfą tych larw. Robotnice *O. troglodytes* były w stanie rozpoznać taką larwę nawet po upływie miesiąca od kontaktu z nią, i to na odległość, bez konieczności dotknięcia jej czułkami (DEJEAN 1988a).

GODZIŃSKA i współpracownicy (1994) opisali podobnie szybkie uczenie się unikania ofiar dysponujących obroną chemiczną — osobników dojrzałych kowala, *Pyrrhocoris apterus* (*Heteroptera*) — u prymitywnych australijskich mrówek z gatunku *Myrmecia nigriceps*. *M. nigriceps* rozpoznawały kowala jednak dopiero w wyniku kontaktu czułkowego. Należy jednak pamiętać, że mrówki nie widzą czerwieni i jaskrawe czerwono-czarne wzorce na ciele *P. apterus* są dla nich niedostrzegalne. Obserwacje GODZIŃSKIEJ i współpracowników (1994) sugerują też, że *M. nigriceps* mogą się uczyć unikania owadów dysponujących obroną chemiczną nie tylko w wyniku kontaktów z nimi mających miejsce na zewnątrz gniazda podczas ataku, ale również w gnieździe, w wyniku kontaktów z owadami przyniesionymi tam przez współtowarzyszki.

Mrówki mogą również stosować specjalne techniki ataku zapewniające im większe bezpieczeństwo podczas atakowania ofiar dysponujących możliwościami czynnej obrony. Liczne gatunki mrówek polują na termyty. Szczególnie niebezpieczna może być dla mrówki próba pochycenia żołnierza, gdyż jego potężne żuwaczki mogą z łatwością uszkodzić jej czułki lub odnóża. U wielu gatunków mrówek obserwuje się więc podczas polowania na żołnierzy termitów przyjmowanie tak zwanej „postawy ostrożności”: atakująca mrówka odrzuca wstecz czułki i odnóża, starając się utrzymać je poza zasięgiem żuwaczek termita. Takie „postawy ostrożności” opisano między innymi u mrówek z gatunku *Paltothyreus tarsatus*, *Megaponera foetens*, *Pachycondyla villosa* i *Pachycondyla soror* z podrodziny *Ponerinae* (DEJEAN 1988c, 1991b, DEJEAN i CORBARA 1990a, b, DEJEAN i współaut. 1990) oraz u *Polyrhachis laboriosa* z podrodziny *Formicinae* (DEJEAN i współaut. 1994).

Jak wykazali DEJEAN i współpracownicy (1990), mrówki z gatunku *Pachycondyla villosa* muszą się nauczyć przyjmowania „postawy ostrożności” podczas atakowania żołnierzy termitów. Uczenie się przyjmowania „postawy ostrożności” badano u robotnic, które dopiero od kilku dni pełniły w kolonii funkcję łowczyń. Było ono bardzo szybkie: jeden kontakt z aktywnym żołnierzem wystarczał, aby mrówka przyjmowała „postawę ostrożności” podczas wszystkich następnych kontaktów z tym typem potencjalnych ofiar. Żołnierz musiał jednak aktywnie zaatakować mrówkę (DEJEAN i współaut. 1990).

Afrykańskie mrówki z gatunku *Megaponera foetens* (podrodzina *Ponerinae*) specjalizujące się w polowaniu na termyty stosują jeszcze bardziej skuteczną technikę unieszkodliwiania żołnierzy termitów z gatunku *Macrotermes bellico-*

sus. Mrówka przyjmuje „postawę ostrożności” z odrzuconymi wstecz czułkami i odnóżami i jednocześnie wysuwa w stronę termita koniec podgiętego ku przodowi odwłoka. Gdy żołnierz próbuje pochwycić odwłok mrówki, ta żądli go w okolicy narządów gębowych. Użądlenie takie błyskawicznie unieszkodliwia żołnierza: w przeciągu czterech sekund jest on całkowicie sparaliżowany (DEJEAN i CORBARA 1990a).

Mrówki z podrodziny *Formicinae* mogą skutecznie atakować ofiary stanowiące dla nich potencjalne zagrożenie (dysponujące obroną chemiczną lub możliwościami czynnej obrony) bez konieczności zbliżania się do nich dzięki zdolności do wyrzucania na dużą odległość zawartości gruczołu jadowego. Dzięki tej zdolności afrykańskie mrówki nadrzewne z gatunku *Polyrhachis laboriosa* są w stanie upolować w pojedynkę ofiary znacznie przewyższające je rozmiarami, a także ofiary z innych względów potencjalnie dla nich niebezpieczne, na przykład, żołnierzy termitów (DEJEAN i współaut. 1994).

Bezpieczne atakowanie potencjalnie niebezpiecznych ofiar umożliwia również technika zbiorowego „rozciągania” stosowana przez mrówki-tkaczki *O. longinoda*, gdyż ofiary atakowane w ten sposób nie mogą osiągnąć atakujących je mrówek (GOTWALD 1972).

TAKTYKI ŁOWIECKIE A STAN MOTYWACYJNY MRÓWKI

Stosowanie określonych taktyk ataku zależy nie tylko od cech ofiary, ale również od stanu motywacyjnego mrówki. U wielu gatunków mrówek ucieczka ofiary powoduje silne wzbudzenie, a ono z kolei prowadzi u polującej robotnicy do przełączania się na taktykę łowiecką określaną terminem „zachowanie rezerwowe” (reserve behaviour). Mrówka porusza się wtedy znacznie szybciej i zwiększa się jej skłonność do zmiany kierunku ruchu. U mrówek posiadających żądła zwiększa się gotowość do natychmiastowego żądlenia. U nie posiadających żądła mrówek z podrodziny *Formicinae* ucieczka ofiary wyzwała natomiast z reguły natychmiastowe wyrzucenie zawartości gruczołu jadowego, co znacznie zwiększa prawdopodobieństwo ponownego schwytania ofiary, gdyż może ona zostać osiągnięta przez jad i poważnie osłabiona przez jego działanie (DEJEAN 1988d, DEJEAN i współaut. 1994).

„Zachowanie rezerwowe” opisano u licznych mrówek należących do różnych podrodziny. W podrodzinie *Myrmicinae* występuje ono u *Serrastruma serrula* (DEJEAN 1980b, 1981, 1987b, c, d, 1988e) i u mrówek z rodzajów *Smithistruma* (DEJEAN 1985b, c, 1988b) oraz *Strumigenys* (DEJEAN 1985d, 1986). W podrodzinie *Formicinae* opisano je u afrykańskich gatunków *Camponotus maculatus* (DEJEAN 1988d), *Oecophylla longinoda* (DEJEAN 1990a) i *Polyrhachis laboriosa* (LENOIR i DEJEAN 1994, DEJEAN i współaut. 1994). Zaobserwowano je też u mrówek z gatunku *Pachycondyla villosa* należącego do prymitywnej podrodziny *Ponerinae* (DEJEAN i CORBARA 1990b).

Pobudzenie prowadzące do zwiększonej gotowości do żądlenia nie zawsze ma związek z ucieczką ofiary: może być spowodowane również przez wygłodzenie kolonii. Gotowość do żądlenia jest też wyższa w pobliżu gniazda (DEJEAN 1987b, c). Silnie pobudzone mrówki mogą żądlić nawet obiekty nieożywione, na przykład kawałki mięsa rybiego (LACHAUD, informacja ustna cytowana przez DEJEANA,

1987c) lub głowy karaczanów (HÖLDOBLER i WILSON 1990). Mrówki-żniwiarki z rodzaju *Messor* wtórnie utraciły całkowicie żądło. Nadal jednak można u nich zaobserwować wzorzec zachowania żądłacego, tak zwane „zachowanie pseudo-żądłace”. Zachowanie to pojawia się przede wszystkim wtedy, gdy mrówki te są silnie wzbudzone, na przykład w wyniku kontaktu z obiektami uprzednio im nie znanymi (GODZIŃSKA i współaut. 1996).

AGRESJA WEWNĄTRZGATUNKOWA A ZACHOWANIA ŁOWIECKIE U MRÓWEK

Jednym z pierwszych badaczy zachowania zwierząt podkreślających fundamentalny charakter różnicy pomiędzy agresją łowczą a agresją wewnątrzgatunkową był KONRAD LORENZ (1972). Dalsze badania nad tym zagadnieniem całkowicie potwierdziły ten pogląd i wykazały, że wzorce zachowań łowieckich i przejawów agresywności wewnątrzgatunkowej (określanej też jako agresja afektywna) są z reguły całkowicie odmienne. Odmienne jest też neurobiologiczne podłoże agresji łowczej i agresji afektywnej (BANDLER 1988, ZAGRODZKA 1991, 1993).

U niektórych gatunków mrówek (np. u pospolitych w Europie mrówek *Formica polyctena* oraz u mrówek-tkaczek z rodzaju *Oecophylla*) obserwuje się jednak identyczne wzorce zachowań podczas zachowania łowieckiego i podczas walk z innymi mrówkami z tego samego gatunku. U tych mrówek ofiary wojen prowadzonych przez sąsiednie kolonie należące do tego samego gatunku są, podobnie jak inne ofiary zwierzęce, transportowane do gniazda i wykorzystywane jako źródło pokarmu (DEBRUYN i MABELIS 1972, MABELIS 1979, 1984, DRIESSEN i współaut. 1984, HÖLDOBLER 1979, 1983, HÖLDOBLER i WILSON 1990, DEJEAN 1990a, b, 1991a).

Identyczność wzorców zachowania łowieckiego i przejawów agresywności wewnątrzgatunkowej obserwowana u niektórych gatunków mrówek wynika najprawdopodobniej z wtórnej zmiany funkcji pełnionej przez określone wzorce zachowań, i co za tym idzie, ze zmiany bodźców, które je wyzwalają. U mrówek z rodzaju *Oecophylla* technika „rozciągania” powstała w procesie ewolucji najprawdopodobniej jako zachowanie związane z obroną terytorium przed innymi mrówkami, a dopiero wtórnie stała się techniką łowiecką. Wskazuje na to fakt, że u innych afrykańskich mrówek nadrzewnych z tej samej podrodziny *Formicinae*, *Polyrhachis laboriosa*, technika „rozciągania” jest stosowana wyłącznie podczas obrony terytorium przed intruzami z innych kolonii. Mrówki te nigdy nie stosują tej techniki ataku podczas polowania (DEJEAN, informacja ustna, GODZIŃSKA, nie opublikowane badania własne).

Wtórne zatarcie różnicy pomiędzy agresją łowczą a agresją wewnątrzgatunkową nie jest więc bynajmniej obserwowane u wszystkich mrówek. U *Myrmecia gulosa* (podrodzina *Myrmecinae*), *Ectatomma tuberculatum* i *Odontomachus troglodytes* (podrodzina *Ponerinae*) oraz *Smithistruma truncatidens* (podrodzina *Myrmicinae*) opisano zabijanie ofiar przez robotnice pełniące funkcję strażniczek terytorium lub wejścia do gniazda. Strażniczki atakowały w identyczny sposób wszystkich intruzów niezależnie od ich przynależności gatunkowej. W społeczeństwach tych mrówek robotnice specjalizujące się w funkcji łowczyń stosują

jednak techniki łowieckie oparte o zupełnie inne wzorce zachowania niż techniki ataku stosowane podczas obrony gniazda lub terytorium (ROBERTSON 1971, DEJEAN 1985c, DEJEAN i LACHAUD 1991, 1992, DEJEAN i współaut. 1989).

HUNTING TECHNIQUES AND TACTICS IN THE ANTS

Summary

This paper provides a review of literature data and of the author's own experimental data on hunting techniques and tactics in the ants. Hunting techniques are defined as complex behavioural patterns employed by the ants during hunting and transport of prey to the nest. Hunting tactics are alternative behavioural patterns employed by the ants of the same species in various situations.

The paper describes:

- various techniques of prey searching employed by the ants: solitary hunting, group predation, solitary and group ambush techniques, the use of tunnels during hunting trips, hunting techniques based on the use of allomones attracting prey, prey robbing;
- various techniques of attack: biting, stinging, venom spraying, trap-jaw predation and snapping;
- various techniques of transport: feeding on the prey without transporting it to the nest, transport of multiple prey items, individual transport of prey, dissection of prey followed by individual transport of its pieces, and group transport of whole prey items;
- various alternative tactics of prey searching, attack, and transport employed by the African weaver ants (*Oecophylla longinoda*);
- tactics employed by the ants when attacking insects equipped with chemical defence systems or otherwise potentially dangerous ("postures of prudence");
- tactics used by the ants excited by the escape of the prey ("reserve behaviour");
- relationship between predation and intra-specific aggression in the ants, especially in *Formica polyctena* and *Oecophylla longinoda*.

LITERATURA

- AYRE G. L., 1968. *Comparative studies on the behaviour of three species of ants (Hymenoptera: Formicidae)*. 1. Prey finding, capture, and transport. *Can. Entomol.* 100, 165-172.
- AYRE G. L., HITCHON D. E., 1968. *The predation of tent caterpillars, Malacosoma americana (Lepidoptera: Lasiocampidae) by ants (Hymenoptera: Formicidae)*. *Can. Ent.* 100, 823-826.
- BANDLER R. J., 1988. *Brain mechanisms of aggression as revealed by electrical and chemical stimulation: suggestion of a central role for the midbrain periaqueductal grey region*. [W:] *Progress in psychobiology and physiological psychology*. EPSTEIN A., MORRISON A. R. (red.), Academic Press, New York, 13, 67-154.
- BRADSHAW J. W. S., BAKER R., HOWSE P. E., 1975. *Multicomponent alarm pheromones of the weaver ant*. *Nature* 258, 230-231.
- BRIAN M. V., ABBOTT A., 1977. *The control of food flow in a society of the ant Myrmica rubra L.* *Anim. Behav.* 25, 1047-1055.
- BROWN W. L., WILSON E. O., 1959. *The evolution of the dacetine ants*. *Q. Rev. Biol.* 34, 278-294.
- BUSCHINGER A., 1973. *Transport und Ansetzen von Larven an Beutestücke bei der Ameise Aphaenogaster subterranea (Latr.) (Hym., Formicidae)*. *Zool. Anz.* 189, 169-179.
- CHAUVIN R., 1950. *Le transport des proies chez les fourmis. Y-a-t-il entr'aide?* *Behaviour* 2, 275-303.
- DALOZE D., BRAEKMAN J. C., PASTEELS J. M., 1986. *A toxic dipeptide from the defense glands of the Colorado Beetle*. *Science* 233, 221-223.
- DE BRUYN G. J., MABELIS A. A., 1972. *Predation and aggression as possible regulatory mechanisms in Formica*. *Ekol. Pol.* 20, 93-101.
- DEJEAN A., 1980a. *Le comportement de la prédation de Serrastruma serrula Santschi (Formicidae, Myrmicinae)*. I. *Capacité de détection des ouvrières, analyse des phases comportementales*. *Ann. Sci. Nat. Zool. Paris*, 13 série, 2, 131-143.
- DEJEAN A., 1980b. *Le comportement de la prédation de Serrastruma serrula Santschi (Formicidae, Myrmicinae)*. II. *Analyse séquentielle*. *Ann. Sci. Nat. Zool. Paris*, 13 série, 2, 145-150.

- DEJEAN A., 1981. *A behavioural study of predation by Serrastruma serrula Santschi (Formicidae, Myrmicinae)*. [W:] *Social insects in the tropics*. Vol. 2. JAISSON P. (red.). Presse de l'Université Paris Nord, Paris, 75-81.
- DEJEAN A., 1985a. *Etude éco-éthologique de la prédation chez les fourmis du genre Smithistruma (Formicidae - Myrmicinae - Dacetini). II. Attraction des proies principales (Collemboles)*. Ins. Soc. 32, 158-172.
- DEJEAN A., 1985b. *Etude éco-éthologique de la prédation chez les fourmis du genre Smithistruma (Formicidae - Myrmicinae - Dacetini). III. La capture des proies chez S. emarginata*. Ins. Soc. 32, 241-256.
- DEJEAN A., 1985c. *Etude éco-éthologique de la prédation chez les fourmis du genre Smithistruma (Formicidae - Myrmicinae - Dacetini). IV. Le polyéthisme chez S. truncatidens*. Ins. Soc. 32, 389-402.
- DEJEAN A., 1985d. *Microevolution du comportement de capture des proies chez les dacetines de la sous-tribu des Strumigeniti*. A. Coll. Ins. Soc. 2, 239-247.
- DEJEAN A., 1986. *Etude du comportement de prédation dans le genre Strumigenys (Formicidae - Myrmicinae)*. Ins. Soc. 33, 388-405.
- DEJEAN A., 1987a. *New cases of archaic foundation of societies in Myrmicinae (Formicidae): study of prey capture by queens of Dacetini*. Ins. Soc. 34, 211-221.
- DEJEAN A., 1987b. *Effect of starvation on the predatory behavior of Serrastruma serrula workers (Formicidae - Myrmicinae)*. Sociobiology 13, 119-132.
- DEJEAN A., 1987c. *Behavioral plasticity of hunting workers of Serrastruma serrula (Hymenoptera: Formicidae, Myrmicinae) presented with different arthropods*. Sociobiology 13, 191-208.
- DEJEAN A., 1987d. *Effect of prey size on predatory behavior of Serrastruma serrula (Hymenoptera: Formicidae, Myrmicinae)*. Sociobiology 13, 297-306.
- DEJEAN A., 1988a. *Memory effect on predatory behaviour of Odontomachus troglodytes (Formicidae - Ponerinae)*. Behaviour 107, 131-137.
- DEJEAN A., 1988b. *Determination of the hunting strategy in the genus Smithistruma (Formicidae-Myrmicinae) by the kind of prey*. Behav. Proc. 16, 111-125.
- DEJEAN A., 1988c. *La prédation chez Paltothyreus tarsatus (Formicidae - Ponerinae)*. Actes Coll. Insectes Soc. 4, 156-164.
- DEJEAN A., 1988d. *Prey capture by Camponotus maculatus F. (Formicidae-Formicinae)*. Biol. Behav. 13, 97-115.
- DEJEAN A., 1988e. *Failure as an effective stimulus of a reserve behavior which allows the capture of alternative prey by Serrastruma serrula workers (Formicidae, Myrmicinae)*. Sociobiology 14, 325-339.
- DEJEAN A., 1990a. *Prey capture strategy of the African weaver ant*. [W:] *Applied myrmecology. A world perspective*. VANDER MEER R. K., JAFFE K., CEDENO A. (red.), Boulder, Colorado, Westview Press, 472-481.
- DEJEAN A., 1990b. *Circadian rhythm of Oecophylla longinoda in relation to territoriality and predatory behaviour*. Physiol. Entomol. 15, 393-403.
- DEJEAN A., 1991a. *Adaptation d'Oecophylla longinoda (Formicidae-Formicinae) aux variations spatio-temporelles de la densité de proies*. Entomophaga 36, 29-54.
- DEJEAN A., 1991b. *Le comportement prédateur de Pachycondyla soror*. Entomol. Exp. Appl. 58, 123-135.
- DEJEAN A., BASHINGWA E. P., 1985. *La prédation chez Odontomachus troglodytes Santschi (Formicidae-Ponerinae)*. Ins. Soc. 32, 23-42.
- DEJEAN A., CORBARA B., 1990a. *La capture des termites par Megaponera foetens (Formicidae, Ponerinae)*. A. Coll. Ins. Soc. 6, 157-164.
- DEJEAN A., CORBARA B., 1990b. *Predatory behavior of a neotropical arboricolous ant: Pachycondyla villosa (Formicidae: Ponerinae)*. Sociobiology 17, 271-286.
- DEJEAN A., LACHAUD J. - P., 1991. *Polyethism in the ponerine ant Odontomachus troglodytes: interaction of age and interindividual variability*. Sociobiology 18, 177-196.
- DEJEAN A., LACHAUD J. - P., 1992. *Growth-related changes in predation behavior in incipient colonies of the ponerine ant Ectatomma tuberculatum (Olivier)*. Ins. Soc. 39, 129-143.
- DEJEAN A., SUZZONI J. P., 1991. *La prédation chez Plectroctena minor (Formicidae-Ponerinae)*. A. Coll. Ins. Soc. 7, 137-144.
- DEJEAN A., CORBARA B., OLIVA-RIVERA J., 1990. *Mise en évidence d'une forme d'apprentissage dans le comportement de capture des proies chez Pachycondyla (= Neoponera) villosa (Formicidae, Ponerinae)*. Behaviour 115, 175-187.

- DEJEAN A., LACHAUD J. - P., FRESNEAU D., 1989. *Mise en place de comportement de prédation au cours de la fondation de la société chez Ectatomma tuberculatum (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae)*. A. Coll. Ins. Soc. 5, 215-223.
- DEJEAN A., LENOIR A., GODZIŃSKA E. J., 1994. *The hunting behaviour of Polyrhachis laboriosa, a non-dominant arboreal ant of the African equatorial forest (Hymenoptera: Formicidae, Formicinae)*. Sociobiology, 293-313.
- DEJEAN A., NKONGMENECK B., CORBARA B., DJIÉTO-LORDON C., 1991. *Impact des fourmis arboricoles sur une pullulation d'Achaea catocaloides (Lepidoptera, Noctuidae) dans des plantations de cacaoyers du Cameroun et étude de leurs Homopteres associés*. A. Oecol. 12, 471-488.
- DEROE C., PASTEELS J. M., 1977. *Defensive mechanisms against predation in the Colorado Beetle (Leptinotarsa decemlineata Say)*. Arch. Biol. 88, 289-304.
- DOBZJAŃSKA J., 1966. *The control of territory by Lasius fuliginosus Latr.* Acta Biol. Exper. (Warsaw) 26, 193-213.
- DOMINEY W. J., 1984. *Alternative mating tactics and evolutionary stable strategies*. Am. Zool. 385-396.
- DRIESSEN G. J. J., VAN RAALTE A. T., DE BRUYN G. J., 1984. *Cannibalism in the red wood ant, Formica polyctena (Hymenoptera: Formicidae)*. Oecologia 63, 13-22.
- FRANKS N. R., 1986. *Teams in social insects: group retrieval of prey by army ants (Eciton burchelli, Hymenoptera: Formicidae)*. Behav. Ecol. Sociobiol. 18: 425-429.
- GODZIŃSKA E. J., 1986. *Ant predation on Colorado Beetle (Leptinotarsa decemlineata Say)*. Z. angew. ent. 102, 1-10.
- GODZIŃSKA E. J., 1989. *New records of predation of the ant Formica polyctena Först. on adults of Colorado beetle (Leptinotarsa decemlineata Say)*. Pol. Pismo. Entomol. 58, 831-833.
- GODZIŃSKA E. J., 1995. *Taktyki alternatywne w zachowaniu się owadów*. Kosmos 44, 11-24.
- GODZIŃSKA E. J., JAISON P., LENOIR A., 1994. *Responses to novel insect prey in the myrmecine ant Myrmecia nigriceps Mayr.* [W:] *Les insectes sociaux*. LENOIR A., ARNOLD G., LEPAGE M. (red.). Publications Université Paris-Nord. Paris. 431.
- GODZIŃSKA E. J., KIERUZEL M., KORCZYŃSKA J., 1990. *Predation of ants of the genus Formica L. (Hymenoptera, Formicidae) on Colorado Beetles, Leptinotarsa decemlineata Say (Coleoptera, Chrysomelidae)*. Memor. Zool. 44, 47-53.
- GODZIŃSKA E. J., KIERUZEL M., LENOIR A., 1991. *A field study of inter-individual interactions during hunting and transport of prey in the ant Formica polyctena Först.* 1 European Congress Social Insects, Leuven, 19-22 August 1991, Abstracts: p. 55.
- GODZIŃSKA E. J., SZCZUKA A., KORCZYŃSKA J., 1996. *Pseudostinging behaviour of the harvester ant Messor sanctus Forel as a response to novelty*. [W:] *Comparative psychology of invertebrates: The field and laboratory study of insect behavior*. GREENBERG G., TOBACH E. (Red.), New York, Garland Press, Inc., 245-276.
- GORDON D. M., 1991. *Behavioral flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants*. Am. Nat. 138, 379-411.
- GOTWALD W. H. Jr., 1972. *Oecophylla longinoda, an ant predator of Anomma driver ants (Hymenoptera: Formicidae)*. Psyche 79, 348-356.
- GRAY B., 1971. *Notes on the field behaviour of two ant species Myrmecia desertorum Wheeler and Myrmecia dispar (Clark) (Hymenoptera: Formicidae)*. Ins. Soc. 18, 81-94.
- GRAY B., 1974. *Nest structure and populations of Myrmecia (Hymenoptera: Formicidae) with observations on the capture of prey*. Ins. Soc. 21, 107-120.
- HASKINS C. P., HASKINS E. F., 1950. *Notes on the biology and social behavior of the archaic ponerine ants of the genera Myrmecia and Promyrmecia*. Ann. Ent. Soc. Am. 43, 461-491.
- HERMANN H. R., 1983. *Directional trajectory manipulation and venom dispersal in formicine ants (Hymenoptera, Formicidae)*. Sociobiology 8, 105-117.
- HÖLDOBLER B., 1979. *Territories of the African weaver ant (Oecophylla longinoda Latreille). A field study*. Z. Tierpsychol. 51, 201-213.
- HÖLDOBLER B., TAYLOR R. W., 1983. *A behavioral study of the primitive ant Nothomyrmecia macrops Clark*. Ins. Soc. 30, 384-401.
- HÖLDOBLER B., 1983. *Territorial behaviour in the green tree ant (Oecophylla smaragdina)*. Biotropica, 15, 241-250.
- HÖLDOBLER B., 1986. *Food robbing in ants, a form of interference competition*. Oecologia 69, 12-15.
- HÖLDOBLER B., WILSON E. O., 1978. *The multiple recruitment systems of the African weaver ant Oecophylla longinoda (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae)*. Behav. Ecol. Sociobiol. 3, 19-60.
- HÖLDOBLER B., WILSON E. O., 1990. *The ants*. Springer Verlag, Berlin, 732 str.

- HÖLDOBLER B., STANTON R. C., MARKL H., 1978. *Recruitment and food-retrieving behavior in Novomesosor (Formicidae, Hymenoptera)*. I. Chemical signals. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 4, 163–181.
- HONDA, K., 1983. *Defensive potential of components of the larval osmeterial secretion of papilionid butterflies against ants*. *Physiol. Entomol.* 8, 173–179.
- HORN-MROZOWSKA E., 1976. *Energy budget elements of an experimental nest of Formica pratensis Retzius 1783 (Hymenoptera, Formicidae)*. *Pol. Ecol. Stud.* 2, 55–98.
- HOWARD D.F., TSCHINKEL W. R., 1981. *The flow of food in colonies of the fire ant, Solenopsis invicta: a multifactorial study*. *Physiol. Entomol.* 6, 297–306.
- LE MASNE G., 1953. *Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les fourmis*. *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim.*, 11 Série, 15, 1–56.
- 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.) Birkhauser, Basel, Boston, Experientia (Suppl.) 54, 219–240.
- LENOIR A., DEJEAN A., 1994. *Semi-claustral colony foundation in the formicine ants of the genus Polyrhachis (Hymenoptera: Formicidae)*. *Ins. Soc.* 41, 225–234.
- LÉVIEUX J., 1971. *Mise en évidence de la structure des nids et de l'implantation des zones de chasse de deux espèces de Camponotus à l'aide de radio-isotopes*. *Ins. Soc.* 18, 29–48.
- LORENZ K., 1972. *Tak zwane zło*. PIW, Warszawa, 355 str.
- MABELIS A., 1979. *Wood ant wars. The relationship between aggression and predation in the red wood ant (Formica polyctena Först.)*. *N. J. Zool.* 29, 451–620.
- MABELIS A., 1984. *Aggression in wood ants (Formica polyctena Foerst., Hymenoptera, Formicidae)*. *Aggress. Beh.* 10, 47–53.
- MALYSHEV S. I., 1968. *Genesis of the Hymenoptera and the phases of their evolution*. London, Methuen, 319 str.
- MASCHWITZ U., HAHN M., SCHÖNEGGE P., 1979. *Paralysis of prey in ponerine ants*. *Naturwissenschaften* 66, 213–214.
- MILL A. E., 1983. *Behavioural and toxic effects of termite defensive secretions on ants*. *Physiol. Entomol.* 8, 413–418.
- MOFFETT M. W., 1986a. *Trap-jaw predation and other observations on two species of Myrmoteras (Hymenoptera: Formicidae)*. *Ins. soc.* 33, 85–99.
- MOFFETT M. W., 1986b. *Mandibles that snap: notes on the ant Myrmoteras camillae Emery*. *Biotropica* 18, 361–362.
- MORAIS H. C., 1994. *Coordinated group ambush: a new predatory behavior in Azteca ants (Dolichoderinae)*. *Ins. Soc.* 41, 339–342.
- ROBERTSON P. L., 1971. *Pheromones involved in aggressive behaviour in the ant, Myrmecia gulosa*. *J. Insect. Physiol.* 17, 691–715.
- SUDD J. H., 1963. *How insects work in groups*. *Discovery* 24, 15–19.
- SUDD J. H., 1965. *The transport of prey by ants*. *Behaviour* 25, 234–271.
- TAYLOR R. W., 1978. *Nothomyrmecia macrops: a living-fossil ant rediscovered*. *Science* 201, 979–985.
- TRANIELLO J. F. A., BESHERS S. N., 1991. *Maximization of foraging efficiency and resource defense by group retrieval in the ant Formica schaufussi*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 29, 283–289.
- WILSON E. O., 1979. *Spoteczniostwo owadów*. Warszawa, PWN, 684 str.
- WOJTUSIAK J., GODZIŃSKA E. J., DEJEAN A., 1995. *Capture and retrieval of very large prey by workers of the African weaver ant, Oecophylla longinoda (Latreille 1802)*. *Trop. Zool.* 8, 309–318.
- ZAGRODZKA J., 1991. *Zachowanie łowcze i agresja u kotów - analiza mechanizmów ośrodkowych*. *Kosmos* 40, 209–224.
- ZAGRODZKA J., 1993. *Neuroanatomiczne podłoże agresji*. *Kosmos* 42, 1993, 647–658.

JACEK RADWAN

*Uniwersytet Jagielloński**Zakład Zoopsychologii i Etologii Zwierząt**Instytut Biologii Środowiskowej**Ingardena 6, 30-060 Kraków*

WYBÓR PARTNERA DO ROZRODU: PERSPEKTYWA EWOLUCYJNA

WSTĘP

Dobór naturalny polega na zróżnicowanej przeżywalności i reprodukcji osobników różniących się cechami dziedzicznymi (DARWIN 1859). U organizmów rozmnażających się płciowo na jakość i liczbę potomstwa będą miały wpływ cechy obojga rodziców. Zatem to, z jakim partnerem osobnik połączy gamety, może mieć istotny wpływ na jego sukces reprodukcyjny. Jeżeli osobnik potrafi wybrać partnera, z którym jest w stanie wydać więcej potomstwa lub wydać potomstwo o lepszej przeżywalności niż kojarząc się losowo, to dobór naturalny doprowadzi do utrwalenia się wybiórczego kojarzenia w populacji. Nie znaczy to jednak, że wybierając partnera osobnik musi „wiedzieć”, jakie cechy partnera podniosą na przykład przeżywalność jego potomstwa i opierać wybór na tych właśnie cechach. Na przykład, kojarząc się z chorym partnerem osobnik może ryzykować zarażeniem siebie, jak również potomstwa, co w obu wypadkach miałoby z pewnością negatywny wpływ na jego sukces reprodukcyjny. Aby uniknąć kojarzenia z chorym partnerem nie jest jednak potrzebna wiedza medyczna — wystarczy na przykład unikać partnera wykazującego mały wigor w czasie zalotów. Osobniki chore zapewne nie będą się w stanie takim wigorem wykazać, tak więc preferując energiczne zaloty osobnik może pośrednio wybierać kojarzenie z nie zarażonymi partnerami, podnosząc tym samym swój sukces reprodukcyjny (ANDERSSON 1994). Dobór naturalny będzie też faworyzował kojarzenie się z partnerem, który będzie zdolny wydać dużą liczbę potomstwa. Jeżeli ta zdolność będzie korelowała na przykład z wielkością ciała, to dobór doprowadzi do utrwalenia się preferencji dużych partnerów.

Obecnie jest opisanych bardzo wiele przykładów wykazywania przez organizmy preferencji partnerów posiadających określone cechy (BATESON 1983, ANDERSSON 1994). Oczywiście, wybór partnera najłatwiej jest obserwować u organizmów zachowujących się aktywnie, zwłaszcza u zwierząt cechujących się rozbudowanymi zalotami. Należy jednak podkreślić, że termin „wybór partnera” nie ogranicza się do aktywnych zachowań wykazywanych przez zwierzęta. Na

przykład uniemożliwienie rozwoju na znamieniu słupek pyłku o pewnym genotypie jest również, w szerokim sensie, rodzajem wyboru partnera (TRIVERS 1985).

WYBIÓRCZOŚĆ A PLEĆ

U większości organizmów rozmnażających się płciowo występują dwie płci, zwykle różniące się wielkością gamet, stąd podział na samce i samice. Różnice w wielkości gamet są związane z reguły z różnicami w ich liczbie: samce produkują wiele małych plemników, natomiast samice dużo mniejszą liczbę stosunkowo dużych jaj. W konsekwencji wszystkie jaja wyprodukowane przez jedną samicę mogą być zapłodnione plemnikami jednego samca, tak więc sukces reprodukcyjny samicy nie będzie, o ile nie przyjmie dodatkowych założeń, rósł wraz z liczbą jej partnerów. Na sukces reprodukcyjny samic może jednak mieć wpływ wybór partnera, z którym kojarzenie zapewni jak największą liczbę jak najlepiej przeżywającego potomstwa. Natomiast sukces reprodukcyjny samców, z powodu nadmiaru gamet męskich, będzie wprost proporcjonalny do liczby zapłodnionych przez nich samic (BATEMAN 1948). Z tego powodu wpływ jakości partnera na sukces reprodukcyjny samców będzie miał znaczenie drugorzędne i dobór naturalny będzie faworyzował te samce, które potrafią zapłodnić jak największą liczbę samic bez względu na ich jakość.

Tak więc z powodu międzypleciowych różnic w wielkości gamet dobór naturalny powinien faworyzować wybiórczość u samic, a u samców cechy umożliwiające zwiększenie liczby partnerek w konkurencji z innymi samcami (TRIVERS 1972). Zgodnie z powyższym przewidywaniem, u większości gatunków obserwuje się silną konkurencję o samice między samcami, czy to bezpośrednio, na przykład poprzez walki, czy też za pomocą zalotów kierowanych pod adresem samic. W pewnych jednak warunkach role płci mogą być bardziej zbliżone lub nawet odwrócone. Przyczyną jest zwykle współdziałanie lub wyłączny udział samców w opiece nad potomstwem (TRIVERS 1972). Tempo produkcji gamet (czyli ich liczba wyprodukowana w jednostce czasu) traci wówczas znaczenie na rzecz tempa wychowywania młodych (CLUTTON-BROCK i PARKER 1992). Dla przykładu, samiec ciernika (*Gasterosteus aculeatus*) przez dwa tygodnie opiekuje się młodymi w przygotowanym wcześniej gnieździe, ale może opiekować się jajami nawet dziesięciu samic naraz. W tym samym czasie samica może mieć 2-4 zniesień. Łatwo obliczyć, że przy stosunku płci 1:1 samice nie są w stanie nasycić gniazd wszystkich samców, dlatego też samce ciernika konkurują między sobą próbując osiągnąć jak największą liczbę zniesień w gnieździe. Jednak u igliczni (*Syngnatus typhle*), u których samice znoszą jaja do specjalnych kieszeni łęgowych, w które wyposażone są samce, samice mogą wyprodukować więcej jaj niż samce są zdolne nosić, tak więc potencjalne tempo reprodukcji samic jest wyższe niż u samców i to one są płcią, u której występuje konkurencja o partnerów do rozrodu (BERGLUND i współaut. 1989).

Na zmianę roli płci mogą mieć wpływ także inne sposoby „inwestowania” posiadanych zasobów w reprodukcję, ponad minimum potrzebne do wyprodukowania gamet. Samce wielu pasikoników (*Tettigonidae*) przekazują plemniki w formie spermatoforów, osiągających 30% wagi ich ciała. Znaczna część sper-

matoforu służy za pożywienie samicom, które preferują samce oferujące duże spermatofoxy. Jednak kiedy zdobywanie pokarmu zaczyna nastręczać trudności, samce nie są w stanie produkować wielu spermatoforów, tak więc ich tempo reprodukcji się zmniejsza. Natomiast spermatofoxy stają się w tych warunkach jeszcze cenniejsze dla samic, które zaczynają agresywnie konkurować o samce. W tym samym czasie samce stają się wybiórcze i woła kojarzyć się z większymi samicami, które są w stanie złożyć więcej jaj (GWYNNE 1991).

Tak więc o tym, czy płci będą się różniły wybiórczością i intensywnością konkurencji o partnera decydują różnice w potencjalnym tempie reprodukcji. U gatunków, które w potomstwo nie inwestują niczego poza gametami, potencjalne tempo reprodukcji będzie wyższe u produkujących mniejsze gamety samców, a samice będą płcią poddaną silniejszemu doborowi faworyzującemu wybór partnera do rozrodu (CLUTTON-BROCK i PARKER 1992).

KOSZTY I ZYSKI Z WYBORU PARTNERA

Przed rozważeniem różnego rodzaju korzyści, jakie może przynieść wybór partnera do rozrodu, trzeba zwrócić uwagę, że często będzie się on wiązał także z kosztami. Mogą one powodować dobór przeciwko wybiórczości, jeżeli korzyści z niej są mniejsze niż koszty. Choć jednak rozważania teoretyczne brały pod uwagę koszty wyboru takie jak: strata czasu, narażenie się na ryzyko drapieżnictwa w czasie zalotów, czy koszt energetyczny odpierania zalotów nie chcianych samców (POMIANKOWSKI 1988) istnieje bardzo niewiele danych doświadczalnych, które pozwoliłyby ocenić wielkość tych kosztów. Samce nartnika (*Gerris buenoi*) często usiłują kopulować z samicami, te jednak są wybiórcze i często im uciekają. Jeżeli dojdzie do bezpośredniego kontaktu, samice zwykle bronią się przed kopulacją, jednak w przypadku samców o pewnych cechach (np. duży rozmiar ciała) szybko ulegają, natomiast w przypadku innych opór jest dłuższy i do kopulacji nie dochodzi. Ten rodzaj wyboru partnera jest jednak kosztowny. Szamotoanina podczas stawiania oporu samcowi podwaja ryzyko, że samica stanie się ofiarą drapieżnika (ROWE 1994). Tak więc, pomimo niedostatku danych na ten temat, można przyjąć, że koszty wyboru partnera do rozrodu mogą być znaczące.

Wybierając partnera do rozrodu osobnik może osiągnąć tak zwaną korzyść bezpośrednią, na przykład pewne zasoby, których uzyskanie zwiększy przeżywalność potomstwa lub wybierającego osobnika, pozwalając mu na zwiększenie reprodukcji w przyszłości. Mogą to być także tak zwane korzyści pośrednie, zwane również genetycznymi, które polegają na wyborze partnera, który przekaże potomstwu geny zwiększające dostosowanie lub atrakcyjność płciową potomstwa (KIRKPATRICK i RYAN 1991). Podział na korzyści bezpośrednie i pośrednie ma charakter teoretyczny i ich rozróżnienie w praktyce nie zawsze jest możliwe. Jeżeli na przykład ograniczenie płodności jest uwarunkowane genetycznie, to wybór płodnego partnera da równocześnie oba rodzaje korzyści (przykład płodności jako korzyści bezpośredniej jest dyskutowany poniżej).

KORZYŚCI BEZPOŚREDNIE

Wybór może być przystosowawczy, gdy potencjalni partnerzy będą się różnili płodnością. Przykładem mogą być wspomniane powyżej samce pasikoników, preferujące większe (a więc najpłodniejsze) samice (GWYNNE 1991). Samice australijskiej żaby *Uperoleia laevigata* wybierają samce o masie ciała odpowiadającej około 70% ich własnej, kierując się częstością i długością wokalizacji samców. Wybór ten okazuje się maksymalizować proporcję zapłodnionych jaj: mniejsze samce mogą mieć za niskie rezerwy plemników, a zbyt ciężkie samce, siedząc podczas inseminacji na grzbiecie samic w typowej dla żab pozycji (amplexus) utrudniają składanie jaj (ROBERTSON 1990).

Zasoby oferowane przez potencjalnego partnera mogą przyczynić się do wzrostu liczby wydanego potomstwa lub jego przeżywalności. Na przykład odżywianie się spermatoforami samców podnosi płodność samic pasikoników (SIMMONS 1990). Na przeżywalność potomstwa może wpływać jakość terytorium, na którym będzie się ono wychowywało. Wybór partnerów posiadających dobre terytoria będzie więc adaptatywny. Eksperymentalne zwiększenie ilości pokarmu dostępnego na terytoriach bronionych przez samce epoletnika (*Agelaius phoeniceus*, ptak z rodziny kacyków, *Icteridae*) sprawiło, że samce te były wybierane przez większą liczbę samic (EWALD i ROHWER 1982). W przypadku, gdy partner będzie brał udział w opiece nad potomstwem, liczba wyprowadzonego potomstwa będzie zależała od jego wydajności jako rodzica. U kurek wodnych (*Gallinula chloropus*) długość czasu, który może być poświęcony na wysiadywanie jaj, jest proporcjonalny do zapasów energii posiadanych przez osobnika. Z tego powodu samice tego gatunku wybierają jako partnerów do rozrodu najtłustsze samce (PETRIE 1983). Wybór partnera może również minimalizować ryzyko związane z rozrodem. Pewne samce lub posiadane przez nie terytoria mogą dawać lepszą ochronę przed drapieżnikiem lub przed atakami innych samców (BORGIA 1979). Wybór partnera może również zmniejszać ryzyko zakażenia pasożytami w czasie kopulacji (BORGIA i COLLIS 1989).

Krzyżowanie międzygatunkowe zwykle prowadzi do wydania niepłodnego potomstwa, jest więc z punktu widzenia osobnika szkodliwe i należy go unikać. Również krzyżowanie z bliskimi krewnymi ma często negatywne konsekwencje w postaci tak zwanej depresji wsobnej, czyli pogorszenia się płodności i przeżywalności osobników na skutek ujawnienia się działania szkodliwych alleli recesywnych (zob. SZARSKI 1986). Samice myszy unikają kojarzenia z krewnymi, jako wskazówki używając podobieństwa zapachu determinowanego przez geny zgodności tkankowej (BROWN i EKLUND 1994).

KORZYŚCI POŚREDNIE

Pierwszą hipotezę zakładającą pośrednie korzyści z wyboru partnera zaproponował DARWIN (1871) formułując teorię doboru płciowego. Teoria ta powstała w celu wyjaśnienia pozornej sprzeczności między teorią doboru naturalnego a

występowaniem u zwierząt, głównie u samców, bujnie wykształconych drugorzędnych cech płciowych (np. barwne upierzenie, długie ogony ptaków) czy skomplikowanych rytuałów godowych, które nieuchronnie zmniejszają przeżywalność osobnika (np. zwracając uwagę drapieżnika). Darwin argumentował, że cechy te przynoszą korzyść ich posiadaczom, ponieważ samice preferują samce posiadające ornamenty jako partnerów do rozrodu. Tak więc straty w przeżywalności posiadaczy ornamentów są z nawiązką rekompensowane poprzez zwiększoną reprodukcję, powodowaną przez ich atrakcyjność dla drugiej płci. FISHER (1930) rozwinął hipotezę Darwina sugerując, że wybujałe ornamenty powstały u samców na drodze koewolucji wybiórczości samic i cech, które początkowo były wybierane przez samice, ponieważ ich wielkość przyczyniała się do lepszego przeżywania. Na przykład ogon o długości niewiele większej niż średnia w populacji mógł ułatwiać latanie, a tym samym ucieczkę przed drapieżnikiem czy żerowanie. Zakładając, że długość ogona była odziedziczalna, wybór przez samice partnera o najdłuższym ogonie zapewniał jej potomstwu lepszą przeżywalność. Ponieważ córki tejsze samicy dziedziczyły również jej preferencje co do wyboru partnera, następowało skojarzenie genów decydujących o wyborze najdłuższego ogona i lepszego przeżywania, prowadząc do wzrostu proporcji wybiórczych samic w populacji. Dzięki temu była możliwa dalsza ewolucja długości ogona samców, nawet jeżeli osiągał on rozmiar wpływający ujemnie na przeżywalność, ponieważ było to rekompensowane przez zwiększoną atrakcyjność płciową ich nosicieli. Z kolei samice, wybierając partnerów o długim ogonie, wciąż osiągały korzyść, ponieważ dziedziczący tę cechę synowie byli atrakcyjnymi partnerami dla innych samic (stąd mechanizm ten określa się często jako hipotezę atrakcyjnych synów, ang. *sexy sons*, zob. BATESON 1983). Proces ten powinien zostać zatrzymany dopiero wtedy, gdy korzyści ze zwiększonej reprodukcji przestaną przeważać straty w przeżywaniu. Związek między stopniem elaboracji ornamentu a przeżywalnością dobrze ilustrują różnice między populacjami gupika *Poecilia reticulata* (ENDLER 1983). Samice gupika preferują samce posiadające jak największy pomarańczowy i czerwony obszar charakterystycznie dla tego gatunku rozbudowanej płetwy ogonowej. W populacjach, w których najpoważniejszym drapieżnikiem jest garnelowiec, skorupiak nie posiadający zdolności do rozróżniania kolorów, samce posiadają rozbudowane, pomarańczowe ogony. Natomiast w populacjach narażonych na drapieżnictwo ze strony rozróżniającego kolory dorsza, powierzchnia czerwonych plam na płetwie ogonowej samców jest znacznie mniejsza.

Problemem w hipotezie Fishera jest wyjaśnienie dlaczego samice miałyby początkowo preferować na przykład samce o długim ogonie, a nie samce o ogonie o długości optymalnej, ukształtowanej przez dobór naturalny? Dlatego późniejsze modele zakładały powstanie arbitralnych preferencji na drodze dryfu genetycznego (np. KIRKPATRICK 1982). Najnowsze badania nad sztucznymi sieciami nerwowymi sugerują, że pewne arbitralne preferencje mogą powstać jako produkt uboczny działania doboru faworyzującego rozpoznawanie innych cech, na przykład odróżnianie osobników tego samego gatunku (ENQUIST i ARAK 1993). Tak więc pewne preferencje mogą być wbudowane w system nerwowy gatunku, nie posiadając początkowo żadnego zastosowania ze względu na brak preferowanych cech u potencjalnych partnerów. Preferencje takie mogą się utrzymywać przez długi czas jako selektywnie neutralne. Sytuację tę zmieni oczywiście

pojawienie się w populacji mutantów posiadających tę cechę, niejako eksploatujących ukryte preferencje. Istnieją dowody potwierdzające możliwość działania tego rodzaju mechanizmu, określanego mianem „eksploatacji sensorycznej” (RYAN i współaut. 1990). Samice mieczyka (*Xiphophorus maculatus*) wybierają samce z najdłuższym mieczem. Samce ryb spokrewnionego gatunku *Priapella olmecae* nie posiadają miecza, nie był on również obecny u wspólnego przodka tych dwóch rodzajów. Tym niemniej samice *Priapella* wybierają samce ze sztucznie doklejonym mieczem, co sugeruje, że preferencja ta występowała wcześniej w ewolucji, niż pojawiły się miecze (BASOLO 1995).

Druga grupa hipotez traktuje drugorzędne cechy płciowe nie jako walory estetyczne, ale jako wskaźniki innych, pożądanых cech, których nie można ocenić u potencjalnego partnera bezpośrednio. Trudno sobie na przykład wyobrazić bezpośrednią ocenę płodności czy odporności na pasożyty. Niektóre cechy, na przykład płodność, często są skorelowane z wielkością ciała. Odporność na pasożyty może się z kolei uwidaczniać w jakości drugorzędnych cech płciowych, takich jak długie ogony, barwne upierzenie ptaków, czy w intensywności zalotów (HAMILTON i ZUK 1982). Taką funkcję ornamentów zaproponował już WALLACE (1889, za ANDERSSONEM 1994), jednak rozwinął ją w pełni ZAHAVI (1975, 1977). Argumentował on, że samica preferując samca z długim ogonem wybiera partnera, który przetrwał wbrew utrudnieniu (handicap), jakie stanowiło jego noszenie, co dowodzi wysokiej żywotności samca. Tak więc potomstwo spłodzone z tym właśnie partnerem odziedziczy geny warunkujące wysoką żywotność.

Matematyczna formalizacja werbalnego modelu Zahaviego, dokonana przez GRAFENA (1990) dowiodła, że zasada „handicapu” rzeczywiście może działać w populacjach. Jednak aby wybór partnera ze względu na posiadanie przez niego genów warunkujących wysoką żywotność miał sens, osobniki wybieranej płci muszą oczywiście różnić się pod względem tych genów. Co więcej, zmienność ta musi być utrzymywana w populacji wbrew stałemu eliminowaniu przez dobór osobników o gorszej żywotności. Zmienność mogą utrzymywać mutacje (POMIANKOWSKI i współaut. 1991) lub pasożyty, powodujące cykliczne zmiany optymalnego zastawu genów warunkujących odporność (HAMILTON i ZUK 1982). Wybór partnera ze względu na jego odporność na pasożyty jest więc modyfikacją hipotezy „handicapu”. Istnieją przekonujące dowody na to, że zwierzęta rzeczywiście wybierają do rozrodu odpornych partnerów, wybór opierając na jakości zalotów lub ornamentów (zob. RADWAN 1991). Ornamenty i układ odpornościowy mogą być związane systemem hormonalnym, w szczególności „obociecznym” działaniem hormonów płciowych. Testosteron warunkuje rozwój drugorzędnych cech płciowych, jednak równocześnie powoduje supresję układu immunologicznego. Według hipotezy tak zwanego „handicapu immunokompetencyjnego” (FOLSTAD i KARTER 1992) wybujałe ornamenty dowodzą, że osobnik posiada wystarczająco dużo zasobów, by wykształcić takie ornamenty bez utraty odporności na pasożyty. Ilość zasobów z kolei może świadczyć o jakości genetycznej osobnika. Hipotezę tę częściowo potwierdzają badania na kurach bankiwa (*Gallus gallus*), których samice preferują samce z dłuższymi i intensywnie czerwonymi grzebieniami. Długość grzebienia samców koreluje pozytywnie z poziomem testosteronu, natomiast negatywnie z liczbą limfocytów, co może świadczyć

o tym, że utrzymywanie tego ornamentu jest związane z kosztami immunologicznymi (ZUK i współaut. 1995).

Hipotezę ZAHAVIEGO (1975, 1977) i jej odmiany określa się często obrazowo jako hipotezę „dobrych genów”, co ma podkreślać, że przedmiotem wyboru są geny przyczyniające się do lepszej żywotności potomstwa. Pierwotnie uważano, że ornamenty u płci, u której dominuje konkurencja o partnera (zwykle samce) były związane z korzyściami genetycznymi odnoszonymi przez płęć wybierającą (tzn. wyposażenie potomstwa w geny warunkujące atrakcyjność synów lub lepszą przeżywalność). Jednak ornamenty takie mogą równie dobrze stanowić wskaźnik pożądanej cechy dającej korzyści bezpośrednio (GRAFEN 1990). Na przykład u muchołówki (*Ficedula hypoleuca*) dodanie pokarmu na terytorium samca zwiększa intensywność jego śpiewu a zarazem atrakcyjność dla samic: intensywność śpiewu jest więc wskaźnikiem zasobności pokarmowej terytorium (ALATALO i współaut. 1990).

MATE CHOICE — EVOLUTIONARY PERSPECTIVE

Summary

In sexually reproducing species, natural selection will favour mate choice if it increases the number or survival of offspring resulting from selective mating, compared to random mating. This article reviews costs and benefits of mate choice. Since the sexes usually differ in the rates of reproduction, benefits of choice will not be the same for them. The sex that reproduces at the faster rate (usually males) will as a rule benefit from mating indiscriminately with as many partners as possible. In contrast, choosiness will be relatively more important when, because of the limitations on the rate of reproduction, reproductive success will not increase proportionally to the number of partners. Exercising mate choice may involve considerable costs. However, there are several potential benefits from mate choice that may outweigh these costs. Direct benefits will result in an increase in the number or survival of offspring of a choosy individual. The choice may be based on the quantity or quality of resources offered by the potential partner, or on the avoidance of infertile or parasitised partners. Choosy animals may also benefit indirectly, by mating with partners of superior viability or sexual attractiveness, on condition that these features are heritable. In such case a discriminating individual will benefit, since its progeny will inherit genes contributing to high viability or attractiveness.

LITERATURA

- ALATALO R. V., GLYNN C., LUNDBERG, A., 1990. *Singing rate and female attraction in the pied flycatcher: an experiment*. Anim. Behav. 39, 60–603.
- ANDERSSON M. B., 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Chichester, 538 str.
- BASOLO, A. L., 1995. *Phylogenetic evidence for the role of a pre-existing bias in sexual selection*. Proc. R. Soc. Lond. B, 259, 307–311.
- BATEMAN A. J., 1948. *Intra-sexual selection in Drosophila*. Heredity 2, 349–368.
- BATESON P., (red.) 1983. *Mate choice*. Cambridge University Press, Cambridge, 463 str.
- BERGLUND A., ROSENQUIST G., SVENSSON I., 1989. *Reproductive success of females is limited by males in two pipefish species*. Am. Nat. 133, 506–516.
- BORGIA G., 1979. *Sexual selection and the evolution of mating systems*. [W:] M. S. BLUM, N. A. BLUM (red.), Academic Press New York, 19–80.
- BORGIA G., COLLIS K. 1989. *Female choice for parasite-free male satin bowerbirds and the evolution of bright male plumage*. Behav. Ecol. Sociobiol. 25, 445–454.
- BROWN J. L., EKLUND A., 1994. *Kin recognition and the major histocompatibility complex: an integrative review*. Am. Nat., 143, 435–461.
- CLUTTON-BROCK T. H., PARKER G. A., 1992. *Potential reproductive rates and the operation of sexual selection*. Quart. Rev. Biol. 67, 437–456.

- DARWIN CH., 1859. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. Murray, London (tłum. polskie *O powstawaniu gatunków drogą doboru naturalnego, czyli o utrzymaniu się doskonalszych ras w walce o byt*, 1872), 578 str.
- DARWIN CH., 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. Murray, London (tłum. polskie: *Dobór płciowy*, 1875), 311 str.
- ENDLER J. A., 1983. *Natural and sexual selection of colour patterns in poecillid fishes*. *Environ. Biol. Fish.*, 9, 173–190.
- ENQUIST M., ARAK A., 1993. *Selection of exaggerated male traits by female aesthetic senses*. *Nature* 361, 446–448.
- EWALD P. W., ROHWER S., 1982. *Effects of supplemental feeding on timing of breeding, clutch size and polygamy in red-winged blackbirds, Agelaius phoeniceus*. *J. Anim. Ecol.* 51, 429–450.
- FISHER R. A., 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford, 358 str.
- FOLSTAD I., KARTER A. J., 1992. *Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap*. *Am. Nat.* 139, 603–622.
- GRAFEN A., 1990. *Biological signals as handicaps*. *J. theor. Biol.* 144, 517–546.
- GWYNNE D. T., 1991. *Sexual competition among females: what causes courtship role-reversal?* *Trends Ecol. Evol.* 6, 118–122.
- HAMILTON W. D., ZUK M., 1982. *Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites?* *Science* 218, 384–387.
- KIRKPATRICK M., 1982. *Sexual selection and the evolution of female choice*. *Evolution* 36, 1–12.
- KIRKPATRICK M., RYAN M. J., 1991. *The evolution of mating preferences and the paradox of the lek*. *Nature (London)* 350, 33–38.
- PETRIE M., 1983. *Female moorhens compete for small fat males*. *Science* 230, 413–414.
- POMIANKOWSKI A., 1988. *The evolution of female mate preferences for male genetic quality*. *Oxford Surv. Evol. Biol.* 5, 136–184.
- POMIANKOWSKI A., IWASA Y., NEE S., 1991. *The evolution of costly mate preferences .1. Fisher and biased mutation*. *Evolution* 45, 1422–1430.
- RADWAN J., 1991. *Rola pasożytów w doborze płciowym (A role of parasites in sexual selection)*. *Wiadom. Ecol.* 37, 21–28.
- ROBERTSON J. G., 1990. *Female choice increases fertilisation success in the Australian frog, Uperoleia laevigata*. *Anim. Behav.* 39, 639–645.
- ROWE L., 1994. *The costs of mating and mate choice in water striders*. *Anim. Behav.*, 48, 1057–1062.
- RYAN M. J., FO, J. H., WILCZYNSKI, W., RAND A. S., 1990. *Sexual selection for sensory exploitation in the frog Physalemus pustulosus*. *Nature* 343, 66–67.
- SIMMONS L. W., 1990. *Nuptial feeding in insects: male costs and the rates of fecundity increase*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27, 43–47.
- SZARSKI J., 1986. *Mechanizmy ewolucji*, wyd. III. PWN, Warszawa, 265 str.
- TRIVERS R. L., 1972. *Parental Investment and Sexual Selection*. [W:] B. CAMPBELL, (red.) *Adline*, Chicago, 136–179.
- TRIVERS R. L., 1985. *Social Evolution*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., Menlo Park, California, 462 str.
- ZAHAVI A., 1975. *Mate selection — a selection of handicap*. *J. Theor. Biol.*, 53, 205–214.
- ZAHAVI A., 1977. *The costs of honesty (further remarks on handicap principle)*. *J. Theor. Biol.* 67, 603–605.
- ZUK M., JOHNSEN T.S., MACLARTY, T., 1995. *Endocrine-immune interactions ornaments and mate choice in red jungle fowl*. 260, 205–210.

LECH STEMPNIEWICZ

Uniwersytet Gdański

Katedra Ekologii i Zoologii Kręgowców

Legionów 9, 80-441 Gdańsk

SYSTEMY ROZRODCZE KRĘGOWCÓW ZE SZCZEGÓLNYM UWZGLĘDNIENIEM PTAKÓW I SSAKÓW

WSTĘP

Zasadnicza różnica między samcami i samicami sprowadza się do wielkości nakładów czasu i energii niezbędnych do wyprodukowania pojedynczej gamety. W przypadku samic koszt ten jest relatywnie wysoki. Jaja są duże, wytwarzane w stosunkowo małej liczbie w długim cyklu produkcyjnym. Stąd powszechna u samic tendencja do opieki rodzicielskiej. Pojedyncza lub kilka zaledwie kopulacji na ogół wystarcza do zapłodnienia wszystkich rozwijających się jaj, zatem samica zazwyczaj nie odnosi zysków z kojarzenia się z większą liczbą samców. Sukces rozrodczy samic jest znacznie bardziej wyrównany niż samców. W związku z powyższym strategia rozrodcza samic jest nastawiona na jakość produkowanego potomstwa.

Samce natomiast przeznaczają nikłe nakłady czasu i energii na produkcję jednej gamety, wytwarzają bowiem bardzo wiele bardzo drobnych plemników w krótkim cyklu produkcyjnym. W rezultacie rzadziej angażują się w opiekę nad potomstwem. Odnoszą wysokie zyski z kojarzenia się z wieloma samicami. Ich sukces rozrodczy jest silnie zróżnicowany, to znaczy część samców osiąga sukces bardzo wysoki, a część w ogóle nie bierze udziału w rozrodzie. Strategia rozrodcza samców jest nastawiona na liczbę płodzonego potomstwa (BATEMAN 1948, TRIVERS 1972).

Nadmiar plemników i niedomiar jaj są przyczyną silnej konkurencji samców o samice i wybiórczości samic w stosunku do samców. Gdy role płci ulegają odwróceniu (poliandria), dotyczy to także wyboru i konkurencji o partnera. Z zasady Batemana wynika, że sukces reprodukcyjny samic jest ograniczany zwykle dostępnością zasobów, takich jak pokarm, przestrzeń, miejsca rozrodu. Stąd rozmieszczenie samic jest najczęściej warunkowane rozmieszczeniem dostępnych zasobów. U samców natomiast sukces reprodukcyjny jest limitowany dostępnością i rozmieszczeniem samic. Kontrolując atrakcyjne dla samic zasoby samce przejmują kontrolę nad samicami. Ekologia samicy określa taktykę samców. Tam gdzie samce włączają się w opiekę nad potomstwem, same stają się dla samic zasobami wartymi zabiegania i konkurencji. Ma to w konsekwencji

wpływ na sposób rozmieszczenia samic i praktykowaną strategię rozrodczą (KREBS i DAVIES 1987, ALCOCK 1989, CLUTTON-BROCK 1987).

Z istoty opisanych powyżej różnic biologicznych pomiędzy płciami wynika, że samice muszą być wybiórcze. To samica wybiera możliwie najlepszego partnera, przekazującego wartościowe cechy jej potomstwu, co zwiększa zarówno szanse potomstwa na przeżycie, jak i sukces reprodukcyjny samicy. Dlatego lepiej czasem być n-tą samicą najlepszego samca, nawet mając do dyspozycji mniejsze zasoby (np. mniejszą przestrzeń lub brak pomocy samca w opiece nad potomstwem). Często jednak dobry samiec oznacza również dostęp do wystarczających zasobów (ALCOCK 1989).

Interesy obu płci tylko częściowo są zbieżne (podobny wkład genetyczny w potomstwo, wspólny sukces reprodukcyjny). Jednak jak wynika z zasady Batemana, droga do osiągnięcia sukcesu jest często odmienna dla samca i samicy. W tę wspólnotę interesów jest wpisany zatem naturalny konflikt płci. Jego najbardziej spektakularnym przykładem jest dzieciobójstwo (HAUSFATER i HRDY 1984, STEMPNIOWICZ 1994).

Niniejszy artykuł jest przeglądem systemów rozrodczych u wyższych kręgowców oraz próbą ich klasyfikacji i interpretacji opartą na danych literaturowych. Jako podstawowe źródła posłużyły mi opracowania zbiorcze (PERRINS i BIRKHEAD 1983, POOLE 1985, RUBENSTEIN i WRANGHAM 1986, ALCOCK 1989, KREBS i DAVIES 1987, 1991, CLUTTON-BROCK 1987, 1991). Koncepcja artykułu jest oparta na fragmencie wykładu z ekologii zwierząt, może zatem mieć także walor dydaktyczny. Ze względów technicznych i redakcyjnych ograniczono liczbę cytowanych źródeł szczegółowych.

CZYNNIKI WPLYWAJĄCE NA STRATEGIE ROZRODCZE

Do czynników wpływających na sposób kojarzenia się zaliczyć można uwarunkowania taksonomiczne. U niektórych grup (grupy konserwatywne) obserwuje się tendencję do określonego systemu (np. poligynia u kuraków *Galliformes*, monogamia u gęsi *Anserini*, psowatych *Canidae*.). Powszechność jednego systemu w danej grupie tylko częściowo da się wytłumaczyć warunkami ekologicznymi, w jakich żyją te zwierzęta. Niektóre grupy zwierząt są pod tym względem bardzo elastyczne (np. siewkowce *Charadrii*). Klasycznym przykładem skrajnej zmienności strategii rozrodczych w obrębie gatunku jest pokrzywnica *Prunella modularis*, u której stwierdzono wszystkie podstawowe typy kojarzenia się (DAVIES 1985).

U arktycznych biegusów *Calidris* sp. prześledzić można prawdopodobną ewolucję systemów rozrodczych od monogamii w kierunku poliandrii. Przyczyniają się do tego specyficzne warunki ekologiczne w Arktyce: krótkie lato i okresowy nadmiar pokarmu, na przykład masowo rozwijających się muchówek. Ograniczona wielkość zniesienia u siewkowców, nie przekraczająca 4 jaj (nieвозмоść wyinkubowania większej liczby jaj naraz) uniemożliwia wzrost sukcesu reprodukcyjnego drogą wzrostu wielkości lęgu. Zagniazdownictwo umożliwia efektywną opiekę jednego ptaka nad lęgiem.

Wzrost liczby lęgów i istotny udział samca w opiece nad potomstwem to droga, którą prawdopodobnie przebiegała ewolucja u tej grupy ptaków. Gatunkami „wyjściowymi” są biegus mały *Calidris temminckii* i piaskowiec *Calidris alba*. Samiec broni terytorium, samica składa jedno zniesienie, którym zajmuje się samiec. Samica bardzo szybko składa drugie zniesienie i sama się nim opiekuje. Para ptaków produkuje 2 lęgi dzieląc się opieką nad nimi. Strategia taka jest efektywna przy ograniczeniach czasowych i nadmiarze pokarmu. Kojarzenie się samicy z innymi samcami w kolejnych lęgach otworzyło drogę do ewolucji poliandrii sekwencyjnej, tak jak u kuliczka plamistego *Actitis macularia*, gdzie samica kolejno łączy się nawet z 4 samcami (ORING 1985).

Do pewnego stopnia na strategię rozrodczą może wpływać model rozwoju młodych osobników, który jest cechą całych grup taksonomicznych. U zagniazdowników wystarcza mniejsza opieka nad potomstwem, w związku z tym zwykle jeden rodzic może sobie poradzić. Stąd częstsza w tych grupach poligynia (np. kuraki) i poliandria (np. siewkowce), choć blaskodziobe *Anseriformes*, mimo że typowe zagniazdowniki, są jednak monogamiczne (LACK 1968).

Bardzo ważny jest czas trwania sezonu rozrodczego i rozkład w czasie dostępnych (receptywnych — gotowych do rozrodu) samic. Proporcja aktywnych samców do receptywnych samic w populacji w danym czasie to OSR (operational sex ratio). Gdy $OSR = 1$, szanse poligamii są małe. Gdy $OSR \neq 1$, szanse zachowań poligamicznych (zwłaszcza poligamii sekwencyjnej) zwiększają się. Lepsze samce lub samice zdobywają kolejnych partnerów.

Gdy rozród jest zsynchronizowany, to znaczy wszystkie samice są receptywne równocześnie, wówczas potencjał poligynii jest niski i bardziej jest prawdopodobna monogamia. I odwrotnie, przy asynchronii rozrodu bardziej jest prawdopodobna poligynia. Dobrym przykładem są tu gatunki uprawiające poligynię tokowiskową. W danym momencie na tokowisku jest zawsze znacznie mniej samic niż samców, choć proporcje płci w populacji mogą być wyrównane, a nawet przeważać mogą samice (ORIANs 1969, ORING 1985).

Stopień zróżnicowania siedliska, sposób rozmieszczenia pokarmu, a tym samym samic i możliwości zmonopolizowania ich przez samce zdecydowanie rzutują na strategię rozrodczą. Prawdopodobieństwo wystąpienia poligynii jest niskie w siedliskach homogennych przy równomiernym rozmieszczeniu zasobów w czasie i przestrzeni oraz przy rozproszeniu samic na bardzo dużych obszarach (trudno obronić więcej niż jedną samice). Potencjał poligynii jest wysoki w maziakowatych, silnie zróżnicowanych siedliskach, przy skupiskowym rozmieszczeniu zasobów i samic (ORIANs 1969, MOCK 1983).

Dymorfizm płciowy jest nie tyle przyczyną, co konsekwencją praktykowanej strategii rozrodczej. U większości gatunków monogamicznych nie występuje (np. ptaki morskie). U gatunków poligamicznych zwykle jest zaznaczony. Dobór płciowy może sprzyjać zwiększaniu rozmiarów ciała, rozwojowi kontrastowego ubarwienia i przerostowi niektórych części ciała oraz rzucającemu się w oczy zachowaniu płci, aktywnie zabiegającej o partnera. Natomiast u płci opiekującej się potomstwem dominują cechy kryptyczne w wyglądzie i zachowaniu, co ma znaczenie antydrapieżnicze.

Gatunki z wyraźnym dymorfizmem płciowym mają odciętą lub poważnie utrudnioną drogę do monogamii z jej konsekwencjami, to jest udziałem obu

rodziców w opiece nad potomstwem, bowiem zwiększałoby to zagrożenie dla lęgu lub miotu ze strony drapieżników. Wśród płetwonogich *Pinnipedia* i naczelnych *Primates* daje się zauważyć wyraźny związek między zwiększającym się stopniem dymorfizmu a systemem rozrodczym (od monogamii do poligynii) (KREBS i DAVIES 1987).

Typ terytorium ma również związek z systemem kojarzenia się danego gatunku. Terytorium uniwersalne obejmujące miejsce rozrodu i żerowisko sprzyja monogamii (ptaki wróblowate *Passeriformes*, drapieżne *Falconiformes*, psowate, antylopy leśne, np. *Madoqua saltiana*). Tak jest, gdy siedlisko jest homogenne i terytoria nie różnią się jakościowo. Gdy różnice pomiędzy terytoriami są istotne, występuje tendencja do poligynii, bowiem lepsze samce zdobywają terytoria atrakcyjne dla więcej niż jednej samicy. U ssaków są spotykane terytoria międzypłciowe, bronione przed wstępem każdego osobnika z wyjątkiem partnera i to tylko gdy samica jest w rui (ryjówka amerykańska *Blarina brevicauda*). Terytoria wewnątrzpłciowe to takie, gdzie bardziej rozległe terytoria samców obejmują kilka mniejszych terytoriów samiczych, co oczywiście sprzyja poligynii (łasica *Mustela nivalis*, tchórz *M. putorius*, norka *M. vison*, wydra *Lutra lutra*) (MOCK 1983, POOLE 1985).

Tam, gdzie niezbędny jest udział obu rodziców w wychowywaniu potomstwa, dominuje monogamia. Tam, gdzie wystarczy opieka ze strony jednego, obserwuje się tendencję do poligamii (ORING 1985, CLUTTON-BROCK 1991).

SPECYFIKA ROZRODU PTAKÓW I SSAKÓW

Stałocieplność i jajorodność ptaków wymagają bardzo wysokich nakładów czasu i energii niezbędnych do inkubacji jaj oraz ogrzania, wykarmienia i obrony piskląt przed drapieżnikami. Zaangażowanie się samca w opiekę nad potomstwem może dać istotny wzrost sukcesu lęgowego obu ptaków. Może to przeważać nad korzyściami samców z poligynii, która oznacza ograniczenie ich udziału w tej opiece. Lepiej zwiększyć sukces lęgowy jednej samicy, a tym samym swój, włączając się w opiekę nad potomstwem. U gatunków ze zniesieniami jednojajowymi poligynia jest wykluczona. U wielu gatunków samica nie jest w stanie sama wychować lęgu w ogóle, a jeśli nawet, to zawsze pomoc samca zwiększa sukces, co potwierdzają eksperymenty z usuwaniem samca (np. u śnieguły *Plectrophenax nivalis*) (PERRINS i BIRKHEAD 1983).

Samice bogatki *Parus major* osiągają wyższy sukces lęgowy kojarząc się z monogamicznymi samcami z terytoriów w siedliskach suboptymalnych niż z samcami poligynicznymi z siedlisk optymalnych. U monogamicznych pardw *Lagopus lagopus* usunięcie części samców daje w rezultacie częściową poligynię. Sukces lęgowy samic kojarzących się z bigamistami okazuje się nieistotnie mniejszy, jednak ich przeżywalność spada około dwukrotnie; wzrostem śmiertelności płacą za brak pomocy samców w opiece nad lęgiem. W sposób oczywisty ogranicza to ich łączny sukces osiągany w ciągu całego życia i tłumaczy agresywność samic w stosunku do sąsiadek jako konkurentek (PERRINS i BIRKHEAD 1983).

Ptaki są bardzo mobilne i sprawne lokomotorycznie, co oznacza konieczność strzeżenia własnej partnerki w okresie jej płodności przed innymi samcami. Może to zniechęcać samce do poligynii, bowiem szukając okazjonalnych kontaktów płciowych samiec nie pilnuje wystarczająco dobrze własnej samicy. Opiekowanie się cudzym potomstwem jest bardzo kosztowne, ale też i bardzo korzystne jest splodzenie potomstwa, którym opiekuje się inny samiec. Stąd silna pokusa szukania kontaktów seksualnych poza parą i konflikt wynikający z konieczności strzeżenia własnej partnerki (KREBS i DAVIES 1987, 1991).

LACK (1968) sklasyfikował 92% gatunków ptaków jako monogamiczne, 6% jako uprawiające promiskuityzm, 2% — poligynię i 0,4% — poliandrię. Wśród gniazdowników (wymagających większej opieki rodzicielskiej) stwierdził częstsze występowanie monogamii (93%) niż wśród zagniazdowników (83%).

Ssaki zdecydowanie różnią się od ptaków biologią rozrodu. Rozwój zarodka odbywa się w organizmie matki. Po urodzeniu młode jeszcze długo są karmione mlekiem matki. Jeśli więc samice są w stanie wychować potomstwo same, to samce zyskują więcej na poligynii. Monogamia u ssaków jest bardzo rzadka i występuje u tych grup (np. psowate), gdzie wychowanie jest kosztowne i długotrwałe, na przykład w związku z koniecznością nauki złożonych form zachowania socjalnego i łowieckiego (CLUTTON-BROCK 1991).

Tylko u 3% gatunków ssaków samce angażują się w opiekę nad potomstwem. Mogą one wykonywać równie dobrze jak samica wszystkie obowiązki rodzicielskie, oczywiście poza karmieniem mlekiem. Zwykle jednak samce ssaków ograniczają się jedynie do obrony młodych przed drapieżnikami (np. u ryjokoczka *Elephantulus rufescens*, a spośród antylop u koziołka skalnego *Oreotragus oreotragus* i dikdika), natomiast zupełnie rzadko biorą udział w ich karmieniu (bóbr *Castor* sp., jeden z gatunków nietoperza z grupy wampirów *Vampyrum spectrum*, psowate, mangusta karłowata *Helogale parvula* i titi *Callicebus cupreus*). U siamanga *Symphalangus syndactylus*, marmozety lwiej *Leontideus rosalia* i tamarin *Saguinus* sp. samce noszą młode. Inne obowiązki to pielęgnacja, zabawa i poszukiwanie zagubionych młodych. Tam, gdzie samiec angażuje się w opiekę, mioty są większe niż u pokrewnych gatunków, u których młode wychowuje wyłącznie samica (POOLE 1985).

Po usamodzielnieniu się młode osobniki wykazują silną tendencję do dyspersji (rozpraszania się), co oznacza przystępowanie do rozrodu na innych obszarach niż rodzice. Jedna z płci wykazuje na ogół znacznie silniejszą dyspersję (u ptaków są to samice, a u ssaków samce), a druga silniejszą filopatrię, to znaczy skłonność do pozostawiania na tym samym obszarze co rodzice. Zmniejsza to ryzyko chowu wsobnego i jego negatywnych konsekwencji. Innym efektem, natomiast jest częste pokrewieństwo samic ssaków i samców ptaków występujących na tym samym obszarze, umożliwiające współpracę, obniżające agresję i konkurencję ze względu na dobór krewniaczy. Bardziej mobilne samce ssaków też czasem trzymają się razem, tworząc koalicje braci i kuzynów. Pomagając sobie nawzajem w zdobywaniu i obronie samic, zyskują przewagę nad pojedynczymi bądź mniej licznymi grupami obcych samców (PACKER i PUSEY 1982).

KLASYFIKACJA SYSTEMÓW ROZRODCZYCH

Główne kryteria stosowane przy próbach klasyfikowania systemów rozrodczych dotyczą liczby partnerów, z którymi samiec lub samica kojarzy się w ciągu jednego sezonu rozrodczego, czasu trwania pary i udziału samicy i/lub samca w opiece nad potomstwem.

MONOGAMIA

Występuje u większości ptaków i nielicznych ssaków. Związany z tym systemem udział obojga rodziców w opiece nad potomstwem jest u części gatunków bardzo podobny (np. gołębie *Columbiformes*), u innych zaś ma miejsce wyraźny rozdział obowiązków (np. gęsi *Anser sp.*, *Branta sp.*, *Chen sp.*, łabędzie *Cygnus sp.*).

U ptaków monogamia rozwijała się w trzech kierunkach (PERRINS i BIRKHEAD 1983).

1. Monogamia występuje u gatunków, u których opieka rodzicielska samca jest decydująca dla sukcesu reprodukcyjnego samicy (np. u gniazdowników, gdzie wychowanie piskląt wiąże się z dużymi nakładami). Włączenie się samca w tę opiekę istotnie zwiększa sukces lęgowy pary. Udział samca jest jednak konieczny tylko w dwóch przypadkach:

(a) Gdy niezbędna jest ciągła obecność jednego ptaka przy gnieździe i obrona gniazda.

Na przykład u mew *Laridae* pozostawione bez opieki jaja i pisklęta padają łupem sąsiadów z kolonii. Stąd też u mew właśnie, przy niedoborze samców w populacji dość często są spotykane pary samicze. Udział samca jest konieczny także u tych gatunków, gdzie żerowanie jest czasochłonne i ma miejsce z dala od gniazda. Musiałoby być ono opuszczane na długie okresy czasu i tym samym narażone na zagarnięcie przez konkurentów bądź splądrowanie przez drapieżniki. Sytuacja taka dotyczy między innymi ptaków morskich i drapieżnych.

(b) U gatunków ze zniesieniami jednojajowymi (np. ptaki morskie i sępy *Gypaetinae*). Tu bez pomocy samca sukces lęgowy byłby zerowy, bowiem oba ptaki kooperując ze sobą są w stanie wychować tylko 1 pisklę.

2. Monogamia występuje też u tych gatunków terytorialnych, u których skojarzenie się z wolnym samcem (posiadającym terytorium) jest dla samicy zawsze korzystniejsze, dzięki udziałowi samca w opiece nad lęgiem, niż skojarzenie się z samcem już sparowanym. Warunkiem jednak są niewielkie różnice w jakości terytoriów, jakimi dysponują poszczególne samce. Gdy różnice są istotne, wówczas dominujące samce obejmują dużo lepsze terytoria i samicy może się opłacać status samicy II rzędu pozbawionej opieki samca. W takiej sytuacji obserwuje się tendencję do poligynii fakultatywnej.

3. Monogamia ma również miejsce u gatunków nieterytorialnych, gdy samce osiągają najwyższy sukces reprodukcyjny broniąc tylko jednej samicy. Tak jest na przykład u większości kaczek *Anatinae*, gdzie zasoby (terytorium, żerowiska)

na ogół nie nadają się do obrony, a proporcje płci przesunięte są na korzyść samców. Samice kaczek samodzielnie wysiadują jaja i wodzą pisklęta. Przypływająca to zwiększona śmiertelnością w tym okresie. Zdecydowana przewaga samców w populacji prowadzi do zaostrzenia konkurencji o samice, wymusza łącznie się w pary już na kilka miesięcy przed okresem lęgowym i długotrwałe strzeżenie samicy przed innymi samcami, aż do złożenia przez nią jaj (MC KINNEY 1986).

U ssaków monogamia przybiera różne formy, które można podzielić na trzy kategorie (POOLE 1985).

1. Samica i samiec tworzą stałą lub okresową parę. Oba osobniki bronią wspólnego terytorium, a młode szybko opuszczają areał zajmowany przez rodziców (kociołek skalny, lis *Vulpes vulpes*, piesiec *Alopex lagopus*).

2. W rezultacie opóźnionego opuszczania terytorium rodziców przez młode osobniki powstają 2–3 pokoleniowe grupy rodzinne. Młode zwierzęta często włączają się do pomocy w opiece nad kolejnym miotem, w utrzymywaniu porządku, budowie nor, zdobywaniu pożywienia (bóbr, część psowatych, np. szakal złocisty *Canis aureus* i kojot *C. latrans*, kapucynka titi, gibbon *Hylobates* sp.).

3. Grupy składające się z wielu samców i samic, przy czym tylko dominująca para bierze udział w rozmnażaniu. U reszty zwierząt o niższej randze socjalnej udział w rozrodzie jest blokowany na drodze behawioralnej lub psychosomatycznej (feromony). Angażują się one w różnorodną pomoc świadczoną na rzecz grupy (wilk *Canis lupus*, likaon *Lycan pictus*, niektóre marmozety *Callithrix* sp., mangusta karłowata). Najbardziej zaawansowaną strukturę socjalną łącznie z podziałem na kasty, to jest grupy osobników jednej płci zróżnicowane morfologicznie, fizjologicznie oraz pod względem funkcji pełnionych w społeczności mają golce *Heterocephalus glaber*.

Brane są pod uwagę dwie hipotezy interpretujące utrzymywanie się systemu monogamicznego. Pierwsza, o której już wspomniano mówi, że występuje ona tam, gdzie opieka samca może istotnie podnieść sukces reprodukcyjny samicy. Hipoteza alternatywna zakłada, że samce mimo wszystko zyskiwałyby na poliginii, a monogamia jest wymuszana przez samice. Mogą to robić na różne sposoby, na przykład uniemożliwiając przyłączenie się innym samicom, poprzez przepędzanie ich z terytorium samca, psychofizjologiczną blokadę rozrodu samic podporządkowanych, niszczenie ich lęgów i uśmiercanie miotów (ALCOCK 1989, STEMPNIEWICZ 1994).

System monogamiczny przybiera różne formy w związku z występowaniem lub brakiem zachowań terytorialnych i zaangażowaniem się samca w opiekę nad potomstwem.

MONOGAMIA TERYTORIALNA

Bronione jest terytorium, które obejmować może zarówno żerowisko (wiele ptaków wróblowatych, psowate) albo tylko bezpośrednie sąsiedztwo gniazda/nory (gęsi, ptaki morskie). U większości gatunków samiec ma bardzo istotny udział w opiece nad potomstwem. Tak jest u wielu ptaków wróblowatych, drapieżnych, sów *Strigiformes*, łabędzi, gęsi, ptaków morskich (na przykład rurkonose *Procellariiformes*, alki *Alcidae*) oraz u gryzoni (nornik preriowy *Microtus ochroga-*

ster, myszak *Peromyscus polionotus*, suwak *Meriones unguiculatus*), nietoperza wampira, szakala czaprakowego *Canis mesomelas*, koziołka skalnego, wilka, lisa, gibbonów, małp płaksowatych (kapucynek): saki *Pithecia* sp. i titi. Mniej liczne są przykłady, kiedy samiec broni terytorium samicy ale nie włącza się w opiekę nad potomstwem. Sytuacja taka ma miejsce na przykład u wielu norników *Microtidae*, antylop dikdik, indrisów *Indri indri* i galago *Galago* sp. (PERRINS i BIRKHEAD 1983, POOLE 1985, RUBENSTEIN i WRANGHAM 1986, CLUTTON-BROCK 1991).

MONOGAMIA ZE STRZEŻENIEM SAMICY

Nie biorąc udziału w opiece nad lęgiem, samce kaczek strzegą jednej samicy przed innymi samcami (MC KINNEY 1986).

POLIGAMIA

Ostra konkurencja o partnera płciowego powoduje, że część samców lub samic kojarzy się z więcej niż jednym partnerem w ciągu sezonu, część zdobywa pojedynczego partnera (monogamia wymuszona), a pozostałe (dotyczy to samców) w ogóle nie uczestniczą w rozrodzie.

POLIGYNIA

Niektóre samce kontrolują dostęp do wielu samic. Samiec może łatwiej zmonopolizować kilka samic, gdy jego udział w opiece nad potomstwem nie jest niezbędny oraz gdy samice występują w stałych miejscach, na których można je spotkać, na małych arealach lub w małych stabilnych grupach. I odwrotnie, gdy samice występują pojedynczo, na dużych arealach, w dużych i/lub niestabilnych grupach, albo w bardzo wysokim zagęszczeniu, obrona kilku samic jednocześnie jest dla samca niemożliwa lub nieopłacalna. W takich przypadkach obserwuje się tendencję do monogamii lub poligynii sekwencyjnej (CLUTTON-BROCK 1987).

Wszędzie tam, gdzie wiele samców ubiega się równocześnie o kilka receptywnych (gotowych do rozrodu) samic, decydujące znaczenie ma struktura hierarchiczna wśród samców. Dominująca pozycja samca daje mu co prawda pierwszeństwo w dostępie do samicy, nie gwarantuje jednak, że pierwszeństwa tego będą przestrzegać pozostałe samce. Często nierealne jest stałe towarzyszenie samicom i dominant ogranicza się do strzeżenia samic będących w szczytowym okresie płodności. Osiąga tą drogą wyższy sukces rozrodczy (wyższy procent ojcostwa), niż próbując upilnować wszystkie samice w ciągu całej rui. Zachowanie takie zaobserwowano między innymi u myszy *Apodemus* sp., świń *Sus* sp., dzikich owiec *Ovis* sp., kotów domowych *Felis catus*, wilków, bawołów afrykańskich *Syncerus caffer*, słoni afrykańskich *Loxodonta africana*, makaków *Macaca* sp. i pawianów *Papio* sp.) (DEWSBURY 1984, POOLE 1985, ALCOCK 1989).

U słonia afrykańskiego młode samce opuszczają stado matki i ciotek i tworzą grupy samcze składające się z kilka osobników. Poszczególne samce z dużego obszaru obejmującego wiele różnych grup rozpoznają się i są zhierarchizowane.

Od czasu do czasu pojedyncze samce wchodzą w szczególny okres silnego podniecenia i agresji („must”), opuszczają własną grupę i poszukują samic w rui. O samice konkurują tylko samce z różnych obszarów, niewykluczone bowiem, że te z jednego obszaru są spokrewnione. Samice w rui wydają bardzo charakterystyczny, niski głos o bardzo dalekim zasięgu (podobnymi tonami posługują się w komunikacji dalekodystansowej walenie *Cetacea*, żyjące w rozległym środowisku morskim). Ściąga on z dużego obszaru samce, które kolejno kojarzą się z samicą, o ile nie jest akurat strzeżona przez silniejszego samca. W rezultacie, w drogach rodnych samicy znajduje się równocześnie wiele porcji plemników różnych samców. Najżywotniejsze spośród nich, pochodzące z inseminacji bezpośrednio poprzedzającej owulację, mają największe szanse na zapłodnienie komórki jajowej.

Wielokrotne, ponawiane w krótkich odstępach czasu kontakty płciowe samicy w rui z różnymi samcami są także charakterystyczne dla promiskuitycznych szympanów *Pan sp.*, i makaków. Ich rezultat końcowy, to jest zapłodnienie, sprowadza się do konkurencji spermy różnych samców.

U słonia indyjskiego *Elaphus maximus* samce żyją pojedynczo, czasem tylko do dorosłego dołącza młodziak. Samice przebywają w grupach na znacznie większym areale. Gdy stado z samicą w rui przechodzi przez areale samców dołączają one do stada, konkurują ze sobą i samiec dominujący kojarzy się z samicą (POOLE 1985).

Poligynia terytorialna (z obroną zasobów)

Samice nie żyją w permanentnych grupach. Są jednak rozmieszczone skupiskowo w związku na przykład z rozmieszczeniem pokarmu i miejsc rozrodu. Zasoby te są bronione przez niektóre (lepsze) samce. Taka sytuacja jest bardziej prawdopodobna na obszarach zróżnicowanych (siedliska mozaikowate). W zależności od liczby samców, utrzymywanych przez nie terytoriów i czasowego rozkładu kojarzenia się z samicami wyróżnia się kilka typów poligynii terytorialnej (ALCOCK 1989, KREBS i DAVIES 1991).

A. Poligynia symultaniczna — samiec równocześnie kojarzy się z wieloma samicami.

Gdy w grupie znajduje się jeden aktywny płciowo samiec (poligynia jednosamcza), na ogół utrzymuje on jedno terytorium (poligynia jednoterytorialna). Miodowód *Indicator xanthonotus* odżywia się woskiem pszczoł olbrzymich. Ptaki te są odporne na silny jad pszczoł i spokojnie żerują na wielkich grzebieniach wosku zwisających z gałęzi. Pojedynczy grzebień wystarcza na długo dla kilku ptaków. Samce kontrolują dostęp do tych grzebieni, pozwalając żerować kilku samicom, z którymi się kojarzą. Inne przykłady poligynii symultanicznej to epoletnik *Agelaius phoeniceus*, niektóre wikłacze *Ploceidae*, gereza *Colobus guereza*, langury *Presbitis entellus*, piesek preriowy *Cynomys ludovicianus*, świstaki *Marmota sp.* (POOLE 1985, KREBS i DAVIES 1991).

U świstaka żółtobruchego *Marmota flaviventris* spokrewnione samice żyją w grupach w pobliżu miejsca urodzenia, co jest zjawiskiem powszechnym wśród ssaków. Samce wyszukują i obejmują różnej wielkości grupy samic łącznie z terytorium. Część samców zdobywa tylko jedną samicę (monogamia wymuszona), część nie zdobywa samicy w ogóle. Stwierdzono, że wraz z wielkością grupy

samic rośnie sukces rozrodczy samców (liczba młodych przypadających na jednego samca na sezon), a maleje sukces rozrodczy samic. Samice monogamiiczne osiągają wyższy sukces.

Utrzymywanie się poligynii u tego gatunku można tłumaczyć dwojako. Im większa grupa zwierząt, tym niższa jest w niej śmiertelność samic, a zatem tym wyższy per saldo ich łączny sukces reprodukcyjny w ciągu całego życia. Ponadto, mimo że monogamia jest korzystniejsza dla samic, to jednak młodsze samice przyłączają się do pary ze względu na antydrapieżniczy efekt grupy. Dla samca jest to korzystne, a dla starszych samic przepędzenie ich jest zbyt kosztowne i nieopłacalne (ALCOCK 1989).

U piesków preriowych, góralców *Procavia* sp. i świstaków samiec broni grupę samic i młode przez cały rok, ale zapewnia sobie dzięki temu niemal wyłączne ojcostwo potomstwa (POOLE 1985).

W wyjątkowych przypadkach samiec może utrzymywać więcej niż jedno terytorium, zwykle odległe od siebie. Poligynia wieloterytorialna, została opisana u muchołówki żałobnej *Ficedula hypoleuca* (ALATALO i współaut. 1984).

Gdy w grupie znajduje się więcej niż jeden aktywny płciowo samiec, mówi się o poligynii wielosamczej. Blisko spokrewnione samce (bracia, kuzyni) tworzą koalicje dające im przewagę w zdobywaniu i obronie samic nad pojedynczymi lub słabszymi liczebnie obcymi samcami (lew *Panthera leo*, gereza ruda *Colobus badius*, szympanś *Pan troglodytes*) (PACKER i PUSEY 1982, ALCOCK 1989).

B. Poligynia sekwencyjna — ma miejsce wówczas, gdy samiec kojarzy się kolejno z różnymi samicami. Samce obejmują terytoria, na których znajdują się jakieś atrakcyjne dla samic zasoby (np. woda, wysokiej jakości pokarm, miejsca zacienione), leżące na trasie wędrówek samic (antylopy topi *Damaliscus lunatus*, zebra Greviego *Equus grevii*) (KREBS i DAVIES 1991).

U topi, zależnie od zagęszczenia i zasobności pokarmowej siedliska, funkcjonują systemy mieszane. Część samców obejmuje atrakcyjne dla samic terytoria i tam kojarzy się z nimi. Samce z uboższych, odkrytych terenów odbywają zespołowe toki na tradycyjnych terenach. Toczą walki o centralne terytoria, nie mające znaczenia troficznego, jednak najliczniej odwiedzane przez samice. U antylopy impala *Aepyceros melampus* samce konkurują o terytoria z atrakcyjnym pokarmem, którego jakość i ilość określa liczbę i czas pobytu samic, a tym samym liczbę okazji do kojarzenia się. Podobnie jest u wigonia *Vicugna vicugna* (POOLE 1985). Poligynię sekwencyjną opisano także u słonki *Scolopax rusticola*, kobów *Kobus vardinii*, i *K. elyptiprimnus*, nosorożca białego *Ceratotherium simum* i zebry Grevy'ego (ALCOCK 1989).

Poligynia haremowa (z obroną samic)

U niektórych gatunków (zwłaszcza ssaków) samice żyją w permanentnych lub okresowych grupach, co ma znaczenie antydrapieżnicze, jest wywołane skupiskowym rozmieszczeniem pokarmu lub miejsc rozrodu, bądź też w grę wchodzi zespołowe polowanie i obrona łupu. Samiec obejmuje grupę samic i stara się uniemożliwić dostęp do nich rywalom. Obrona terytorium (jeśli występuje) ma tutaj znaczenie wtórne i wynika z obrony samic. Poligynia haremowa jest stosunkowo rzadka wśród ptaków i występuje na przykład u kuraków (bażanty *Phasianus* sp. i *Chrysolophus* sp., kur bankiwa *Gallus gallus*).

Znacznie częściej spotykane haremy u ssaków podzielić można na sezonowe (obejmujące tylko okres rui samic) i stałe (POOLE 1985).

1. Haremy sezonowe (krótkookresowe) są spotykane u gatunków, u których ruja samic jest zsynchronizowana. Sukces samca zależy od liczby samic w haremie, jaką jest w stanie zgromadzić i obronić, a liczba samic z kolei od jego doświadczenia, kondycji i stanu zapasów energetycznych (w tym okresie samce wielu gatunków w ogóle nie żerują).

Haremy okresowe można podzielić na dwa typy. Pierwszy typ to haremy okresowe związane ze stałym miejscem, którym zwykle jest tradycyjne miejsce skupiania się samic wydających na świat potomstwo, gotowych zaraz potem do kojarzenia się. Samce wykorzystują ten fakt i konkurują o grupy samic. Klasyycznym przykładem są liczne płetwonogie, np. uchatka grzywiasta *Eumetopias jubatus* i niektóre nietoperze, na przykład *Pteronotus parnelli*, *Mormoops megalophylla* (POOLE 1985).

U samców słoni morskich *Mirounga angustirostris* i *M. leonina* w związku ze skrajnym ograniczeniem czasowym (ruja samic silnie zsynchronizowana) oraz bardzo wysokim zagęszczeniem zwierząt i ostrą konkurencją o samice, koszt posiadania haremu jest ogromny. Składa się nań w dużym stopniu bardzo energochłonna lokomocja zwierząt na lądzie. Praktycznie tylko przez jeden sezon (maksymalnie dwa) samiec jest w stanie utrzymać harem, potem dość szybko zdycha. Przygnębiający widok tegorocznych focząt tratowanych przez olbrzymiego samca podczas obrony haremu jest bez znaczenia dla jego interesów. Nie on jest ich ojcem i nie jego geny noszą. Spłodził je rok temu inny samiec (CLUTTON-BROCK 1987).

Drugim typem haremów okresowych są haremy mobilne, spotykane najczęściej u kopytnych (np. jeleni europejski *Cervus elaphus*, owca kanadyjska *Ovis canadensis*, dzikie kozy *Capra hircus*), gdzie samice skupiają się wokół samca, a cała grupa może się dość dowolnie przemieszczać (POOLE 1985).

2. Haremy permanentne są spotykane wówczas, gdy ruja u różnych samic rozciągnięta jest w czasie, zatem opłaca się stałe im towarzyszenie i obrona. Gdy w grupie znajduje się tylko jeden aktywny seksualnie samiec, choć mogą być tam samce podporządkowane, to jest to poligynia haremowa jednosamcza. System ten występuje między innymi u niektórych nietoperzy (*Saccopteryx bilineata*, *Phyllostomus discolor*), wigonia, dziedziałego konia *Equus caballus*, zebry Burchella *Equus burchelli*, orki *Orcinus orca*, białuchy *Delphinapterus leucas*, langurów, pawiana płaszczowego *Papio hamadryas* i dżelady *Theropithecus gelada*, goryli *Gorilla* sp. (POOLE 1985).

U nietoperza z grupy liścionosów *Phyllostomus hastatus*, zamieszkującego tropikalne rejony Ameryki Południowej, samice żyją w grupach (nawet do 100 osobników), wspólnie żerują i dzielą się pokarmem. Wspólnie też wykorzystują kryjówki, w których odpoczywają w ciasnej grupie. Samce konkurują ze sobą o kontrolę nad taką grupą. Właściciel haremu zapewnia sobie ojcostwo 60–80% potomstwa samic z tej grupy i dochowuje się do 50 młodych w ciągu sezonu (ALCOCK 1989).

U różnych gatunków płetwonogich samce utrzymują haremy różnej wielkości, przede wszystkim w związku z rozległością siedliska rozrodczego. U gatunków rozradzających się w rozproszeniu na polach lodowych (foka obrączkowana

Pusa hispida, foka brodata *Erignathus barbatus*) haremy są małe lub wręcz są strzeżone pojedyncze samice. U gatunków rozradzających się na brzegu, w tradycyjnych, niewielkich miejscach, samce są w stanie upilnować znacznie większe grupy samic (uchatki *Otaridae*, słoń morski) (POOLE 1985).

Gdy w obrębie stada kilka samców broni po kilka receptywnych samic, to jest to wielosamecza poligynia haremowa. Przykłady znaleźć można wśród pawianów *Papio anubis* i bawołów afrykańskich (POOLE 1985, KREBS i DAVIES 1991).

Poligynia tokowiskowa

System ten występuje u mniej niż 0,2% gatunków ssaków i poniżej 0,5% gatunków ptaków. Polega zwykle na grupowych popisach samców (wizualnych i wokalnych) na tradycyjnych tokowiskach. Samce nie mogą kontrolować dostępu do samic ani bezpośrednio, ani pośrednio, są one bowiem rozproszone na bardzo dużym obszarze. Samce konkurują ze sobą na tokowiskach o wysoką pozycję socjalną i tym samym o centralne miejsce tokowania (symboliczne terytoria bez wartości dla samic) gwarantujące dominantom wybór przez większość samic. Samce pozostają na tokowiskach bardzo długo (tygodnie, a nawet miesiące), a samice jedynie kilka minut-godzin. Samice wizytują tokowisko pojedynczo, ale w ciągu długiego okresu, wybierają najlepsze samce, kopulują (często wystarcza pojedyncza kopulacja) i znikają.

Poligynia tokowiskowa jest szczególnym przypadkiem poligynii sekwencyjnej. Wyróżnia się tym, że obiektem konkurencji samców są wspomniane miniterytoria, służące popisom zwracającym uwagę samic. Ponadto, w tym systemie samiec nie wyszukuje receptywnych samic, ale to one odwiedzają kolejno samca na tokowisku.

Opieka rodzicielska u gatunków kojarzących się według tego systemu spada wyłącznie na samice. Skrajny dymorfizm wyklucza udział samca w opiece nad potomstwem: trzeciorzędowe cechy płciowe samca mogłyby przyczynić się do wzrostu śmiertelności lęgów/miotów. Poligynia tokowiskowa jest bardziej prawdopodobna u zagniazdowników (młode wymagają mniej opieki i samica może podołać sama ich wychowaniu), albo też ma miejsce w bardzo bogatych siedliskach (np. u gorzyków *Pipridae*) lub też u gatunków nie wychowujących swego potomstwa (pasożyty lęgowe). W tym systemie bardzo mały procent samców zapładnia bardzo duży procent samic (ALCOCK 1989).

Tendencja do grupowania się samców na tokowiskach może przynosić korzyści antydrapieżnicze dla obu płci, wzmacniać efekt popisów i przyciągać samice w jedno miejsce. Czasem jest to rezultat ograniczonej liczby odpowiednich miejsc. Samce grupują się w miejscach, gdzie prawdopodobieństwo pojawienia się samic jest największe, a samice preferują skupiska samców, bo łatwiej wybierać. Przykłady najłatwiej znaleźć wśród ptaków (około 35 gatunków, w tym 3 siewkowce, np. batalion *Philomachus pugnax*, 6 gatunków kuraków, 4 gatunki kolibrów *Trochilidae*, 2 gatunki bławatników *Cotinga* sp., drop *Otis tarda*, 8 gatunków manakinów *Manacus* sp. i *Chiroxiphia* sp., skalikurek gujański *Rupicola rupicola*) (MOCK 1983, ALCOCK 1989, KREBS i DAVIES 1991).

Wśród ssaków poligynia tokowiskowa jest spotykana sporadycznie. Fakultatywnie występuje u antylop, u których samice przemieszczają się na bogatych i zróżnicowanych siedliskach w wielkich stadach, niemożliwych do ustrzeżenia

przez samca przed rywalami (topi, koby: *Kobus elypsiprimnus*, *K. vardini*, *K. lechwe*, *Adenota kob*).

U afrykańskiego nietoperza, rudawki młotkogłowej *Hypsignathus monstrosus* występuje silny dymorfizm płciowy, przejawiający się przerostem krtani, nosa, warg i policzków u samców. Nadaje im to osobliwy wygląd i ma związek z popisami wokalnymi („śpiewy”). Wieczorem wzdłuż brzegów rzeki samce okupują tradycyjne miejsca toków. Bronią małych terytoriów (około 10 m średnicy) odwiedzanych przez samice, które wybierają najatrakcyjniejsze samce (6% samców na 1 tokowisku odbywa 80% kopulacji). System przypominający poli-gynię tokowiskową ma miejsce również u morsa *Odoboenus rosmarus* (POOLE 1985, KREBS i DAVIES 1987)

Poligynia — wyścigi do samic

W systemie tym samce nie angażują się ani w obronę terytoriów, ani samic. Ścigają się, by spotkać możliwie najwięcej receptywnych samic w ciągu sezonu rozrodczego. Zasadnicze znaczenie ma efektywność w lokalizowaniu samic.

Najczęstszy i zarazem najprymitywniejszy system spotykany u pojedynczo żyjących ssaków polega na ściąganiu wielu samców z rozległego nawet obszaru do samicy w rui, w odpowiedzi na wysyłane przez nią silne sygnały chemiczne i/lub akustyczne. Samce te konkurują ze sobą o dostęp do samicy i wygrywa samiec dominujący spośród obecnych. Towarzyszy on samicy przez jakiś czas i strzeże ją przed innymi samcami. Istotną rolę odgrywają tu wielkość arealów samic oraz doświadczenie i zdolności lokomotoryczne samców (niedźwiedź polarny *Ursus maritimus*, łoś *Alces alces*, suseł lamparci *Spermophilus tridecemlineatus*, orangutan *Pongo pygmaeus*). Koalicje samców (zwykle blisko spokrewnionych, np. u geparda *Acinonyx jubatus*) zwiększają ich szanse w wykrywaniu samic i konfliktach z innymi samcami (POOLE 1985, ALCOCK 1989).

Poligynia mieszana

U tworzących wielkie stada, migrujących kopytnych (gnu *Connochaetes* sp., renifer *Rangifer tarandus*) są spotykane różne, zmienne typy poligynii (okresowa obrona pojedynczych samic, haremów, terytoriów), uwarunkowane aktualną sytuacją pokarmową, topografią terenu i innymi (CLUTTON-BROCK 1987).

POLIANDRIA

Samica kojarzy się z więcej niż jednym samcem w ciągu sezonu. Jest to system najrzadziej spotykany, ponieważ jeden samiec dostarcza dość spermy do zapłodnienia wszystkich jaj samicy, nawet gdy ma miejsce tylko jedna kopulacja (np. niektóre kuraki). Samica kojarząc się z kilkoma samcami na ogół nie zwiększa swego sukcesu rozrodczego, odwrotnie niż samiec. Wyjątek stanowią te gatunki, u których samce angażują się w opiekę rodzicielską. W takim przypadku samica może zyskać, obdarzając kilka samców kolejnymi lęgami. Poliandria zwykle jest niekorzystna dla samców (ALCOCK 1989).

U ptaków poliandria jest spotykana głównie wśród chruścieli (*Rallidae*) i siewkowatych (*Charadriiformes*) z siedlisk podmokłych, bogatych w pokarm, zapewniających łatwe i szybkie gromadzenie energii przez samice produkujące jaja w dużej liczbie i w krótkim czasie.

Poliandria symultaniczna

Samica kojarzy się równocześnie z więcej niż jednym samcem. Samce przebywają na wspólnym terytorium (poliandria jednoterytorialna). Taka sytuacja ma miejsce na przykład u myszołowa galapagoskiego *Buteo galapagoensis*, kokoszki tasmańskiej *Tribonyx mortierii*, a spośród ssaków u tamariny murzynki *Saguinus tamarin* i likaona. Gdy poszczególne samce posiadają odrębne terytoria, ale w granicach dużego terytorium samicy, to wówczas jest to poliandria wieloterytorialna (długoszon *Jacana* sp., kuliczek plamisty) (ORING 1985).

Poliandria sekwencyjna

Samica kojarzy się kolejno z kilkoma samcami, często powierzając ich opiece jaja składane w krótkich odstępach czasu. Najprostszym przykładem jest poliandria z uzupełnieniem spermy. Samice niektórych jaszczurek *Anolis* sp. kojarzą się podczas wydłużonego sezonu rozrodczego z różnymi samcami dla zapewnienia sobie dodatkowej spermy, potrzebnej dla zapłodnienia kolejnych porcji jaj. Samce nie opiekują się potomstwem (ALCOCK 1989).

Typowa poliandria pociąga za sobą w mniejszym lub większym stopniu odwrócenie ról płci. Samce, zwykle mniejsze i skromniej ubarwione (odwrócony dymorfizm płciowy) spełniają większość obowiązków rodzicielskich, podczas gdy samice konkurują o samce. Często jest to mieszanka poligynii samców (z tym, że opiekują się lęgiem) z poliandrią samic. Występuje u niektórych ryb (iglicznikowate *Syngnathidae*, ciernikowate *Gasterosteidae*) i ptaków (długoszon, kuliczek plamisty, płatkonogi *Phalaropidae*, mornel *Eudromias morinellus*).

Samice kuliczka plamistego są większe (o 25%), bardziej jaskrawo ubarwione i bardziej agresywne od samców. Pojawiają się wcześniej na lęgowskach i konkurują o terytoria, na które zwabiają kolejne samce. W zalotach one są stroną aktywną. Samce utrzymują małe terytoria w obrębie terytorium samicy. Każdy z nich opiekuje się lęgiem. Samice są w stanie wyprodukować do 5 lęgów w ciągu 40 dni, składając 20 jaj o masie czterokrotnie większej od masy ich ciała. Problemem jest tylko zdobycie wystarczającej liczby samców. Czasem ostatnim lęgiem zajmuje się samica.

U długoszona samice są również większe (o około 75%) od samców, też agresywne i utrzymują po kilka samców z małymi terytoriami na swoim dużym terytorium. Samce opiekują się lęgami. Samice nawet czasem niszczą zniesienia sąsiadek znajdujące się pod opieką samców i tą drogą odbierają im partnerów (ORING 1985).

POLIGAMIA — SYSTEMY MIESZANE

Jedną z odmian promiskuityzmu jest prostytutcja polegająca na tym, że samice kojarzą się z różnymi samcami w zamian za dostęp do zasobów, jakie samce kontrolują i mogą oferować tylko swym partnerkom seksualnym. U wielu gatunków kolibrów samce kontrolują rewiry z kwiatami z nektarem, a samice dla nektaru kojarzą się z różnymi samcami (ALCOCK 1989).

U nandu *Rhea americana* występuje mieszanka poligynii z poliandrią sekwencyjną. Samce konkurują o grupy od dwóch do kilkunastu samic. Wygrywający samiec zdobywa harem i kojarzy się ze wszystkimi samicami, które składają jaja do wspólnego gniazda (przeciętnie 28, maksymalnie 62 jaja).

Następnie samiec zajmuje się legiem (inkubacja, opieka nad pisklętami), a samice przechodzą do następnego samca (BRUNING 1974).

Nietypowy sposób kojarzenia występuje u hieny brunatnej *Hyaena brunnea*. Zwierzęta żyją zwykle w grupach składających się z wielu samic i samców, w których panują stosunki matriarchalne (u tego gatunku występuje dymorfizm w rozmiarach ciała na korzyść samic). Samice kojarzą się jednak z nomadycznymi samcami z zewnątrz (KREBS i DAVIES 1991).

ALTERNATYWNE STRATEGIE ROZRODCZE (ASR)

Systemy kojarzenia tradycyjnie były uważane za cechę gatunkową. Dokładniejsze badania pokazują jednak, że poszczególne osobniki mogą osiągać sukces reprodukcyjny stosując różne strategie (KREBS i DAVIES 1987, 1991). Alternatywnym strategiom lub taktynom rozrodczym (pojęcia te nie są rozróżniane w niniejszym artykule) sprzyja zróżnicowanie warunków środowiskowych i ekologicznych oraz polimorfizm samców. Przejawiać się on może w rozmiarach ciała (duże/małe), ubarwieniu (jaskrawe/szare) i zachowaniu (agresywne/łagodne). Może być uwarunkowany genetycznie lub nie (np. związany z wiekiem, warunkami pokarmowymi).

Alternatywne strategie rozrodcze utrzymują się w populacji przede wszystkim dlatego, że efektywność każdej z nich jest odwrotnie proporcjonalna do częstości jej stosowania. W zróżnicowanym, zmiennym środowisku raz jedna, raz inna strategia okazuje się bardziej skuteczna. Stąd ustala się stan równowagi dynamicznej (strategia ewolucyjnie stabilna, ang. ESS) (KREBS i DAVIES 1987, 1991).

Koszty i korzyści wynikające ze stosowania różnych ASR są bardzo trudno mieralne, bo zależą od znacznej liczby zmiennych (np. warunki środowiskowe, pokarm, różnice genetyczne, częstość stosowania każdej z ASR w populacji, presja drapieżnicza, pasożytnicza). Często jedna strategia daje wysoki sukces reprodukcyjny, ale pociąga za sobą znaczne koszty (wysokie nakłady na reprodukcję, duża śmiertelność powodowana przez drapieżniki i pasożyty). Inna strategia daje natomiast małe korzyści (niski sukces), ale i małym kosztem (KREBS i DAVIES 1987, 1991).

W siedliskach zróżnicowanych przestrzennie (mozaikowatość, plamistość) lub czasowo może efektywnie funkcjonować kilka ASR naraz, jedna skuteczniejsza w jednej, a inna w innej sytuacji. Za przykład może służyć poligynia fakultatywna. Gdy zasoby są rozmieszczone skupiskowo, niektóre (lepsz) samce są w stanie obronić terytoria bardziej atrakcyjne niż inne. Epoletnik zasiedla podmokłe, bogate, ale bardzo niejednorodne siedliska. Samce wcześniej pojawiają się na łęgowskich, konkurują o terytoria, a gdy pojawią się samice, niektóre samce kojarzą się nawet z dziesięcioma samicami, inne z jedną, a jeszcze inne wcale nie znajdują partnerki. Sztuczne wzbogacanie niektórych terytoriów pociągało za sobą wzrost częstości zachowań poligynicznych u samców (ORIAN 1969).

Muchołówka żałobna jest przykładem sytuacji, w której obie samice (pierwsza i druga) tracą na kojarzeniu się z samcem poligynicznym. Samiec oczywi-

ście zyskuje na bigynii utrzymując dwa odrębne, często odległe od siebie terytoria. Obie samice nie wiedzą o sobie wzajemnie (oszustwo samców) (ALATALO i współaut. 1984).

Inne przykłady poligynii fakultatywnej dotyczą między innymi takich gatunków ptaków jak trzciniak *Acrocephalus arundinaceus*, trzcinniczek *A. scirpaceus*, wodniczka *A. paludicola*, białorzytka *Oenanthe oenanthe*, świstunka *Phylloscopus sibilatrix*, pierwiosnek *P. collybita*, strzyżyk *Troglodytes troglodytes* (CATCH-POLE 1980, DYRCZ 1986, MØLLER 1986, WESOŁOWSKI 1987).

U wielu gatunków ptaków poligyniczne samce opiekują się tylko lęgiem pierwszej samicy, albo dzielą swą pomoc na 2–3 samice i opieka ta jest wtedy odpowiednio mniejsza (np. wróbel *Passer domesticus*). Badania wykazują, że sukces rozrodczy samic, które kojarzą się z samcami poligynicznymi może być równy jak w przypadku monogamii pod warunkiem, że mają one do dyspozycji terytorium odpowiednio wysokiej jakości. Często bardziej opłaca się być drugą samicą dobrego samca niż pierwszą partnerką samca z kiepskim terytorium.

Hipoteza „seksownego syna” (WEATHERHEAD i ROBERTSON 1979) tłumaczy, że samicom może się na długą metę opłacać rola samicy II rzędu, pozbawionej opieki samca, bowiem jej synowie dziedziczyć będą cechy zachowań poligynicznych po ojcu, zatem zapładniać będą w przyszłości więcej samic niż monogamiści, przyczyniając się do bardziej efektywnej propagacji genotypu matki. Jak na razie brak jednak danych podtrzymujących tę hipotezę (KREBS i DAVIES 1991).

Większość samców monogamicznych próbuje kojarzyć się z obcymi samicami, a kontradaptacją jest strzeżenie własnych samic. Te dwa typy zachowań stoją jednak w sprzeczności względem siebie. Czasem ryzyko nieupilnowania własnej samicy może się opłacać. Zapładniając dwa jaja po sąsiedzku, samiec z nawiązką rekompensuje pojedynczą zdradę małżeńską partnerki. Kontakty seksualne poza parą, łącznie z ekstremalną ich postacią, jaką są gwałty praktykowane przez samce kaczek, są również przykładem ASR (MC KINNEY 1986, BIRKHEAD 1988, STEMPNIWICZ 1989).

Nie ulega wątpliwości zysk płynący dla monogamicznego samca z udanego kontaktu pozamałżeńskiego, to znaczy prowadzącego do zapłodnienia, a nie wymagającego opieki nad potomstwem. Dla monogamicznych samic kontakt płciowy z „obcym” samcem też jest potencjalnie korzystny. Wyjątkowo „dobry” samiec jest nominalnie w parze tylko z jedną samicą. Pozostałym nie zostaje nic innego, jak pozyskiwać jego względy bez zobowiązań. W grę wchodzi szansa wyposażenia potomstwa w lepsze geny, niż nosi własny partner. Jakość samca z tej samej grupy czy z sąsiedztwa w kolonii może być oceniona przez samice na przykład po jego wyglądzie, zachowaniu czy wreszcie sukcesie reprodukcyjnym. Siłą rzeczy dotyczyć to może raczej gatunków długowiecznych. Kontakt z innym partnerem zwiększa też różnorodność genetyczną potomstwa samicy, a ponadto umożliwia jej sukces reprodukcyjny w sytuacji, gdy własny partner jest z różnych względów okresowo bądź permanentnie niezdolny do zapłodnienia (HATCH 1987).

Część samców o mniejszych rozmiarach, na przykład młodszych lub rozwijających się w gorszych warunkach pokarmowych jest bez szans w konkurencji o samice z dużymi samcami (walki, popisy). Zmuszone są stosować ASR, zwykle mniej skuteczną, ale zawsze bardziej korzystną niż całkowita rezygnacja z

rozrodu. U żab (np. *Rana catesbiana*) największe samce okupują najlepsze terytoria i głośno wabia samice, co jest strategią bardzo efektywną. Młodsze (mniejsze) samce nie są w stanie obronić terytoriów. Stają się satelitami dużych samców, siedzą cicho w pobliżu i napastują zwabione samice. Te samce, które wyrosną zmieniają taktykę.

Również u słonia morskiego młode (małe) samce są bez szans na obronę haremu. Przyłączają się do haremu wielkiego samca, stosując behawioralną mimikrę samiczą i próbują przy każdej okazji wykradać kopulacje. Gdy dorosną, zmieniają taktykę. Podobnie zachowują się niskie rangą, zwykle młode samce wielu gatunków haremowych (owce, jelenie, pawiany).

Samce mogą stosować różną taktykę zależnie od zachowania innych osobników. Samce rzekotki *Hyla cinerea* są niezróżnicowane morfologicznie, ale ich zachowanie godowe jest elastyczne, zależne od sytuacji. Zwykle jeden samiec głośno się odzywa, a pozostałe samce (satelici) milczą i napastują zwabione samice. Usunięcie samca śpiewającego zmusza jednego z satelitów do przejęcia tej roli. Odtwarzany z magnetofonu głos samca ucisza samce dotychczas śpiewające, które przyłączają się do satelitarnych (ALCOCK 1989).

Trwały dymorfizm w rozmiarach samców ma zwykle podstawę genetyczną lub troficzną (pokarmową). U łosia *Oncorhynchus kisutch* występuje genetycznie uwarunkowany dymorfizm samców. Samice wracają na tarło do strumieni w wieku 3 lat. Samce natomiast zjawiają się na tarlisku albo jako wielkie osobniki (po 3 roku życia) w szacie godowej z hakowatymi szczękami i silnymi zębami, albo też jako małe dwulatki, bez trzeciorzędowych cech płciowych, ubarwione kryptycznie. Te pierwsze walczą między sobą o dostęp do samic składających ikrę w dołkach. Te drugie nie walczą o samice, unikają agresji wielkich samców, podkradając się do dołków próbują zapładniać ikrę. U tych dwóch kategorii samców nakłady czasu i energii poświęcane na reprodukcję rozkładają się w ciągu ich życia zupełnie odmiennie. Małe samce mają niższe nakłady na wzrost rozmiarów ciała, żyją krócej i nie inwestują w trzeciorzędowe cechy płciowe i zachowanie godowe.

Podobnie jest u słonecznicy niebieskoskrzelej *Lepomis macrochirus*. Część samców dojrzewa w wieku 7 lat, broni terytoria, buduje gniazda, do których samice składają ikrę. Samce te opiekują się potem ikrą. Inne samce dojrzewają jako dwulatki: nie budują gniazd, podkradają się i wciskają między trące się pary, próbując zapładniać ikrę (mimikra samicza w wyglądzie i zachowaniu). Sukces reprodukcyjny tych 2 typów ASR zależy od proporcji ilościowych obu odmian samców w populacji (KREBS i DAVIES 1987).

Zmiana płci może być również traktowana jako alternatywna strategia rozrodcza. Zjawisko to jest spotykane u kilku grup ryb. Wyróżnia się jego dwa główne typy. Pierwszym jest hermafrodytyzm protogyniczny (zmiana płci z żeńskiej w męską). Gdy konkurencja o samice jest bardzo silna, tylko największe samce mają dostęp do samic. Opłaca się być samicą za młodu (małe rozmiary) bowiem bierze się udział w rozrodzie, a po dojrzeniu stać się samcem z szansą na efektywną reprodukcję. W rezultacie łączny, życiowy sukces jest wyższy niż sukces, który byłby odniesiony bez zmiany płci.

U ryb koralowych z grupy wargaczy *Thalassoma bifasciatum* usunięcie dużego, barwnego samca terytorialnego powoduje zmianę płci u największej, szarej

samicy z jego haremu (socjalna kontrola płci). Są też małe, szare samce zdeterminowane płciowo, które uprawiają mimikrę samiczą i złodziejstwo seksualne. Gdy urosną, stają się kolorowe i terytorialne.

Odwrotnością jest hermafrodytyzm protoandryczny (zmiana płci z męskiej w żeńską). Gdy konkurencja o dostęp do samic jest niewielka, to wielkość samców nie ma wpływu na ich sukces reprodukcyjny, bowiem nawet małe samce wytwarzają wystarczająco dużo plemników. Natomiast rozmiary ciała samic ryb zawsze mają wpływ na ilość produkowanej ikry. Korzystniej zatem być za młodu małym samcem, a po dorośnięciu dużą samicą. Tak jest w przypadku rybki ukwiałowej (amfipriona) *Amphiprion* sp., żyjącej w ścisłej symbiozie z ukwiałem, gdzie z trudem starcza miejsca dla dwóch ryb. Stąd monogamia, z wyższym sukcesem reprodukcyjnym u par, w których samica jest duża, a samiec mały (ALCOCK 1989, KREBS i DAVIES 1991).

UWAGI KOŃCOWE

Systemy rozrodcze są zjawiskiem występującym na poziomie osobniczym, a nie gatunkowym. Strategię rozrodczą określić można jako złożony zespół zachowań dostosowywanych do aktualnego układu warunków ekologicznych, maksymalizujących sukces reprodukcyjny poszczególnych osobników. O tym, że u danego gatunku lub większej grupy taksonomicznej przeważa określony system kojarzenia, decydują jedynie pewne zaszczości ewolucyjne, przejawiające się na przykład w biologii rozrodu (patrz specyfika rozrodu ptaków i ssaków) i zajmowanie przez te gatunki zbliżonych siedlisk. Warunki ekologiczne mają bowiem zasadniczy wpływ na zachowanie rozrodcze, choć można mówić o grupach bardziej konserwatywnych i bardziej plastycznych pod tym względem. Zmiana zagęszczenia, dostępnej bazy pokarmowej, sposobu rozmieszczenia zasobów w czasie i przestrzeni pociąga za sobą na ogół zmiany w zachowaniu zwierząt. Takie są między innymi pośrednie efekty nasilającej się antropopresji w ekosystemach naturalnych.

Każdy samiec z racji podstawowych, wynikających z zasady Batemana, jest poligyniczny. Z tego punktu widzenia samiec monogamiczny jest ułomnym poligynistą, któremu z różnych względów nie udało się zdobyć więcej samic niż jedną. Nawet wówczas nie przepuszcza okazji do ryzykownych kontaktów „pozamałżeńskich”. Świadczy o tym znaczący odsetek potomstwa płodzonego przez sąsiadów. Samica natomiast zyskuje najbardziej na poliandrii, gdy kilka samców opiekuje się jej potomstwem. System ten jest jednak bardzo rzadki, bowiem niezwykle trudno jest „nakłonić” samce do zachowań „wbrew ich naturze”. W tej sytuacji monogamia wymuszona jest dla samic zupełnie satysfakcjonująca.

Gatunki praktykujące strategie rozrodcze, takie jak na przykład poligynia tokowiskowa lub poliandria z odwróconą rolą płci, z którymi jest związany silny dymorfizm płciowy, przejawiający się w morfologii i zachowaniu, są z tej racji znacznie mniej plastyczne i niejako skazane na ten sam system (ślepa uliczka doboru płciowego).

Klasyfikacja zjawisk przyrodniczych jest zawsze zabiegiem arbitralnym, tym bardziej gdy dotyczy zjawisk tak szczególnych, jak zachowanie. Bez trudu

można podać wiele przykładów pokazujących, jak niepewne i sztuczne są kryteria klasyfikacji systemów rozrodczych. Samce miodowoda indyjskiego i kolibrów broniące określonych zasobów (grzebieni woskowych lub skupisk kwiatów nektarodajnych) i pozwalające korzystać z nich samicom, z którymi się kojarzą, zachowują się bardzo podobnie, jednak klasyfikowane są do różnych systemów. Ten pierwszy do poligynii z obroną zasobów, ten drugi do prostytucji będącej mieszaniną poligynii i poliandrii. Różni te dwa przypadki zachowanie samic, które bądź pozostają w jednej grupie i kojarzą się z jednym samcem, bądź kolejno zmieniają partnerów.

Również granica między poligynią terytorialną a haremową często bywa płynna. Wynika to z faktu, że samiec na ogół broni grupy samic, co kwalifikowałoby ten system jako haremowy, jednak samice są zazwyczaj związane z określonym, stałym terytorium, więc samce bronią i samic, i terytorium. Jest to przykład arbitralnego podejścia do klasyfikowania zachowań zwierząt. Im więcej prowadzonych jest szczegółowych badań terenowych, tym mniej klarowne okazują się normy i kryteria, czy wręcz sens klasyfikowania zachowań rozrodczych zwierząt. W grę wchodzi raczej potrzeba porządkowania wiedzy oraz względy dydaktyczne.

MATING SYSTEMS IN VERTEBRATES (WITH PARTICULAR CONSIDERATION OF BIRDS AND MAMMALS)

Summary

The present review of mating systems in vertebrates is based on literature data. Mating strategies appear to be individual rather than species specific. Moreover, their great flexibility makes classification difficult and to a certain extent artificial.

Because of the fundamental biological differences between males and females (Bateman's principle) sexual selection generally favours polygynous males and polyandrous, or at least monogamous females. This conflict of sexes leads to various mating tactics used depending on their profitability in the given ecological circumstances. Ecological factors largely influence the breeding behaviour of animals. Some taxonomic groups are more conservative and others more flexible. The species in which sexual dimorphism is well pronounced are unable to adopt other mating strategies even if the ecological conditions are favourable.

Monogamy occurs in those species in which males are not able to monopolize more than one female and females prefer unmated helpful partners to polygynous males.

If females and resources used by them are clumped, harem polygyny or territorial polygyny develops because better males can economically defend more than one female or better territories. If, however, defense of the harem or territory is too costly, e.g. because of a dispersed distribution of females, males try to demonstrate social dominance to females competing for "symbolic" lek territories or engaging in nonterritorial scramble competition for access to mates.

The rarest mating system is polyandry because males only sporadically gain if their partners copulate with strange males. It is most often associated with both the reversal of sex role and sexual dimorphism.

Patchy habitats and morphological and behavioural polymorphism of males favor alternative mating strategies.

LITERATURA

- ALCOCK J., 1989. *Animal behavior, an evolutionary approach*. Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Mass.
ALATALO R. V., GUSTAFSSON L., LUNDBERG A., 1984. *High frequency of cuckoldry in pied and collared flycatchers*. *Oikos* 42, 41-47.

- BATEMAN A. J., 1948. *Intra-sexual selection in Drosophila*. Heredity 2, 349-368.
- BIRKHEAD T. R., 1988. *Behavioural aspects of sperm competition in birds*. Adv. Study Behav. 18, 35-72.
- BRUNING D. F., 1974. *Social structure and reproductive behaviour in the Greater Rhea*. Living Bird 13, 251-294.
- CATCHPOLE C. K., 1980. *Sexual selection and the evolution of complex songs among European warblers of the genus Acrocephalus*. Behaviour 74, 149-166.
- CLUTTON-BROCK T. H., 1987. *Reproductive succes*. University of Chicago Press, Chicago.
- CLUTTON-BROCK T. H., 1991. *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- DAVIES N. B., 1985. *Cooperation and conflict among dunnocks, Prunella modularis, in a variable mating system*. Anim. Beh. 33, 628-648.
- DEWSBURY D. A., 1984. *Sperm competition in muroid rodents*. [W:] R. L. SMITH (red.) *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. Academic Press, New York, 168-181.
- DYRCZ A., 1986. *Factors affecting facultative polygyny and breeding results in Great Reed Warbler (Acrocephalus arundinaceus)*. J. Ornithol. 127, 447-461.
- HATCH S. A., 1987. *Copulation and mate guarding in the northern fulmar*. Auk 104, 450-461.
- HAUSFATER G., HRDY S. B., 1984. *Infanticide: Comparative, and Evolutionary Perspectives*. Aldine, Chicago.
- KREBS J. R., DAVIES N. B., 1987. *An introduction to behavioural ecology*. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- KREBS J. R., DAVIES N. B., 1991. *Behavioural ecology, an evolutionary approach*. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- LACK D., 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.
- MC KINNEY F., 1986. *Ecological factors influencing the social systems of migratory dabbling ducks*. [W:] D. J. RUBENSTEIN, W. WRANGHAM (red.) *Ecological aspects of social evolution*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- MOCK D. W., 1983. *On the study of avian mating systems* [W:] A. H. BRUSH, G. A. CLARK (red.) *Perspectives in ornithology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 55-84.
- MØLLER A. P., 1986. *Mating systems among European passerines: a review*. Ibis 128, 234-250.
- ORIAN G. H., 1969. *On the evolution of mating systems in birds and mammals*. Amer. Nat. 103, 589-603.
- ORING L. W., 1985. *Avian polyandry*. Current Ornithology 3, 309-351.
- PACKER C., PUSEY A. E., 1982. *Cooperation and competition within coalitions of male lions: kin selection or game theory?* Nature 296, 740-742.
- PERRINS C. M., BIRKHEAD T. R., 1983. *Avian ecology*. Blackie, Glasgow, London.
- POOLE T. B., 1985. *Social behaviour in mammals*. Blackie, Glasgow.
- RUBENSTEIN D. J., WRANGHAM W., 1986. *Ecological aspects of social evolution*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- STEMPNIWICZ L., 1989. *Życie intymne ptaków*. Wiad. Ekol. 35, 219-234.
- STEMPNIWICZ L., 1994. *Dzieciobójstwo u zwierząt. Interpretacja socjobiologiczna*. Kosmos 43, 201-212.
- TRIVERS R. L., 1972. *Parental investment and sexual selection*. [W:] B. CAMPBELL (red.), *Sexual selection and descent of man*. Aldine, Chicago, s. 136-179.
- WEATHERHEAD P. J., ROBERTSON R. J., 1979. *Offspring quality and the polygyny threshold: the "sexy son hypothesis"*. Amer. Natur. 113, 201-208.
- WESOŁOWSKI T., 1987. *Polygyny in three temperate forest Passerines (with a critical reevaluation of hypotheses for the evolution of polygyny)*. Acta ornithol. 23, 273-302.

MARIA KIERUZEL

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

ZACHOWANIE SIĘ MIĘDZYOSOBNICZE ŚWIERSZCZA DOMOWEGO (*ACHETA DOMESTICUS* L.)

WSTĘP

Świerszcz domowy stał się modelowym gatunkiem w wielu badaniach biochemicznych, genetycznych, cytologicznych i neurofizjologicznych, dlatego też znajomość biologii i etologii tego owada wydaje się bardzo ważna. Prawidłowości w zachowaniu się międzyosobniczym świerszczy domowych pozwalają przewidzieć reakcje tych owadów w różnych sytuacjach eksperymentalnych i, co jest niezwykle ważne, prawidłowo je interpretować.

Acheta domesticus (L.), dawniej *Gryllus domesticus* L., należy do rzędu Orthoptera (Prostoskrzydłe), rodziny Gryllidae (Świerszce). Prostoskrzydłe są owadami politermicznymi. Zazwyczaj do swojego rozwoju wymagają nie tylko podwyższonej temperatury, ale często i działania promieni słonecznych. Większość z nich to gatunki tropikalne i subtropikalne. Tropikalne świerszce osiedlają się dość często w zabudowaniach ludzkich. Mogą tam zdobyć obfite i różnorodne pożywienie. Owady te nie towarzyszą jednak ludziom w ich przemieszczeniach na tereny o chłodniejszym klimacie, nie oddalają się od rejonów, które stanowią ich naturalne środowisko (BEIER 1972).

Inaczej jest w przypadku świerszcza domowego — formy prawdziwie domowej, który rozprzestrzenia się na inne obszary wraz z migracjami ludności. W pomieszczeniach ludzkich świerszcz domowy szuka nie tylko pokarmu, ale także schronienia przed zmianami klimatu. Żyje więc prawie w całej Europie i Afryce, w niektórych częściach Azji i Ameryki Północnej. Na pustynnych obszarach Afryki Północnej i Azji Zachodniej, z których prawdopodobnie pochodzi, jest owadem bardzo pospolitym i często żyje poza pomieszczeniami ludzkimi. Bardziej na północ od tych terenów można go spotkać poza zabudowaniami tylko w lecie (KEMPER 1937, FEDERHEN 1955). W Europie i Ameryce Północnej *A. domesticus* jest znany już jako typowy owad domowy, choć są też sporadyczne przypadki znajdowania podczas letnich miesięcy, na wolnym powietrzu, w sterkach desek czy kamieni zarówno pojedynczych osobników, jak i całych skupisk tych owadów (KIERUZEL 1995).

Możliwość schronienia się przed niekorzystnymi warunkami klimatycznymi sprawia, że cykl rozrodczy świerszcza domowego nie jest związany z określoną porą roku. Składanie jaj odbywa się przez cały rok, dlatego też obok siebie mogą występować różne stadia larwalne tego owada. Świerszcz przechodzi przeobrażenie niezupełne, a więc w osobniczym rozwoju owada występują dwa stadia: larwa i postać dorosła — *imago*. Formy młodociane, larwalne, to miniaturki owadów dorosłych, ale niedojrzałe płciowo i bezskrzydłe. Larwy przechodzą kilka linień, po których wyraźnie zwiększają swoje rozmiary. Po ostatniej lince — lince imaginalnej — stają się owadami dorosłymi (BAJ-KIERUZEL 1974).

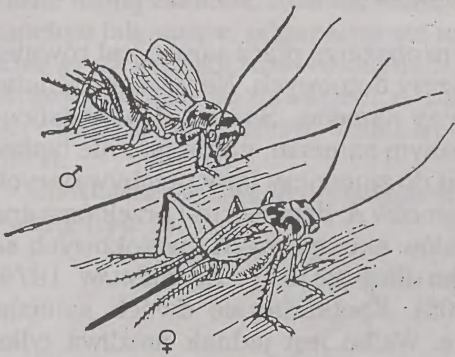
Międzyosobnicze zachowanie się świerszczy domowych jest bardzo różnorodne. Podobnie jak zachowanie się innych zwierząt, reakcje świerszczy są uzależnione od wielu czynników zewnętrznych (temperatury, wilgotności, pory dnia) i wewnętrznych (np. wieku, stanu głodu, poziomu agresji). Szczególnie dużą rolę w zachowaniu się świerszczy domowych odgrywa percepcja sygnałów zapachowych, dotykowych, wzrokowych i dźwiękowych przekazywanych sobie przez te owady. Są to sygnały porozumiewawcze i informacyjne, pozwalające świerszczom domowym przede wszystkim na rozpoznawanie innych przedstawicieli swego gatunku. Samce i samice wydzielają specyficzne dla gatunku, a także i płci, feromony odbierane przez chemoreceptory rozmieszczone w czułkach i odwłokowych wyrostkach ryłcowatych (*cerci*) (SEXTON i HESS 1968). Te sygnały zapachowe, tak jak i sygnały akustyczne, mogą działać na dużą odległość. Umożliwiają odnalezienie się osobników przeciwnych płci i łączenie się ich w pary. Parametry sygnałów dźwiękowych emitowanych przez samca mówią samicy nie tylko o jego lokalizacji, ale i o rozmiarach partnera, co jest niezwykle ważne, gdyż samice wyraźnie preferują duże samce. Inne sygnały akustyczne zawierają ostrzeżenie o zajęciu danego terytorium przez samca czy też informują o wygranej przez niego walce i pierwszym miejscu w hierarchii danej populacji (JANISZEWSKI 1983, CADE i CADE 1992, WEBB i ROFF 1992).

Na międzyosobnicze reakcje, w przypadku owadów hodowanych laboratoryjnie, ma ogromny wpływ stopień zagęszczenia hodowli. W masowej hodowli międzyosobnicze zachowanie się świerszczy domowych jest modyfikowane przez częste kontakty, które przede wszystkim obniżają znacznie agresję, a nawet doprowadzają do jej całkowitego zaniku. Wzajemna tolerancja osobników w takiej hodowli jest bardzo duża. Brak agresji lub niski jej poziom znosi współzawodnictwo. Z kolei izolacja świerszczy, a szczególnie samców, wywiera odwrotny skutek pod warunkiem jednak, że osobnik taki będzie miał okazję przynajmniej kilka razy spotkać się z innymi samcami. Całkowita bowiem izolacja znosi zupełnie agresywność (LEROY 1966).

Zachowania się międzyosobnicze świerszczy domowych można podzielić na trzy zasadnicze typy: zachowanie się seksualne, agresywne i paraspołeczne.

ZACHOWANIE SIĘ SEKSUALNE

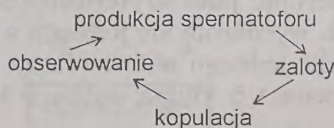
W okresie gotowości seksualnej partnerów intensywność porozumiewania się świerszczy osiąga swój szczyt. Samica z odległości kilku metrów reaguje na pieśń przywołującą, emitowaną przez samca. Kiedy samica znajduje się już



Rys. 1 Samiec ćwierkający w obecności samicy pieśń zalotną (wg ZENKIEVIČA 1969, zmienione).

blisko samca, ten zaczyna ćwierkać pieśń zalotną (rys 1). W pieśni zalotnej wyróżniono dwie fazy o różnych parametrach fizycznych: 1. śpiew poprzedzający pieśń zalotną (pre-courtship song) i 2. właściwą pieśń zalotną (courtship song) (BUSNEL 1963). Właściwą pieśń zalotną samiec zaczyna ćwierkać wtedy, gdy jego partnerka przejawia nim zainteresowanie, a więc nie oddala się, zmniejsza swoją ruchliwość i wymienia z nim dotknięcia czułkami. Samiec wślizguje się pod nią i przytwierdza spermatofor obok otworu płciowego samicy. Następuje czwarta z kolei faza zachowania się seksualnego — tak zwane obserwowanie (watching behaviour) lub pilnowanie (guarding behaviour). Takie zachowanie się jest bardzo charakterystyczne dla samców *Acheta domesticus*.

Po kopulacji samiec nie oddala się od samicy, trzyma się blisko niej i kieruje swoje czułki do przyczepionego przed chwilą przez niego do ciała samicy spermatoforu. Samice *A. domesticus*, zwłaszcza starsze, przejawiają tendencję do zrywania spermatoforu tylnymi odnóżami lub aparatem gębowym i zjadania go. Ilekroć samica wykona ruch, który mógłby doprowadzić do usunięcia spermatoforu, samiec, kołysząc się w przód i w tył, dotyka czułkami tylnego odcinka jej odwłoka. Jeśli samica zmienia miejsce pobytu, samiec postępuje za nią cały czas z czułkami skierowanymi ku spermatoforowi. Obserwowanie trwa czasami ponad godzinę. W tym czasie rozwija się u samca nowy spermatofor. To typowe tylko dla samca *A. domesticus* zachowanie się pokopulacyjne wyzwała nie tylko jego partnerka, ale i inna samica ze spermatoforem. Zachowanie się obojga partnerów można przedstawić za pomocą schematu (KHALIFA 1950):



Wydaje się, że obserwowanie jest reliktem zachowania się, mającego na celu ochronę spermatoforów przed niszczeniem przez samice (KHALIFA 1950). Dla samic niektórych prostoskrzydłych spermatofory są nie tylko źródłem plemników, ale i źródłem pokarmu (GWYNNE 1991). Brak fazy obserwowania u innych świerszczy, jak na przykład *Gryllus assimilis* Fabr., którego samice również często zrywają spermatofory po kopulacji, może być tłumaczony faktem, że samce tego gatunku produkują do 12 spermatoforów na dobę, podczas gdy samce świerszcza domowego wytwarzają ich tylko 2 lub 3. Dość duża liczba możliwych kopulacji u *Gryllus assimilis* wyrównuje więc ewentualne straty wynikłe ze zniszczenia spermatoforów przez samice (SIMMONS 1991, WILL i SAKALUK 1994).

ZACHOWANIE SIĘ AGRESYWNE

Okres ustalania dominowania na pewnym obszarze przez samce jest również niezwykle ważny dla danej populacji świerszczy domowych. Nietolerancja dotyczy tylko osobników tej samej płci, to znaczy samców. Samiec *A. domesticus* będzie więc bronił swego terytorium przed innym samcem, natomiast nie będzie przejawiał żadnej reakcji agresji w stosunku do samic czy larw przebywających w jego pobliżu. Zachowanie się agresywne samców *A. domesticus* i przekazywane sobie nawzajem informacje w postaci sygnałów akustycznych i wzrokowych są bardzo charakterystyczne dla tego gatunku (POPOV 1971, CRANKSHAW 1979, STOUT i współaut. 1983, GERM i KRAL 1995). Spotkanie się dwóch samców *A. domesticus* może przerodzić się w walkę. Walka jest jednak możliwa tylko wtedy, gdy obydwu świerszcze postępują identycznie. Jeśli dany osobnik odpowie w taki sam sposób, jak to uczynił przed chwilą jego partner, staje się tym samym rywalem napotkanego świerszcza. Ukierunkowanie dalszego zachowania się dwóch spotykających się samców zależy od pierwszych wzajemnych dotknięć czułkami. Jeśli te uderzenia będą dość silne i gwałtowne, następuje wzmożenie agresji u obydwu osobników i pojawiają się dalsze elementy walki. Samce rozwierają szeroko żuwaczki, starają się ugryźć nimi przeciwnika i uderzyć go przednimi lub tylnymi odnóżami. Czułki wykonują szybkie ruchy lokalizujące rywala i penetrujące teren walki, a szeroko uniesione pokrywy wytwarzają pieśń agresywną (FEDERHEN 1955, ALEXANDER 1961).

Pieśń agresywna (pieśń rywalizacji) może być emitowana w różnych kontekstach. Służy ona do zastraszenia i przepędzenia świerszcza stojącego niżej w hierarchii. Towarzyszy też zawsze walce, a także wyraża ostateczne zwycięstwo. Feromony wydzielane przez dojrzałe samice wyraźnie zwiększają agresję samców. Jest to związane z rywalizacją o partnerkę, przy czym poziom agresji znacznie wzrasta, jeśli samce te są przetrzymywane przez kilka godzin bez możliwości bezpośredniego kontaktu z samicami (OTTE i CADE 1976).

W badaniach nad agresywnością samców świerszcza domowego wyróżniono pięć poziomów agresji, obierając jako kryterium rodzaj kontaktu: 1. reakcja obojętna dwóch samców, 2. wycofanie się jednego z partnerów, 3. lekka agresywność wywołująca ucieczkę jednego ze świerszczy, 4. krótka walka kończąca się ucieczką jednego z samców i 5. długa walka w kilku rundach (ALEXANDER 1961).

Walkę dwóch świerszczy koniecznie musi charakteryzować podobieństwo wykonywanych przez rywali czynności, to znaczy podobieństwo wymienionych nawzajem informacji. Za tym stwierdzeniem przemawiają następujące fakty:

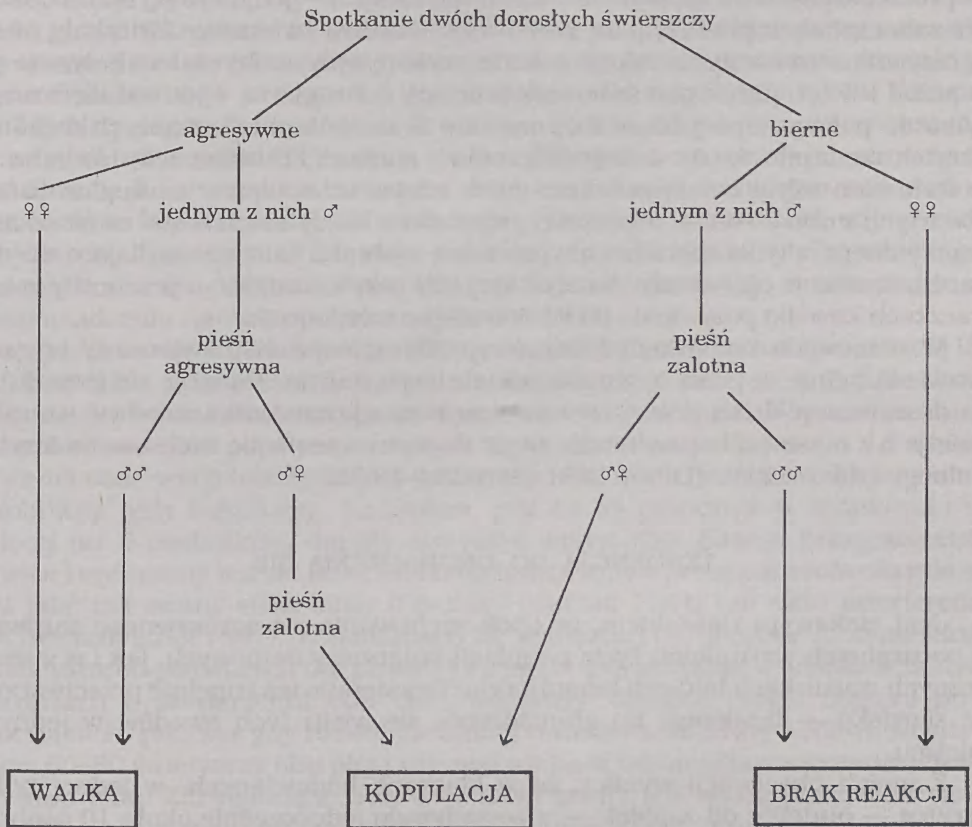
1. Świerszcz A — osobnik aktywny i agresywny — został pokonany w walce przez świerszcza B ze zniszczonym aparatem strydulacyjnym. Stało się tak dlatego, że świerszcz A niezbyt pewnie atakował „niemego” przeciwnika, podczas gdy osobnik B walczył zdecydowanie widząc agonistyczne zachowanie się swego rywala i słysząc jego śpiew.

2. Prawdziwa walka nie zachodzi nigdy między osobnikami różnych gatunków świerszczy, nawet pokrewnych.

3. Nie są spotykane walki samców z samicami i larwami (LEROY 1971).

Zdarzają się walki pomiędzy dwiema samicami, ale są one krótkie i zdecydowanie mniej zaciekle. Jednak samice deptrywowane pokarmowo walczą ze sobą zupełnie jak samce, odganiając się nawzajem od karmnika z mięsem. Błyskawicznie gryzą szeroko rozstawionymi żuwaczkami, silnymi wyrzutami trzeciej pary odnóży uderzają się nawzajem, a drgającymi czułkami badają otoczenie (KIERUZEL i CHMURZYŃSKI 1988). Walki między larwami są niezwykle rzadkie (LEROY 1971).

Spotkanie się dwóch dorosłych świerszczy wywołuje czasem krańcowo różne reakcje (rys. 2).



Rys. 2. Schemat możliwych reakcji dwóch dorosłych świerszczy podczas spotkań (wg LEROYA 1966).

TERYTORIALIZM

Stosunki międzyosobnicze samców *A. domesticus* ulegają zmianie wraz z wiekiem tych owadów, co jest związane zarówno z osiągnięciem gotowości do rozrodu, jak i terytorializmem dojrzałych osobników. Terytorializm ujawnia się

po około 12 dniach od imaginalnej linki, to znaczy przeistoczenia się ostatniego stadium larwalnego w postać dorosłą (ALEXANDER 1961). Badania KIERUZEL (1976) wykazały, że u samców przebywających ze sobą w terrariach parami od momentu wyklucia się zauważa się właśnie w tym czasie istotne różnice w zachowaniu. Podczas gdy w stadium larwalnym obydwie samce przebywały w większości przypadków razem i nigdy nie dochodziło między nimi do sytuacji konfliktowych, to w 10–12 dni po linieniu imaginalnym dorosłe już samce przesiadywały w różnych miejscach terrarium, a podczas spotkań zachowywały się w stosunku do siebie agresywnie. Obserwowano reakcje agresywne pomiędzy samcami, z których jeden bronił przed drugim zajętego przez siebie schronienia — prostopadłościanu z małym otworem wejściowym — jedynej skrytki na obszarze zamieszkałym przez tę parę świerszczy. Obydwie świerszcze ćwierkały pieśń agresywną, rozsuwały szeroko żuwaczki, wykonywały ruchy ciałem kołysząc się w przód i w tył, przy czym świerszcz broniący schronienia wysuwał się z niego tylko do połowy. Specyficzne rozproszenie w zasiedlaniu dostępnych owadom skrytek nastąpiło, kiedy w doświadczeniu z większą liczbą samców świerszczy w terrarium użyto więcej zaciemnionych miejsc schronienia — długich tuneli otwartych z obu stron. W większości przypadków każdy z nich został zamieszkały przez jednego, a tylko sporadycznie przez dwa osobniki. Samce zasiedlające skrytki bardzo rzadko je opuszczały. Na ogół nie jadły przy karmniku, a przenosiły w żuwaczkach kawałki pożywienia do swoich miejsc schronienia.

W masowych hodowlach laboratoryjnych agresywność świerszczy wygasa prawie zupełnie, a przez to zanika też ich terytorializm. Okazuje się jednak, że na dostatecznie dużej przestrzeni zamieszkiwanej przez kilka zaledwie samców wziętych z masowej hodowli może dojść do wytworzenia się zachowania terytorialnego tych owadów (LEROY 1971, KIERUZEL 1976).

TENDENCJA DO GROMADZENIA SIĘ

Jest ciekawym zjawiskiem, że obok zachowania się agresywnego zarówno w naturalnych warunkach życia populacji świerszczy domowych, jak i w specyficznych warunkach hodowli laboratoryjnej występuje też zupełnie przeciwstawne zjawisko — tendencja do gromadzenia się wielu tych owadów w jednym miejscu.

Z moich obserwacji wynika, że w klatkach hodowlanych, w jednej tylko skrytce — pudełku od zapalek — przesiadywało jednocześnie około 10 osobników: dorosłych i larw. Również dane doświadczenia (KIERUZEL 1976) wskazują, że świerszcze wpuszczone do terrariów parami trzymały się na ogół razem. Zachowanie takie szczególnie jaskrawo widać było u nich w stadium larwalnym. W blisko 70% przypadków znajdowano je w skrytce czy w rogu terrarium, siedzące jeden obok drugiego. Świerszcze dorosłe przebywały także przeważnie razem. Wyjątkiem okazały się tylko pary składające się z osobników męskich, gdzie zaznaczył się wyraźny podział terytoriów.

Według GRASSÉGO (1949) tendencja do gromadzenia się jest wynikiem prostych mechanizmów behawioralnych, prowadzących świerszcze do znalezienia się w najdogodniejszych dla nich, optymalnych warunkach, nie wynika ona

natomiast z popędu gregarnego, to znaczy popędu do tworzenia skupisk. Późniejsze badania wykazały jednak, że osobniki obu płci *Acheta domesticus* produkują feromony agregacyjne (SEXTON i HESS 1968). Opierając się na dokonanym przez LE MASNE'A (1952) podziale zgrupowań społecznych bezkręgowców — skupiska świerszczy można zaliczyć do tak zwanych zgrupowań nieskoordynowanych i okresowych. Takie gromadzenie się w grupy nie jest cechą charakterystyczną wszystkich świerszczy. Świerszcz polny (*Gryllus campestris* L.) nie tworzy nigdy grup, natomiast osobniki dorosłe i larwy *Gryllus bimaculatus* de Geer i właśnie *Acheta domesticus* można bardzo często spotkać w dość dużych gromadach (LEVITA 1962).

Powstaje pytanie, czy w takim skupisku świerszczy występuje tak zwany efekt grupy. Określenie to oznacza zwiększenie potencjału biotycznego owadów wywołane przez określone i specyficzne dla danego gatunku nasilenie kontaktów z osobnikami tego samego lub także niektórych innych gatunków (LEŚNIAK 1974). Na potencjał biotyczny, czyli wrodzoną zdolność gatunku do zwiększenia liczebności (CHAPMAN 1931) mają wpływ pozytywne zmiany w intensywności pobierania pokarmu przez zwierzęta, w ich ruchliwości, w zwiększeniu płodności, a także w przeżywalności osobników wyrażającej się większą odpornością na choroby i pasożyty. O istnieniu efektu grupy można mówić tylko wtedy, gdy pewna liczba zwierząt nie dotkniętych przegęszczeniem żyje razem mając do rozporządzenia nadmiar pokarmu (LEŚNIAK 1974).

Jak to stwierdził CHAUVIN (1958), na określonej powierzchni hodowlanej (30 cm²) wyraźne przyspieszenie wzrostu nastąpiło u larw świerszczy *Acheta domesticus* i *Gryllus bimaculatus* zgrupowanych po 2 i 3 osobniki. W porównaniu do larw hodowanych pojedynczo, u tych żyjących w grupach już po 14 dniach trwania obserwacji nastąpiło przyspieszenie wzrostu, a przez to i szybszy rozwój osobniczy tych świerszczy. Natomiast, gdy na tej powierzchni znajdowało się więcej niż 5 osobników, dał się zauważyć wpływ zbyt dużego przegęszczenia, a więc i opóźniony wzrost larw. Ten negatywny wpływ przegęszczenia określa się też jako tak zwany efekt masy (GRASSÉ i CHAUVIN 1944) lub efekt interferencji (SCHWERDTFEGER 1957). W badaniach M. KIERUZEL (1976) larwy *A. domesticus*, hodowane od pierwszych dni po wylęgu z jaj po dwa osobniki w doświadczalnych terrariach o powierzchni 600 cm², osiągnęły stadium imago dopiero po 6 miesiącach, podczas gdy rozwój osobniczy owadów z masowej hodowli zawierającej 60–80 świerszczy obu płci i różnego wieku w takim samym terrarium trwał średnio tylko 2,5 miesiąca. Tak więc efekt grupy jest ważnym czynnikiem w rozwoju osobniczym świerszczy. Aktywność świerszczy izolowanych spada gwałtownie (LEVITA 1962).

Problem mechanizmów odpowiedzialnych za efekt grupy u owadów nie jest do tej pory dostatecznie dobrze poznany. Bardzo ogólnie można powiedzieć, że główny udział w wywoływaniu efektu grupy ma system neuroendokrynalny świerszczy. Zmiany są wywoływane bodźcami nerwowymi związanymi z określonym natężeniem kontaktów osobnika ze współplemieńcami (LEŚNIAK 1974). Wiadomo, że bodźce zmysłowe wywołujące efekt grupy są przekazywane przez czułki i wyrostki rylcowate owadów. Amputacja tych przydatków u świerszczy znosi go całkowicie. Części bazalne czułków i cerci nie były uszkodzane podczas zabiegu amputacji, wydaje się więc, że komórki zmysłowe wywołujące efekt grupy

u świerszczy znajdują się raczej w wiciach czułek i końcowych odcinkach wyrostków rylcowatych, a nie w częściach bazalnych tych organów. Rola wzroku została wykluczona, ponieważ doświadczenia były prowadzone w ciemności (CHAUVIN 1958, LEVITA 1962). Szybszy wzrost i rozwój świerszczy w masowych hodowlach jest wywoływany również poprzez feromony wydzielane przez te zwierzęta (MCFARLANE 1966).

Wrażliwość larw na oddziaływanie efektu grupy zależy od wieku ich matek. Okazało się bowiem, że u potomstwa młodych samic efekt grupy nie przejawia się zupełnie. Z upływem czasu te same samice dadzą następne pokolenia larw reagujących na obecność innych osobników swym wzrostem i rozwojem coraz szybciej i efektywniej (CHAUVIN 1958).

INTERINDIVIDUAL INTERACTIONS IN THE HOUSE CRICKET (*ACHETA DOMESTICUS* L.)

Summary

The present paper provides a review of literature data and of the author's own data on the behaviour of house crickets (*Acheta domesticus* L.) during encounters with conspecifics. Three main categories of intraspecific behaviour are: sexual behaviour, aggressive behaviour and parasocial behaviour. House crickets use four main modes of sensory perception and signalling: acoustic, olfactory, visual and tactile. The three basic types of song are: (1) calling song, (2) courtship song, and (3) aggressive song. Sexual behaviour of house crickets involves courtship, mating, and guarding of the female by the male. Aggressive behaviour is observed mostly during territorial fights between males. However, food deprived females may fight, too, when competing for food. In laboratory mass cultures, aggressiveness of crickets is usually very low, and territorial behaviour is absent. However, crickets may show territorial behaviour even in the laboratory if they are kept in sufficiently large cages. Males and females of *A. domesticus* produce sex-specific, species-specific and aggregation pheromones. Aggregations of crickets are non-coordinated and temporary. Growth and development of house crickets may be significantly accelerated as a consequence of intense contacts with conspecifics ("the group effect"). Mechanisms underlying the group effect are yet not fully known. However, it is already known that they are based on responses to stimuli transmitted by the antennae and cerci, and that they involve responses to pheromones.

LITERATURA

- ALEXANDER R. D., 1961. *Aggressiveness, territoriality and sexual behavior in Field Crickets*. Behaviour 17, 130-223.
- BAJ-KIERUZEL M., 1974. *Świerszcz domowy*. Przegl. Zool. 18, 58-66.
- BEIER M., 1972. *Saltatoria (Grillen und Heuschrecken)*. Handbuch der Zoologie 4 (2), 1-217.
- BUSNEL R. G., 1963. *Acoustic behaviour of animals*. Elsevier Publ. Comp. Amsterdam-London-New York, str. XX+933.
- CADE W. H., CADE E. S., 1992. *Male mating success, calling and searching behaviour at high and low densities in the field cricket, Gryllus integer*. Anim. Behav. 43, 49-56.
- CHAPMAN R. N., 1931. *Animal ecology. With special reference to Insects*. McGraw-Hill, New York, str. X+464.
- CHAUVIN R., 1958. *L'action du groupement sur la croissance des grillons (Gryllulus domesticus)*. J. Insect Physiol. 2, 235-248.
- CRANKSHAW O. S., 1979. *Female choice in relation to calling and courtship song in Acheta domesticus*. Anim. Behav. 27, 1274-1275.
- FEDERHEN M., 1955. *Zur Biologie und Physiologie der Hausgrille*. Z. angew. Ent. 38, 224-244.
- GERM M., KRÁL K., 1995. *Influence of visual deprivation on levels of dopamine and serotonin in the visual system of house crickets, Acheta domesticus*. J. Insect Physiol. 41, 57-63.
- GRASSÉ P. P., 1949. *Traité de zoologie*. Vol. 9. Masson et C^{ie} Éditeurs, Paris, str. 1117.

- GRASSÉ P. P., CHAUVIN R., 1944. *L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés animales*. Rev. Sci. 82 (cyt. wg LEŚNIAK 1974).
- GWYNNE D. T., 1991. *Sexual competition among females: what causes courtship role-reversal?* Trends Ecol. Evol. 6, 118-122.
- JANISZEWSKI J., 1983. *Fizjologiczne podłoże generowania dźwięków przez świerszcze (Orthoptera, Gryllidae)*. Przegl. Zool. 27, 161-169.
- KEMPER H., 1937. *Beobachtungen über die Biologie der Hausgrille*. Z. hyg. Zool. 29, 3.
- KHALIFA A., 1950. *Sexual behaviour in Gryllus domesticus L.* Behaviour 2, 264-274.
- KIERUZEL M., 1976. *The selection of shelter place by the house cricket*. Acta Neurobiol. Exp. 36, 561-580.
- KIERUZEL M., 1995. *Zarys biologii świerszcza domowego Acheta domesticus L.* Wszechświat, 96, 247-250.
- KIERUZEL M., CHMURZYŃSKI J. A., 1988. *Behaviour of food and water deprived house cricket, Acheta domesticus (L.)*. Polskie Pismo Entomol. 57, 645-656.
- LE MASNE G., 1952. *Classification et caractéristiques des principaux types des groupements sociaux réalisés chez les Invertébrés*. Coll. Int. C. N. R. S. Structure et physiologie des sociétés animales. 34, 19-70.
- LEROY Y., 1966. *Signaux acoustiques, comportement et systematique de quelques espèces de Gryllides (Orthoptères, Ensifères)*. Bull. biol. Fr. Belg. 100, 3-134.
- LEROY Y., 1971. *Communication circonstancielle chez les grillons et sauterelles (Insectes, Orthoptères, Ensifères)*. J. Psychol. norm. Path. 3/4, 261-280.
- LEŚNIAK A., 1974. *Efekt grupy w populacjach owadów*. Wiad. ekol., 20, 14-20.
- LEVITA B., 1962. *Contribution à l'étude du mécanisme d'un effet de groupe chez un insecte Orthoptère: Gryllus bimaculatus de Geer*. Bull. Soc. Zool. Fr. 87, 197-221.
- MCFARLANE J. E., 1966. *Studies on group effects in crickets. I. Effect of methyl linolenate, methyl linoleate, and vitamin E*. J. Insect Physiol. 12, 179-188.
- ОТТЕД., CADEW., 1976. *On the role of olfaction in sexual and interspecies recognition in crickets (Acheta and Gryllus)*. Anim. Behav. 24, 1-6.
- POPOV A. V., 1971. *Apparat zvukoizučenia i struktura prizivnoj pesni domašrnego sverčka Acheta domesticus L.* Ž. evoluc. Biochim. Fiziol. 7, 87-95.
- SCHWERDTFEGER F., 1957. *Die Waldkrankheiten*. P. Parey, Hamburg-Berlin, str. 543.
- SEXTON O. J., HESS E. H., 1968. *A pheromone-like dispersant affecting the local distribution of the European house cricket, Acheta domestica*. Biol. Bull. 134, 490-502.
- SIMMONS L. W., 1991. *On the post-copulatory guarding behaviour of male field crickets*. Anim. Behav. 42, 504-505.
- STOUT J. F., DEHAAN C. H., MCGHEE R. W., 1983. *Attractiveness of the male Acheta domesticus calling song to females*. J. Comp. Physiol. 153, 509-521.
- TROJAN P., 1977. *Ekologia ogólna*. PWN, Warszawa, str. 419.
- WEBB K. L., ROFF D. A., 1992. *The quantitative genetics of sound production in Gryllus firmus*. Anim. Behav. 44, 823-832.
- WILL M. W., SAKALUK S. K., 1994. *Courtship feeding in decorated crickets: is the spermatophylax a sham?* Anim. Behav. 48, 1309-1315.
- ZENKIEVIČ L. A., (red.). 1969. *Žyzn' žyvoťnych*. Prosveščene, Moskva, str. 573.

JÓZEF BECK

Katedra i Zakład Fizjologii Człowieka AM
Krakowskie Przedmieście 26/28, 00-927 Warszawa

WSPÓLDZIAŁANIE MIĘDZY SAMCEM A SAMICĄ W TRAKCIE ZACHOWANIA SEKSUALNEGO SZCZURÓW

ŻYCIE SPOŁECZNE SZCZURÓW

Nasze wiadomości na temat zachowania seksualnego szczurów pochodzą głównie z badań przeprowadzonych na szczurach laboratoryjnych. Szczur laboratoryjny jest udomowioną formą szczura wędrownego (*Rattus norvegicus*). Szczury wędrowne są zwierzętami społecznymi. Żyją w grupach liczących zazwyczaj od 7 do 100 osobników (MCCLINTOCK i ADLER 1978), chociaż opisywano również wielkie stada liczące 600–1000 szczurów (ROBITAILLE i BOUVET 1976). Stado takie jest określane mianem stada anonimowego zamkniętego (HEYMER 1977), gdyż jego cechą charakterystyczną jest to, że żyjące w nim osobniki nie rozpoznają się indywidualnie między sobą, natomiast rozpoznają się jako członkowie tej samej społeczności, broniąc wspólnie terytorium przed innymi szczurami nie należącymi do stada (BARNETT 1963). Ten sposób zachowania prowadzi do krzyżowania się osobników blisko spokrewnionych ze sobą, co powoduje, że osobniki należące do jednej grupy są w bardzo znacznym stopniu spokrewnione ze sobą. W obrębie takiej grupy występuje bardzo prosta dwustopniowa hierarchia. Samce szczury dzielą się na dominujące „alfy” i podporządkowane „bety” (BARNETT 1963). Samice zajmują zawsze niższą pozycję w hierarchii (BARNETT 1963). Pozycja społeczna samca nie ma u szczurów żadnego wpływu na jego dostęp do rozrodu (BARNETT 1963).

Samica szczura jest poliestryczką. Oznacza to, że cykl płciowy związany z dojrzewaniem jaj występuje u niej przez cały rok. W cyklu takim wyróżniamy cztery fazy: proestrus, estrus (ruje), metestrus i diestrus. U samic szczurów laboratoryjnych cykl taki trwa od 3 do 4 dni, chociaż czasami zdarzają się samice o cyklach pięcio- czy sześciodniowych (ADLER 1978). U dzikich szczurów odłowionych a następnie hodowanych w warunkach przypominających naturalne cykl taki jest dłuższy i wynosi około dwóch tygodni (MCCLINTOCK i ADLER 1978). Szczurzyca staje się aktywna seksualnie pod koniec proestrusu. Wydzielenie komórki jajowej przez jajnik (owulacja) występuje spontanicznie w okresie rui. Natomiast dla wytworzenia przez jajnik ciała żółtego (rozpoczęcia fazy lutealnej)

niezbędna jest kopulacja (EDMONDS i współaut. 1972). Wystąpienie fazy lutealnej pod wpływem kopulacji nosi nazwę odczynu progestacyjnego (ADLER 1978). Do jego powstania niezbędna jest pewna swoista sekwencja pobudzeń receptorów genitalnych (DIAMOND 1970).

U samca szczura jądra produkują nasienie przez cały rok. W związku z tym jest aktywny seksualnie stale z wyjątkiem okresów, kiedy w wyniku licznych ejakulacji doszło u niego do wyczerpania seksualnego (BEACH 1956).

ZACHOWANIE SEKSUALNE

W zachowaniu seksualnym zwierząt wyróżnić można dwie fazy: zaloty i konsumacyjny akt seksualny (MORRIS 1956). W trakcie konsumacyjnego aktu seksualnego (KAS) dochodzi do zapłodnienia komórki jajowej przez plemnik. Zaloty występują tylko wtedy, kiedy wystąpienie KAS z jakichś przyczyn nie jest możliwe.

Nazwą „zaloty” określamy szereg zachowań samca lub samicy poprzedzających wystąpienie KAS. W czasie ich trwania dochodzi do wymiany informacji między samcem a samicą, niezbędnej do prawidłowego przebiegu tego aktu. Przyczynami uniemożliwiającymi odbycie KAS mogą być: samotniczy tryb życia, obrona terytorium lub silna agresja międzyosobnicza w obrębie grupy, czy na koniec brak koordynacji funkcji fizjologicznych samca i samicy związanych z rozrodem. Stąd podstawowymi funkcjami zalotów (ETKIN 1964) u wszystkich zwierząt są: (1) zwrócenie na siebie uwagi osobnika płci przeciwnej, (2) wyhamowanie agresji międzyosobniczej, oraz (3) koordynacja mechanizmów fizjologicznych związanych z rozrodem. Ta ostatnia funkcja, bardzo rozbudowana u niższych zwierząt, u ssaków sprowadza się jedynie do pobudzenia seksualnego partnera.

ZACHOWANIE SEKSUALNE SZCZURÓW

W zachowaniu seksualnym szczurów wyróżnić można obie fazy: zaloty i KAS. W przeciwieństwie jednak do przeważającej większości zwierząt, u których zaloty poprzedzają KAS, u szczurów obie te fazy są nawzajem przemieszane (LARSSON 1956, DEWSBURY 1967).

Zaloty samca polegają jedynie na obwąchiwaniu okolicy ujścia narządów rodnych i ciała samicy (BARNETT 1963). Ich funkcją jest doprowadzenie do wzrostu podniecenia seksualnego (zob. dalej) samca powyżej progu kopulacyjnego (BEACH 1956). Natomiast u samicy w trakcie zalotów obserwujemy następujące zachowania: (1) strzyżenie uszami — polegające na potrząsaniu głową połączonym z szybkimi ruchami uszu, (2) prezentacje — polegające na przysiadaniu na szeroko rozstawionych tylnych łapkach z uniesioną ku górze przednią częścią ciała, (3) skakanie i uciekanie — polegające na gwałtownych skokach i uciekaniu przed samcem (MADLAFOUSEK i HLIŃAK 1977). Ponadto w trakcie badania zachowania seksualnego szczurów w warunkach półnaturalnych (MCCLINTOCK i ADLER 1978) obserwuje się charakterystyczne trójfazowe zacho-

wanie samicy polegające na podbieganiu do samca, ustawianiu się pod odpowiednim kątem do niego, a następnie odbieganiu.

Funkcją zalotów samicy przed rozpoczęciem kopulacji, podobnie jak u samca, jest doprowadzenie do wzrostu podniecenia seksualnego samca powyżej progu kopulacyjnego. Następnie już po przekroczeniu tego progu samica, wykonując zaloty w odpowiedni sposób, zapewnia sobie sekwencję pobudzania receptorów genitalnych pochwy przez samca odpowiednią dla wywołania u niej odzyny progestacyjnego (MCCLINTOCK 1984).

Konsumacyjny akt seksualny składa się u szczurów z serii od kilku do kilkudziesięciu pojedynczych kopulacji połączonych z wprowadzeniem prącia do pochwy (intromisja, kopulacja kompletna) lub przebiegających bez wprowadzenia prącia do pochwy (kopulacja niekompletna), występujących w odstępach od kilku do kilkudziesięciu sekund. Po serii kopulacji występuje ejakulacja, po której następuje dłuższy, zwykle kilkunastominutowy okres spadku aktywności seksualnej samca (tzw. refrakcja poejakulacyjna). Okres ten wydłuża się po każdej kolejnej ejakulacji. Wyczerpanie seksualne występuje u samca po 4 do 8 ejakulacjach. Po osiągnięciu tego stanu występuje przerwa w aktywności seksualnej trwająca 10–14 dni (LARSSON 1956, DEWSBURY 1967).

W trakcie kopulacji samiec wskakuje na samicę od tyłu, uciska jej boki przednimi łapkami i wykonuje szereg płytkich ruchów frykcyjnych (czyli ruchów miednicą do przodu) w odstępach od 10 do 40 ms (SACHS i BARFIELD 1976). Jeśli w czasie tych ruchów dojdzie do kontaktu żołądź prącia z ujściem pochwy, dochodzi do wywarcia przez napletek ucisku na nasadę prącia, co na drodze odruchowej powoduje wystąpienie erekcji prącia, umożliwiającej jego wprowadzenie do pochwy — intromisję. Intromisja charakteryzuje się jednym głębokim ruchem miednicy trwającym 200–400 ms, połączonym z odsunięciem na boki przednich łapek i gwałtownym wycofywaniem się do tyłu po jej zakończeniu. Z reguły po każdej intromisji występuje czyszczenie prącia. Polega ono na lizaniu i uciskaniu łapkami zeregowanego prącia. Ma ono na celu zniesienie erekcji. Jest to konieczne, ponieważ jedynie po całkowitym spadku erekcji możliwe jest kolejne wprowadzenie żołądź prącia do ujścia pochwy i ponowna intromisja (SACHS i BARFIELD 1976).

Po serii pojedynczych kopulacji występuje ejakulacja. Różni się ona od intromisji dłużej trwającym (około 1 sekundy) głębokim ruchem frykcyjnym, charakterystycznym uniesieniem na boki i ku górze łapek oraz brakiem szybkiego odchodzenia ku tyłowi przed rozpoczęciem czyszczenia prącia (SACHS i BARFIELD 1976). Ejakulacji nie można traktować jako intromisji, w trakcie której dochodzi do wytrysku nasienia. Jest to zupełnie inne zachowanie (SACHS i BARFIELD 1976).

W wyniku ejakulacji samiec poza nasieniem pozostawia w pochwie samicy specjalną szybko krzepnącą wydzielinę, tak zwany koagulat (ang. vaginal plug). Wydzieliną tą krzepnąc kurczy się i powoduje wciskanie nasienia do szyjki macicy (ADLER 1978). W czasie następnej kopulacji koagulat zostaje natychmiast usunięty (na prąciu samca szczura znajdują się w tym celu nawet specjalne haczyki) (SACHS i BARFIELD 1976). W warunkach naturalnych, gdy samica kopuluje naraz z kilkoma samcami, jeśli zostaje pokryta przez następnego samca bezpośrednio lub w krótkim czasie po pozostawieniu koagulatu przez poprzed-

dnika, wówczas nasienie pierwszego z nich nie osiąga celu (ADLER 1978). Mechanizm ten pierwotnie miał prawdopodobnie służyć tak zwanej „konkurencji plemników”, zjawisku mającemu na celu usunięcie z procesu rozrodu materiału genetycznego konkurenta (MCCLINTOCK 1984). U dziko żyjących szczurów, u których występuje w obrębie stada bardzo wysoki stopień pokrewieństwa, mechanizm ten wydaje się tracić swój pierwotny sens biologiczny. Może on natomiast, moim zdaniem, odgrywać rolę w regulacji przyrostu naturalnego w grupie. Przy bardzo znacznym wzroście populacji samce mogą sobie przeszkadzać nawzajem w uzyskaniu zapłodnienia przez zbyt szybkie rozpoczynanie kopulacji z dopiero co zaplemnioną samicą. Ponieważ każdy kolejny ejakulat zawiera mniej plemników, zachowanie takie może prowadzić do spadku liczby osobników w miotach (MCCLINTOCK 1984).

Zachowanie kopulacyjne samicy szczura polega na wykonywaniu tak zwanej reakcji lordozy w odpowiedzi na uciskanie jej boków i okolicy anogenitalnej przez samca. Reakcja lordozy polega na wyginaniu ku dołowi okolicy lędźwiowej połączonemu z jednoczesnym uniesieniem ku górze krocza, co umożliwia samcowi wprowadzenie prącia do pochwy (MADLAFOUSEK i HLIŃAK 1977).

ZACHOWANIE KOPULACYJNE SZCZURÓW W WARUNKACH NATURALNYCH

Pomimo bardzo długotrwałych wzajemnych kontaktów między ludźmi a dziko żyjącymi szczurami stosunkowo niewiele wiadomo o zachowaniu seksualnym dzikich szczurów. Wiemy jedynie, że kopulacje odbywają się poza obrębem nerek, w których żyją szczury. Jedne z niewielu dostępnych obserwacji, przeprowadzonych przez badaczy kanadyjskich wykazały, że w czasie kopulacji jedna aktywna seksualnie samica jest goniona przez grupę samców, którym naprzemiennie udaje się ją pokryć (ROBITAILLE i BOUVET 1976). Co jakiś czas samica ucieka do norki przed goniącymi ją samcami. U szczurów w zasadzie nie występuje kompetycja o samicę, chociaż wyżej wymienieni badacze obserwowali interesujące zachowanie samców szczurów polegające na tym, że samiec ustawił się w okolicy norki, z której wychodziła aktywna samica, a następnie po pokryciu jej zapędzał ją z powrotem do norki opędzając się jednocześnie od innych samców.

Ciekawym sposobem kopulacji obserwowanym w warunkach półnaturalnych u szczurów laboratoryjnych (który, jak się zdaje, występuje również u szczurów dzikich, chociaż bezpośrednio nie został jeszcze zaobserwowany) jest tak zwana panogamia (MCCLINTOCK 1984). W kopulacji panogamicznej zazwyczaj dwa samce kopulują z grupą kilku aktywnych seksualnie samic. Gdy jeden samiec znajduje się w okresie refrakcji poejakulacyjnej, inny w tym czasie kopuluje z wszystkimi dostępnymi samicami, następnie gdy kopulujący samiec osiągnie ejakulację, wtedy zaczyna kopulować drugi, u którego w tym czasie zdążył zakończyć się okres refrakcji poejakulacyjnej.

MECHANIZMY MOTYWACYJNE W ZACHOWANIU SEKSUALNYM SZCZURÓW

SAMCE

W roku 1956 BEACH wysunął hipotezę, w myśl której zachowanie seksualne samców szczurów zależy od działania dwóch mechanizmów: mechanizmu podniecenia seksualnego (ang. sexual arousal mechanism) i mechanizmu kopulacyjnego (ang. copulatory mechanism). Zgodnie z tą hipotezą, pod wpływem stymulacji sensorycznej dochodzącej od samicy podniecenie seksualne samca ma narastać do momentu przekroczenia progu kopulacyjnego. Po przekroczeniu tego progu dochodzi do głosu tak zwany mechanizm kopulacyjny działający aż do momentu wystąpienia ejakulacji. Rola intromisji ma polegać jedynie na podtrzymywaniu działania tego mechanizmu. W następnych latach koncepcja ta ulegała pewnym modyfikacjom i uzupełnieniom. W roku 1973 KURTZ i ADLER wysunęli hipotezę, w myśl której w sterowaniu zachowaniem seksualnym samca szczura obok procesu pobudzenia seksualnego ważną rolę odgrywa również proces hamowania. Zgodnie z tą hipotezą, po umieszczeniu samca z aktywną seksualnie samicą podniecenie seksualne narasta najpierw pod wpływem stymulacji sensorycznej dochodzącej od samicy, a następnie w wyniku poszczególnych kopulacji. Trwa to aż do momentu osiągnięcia progu ejakulacyjnego, po czym występuje ejakulacja, a podniecenie seksualne spada do poziomu zerowego. Zdaniem tych autorów, równoległe z narastaniem podniecenia seksualnego narastać ma jednak proces hamowania. Po każdej ejakulacji hamowanie miało spadać, ale do poziomu wyższego niż poprzednio. By uruchomić ponownie zachowanie kopulacyjne, narastające po każdej ejakulacji, podniecenie seksualne musi więc przekroczyć próg kopulacyjny oraz narosły poziom hamowania, narastający jako funkcja liczby odbytych kopulacji. Hipoteza ta tłumaczyła w pewnym stopniu obserwowane u samców szczurów zjawisko wydłużania się okresów refrakcji poejakulacyjnej po kolejnych ejakulacjach.

SAMICE

W aktywności seksualnej samic wyróżnić można trzy czynniki: atrakcyjność, proceptywność i receptywność (BEACH 1976). Atrakcyjność seksualna jest związana z szeregiem cech samicy oddziałujących pobudzająco na samca, takich jak zapach, wygląd i wiele innych. Proceptywność jest to aktywne dążenie do kontaktu seksualnego z samcem. Receptywność polega na umożliwianiu samcowi skutecznej kopulacji. Z wyżej wymienionych czynników pierwsze dwa dotyczą zarówno samców, jak i samic. Receptywność jest cechą typowo samiczą.

W przeciwieństwie do samców podniecenie seksualne u samic zależy głównie od poziomu hormonów płciowych w ich organizmie. Natomiast podobnie jak u samców występowanie różnych rodzajów zachowania seksualnego zależy od siły podniecenia seksualnego. Po podaniu wzrastających dawek hormonów płciowych uprzednio kastrowanym szczurzycom, HLIŃAK i MADLAFOUSEK (1972) obserwowali wyraźne zmiany w zachowaniu seksualnym samic. Przy najniższych dawkach samica była jedynie receptywna — dopuszczała samca do krycia

i wykonywała lordozę. Przy wzrastających dawkach pojawiały się zachowania należące do repertuaru zalotów, najpierw strzyżenie uszami, następnie prezentacje, a przy najwyższych dawkach skakanie i uciekanie (HLIŃAK i MADLAFOUSEK 1972). Hamowanie seksualne u szczurzyca jest związane z powstaniem odczynu progestacyjnego pojawiającego się w wyniku kopulacji wskutek kumulowania się stymulacji genitalnej (ADLER 1978).

Dla zrozumienia dalszego ciągu pracy konieczne jest wyjaśnienie pewnych podstawowych pojęć z zakresu etologii i teorii motywacji.

ZACHOWANIA WRODZONE

Wyróżnia się dwa rodzaje zachowań wrodzonych: odruch bezwarunkowy i instykt. Odruch bezwarunkowy jest najbardziej elementarną reakcją ośrodkowego układu nerwowego (OUN) na zmiany środowiska. Podstawą każdego odruchu bezwarunkowego jest łuk odruchowy. Składa się on z receptora, drogi dośrodkowej, ośrodka, drogi odśrodkowej i efektora. Efektozem może być mięsień lub gruczoł (SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989).

Zgodnie z definicją podaną przez TINBERGENA (1976), instykt jest to hierarchicznie zorganizowany mechanizm nerwowy, podatny na przyjęcie określonych bodźców wewnętrznych i zewnętrznych, przygotowujących jego akcję, wyzwalających i kierujących nią — i reagujących na nie skoordynowanymi ruchami mającymi znaczenie przystosowawcze.

Podstawową częścią składową wszystkich zachowań instyktowych jest koordynacja dziedziczna, czyli ściśle określony zdeterminowany genetycznie program ruchowy, zakodowany w określonych ośrodkach OUN zwanych centrami instyktu. Jest ona w każdej chwili gotowa do zadziałania. Koordynacja dziedziczna zostaje uruchomiona pod wpływem specjalnego bodźca zwanego „bodźcem-znakiem”. Jeśli źródłem takiego bodźca jest inny osobnik, bodziec taki nosi wtedy nazwę „wyzwalacza społecznego” (TINBERGEN 1976).

POPEĘD

Popeędem nazywamy proces nerwowy ukierunkowany na zaspokojenie określonej potrzeby biologicznej (SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989). Potrzeba biologiczna pojawia się w wyniku odchylenia stanu fizjologicznego organizmu od stanu homeostazy lub — szerzej — gdy zwierzę nie znajduje się w optymalnych warunkach życiowych. Zaspokajanie popędu łączy się z wykonywaniem czynności, które prowadzą do zaniku potrzeby biologicznej.

Proces zaspokajania popędu nosi nazwę reakcji konsumacyjnej. Może on mieć miejsce w dwóch sytuacjach: (1) w wyniku wykonania dziedzicznej koordynacji (DK) pod wpływem bodźca sygnałnego (CRAIG 1918), oraz (2) w wyniku pobudzenia określonych eksteroreceptorów w czasie konsumacyjnego odruchu bezwarunkowego (KONORSKI 1969).

Mamy więc do czynienia z występowaniem dwóch typów reakcji konsumacyjnych o dobrze wyrażonych właściwościach nagradzających. Dla ułatwienia

będziemy je dalej nazywać odpowiednio — konsumacją kinestetyczną i konsumacją eksteroceptywną (BECK 1993). Oba te typy konsumacji prowadzą także do wzrostu podniecenia.

INSTRUMENTALNY ODRUCH WARUNKOWY

Instrumentalny odruch warunkowy jest podstawową formą wszystkich nabytych zachowań dowolnych. Zostaje on wytworzony zawsze w oparciu o jakiś popęd. Odruch ten polega na tym, że w celu uzyskania określonego wzmocnienia, w czasie którego dochodzi do zaspokojenia tego popędu zwierzę musi wykonać pewną ściśle określoną reakcję ruchową (tzw. reakcję instrumentalną), na przykład przygięcie łapą gałęzi, na której znajduje się pokarm, podejście do innego osobnika, zaczajenie się na ofiarę i temu podobne. Wzmocnieniem może być pokarm, woda, kontakt z innym osobnikiem, kopulacja i temu podobne, innymi słowy, te wszystkie sytuacje, w których występuje konsumacja eksteroceptywna lub kinestetyczna. Odruch instrumentalny może występować w odpowiedzi na określony bodziec, tak zwany bodziec warunkowy. Czas upływający od zadziałania bodźca warunkowego do wystąpienia reakcji instrumentalnej nosi nazwę latencji odruchu. Jeśli bodziec warunkowy zaczyna działać natychmiast po zakończeniu wzmocnienia, wtedy latencja odruchu jest miarą właściwości nagradzającej zastosowanego wzmocnienia. Natomiast szybkość wykonania reakcji instrumentalnej (np. tempo naciskania na dźwignię lub szybkość przebiegnięcia przez bieżnię) odzwierciedla aktualną siłę popędu, w oparciu o który został wytworzony dany odruch (KONORSKI 1969).

ELEMENTY WRODZONE W ZACHOWANIU SEKSUALNYM SZCZURÓW

W trakcie zachowania seksualnego u szczurów występują oba rodzaje zachowań wrodzonych: odruchy bezwarunkowe i reakcje instynktowe. Zaloty samca polegające na obwąchiwaniu okolicy anogenitalnej i ciała samicy mają charakter koordynacji dziedzicznej wyrażającej się poprzez przyjmowanie pewnej typowej pozycji (BARNETT 1963). Konsumacyjny akt seksualny u samców szczurów obejmuje zachowania kopulacyjne i ejakulacyjne. W obu przypadkach wyróżnić możemy w tych zachowaniach komponentę instynktową — koordynację dziedziczną (kopulację) oraz kopulacyjne odruchy bezwarunkowe — ruchowy i wydzielniczy. Ruchowymi odruchami kopulacyjnymi są erekcje. Bodźcem bezwarunkowym dla tych reakcji jest ucisk na nasadę prącia wywierany przez napletek w chwili wprowadzenia żołądzi prącia do ujścia pochwy. Wydzielniczym odruchem kopulacyjnym jest wytrysk nasienia. Bodźcem bezwarunkowym dla tego odruchu jest pobudzenie receptorów genitalnych znajdujących się na żołądzi prącia (SACHS i BARFIELD 1976), zależy on jednak również od odpowiednio wysokiego poziomu podniecenia seksualnego.

Zachowania należące do repertuaru zalotów u szczurzyca (strzyżenie uszami, prezentacje, skakanie i odbieganie) są dziedzicznymi koordynacjami. Wskazuje na to fakt, że przebiegają zawsze w bardzo podobny sposób, pod wpływem

bodźców dochodzących od samca. Natomiast zachowanie kopulacyjne — lordoza — jest ruchowym odruchem bezwarunkowym. Bodźcem bezwarunkowym dla odruchu lordozy jest ucisk wywierany przez samca na boki oraz okolice anogenitalną samicy. Do wywołania tego odruchu, oprócz bodźca bezwarunkowego, niezbędne jest odpowiednie stężenie hormonów płciowych, występujące w okresie rui (ADLER 1978). Obok odruchu ruchowego — lordozy występuje u samic również kopulacyjny odruch wydzielniczy — odczyn progestacyjny. Bodźcem bezwarunkowym dla niego jest stymulacja receptorów genitalnych zlokalizowanych zwłaszcza w okolicy szyjkowej pochwy (ADLER 1978).

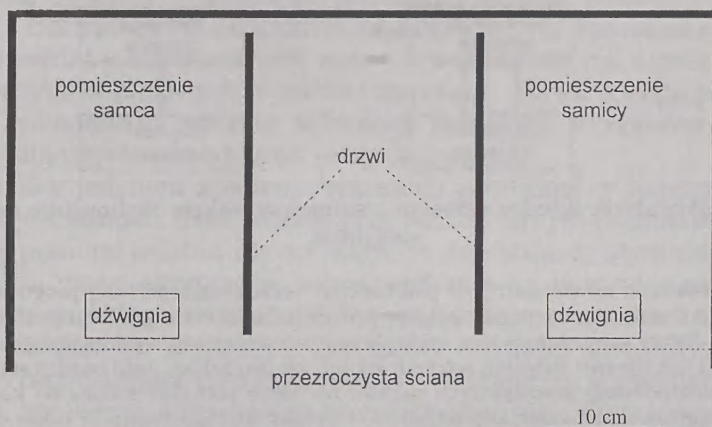
WŁAŚCIWOŚCI NAGRADZAJĄCE POSZCZEGÓLNYCH ELEMENTÓW ZACHOWANIA SEKSUALNEGO

Najbardziej precyzyjną informację na temat właściwości nagradzających poszczególnych elementów zachowania seksualnego samców i samic szczurów uzyskano w wyniku badań instrumentalnych odruchów warunkowych o wzmocnieniu seksualnym. Badania takie przeprowadzono u szczurów obojga płci. Z badań tych wynika, że dla samca szczura właściwości nagradzające mają zarówno zachowania kopulacyjne, jak i zachowania z repertuaru zalotów. Tak więc właściwości nagradzające mogą mieć same kontakty dotykowe i węchowe bez prób kopulacji (BECK 1980), a nawet sam zapach wydzieliny z pochwy samicy w rui (CARR i współaut. 1970). Miarą właściwości nagradzających poszczególnych elementów zachowania seksualnego jest długość latencji odruchu instrumentalnego występującego bezpośrednio po tym zachowaniu. U samców stwierdzono, że latencje odruchów występujących po ejakulacjach były zawsze dłuższe od latencji odruchów występujących po intromisjach (BECK 1971). Natomiast u samców badanych w labiryncie T w sytuacji wyboru pomiędzy samicą normalną a samicą z zaszytą pochwą nie zaobserwowano preferowania samic normalnych (WHALEN 1961). W tej sytuacji doświadczalnej właściwości nagradzające kopulacji niekompletnej nie różniły się więc dla samca od właściwości nagradzających intromisji.

Z kolei u samic stwierdzono, że wzmocnieniem dla odruchu instrumentalnego mogła być obecność samca za metalową siatką umożliwiającą jedynie kontakt wzrokowy i zapachowy (MEYERSON i LINDSTRÖM 1973) lub kontakty węchowo-dotykowe (BECK 1974). Zachowanie kopulacyjne mogło też stanowić wzmocnienie odruchów instrumentalnych, w których reakcją instrumentalną było przebieganie przez bieżnię (HILL i THOMAS 1973), przebieganie do innego pomieszczenia (SCHOELCH-KRIEGER i współaut. 1976) i naciskanie dźwigni (BERMANT 1961). W przeciwieństwie do samców, u samic latencje odruchów instrumentalnych były krótsze po kopulacjach niekompletnych niż po intromisjach, natomiast, podobnie jak u samców, latencje po intromisjach były krótsze niż po ejakulacjach (BERMANT 1961, PEIRCE i NUTTAL 1961). Ponadto stwierdzono, że samica w rui potrafi wybierać zawsze jednego z dwóch danych jej do wyboru samców (FRENCH i współaut. 1972).

Instrumentalne odruchy warunkowe o wzmocnieniu seksualnym wykorzystywano również w badaniach wzajemnych interakcji między samcem a samicą

w trakcie zachowania seksualnego. W tym celu stosowano metodę jednoczesnego badania instrumentalnych odruchów warunkowych o wzmocnieniu seksualnym u samców i samic szczurów (BECK 1977). Doświadczenia były prowadzone w specjalnej kamerze (rys. 1) składającej się z trzech pomieszczeń o takich samych wymiarach połączonych za pomocą dwóch gilotynowych drzwi (BECK 1980). W przednich ścianach obu zewnętrznych pomieszczeń były umieszczone dźwignie. W czasie doświadczenia samiec i samica były zamykane w zewnętrznych pomieszczeniach kamery wyposażonych w dźwignie. Wykonanie przez którekolwiek zwierzę reakcji instrumentalnej, polegającej na kilkukrotnym naciśnięciu dźwigni, powodowało otwarcie drzwiczek oddzielających je od środkowego pomieszczenia. Kontakt między obydwoma zwierzętami stawał się więc możliwy dopiero wtedy, kiedy obydwa wykonały reakcję instrumentalną. W takim układzie doświadczalnym zwierzęta były całkowicie równoprawne, jeśli chodzi o sterowanie doświadczeniem. Stwierdzono występowanie dodatniej korelacji między latencjami odruchów samców i samic, a brak korelacji między tempem naciskania na dźwignię przez samce i samice (BECK 1993). Można stąd wyciągnąć wniosek, że właściwości nagradzające poszczególnych kontaktów kopulacyjnych u samic i samców (odzwierciedlane przez długość latencji odruchów instrumentalnych) są podobne, natomiast tempo naciskania na dźwignię odzwierciedla poziom podniecenia seksualnego u samców i samic, który zależy od zupełnie innych czynników u obojga płci.

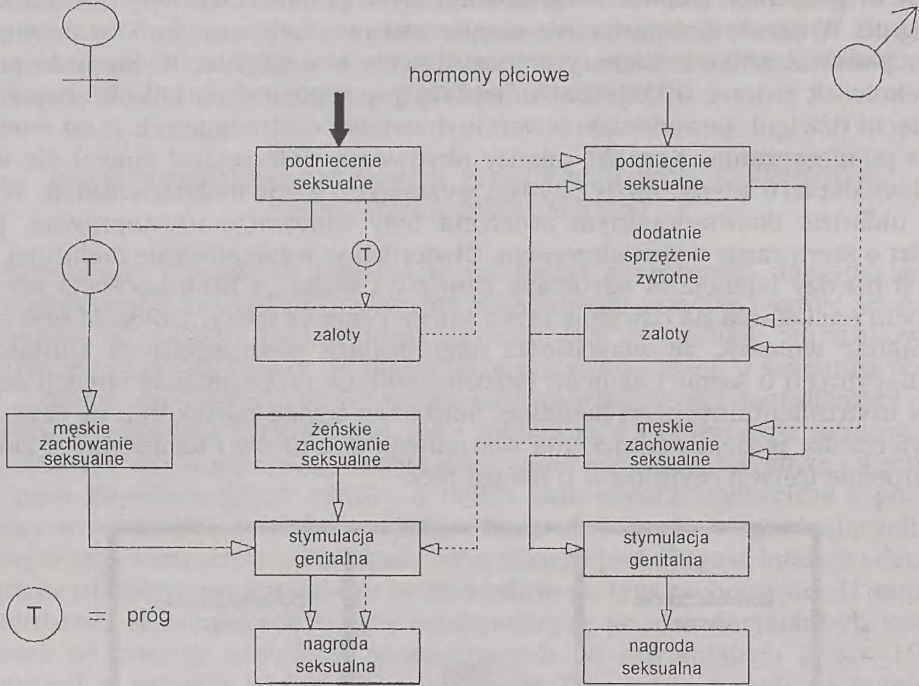


Rys.1. Widok z góry na kamerę do jednoczesnego badania instrumentalnych odruchów warunkowych o wzmocnieniu seksualnym u samców i samic szczurów.

INTERAKCJE MIĘDZY SAMCEM A SAMICĄ W TRAKCIE ZACHOWANIA SEKSUALNEGO SZCZURÓW

W wyniku zachowań z repertuaru zalotów, takich jak obwąchiwanie okolicy anogenitalnej i ciała samicy, samiec doprowadza do wzrostu swojego podniecenia seksualnego powyżej progu kopulacyjnego, co powoduje rozpoczęcie kopulacji. Kolejne kopulacje prowadzą do dalszego wzrostu pobudzenia seksualnego,

aż do momentu, kiedy zostanie przekroczony próg ejakulacyjny, po czym podniecenie seksualne spada do poziomu zerowego (KURTZ i ADLER 1973). W trakcie zachowania seksualnego u samca pojawia się pętla dodatniego sprzężenia zwrotnego (rys. 2). Zaloty, a następnie zachowanie kopulacyjne prowadzą do wzrostu podniecenia seksualnego prowadzącego do dalszej ich intensyfikacji.



Rys. 2. Współdziałanie między samcem a samicą w trakcie zachowania seksualnego szczurów.

Zaloty samca prowadzą do wzrostu jego podniecenia seksualnego powyżej progu kopulacyjnego. Powoduje to rozpoczęcie kopulacji, co z kolei powoduje pobudzenie zakończeń genitalnych i zaspakajanie popędu. Zaloty samicy prowadzą także do wzrostu podniecenia seksualnego samca, który w trakcie kopulacji jest dla niej jedynym źródłem stymulacji genitalnej. Jeśli bardzo silnie pobudzona seksualnie samica pomimo intensywnych zalotów nie może pobudzić samca do kopulacji, wtedy przejawia ona męskie zachowanie kopulacyjne, w wyniku którego dochodzi także do pobudzenia receptorów genitalnych. Na schemacie dla uproszczenia nie uwzględniono roli konsumpcji kinestetycznej. Dalsze objaśnienia w tekście.

Zaloty samicy w pierwszym rzędzie mają na celu doprowadzenie do wzrostu podniecenia seksualnego samca powyżej progu kopulacyjnego. Następnie już po jego przekroczeniu służą do kontrolowania sekwencji pobudzeń własnych receptorów genitalnych, koniecznych dla uzyskania odczynu progestacyjnego (McCLINTOCK 1984).

Czynnikiem odgrywającym podstawową rolę w przebiegu zachowania seksualnego zarówno samca, jak i samicy szczura są właściwości nagradzające poszczególnych zachowań: zarówno zalotów, jak i kopulacji czy ejakulacji. Samiec i samica wykonują zachowania z repertuaru zalotów przede wszystkim dlatego,

że zachowania te mają dla nich właściwości nagradzające, lub, jeszcze prościej, są dla nich przyjemne. Wzrost podniecenia seksualnego samca umożliwiający mu następnie przekroczenie progu kopulacyjnego jest jedynie ich następstwem.

U samca właściwości nagradzające zachowań kopulacyjnych mogą być wynikiem zarówno konsumacji kinestetycznej, jak i eksteroceptywnej. Natomiast u samicy właściwości nagradzające zachowania kopulacyjnego (lordozy) są wynikiem jedynie konsumacji eksteroceptywnej związanej ze stymulacją genitalną, ponieważ zachowanie kopulacyjne samicy (lordoza) jest jedynie odruchem bezwarunkowym. W trakcie KAS samica wyraźnie jest ukierunkowana na uzyskiwanie optymalnej stymulacji genitalnej (FRENCH i współaut. 1972), a samiec na wzrost podniecenia seksualnego (KURTZ i ADLER 1973).

O znaczeniu stymulacji genitalnej dla samicy świadczy również fakt, że w warunkach naturalnych, gdy samica ma możliwość odchodzenia od samca w trakcie zachowania seksualnego, sama reguluje sobie ilość stymulacji genitalnej oraz jej czasową charakterystykę w ten sposób, by zapewnić sobie odpowiednią sekwencję pobudzeń receptorów genitalnych odpowiednią dla wywołania odczynu progestacyjnego (ROBITAILLE i BOUVET 1976, MCCLINTOCK i ADLER 1978). Zwraca w tym miejscu uwagę fakt, że w toku normalnego zachowania seksualnego występują elementy uczenia się instrumentalnego. By zapewnić sobie odpowiednią sekwencję pobudzeń receptorów genitalnych, odpowiednią dla wywołania odczynu progestacyjnego, samica uczy się chować przed samcem (ROBITAILLE i BOUVET 1976, MCCLINTOCK i ADLER 1978). Ponieważ wybór samca występuje również u kastrowanych samiec w warunkach rui wywoływanej przez podanie hormonów płciowych (FRENCH i współaut. 1972), wydaje się, że samica musi mieć zakodowany wzorzec sekwencji pobudzeń receptorów genitalnych odpowiedni dla uzyskania odczynu progestacyjnego.

Dla samicy jedynym źródłem stymulacji genitalnej w heteroseksualnych kontaktach jest samiec. Jeśli jednak przy bardzo silnym podnieceniu seksualnym samicy pomimo zalotów nie dochodzi do uzyskiwania stymulacji genitalnej (np. z powodu małej aktywności seksualnej samca), u samicy może dojść do uruchomienia męskiego zachowania kopulacyjnego, w wyniku którego dochodzić może również do stymulacji genitalnej na innej alternatywnej drodze. Właściwości nagradzające tego zachowania, podobnie jak w przypadku samców, związane są zarówno z konsumacją kinestetyczną, jak i eksteroceptywną.

Męskie zachowanie seksualne można dość łatwo obserwować u samic po podaniu dużych dawek hormonów płciowych (estradiolu lub testosteronu) (BARFIELD i SCHOELCH-KRIEGER 1977), a także w czasie badania instrumentalnych odruchów warunkowych wzmacnianych kontaktem z samcem. W drugim przypadku wystarczy po prostu zastąpić w pewnym momencie samca służącego jako wzmocnienie aktywną seksualnie samicą (BECK 1987). Kiedyś w toku takiego doświadczenia obserwowałem interesujące zjawisko polegające na tym, że badana samica wykazująca męski behavior kopulacyjny po kilku pokryciach drugiej samicy wykonywała w jej kierunku zachowanie kokietujące (BECK, wyniki nie opublikowane). Świadczy to o tym, że samica rozróżnia jednak stymulację genitalną uzyskiwaną dzięki kryciu innej samicy od stymulacji uzyskiwanej

w wyniku intromisji, która wiąże się także z pobudzaniem wewnętrznej części pochwy.

ZAKOŃCZENIE

Przedstawione powyżej uwagi dotyczące współdziałania między samcem i samicą u szczurów w toku zachowania seksualnego w żadnym wypadku nie wyczerpują całości zagadnienia. W pracy tej chciałem jedynie zwrócić uwagę Czytelnika na pewne podstawowe mechanizmy motywacyjne, leżące u podstaw zachowania seksualnego szczurów, a zwłaszcza na rolę dwóch rodzajów reakcji konsumpcyjnych w zaspakajaniu popędu seksualnego tych zwierząt.

Autor pragnie podziękować doc. dr hab. Ewie Godzińskiej za krytyczne uwagi w czasie przygotowania pracy do druku.

COOPERATION BETWEEN THE MALE AND THE FEMALE DURING SEXUAL BEHAVIOUR IN THE RATS

Summary

Sexual behaviour of rats includes courtship behaviour (in the male, sniffing of the anogenital region of the female, in the female, sex-soliciting behaviour) and copulatory behaviour. Copulatory behaviour consists of series of intermittent mounts either accompanied or not by insertion of the penis into the vagina and terminated by ejaculation. Satisfaction of the sexual drive is the main factor controlling sexual behaviour in rats. In the male, the sexual drive can be satisfied not only by genital stimulation, but also by the performance of the motor programme of copulatory behaviour. In the female, the sexual drive can be satisfied only by genital stimulation. The function of courtship in both male and female rats is to increase the sexual arousal of the male above the copulatory threshold. During copulatory behaviour the male rat is the only source of genital stimulation for both partners. In the male, the function of copulatory behaviour is to increase sexual arousal above the ejaculatory threshold. In the female, the function of that behaviour is to provide genital stimulation necessary for the progestational stage to occur. If a highly sexually aroused female rat is deprived of genital stimulation (e.g. due to the presence of a sexually inactive male), she may display the male pattern of copulatory behaviour as an alternative way to obtain genital stimulation.

LITERATURA

- ADLER N. T., 1978. *Social and environmental control of reproductive processes in animals*. [W:] T. E. MCGILL, D. A. DEWSBURY, B. D. SACHS (red.) *Sex and behavior status and prospectus*. Plenum Pres, New York, 115-160.
- BARFIELD R. J., SCHOELCH KRIEGER M., 1977. *Ejaculatory and postejaculatory behavior of male and female rats. I. Effects of sex hormones and electric shock*. *Physiol. Behav.* 19, 203-208
- BARNETT S. R., 1963. *A study in behaviour*. London, Methuen, 288 str.
- BEACH F. A., 1956. *Characteristics of masculine "sex drive"*. [W:] M. R. JONES (red.) *Nebraska symposium of motivation*. Lincoln, University of Nebraska Press, 1-32.
- BEACH F. A., 1976. *Sexual attractivity, proceptivity, and receptivity in female mammals*. *Horm. Behav.* 7, 105-138.
- BECK J., 1971. *Instrumental conditioned reflexes with sexual reinforcement in rats*. *A. Neurobiol. Exp.* 31, 251-262.
- BECK J., 1974. *Contact with male or female conspecifics as a reward for instrumental response in estrous and anestrus female rats*. *A. Neurobiol. Exp.* 34, 615-620.

- BECK J., 1977. *Positive correlation of bar-press latencies during simultaneous investigation of instrumental sexual responses in male and female rats*. Act. Nerv. Super. 19, 240-242.
- BECK J., 1980. *The integration of the male-female set studied by simultaneous investigation of the instrumental sexual responses in rats*. A. Neurobiol. Exp. 40, 527-533
- BECK J., 1987. *Situation dependent heterotypical copulatory behavior in female rats*. Acta Physiol. Pol. 38, 52-52.
- BECK J., 1993. *The differences between simultaneously or separately tested instrumental sexual responses in rats*. Acta Neurobiol. Exp. 52, 233-238.
- BERMANT G., 1961. *Response latencies of female rats during sexual intercourse*. Science. 133, 1771-1773.
- CAAR W. J., WYLIE N. R., LOEB L. S., 1970. *Responses of adult and immature rats to sex odor*. J. Comp. Physiol. Psychol. 72, 51-59.
- CRAIG W., 1918. *Appetites and aversions as constituents of instincts*. Biol. Bull. 34, 91-107
- DEWSBURY D. A., 1967. *A quantitative description of the behavior of rats during copulation*. Behaviour 29, 154-178.
- DIAMOND D. M., 1970. *Intromission pattern and species vaginal code in relation to induction of pseudopregnancy*. Science 169, 995-997.
- EDMONDS S., ZOLOTH S. R., ADLER N. T., 1972. *Storage of copulatory stimulation in the female rat*. Physiol. Behav. 8, 161-164.
- ETKIN W. 1964. *Reproductive behaviors*. [W:] W. ETKIN (red.) Social behavior and organisation among vertebrates. Chicago, University of Chicago Press, 75-116.
- FRENCH D., FITZPATRICK D., LAW O. T., 1972. *Operant investigation of mating preference in female rats*. J. Comp. Physiol. Psychol. 81, 226-232.
- HEYMER A., 1977. *Ethologisches Wörterbuch*. 1977. Berlin, Hamburg, Paul Parey, 237 str.
- HILL T. E., THOMAS T. R., 1973. *The role of reinforcement in the sexual behavior of the female rat*. Physiol. Behav. 11, 911-913.
- HLIŃAK Z., MADLAFOUSEK J., 1972. *The dependence of sexual behavior in experienced males on the precopulatory behavior of females in albino rats*. Physiol. Bohemosl. 21, 83-84.
- KONORSKI J., 1969. *Integracyjna działalność mózgu*. Warszawa, PWN, 518 str.
- KURTZ R. G., ADLER N. T., 1973. *Electrophysiological correlates of copulatory behavior in the male rat: evidence for a sexual inhibitory process*. J. Comp. Physiol. Psychol. 84, 225-239.
- LARSSON K., 1956. *Conditioning and sexual behavior in the male albino rat*. Almqvist & Wiksel, Stockholm, 157 str.
- MADLAFOUSEK J., HLIŃAK Z., 1977. *Sexual behavior of the female laboratory rat: inventory, patterning and measurement*. Behaviour 63, 129-174.
- MCCLINTOCK M. K., 1984. *Group mating in the domestic rat as a context for sexual selection: consequences for the analysis of sexual behavior and neuroendocrine response*. Adv. Study Behav. 14, 1-50.
- MCCLINTOCK M. K., ADLER N. T., 1978. *The role of the female during copulation in wild and domestic Norway rat (Rattus norvegicus)*. Behaviour 67, 67-96.
- MEYERSON B. J., LINDSTRÖM L. H., 1973. *Sexual motivation in the female rat*. Acta Physiol. Scand. Suppl. 389, 1-80.
- MORRIS D., 1956. *The function and causation of courtship ceremonies*. [W:] L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme. Paris, MASSON et C-ie, 261-286.
- PEIRCE J. T., NUTTAL R. J., 1961. *Self paced sexual behavior in female rat*. J. Comp. Physiol. Psychol. 54, 310-313.
- ROBITAILLE J. A., BOUVET J., 1976. *Field observations on social behaviour of the Norway rat, Rattus norvegicus (Berkenhout)*. Biol. Behav. 1, 289-308.
- SACHS B. D., BARFIELD R. J., 1976. *Functional analysis of masculine copulatory behaviour in the rat*. Adv. Study Behav. 7, 91-154.
- SADOWSKI B., CHMURZYŃSKI J. A., 1989. *Biologiczne mechanizmy zachowania*. Warszawa, PWN, 614 str.
- SCHOELCH-KRIEGER M., ORR T., PEPPER T., 1976. *Temporal patterning of sexual behavior in the female rat*. Behav. Biol. 18, 379-386.
- TINBERGEN N., 1976. *Badania nad instynktem*. Warszawa, PWN, 328 str.
- WHALEN R. E., 1961. *Effect of mountings without intromission and intromission without ejaculation on sexual behavior and maze learning*. J. Comp. Physiol. Psychol. 54, 409-415.

MONIKA BUKACIŃSKA, DARIUSZ BUKACIŃSKI

Zakład Ekologii Ogólnej, Instytut Ekologii PAN

Dziekanów Leśny

Konopnickiej 1, 05-092 Łomianki

FUNKCJE I SPOSOBY WYRAŻANIA AGRESJI U MEW I RYBITW

WSTĘP

Pierwsze hipotezy dotyczące podstaw zachowań instynktownych, ewolucji komunikacji i rytualizacji były formułowane przede wszystkim na gęsiach, kaczkach i mewach, których (obok rybitw) ten artykuł dotyczy. Wiele ich spostrzeżeń jest nadal aktualnych, inne zostały zweryfikowane przez późniejszych badaczy zachowań zwierząt. Celem tego artykułu jest przedstawienie aktualnej wiedzy o funkcji zachowań agresywnych u mew i rybitw oraz podłożu i sposobach wyrażania agresji. Ze względu na ograniczenia związane z objętością tekstu jedynie w bardzo niewielkim stopniu omówimy tu czynniki biologiczne, wewnątrzpopulacyjne i środowiskowe determinujące lub/i modyfikujące częstość i sposoby wyrażania agresji u mew i rybitw. Wszystkich zainteresowanych tymi zagadnieniami odsyłamy do drugiego artykułu poświęconego zagadnieniom agresji u mew (Bukaciński i Bukacińska, w druku).

PRÓBA DEFINICJI I KLASYFIKACJA

Generalnie za zachowanie agresywne uważa się wzajemną niechęć lub wrogość osobników względem siebie, prowadzącą do konfliktów (SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989). Termin zachowanie agresywne jest utożsamiany z zachowaniem agonistycznym (agonistyczne: grec. *agōniz* — występować przeciw, opierać się; antagonistyczne: grec. *agonist* — konkurent). Niektórzy jednak autorzy zachowania agonistyczne rozumieją szerzej, obejmując tym terminem wszelkie zachowania obserwowane w czasie konfliktu, a więc również zachowania submisywne. W zależności od tego, czy w konflikcie biorą udział osobniki tego samego czy też różnych gatunków rozróżnia się agresję wewnątrz- i międzygatunkową.

Agonistyczne zachowania wewnątrzgatunkowe są związane przede wszystkim ze współzawodnictwem o różne zasoby (WILSON 1975). Mogą jednak dotyczyć również zachowania tak zwanego „dystansu osobniczego”, czyli pewnej

określonej odległości między osobnikami. U zwierząt stadnych bądź łączących się w grupy w pewnych okresach życia (czy sezonu) agresja wewnątrzgatunkowa może służyć osobnikom do ustalenia ich pozycji socjalnej w grupie (MANNING 1976).

Agonistyczne zachowania międzygatunkowe są związane przede wszystkim z obroną przed drapieżnikami. Jednak tam, gdzie różne gatunki zajmują podobne nisze ekologiczne, korzystając z tych samych, ograniczonych zasobów, zachowania te mogą spełniać funkcje podobne, jak w przypadku antagonizmów wewnątrzgatunkowych. Drapieżnictwa zwykle się nie zalicza do zachowań agresywnych. U jego podstaw bowiem leży głód i jego zaspokojenie, dlatego też zabijanie ofiar przez drapieżnika traktuje się jako element zachowania pokarmowego (MANNING 1976).

Stopień agresywności poszczególnych osobników dawniej przypisywano przede wszystkim czynnikom dziedzicznym („Gesammelte Werke” Z. Freuda, „Tak zwane zło” K. Lorenza). Obecnie jednak nie negując dziedzicznego podłoża tych zachowań uważa się, że równie ważną rolę odgrywają różne czynniki wyzwalające oraz dotychczasowe doświadczenie w konfliktach z innymi osobnikami (SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989). Agresja jest więc wynikiem współdziałania mechanizmów endo- i egzogennych, których udział może być różny w zależności od sytuacji, która ją powoduje (SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989).

Socjalny kontekst powstawania konfliktów jest szczególnie widoczny tam, gdzie mamy do czynienia z dużą liczbą osobników zajmujących ograniczoną przestrzeń. Ma to miejsce na przykład w koloniach lęgowych mew i rybitw. Każda z par zajmuje ściśle określony teren, na którym odbywa zaloty, buduje gniazdo, kopuluje i opiekuje się lęgiem w ciągu całego okresu lęgowego (terytorium lęgowe typu C; NICE 1941). Chociaż życie w kolonii jest związane z całym szeregiem korzyści (m.in. WITTENBERGER i HUNT 1985), to ma ono również ujemne strony. Jednym z kosztów gnieźdzenia się w koloniach jest wysoki poziom agresji osobników, wynikający z częstego występowania sytuacji konfliktowych.

FUNKCJE AGRESJI U MEW I RYBITW

OBRONA TERYTORIUM

Podstawową funkcją zachowań agonistycznych u mew i rybitw jest zajęcie, ustalenie granic i efektywna obrona terytorium o optymalnym rozmiarze i kształcie, w jak najlepszym miejscu kolonii. Stąd też najczęściej najwyższy poziom zachowań agresywnych u tych grup ptaków jest na początku sezonu lęgowego. Dotyczy to zwłaszcza samców, które znacznie częściej niż samice biorą udział w konfliktach „granicznych” (artykuł przeglądowy Bukaciński i Bukacińska, w druku). Zdobycie i utrzymanie terytorium umożliwia przede wszystkim przystąpienie do lęgu w danym roku. Dla niektórych gatunków mew i rybitw zdobycie terytorium jest bardzo ważne również dla formowania par i utrzymywanie więzi w parze (TINBERGEN 1956, GOCHFELD 1978, MC NICHOLL 1979). Pary, które zdobędą terytoria w miejscach lepszych, na przykład dających lepszą ochronę przed drapieżnikiem czy lepiej zabezpieczających przed wpływem takich czynników środowiskowych, jak wiatr czy zbyt duże nasłonecznienie (często

miejszem takim jest centrum kolonii), najczęściej też wychowują więcej młodych. Stwierdzono to między innymi u mewy trójpalczastej *Rissa tridactyla* (COULSON 1968) i śmieszki *Larus ridibundus* (BUKACIŃSKI i BUKACIŃSKA 1993). Pary, którym nie uda się zdobyć terytorium w danej kolonii, szukają miejsca w innych koloniach, próbują gnieździć się pojedynczo bądź też w ogóle nie przystępują do rozrodu w danym roku (np. u mewy pospolitej *Larus canus*, obserwacje własne).

OBRONA OBSZARU ŻEROWISKOWEGO

Mewy i rybitwy przeważnie żerują w grupach. W przypadku mew ma to miejsce przede wszystkim na śmietniskach i polach, u rybitw polega to na łowieniu ryb (które są podstawowym pożywieniem rybitw) w określonych, stałych miejscach. Taki sposób żerowania nie jest jednak zasadą i często można obserwować również pojedynczo żerujące ptaki (zwłaszcza u rybitw). Niezależnie od sposobu żerowania powszechnie sądzi się, że obie grupy ptaków nie mają typowych terytoriów żerowiskowych (np. NISBET 1983, MC NICHOLL 1990, obserwacje własne). Konflikty, jakie mają miejsce na żerowiskach, są związane niemal wyłącznie z próbami wzajemnej kradzieży zdobytego pokarmu (kleptoparazytyzm pokarmowy) (np. VERBEEK 1977). Czasami jednak u niektórych gatunków rybitw stwierdzano powstawanie czasowych (krótkotrwałych) terytoriów żerowiskowych, które były aktywnie bronione. Uważa się, że jest to związane z przestrzennym rozmieszczeniem ryb. Zachowanie takie obserwowano w niektórych miejscach u rybitwy czarnouchej *Sterna forsteri* (MC NICHOLL 1979), rybitwy popielatej *S. paradisea* i rybitwy rzecznej *S. hirundo* (NISBET 1983, KIRKHAM i NISBET 1987).

PILNOWANIE SAMICY

Inną ważną funkcją agresji u rybitw i mew wydaje się być pilnowanie partnera. Wyewoluowało ono u wielu gatunków ptaków jako optymalna strategia inwestycji czasowych samca w reprodukcję (PARKER 1974a). Funkcją tego zachowania jest zapobieżenie pozamałżeńskim kopulacjom samicy w okresie jej płodności. Gnieźdzenie się w koloniach znacznie zwiększa ryzyko takich pozamałżeńskich kopulacji, ale również zwiększa potencjalne korzyści samców szukających takich okazji (WITTENBERGER i HUNT 1985). W takich sytuacjach obserwowano różne strategie samic. U niektórych gatunków kopulacje były wypraszane przez samice bądź też często przez nie akceptowane. Najczęściej jednak kopulacje pozamałżeńskie są wymuszane (MØLLER i BIRKHEAD 1991). Przyjmuje się, że samce mogą przyjąć dwie podstawowe strategie, aby zapewnić sobie ojcostwo — pilnować partnerki, reagując agresywnie na samców intruzów lub też często kopulować ze „swoją” samicą (MØLLER i BIRKHEAD 1991). U ptaków sperma jest magazynowana w jajowodzie samicy i porcja spermy z ostatniej kopulacji ma przewagę nad tą zmagazynowaną w szansach na zapłodnienie każdej kolejnej komórki jajowej (ZENONE i współaut. 1979). MØLLER i BIRKHEAD (1991) na podstawie częstości kopulacji u mew zaliczyli je do grupy wykorzystującej strategię częstych kopulacji. Są jednak dowody, że przynajmniej u niektórych gatunków mew samce pilnują „swoje” samice. Takie zachowanie, redukujące możliwość aktów pozamałżeńskich i ewentualnego współzawodnictwa sper-

my, obserwowano na przykład u mewy srebrzystej *Larus argentatus* (MORRIS i BIDOCHKA 1982). Również u innych gatunków mew samce są bardzo agresywne w stosunku do innych samców w okresie, kiedy samice są płodne, czyli na krótko przed składaniem jaj i w jego czasie. Wtedy też próby wymuszonych kopulacji występują najczęściej (BURGER i BEER 1975, GLADSTONE 1979). Także nasze badania, prowadzone w koloniach mewy pospolitej *L. canus* na Wiśle potwierdzają obecność strategii pilnowania samic u tego gatunku.

OBRONA MŁODYCH

Kolejną funkcją wewnątrzgatunkowych zachowań agonistycznych jest obrona potomstwa przed osobnikami dorosłymi tego samego gatunku. Młode mewy często są chwytane, dziobane i zabijane przez osobniki dorosłe (VERMEER 1970, HARRIS 1964, PATTERSON 1965, BROWN 1967, HUNT 1972, DAVIS i DUNN 1976, HUNT i HUNT 1976, PARSONS 1976). Czasem są nawet przez nie zjadane (TINBERGEN 1959, PARSONS 1971). Bezpośrednią przyczyną ataków na młode jest prawdopodobnie ich zwiększona ruchliwość związana ze stresem pokarmowym. Głodne młode zaczynają wędrować w poszukiwaniu pokarmu, przekraczając granice sąsiednich terytoriów i narażając się na ataki (FORDHAM 1964, HUNT i MC LOON 1975, SPAANS i współaut. 1994). Zjawisko to może nasilać się w wyniku zakłóceń w życiu kolonii spowodowanych na przykład przez człowieka (np. FETTEROLF 1983a).

Co powoduje, że osobniki atakują bardziej ruchliwe młode? Istnieje kilka koncepcji próbujących wyjaśnić ewolucyjne (pośrednie, ultymatywne) przyczyny tego zjawiska. Jedna z nich mówi, że jest to forma obrony terytorialnej (np. HUNT i HUNT 1976): młode zwiększają konflikt między sąsiadami. Inna podkreśla, że jest to rodzaj obrony przed adopcją lub karmieniem obcych młodych (ASHMOLE 1963). Mimo, iż ryzyko adopcji w koloniach mew i rybitw jest duże i występuje regularnie, to agresja skierowana w kierunku obcych młodych znacznie częściej kończy się przepędzeniem młodego poza obręb terytorium, niż jego zranieniem czy zabiciem (artykuł przeglądowy WITTENBERGER i HUNT 1985; obserwacje własne).

Niektóre osobniki dorosłe u dużych gatunków mew specjalizują się w zjadaniu jaj i młodych swojego gatunku (PARSONS 1971). Uważa się, że kanibalizm stanowi alternatywną metodę żerowania w warunkach braków pokarmowych. Jak dotąd jednak bezpośrednio nie znaleziono takiej korelacji, to znaczy zwiększonego stopnia kanibalizmu w złych warunkach pokarmowych (BROWN 1967, BURGER i GOCHFELD 1981). Pośrednim dowodem jest zwiększony (zwłaszcza u dużych gatunków mew) poziom zachowań agresywnych obserwowany zarówno u samców, jak i samic w okresie pierwszych 7–10 dni życia młodych, czyli w okresie, kiedy są one najbardziej narażone na kanibalizm. Później częstość zachowań agresywnych rodziców gwałtownie spada.

INNE FUNKCJE AGRESJI W OKRESIE LEGOWYM

Inną funkcją agresji w koloniach mew i rybitw jest obrona materiału gniazdowego i pokarmu przed „złodziejami”. W kolonii ptaki często współzawodniczą o materiał gniazdowy kradnąc go sobie nawzajem. Najbardziej narażone na

kradzież są gniazda ptaków rozpoczynających lęgi wcześniej. Są one okradane przez ptaki przystępujące do lęgów później (WITTENBERGER i HUNT 1985). Obecność dużej liczby ptaków w koloniach czy też na wspólnych żerowiskach stwarza możliwości dla wewnątrz- i międzygatunkowego kleptoparazytyzmu pokarmowego (kradzieży pokarmu) (WITTENBERGER i HUNT 1985). Strategia ta jest niekiedy ważnym sposobem zdobywania pokarmu przez niektóre gatunki. Przykładem mogą tu być badania prowadzone przez VERBEEK (1977), gdzie głównym sposobem zdobywania pokarmu przez 95% osobników mewy żółtonogiej, *L. fuscus*, była jego kradzież osobnikom mewy srebrzystej, FETTEROLF (1983b) oraz DULUDE i współautorzy (1988) pokazali, że również głodne młode mogą kraść pokarm od sąsiadujących młodych tego samego gatunku.

OKRES POZALEGOWY

Poza okresem lęgowym mewy i w znacznie mniejszym stopniu rybitwy prowadzą koczowniczy tryb życia, przenosząc się w dużych grupach w pobliże bogatych źródeł pokarmu, często przemieszczając się na duże odległości. W okresie tym również obserwowano zachowania agresywne u tych ptaków. Dotyczą one zwłaszcza zachowania tak zwanego dystansu osobniczego, po przekroczeniu którego żaden osobnik nie jest tolerowany. Badania GRUBBA (1974) dotyczące zachowania mew srebrzystych *L. argentatus* na zimowiskach wykazały, że w przypadku tego gatunku wszystkie osobniki, które siadały bliżej niż 30 cm były natychmiast atakowane i przeganiane.

AGRESJA MIĘDZYGATUNKOWA

Główną funkcją zachowań agonistycznych międzygatunkowych u mew i rybitw jest (obok przeciwdziałania różnym formom kleptoparazytyzmu) obrona jaj i młodych przed drapieżnikami. Gnieźdzenie się ptaków w koloniach z jednej strony przyciąga drapieżniki, z drugiej jednak wspólne gnieźdzenie się często umożliwia bardziej skuteczną obronę przed drapieżnymi ptakami i ssakami (KRUUK 1964). Mewy i rybitwy wytworzyły wiele różnych strategii antydrapieżniczych.

W wyjaśnianiu reakcji na drapieżnika często odwoływano się do teoretycznego pojęcia popędów: agresji i strachu, które sterują określonymi zachowaniami. Wzajemny ich udział w reakcji na drapieżnika jest uzależniony od tego, czy drapieżnik zagraża tylko lęgowi, czy również osobnikom dorosłym. W sytuacji, kiedy drapieżnik zagraża również osobnikom dorosłym przeważa zdecydowanie strach. Przykładem może tu być reakcja śmieszki *L. ridibundus* na sokoła — tworzenie grupy i latanie w tak zwanym „panicznym locie” (panic flight) (KRUUK 1964). Podobnie jest w przypadku drapieżników nocnych (niektóre gatunki sów, lis), kiedy dorosłe osobniki mew i rybitw bądź uciekają, bądź też kontynuują wysiadanie bez żadnych reakcji agresywnych (SOUTHERN i SOUTHERN 1978). W przypadku, kiedy ptaki drapieżne zagrażają głównie lęgom (jaja i młode), mewy i rybitwy najczęściej atakują i gonią drapieżnika całą grupą w powietrzu, co jest szczególnie skuteczne w przypadku błotniaków (*Circus* spp.) i dziennych gatunków sów (KRUUK 1964). Wrony (*Corvus* spp.) oraz drapieżne mewy są atakowane przez pary, których gniazdo jest zagrożone, gonione w powietrzu i „przekazywane” kolejnym parom, przez których terytoria drapieżnik się przemie-

szcza (KRUUK 1964). Jeśli jednak drapieżnik pojawia się bardzo często (np. codziennie) bądź przelatując przez teren kolonii na inne żerowiska, bądź też gnieźdząc się na obrzeżu kolonii, zachowanie ptaków jest uzależnione od reakcji intruza. Jeśli nie zagraża on bezpośrednio gnieźdzącym się ptakom w kolonii, wytwarza się u nich pewien rodzaj tolerancji (habitucja) na samą obecność drapieżnika (MCNICHOLL 1973). Zachowanie takie jest w pełni adaptacyjne, gdyż ciągłe zakłócanie normalnego życia kolonii prowadzi bądź do porzucenia lęgów, bądź też do zmniejszenia ilości czasu poświęcanego na inkubację i opiekę nad młodymi. W konsekwencji sukces reprodukcyjny ptaków w takich warunkach jest wyraźnie niższy (HATCH 1970).

W przypadku drapieżnych ssaków najbardziej skutecznym sposobem ochrony lęgu jest jednak zakładanie gniazd w miejscach niedostępnych (BURGER 1974). Najczęstszą reakcją mew i rybitw na obecność drapieżnego ssaka w kolonii jest zbijanie się nad nim w grupę. Osobniki, których gniazda są najbliższe atakują ssaka, pikując z góry i uderzając nogami (np. KRUUK 1964). Zachowanie takie jest jednak względnie efektywne jedynie w stosunku do małych ssaków (np. jeź *Erinaceus europaeus*, łasica *Mustela nivalis*), zawodzi zupełnie natomiast w przypadku ssaków większych (lis *Vulpes vulpes*, norka amerykańska *Mustela vison*) (KRUUK 1964).

SPOSOBY WYRAŻANIA AGRESJI I ICH PODŁOŻE

Agonistyczne reakcje ptaków mogą mieć dwie formy. Może to być agresja bezpośrednia (otwarta), do której można zaliczyć atak, gonitwę i walkę. Eskalacja konfliktu jest jednak bardzo kosztowna energetycznie, może również prowadzić do zranień. Na ogół zachowania agresywne są więc bardziej zrytualizowane i polegają na prezentacji pów i wydawaniu głosów o różnej intensywności. Pozy demonstrowane przez mewy lub rybitwy mimo różnic międzygatunkowych charakteryzują się dość dużym podobieństwem i przyjmuje się, że ich rola jest podobna u wszystkich gatunków tej grupy ptaków (MOYNIHAN 1955, TINBERGEN 1959). U niektórych gatunków, na przykład u mewy małej *Larus minutus*, większą rolę niż pozy odgrywa wokalizacja (VEEN i PIERSMA 1986). Głosy związane z atakiem mogą pełnić przynajmniej dwie funkcje: (1) mogą być integralną częścią ataku i pomagać odstraszyć przeciwnika, rozproszyć jego uwagę, wywołać hiperstymulację organów czuciowych dźwiękiem o wysokiej amplitudzie, (2) mogą sygnalizować informację o prawdopodobieństwie ataku, to jest ostrzegać przeciwnika (VEEN i PIERSMA 1986).

Klasyczna etologia (LORENZ 1966) przyjmuje, że zachowania związane z konfliktem mogą być zrytualizowane (zmienione i wystylizowane) w toku ewolucji w celu zakomunikowania przeciwnikowi wewnętrznej motywacji (LORENZ 1966, EIBL-EIBESFELD 1975). Badania Tinbergena i innych badaczy dotyczące zachowań agresywnych mew i rybitw zdają się potwierdzać hipotezę, że funkcją pów groźących jest przestraszenie przeciwnika (TINBERGEN 1953, 1959, MOYNIHAN 1955, STOUT 1975). Według nich pozy groźące ewoluowały w wyniku działania dwóch stanów motywacyjnych — tendencji do ataku i tendencji do ucieczki (TINBERGEN 1959) i w związku z tym niosą w sobie informację o stanie motywa-

cyjnym osobnika. Późniejsze badania pokazały, że również wokalizacja niesie podobną informację. Z obserwacji mewy małej, rybitwy rzecznej i r. popielatej *S. paradisea* pokazały, że ptaki tych gatunków innym rodzajem głosu reagują na intruza, który zagraża wyłącznie terytorium lub lęgowi (motywacja do ataku — atak wydaje się być wtedy najbardziej efektywną odpowiedzią behawioralną) a innym w odpowiedzi na drapieżnika lub bardzo „natrętnego” intruza, który może zagrażać właścicielowi terytorium (motywacja do ucieczki) (VEEN i PIERSMA 1986, VEEN 1987).

Niektórzy autorzy sugerują też, że w ewolucji wokalizacji u mew i rybitw istnieje presja selekcyjna na indywidualne rozpoznawanie osobnika wydającego głos. Przykładem niech będzie tu głos ostrzegawczy mew, tak zwany „long call” (długi okrzyk). Według VEENA (1985) składa się on z trzech części, które wyrażają: (a) indywidualność osobniczą, (b) intencję podejścia, być może ze wskazaniem kierunku, (c) intencję podejścia na bliską odległość w „zamiarze pokojowym”. Indywidualne rozpoznawanie osobników jest konieczne do ustalenia więzi w parze oraz między rodzicami i młodymi. Sygnalizowanie chęci podejścia zapobiega atakom lub ucieczce, przygotowując partnera do spotkania lub umożliwiając przeciwnikowi ucieczkę. Sygnalizacja wskazująca, że ptak ma „zamiary pokojowe” umożliwia prawdopodobnie kontakt partnerom w parze w okresie, kiedy motywacja do agresji jest bardzo wysoka (na początku ustalania granic terytorium).

Analiza zrytualizowanych pów mew wskazuje z kolei, że najważniejszą informację o stanie motywacyjnym przeciwników niesie pozycja głowy. Im niższe jest jej położenie, tym wyższy poziom agresji (np. STOUT 1975). Autor ten podkreślał również, że bardzo duży wpływ na sposób wyrażania agresji ma stopień zagrożenia ze strony przeciwnika. Obserwowano trzy poziomy działań obronnych u *Larus glaucescens*:

(1) atak w kierunku intruzów, którzy mogli być odpędzeni minimalnym wysiłkiem (takich jak intruz wyrażający motywację do ucieczki, tzn. przyjmujący pozę „uległą”, o małej intensywności agresji, bądź też odwracający się tyłem do obrońcy);

(2) pozy agresywne o dużej intensywności agresji skierowane przeciw intruzom trudniejszym do odpędzenia (demonstrującym podobne pozy agresywne);

(3) wyczekiwanie w stosunku do wyjątkowo natrętnych intruzów, którzy nie odpowiadali na pozy demonstracyjne. Po dłuższym okresie wyczekiwania obrońca najczęściej w końcu atakował. Być może wzrastała jego motywacja do wyrzucenia intruza, lub też uznawał intruza za mało groźnego, skoro ten nie zachowywał się agresywnie.

Teoretycy ewolucji początkowo w ogóle odrzucali wpływ (i pojęcie) motywacji w tłumaczeniu zachowań agresywnych (MAYNARD SMITH i PRICE 1973, MAYNARD SMITH 1974, PARKER 1974 b). MAYNARD SMITH i PRICE (1973) zaproponowali model ewolucji zachowań konfliktowych, w którym selekcja działa na poziomie osobniczym, a sukces danej strategii (sposobu zachowania) zależy wyłącznie od strategii innych osobników. Zgodnie z tym modelem to, czy ewolucja wykształciła zrytualizowane, czy też eskalowane formy agresji zależałoby jedynie od przewidywanego stosunku zysków do kosztów danej formy zachowania agonistycznego. Jeśli większość osobników w populacji w konkretnej sytuacji przyjmuje

określony typ zachowania, strategia ta zostanie utrwalona ewolucyjnie i nosi nazwę ewolucyjnie stabilnej strategii (ESS) (MAYNARD SMITH 1974). Modele, w których próbowano włączyć pojęcie motywacji do teoretycznych rozważań dotyczących ewolucji zachowań konfliktowych sugerowały, że zwierzę „nie powinno podawać informacji” o swoich zamiarach, takich jak na przykład chęć ataku (MAYNARD SMITH 1982). Co więcej, przewidywano, że w niektórych sytuacjach ewolucja powinna prowadzić do „blefu”, czyli do przekazywania fałszywych informacji o swoich rzeczywistych zamiarach (np. motywacji do agresji) (CARYL 1979). Badacze zachowań agresywnych coraz częściej jednak podkreślają zbyt duże uproszczenie takich modeli, wskazując, że ich założenia zależą w dużym stopniu od wymyślonych sytuacji konfliktowych (GROOTHUIS 1989, PIERSMA i VEEN 1988). Zrozumienie, czy i w jakich warunkach pozy dają informację o motywacji i czy są w konsekwencji metodą komunikacji wymaga obserwacji zwierząt w warunkach naturalnych konfliktów (ENQUIST i współaut. 1985, PIERSMA i VEEN 1988, HINDE 1981). Coraz częściej pojawiają się argumenty, że szczególnie u gatunków socjalnych (jakimi są mewy i rybitwy), u których jest ważne indywidualne rozpoznawanie, wyewoluował też rodzaj komunikacji agonistycznej przekazujący rzeczywisty stopień tolerancji osobników względem siebie (VAN RHIJN i VODEGEL 1980, SENAR 1990). Według tych autorów informowanie przeciwnika o intencji ataku, poprzedzające jego ewentualne rozpoczęcie, może być strategią ewolucyjnie stabilną. Jeśli w grupach socjalnych wyewoluowały mechanizmy rytualizujące zachowania i regulujące interakcje agresywne (ROHWER i EWALD 1981, SENAR i współaut. 1989) to nie byłoby nic dziwnego, że wyewoluował tam też taki rodzaj komunikacji agonistycznej. Ponieważ zachowania nietolerancyjne często prowadzą do eskalacji konfliktu (kosztownej dla obu uczestników), jest też mało prawdopodobne aby w stabilnych grupach socjalnych ewoluował „blef” (VAN RHIJN i VODEGEL 1980, SENAR 1990).

PODSUMOWANIE

Gnieźdzenie się w koloniach oraz grupowe żerowanie wielu gatunków mew i rybitw stwarza sytuacje, w których konflikt jest nieodłącznym elementem życia tych grup ptaków. Funkcje, jakie spełniają zachowania agonistyczne są różne w zależności od tego, czy dotyczą one osobników tego samego czy różnych gatunków. Agresja wewnątrzgatunkowa jest związana przede wszystkim z okresem lęgowym. Wtedy to zachowania agonistyczne są sposobem na zdobycie i utrzymanie terytorium oraz zapewnianiu ojcostwo później karmionych młodych. Pozwalają również obronić swoje młode i ustrzec się przed kradzieżami materiału gniazdowego i zdobytego pokarmu. W okresie połgowym konflikty wewnątrzgatunkowe są związane w dalszym ciągu z obroną przed kleptoparazytyzmem oraz utrzymaniem specyficznego dla gatunku dystansu osobniczego. Agresja międzygatunkowa z kolei jest związana przede wszystkim z obroną przed drapieżnikami. Mewy i rybitwy wykształciły wiele różnych strategii antydrapieżniczych w zależności od stopnia zagrożenia i rodzaju drapieżnika.

Zachowania agresywne u mew i rybitw mogą wyrażać się bądź poprzez agresję bezpośrednią (atak, gonitwa, walka), bądź też mogą przybierać formy

bardziej zrytualizowane. Są nimi pozy grożące, sygnalizujące różne nasilenie agresji. Sposób zachowania agresywnego w danej sytuacji najprawdopodobniej jest uzależniony od wzajemnej relacji agresji i strachu u osobnika w konkretnej sytuacji konfliktowej.

Chcielibyśmy podziękować Panu Piotrowi Jabłońskiemu za cenne uwagi do niniejszej pracy.

FUNCTIONS AND EXPRESSION OF AGGRESSION IN GULLS AND TERNS

Summary

This is a review of the present knowledge concerning the functions, expression and the basis of agonistic behaviour in gulls and terns. Colonial breeding and feeding in flocks make conflicts inseparable elements of social life of most species in this group of birds. Functions of aggression differ depending on whether it is displayed among individuals of the same or different species. Intraspecific aggression occurs mainly during the breeding season. Many authors emphasize the importance of aggression at the beginning of the breeding season when it enables the birds to establish and maintain their breeding territories, essential requisites for successful reproduction. Some authors also emphasize the importance of intraspecific aggression during egg laying. Aggression of males protects females against extra-pair copulations and insures paternity of chicks, which are then fed by both parents. Agonistic behaviour displayed after hatching wards off intrusion of conspecifics, thus protecting chicks against territorial neighbours and (especially in large species of gulls) against cannibals. In the feeding areas, intraspecific aggression counteracts kleptoparasitism, a feeding strategy fairly common in some species of gulls and terns. Maintaining a stable, species-specific individual distance is the most important function of intraspecific aggression outside the breeding season. The main function of interspecific aggression is the protection against predators. The choice of an anti-predatory strategy depends on the kind of predator and the degree of threat. Aggression in gulls and terns can be expressed as overt aggression (attack, chase, fight) or as more ritualized forms which prevent injuries and are less energy- and time-consuming. Agonistic behaviour is often considered to be a resultant of two motivations: fear and aggression. Hence, during a specific conflict situation the choice of the form of agonistic behaviour depends on the relative strength of the tendency to escape and the tendency to attack.

LITERATURA

- ASHMOLE N. P., 1963. *The regulation of numbers of tropical oceanic birds*. Ibis 103b, 458-473.
- BROWN R. G. B., 1967. *Breeding success and population growth in a colony of herring gulls and lesser black-backed gulls, Larus argentatus and L. fuscus*. Ibis 109, 502-515.
- BUKACIŃSKI D., BUKACIŃSKA M., 1993. *Colony-site and nest-site selection of the L. ridibundus at the middle course of the Vistula River*. Ring 15, 208-215.
- BURGER J., 1974. *Breeding adaptations of Franklin's Gull (Larus pipixcan) to a marsh habitat*. Anim. Behav. 22, 521-567.
- BURGER J., BEER C. G., 1975. *Territoriality in the Laughing Gulls (L. atricilla)*. Behaviour, 55, 301-320.
- BURGER J., GOCHFELD M., 1981. *Colony and habitat selection of six Kelp Gull Larus dominicanus colonies in South Africa*. Ibis 123, 298-310.
- CARYL P. G., 1979. *Communication by agonistic displays: what can games theory contribute to ethology*. Behaviour 68, 136-169.
- COULSON J., 1968. *Differences in the quality of birds nesting in the centre and on the edges of a colony*. Nature 217, 478-479.
- DAVIS J. W. F., DUNN E. K., 1976. *Intraspecific predation and colonial breeding in Lesser Black-backed Gulls, Larus fuscus*. Ibis, 118, 65-77.

- DULUDE A. M., MC NEIL R., BARON G., 1988. *Do young Ring-billed Gulls *Larus delawarensis* participate in territorial defence.* Bird Study 35, 153–158.
- EIBL-EIBSFELDT J., 1975. *Ethology: the biology of behavior.* Holt, Rinehart and Winston, New York.
- ENQUIST M., PLANE E., ROD J., 1985. *Aggressive communication in Fulmars (*Fulmarus glacialis*) competing for food.* Anim. Behav. 33, 1007–1020.
- FETTEROLF P. M., 1983a. *Effects of investigator activity on Ring-billed Gull behavior and reproductive performance.* Wilson Bull. 95, 23–41.
- FETTEROLF P. M. 1983b. *Infanticide and non fatal attacks on chicks by Ring-billed Gulls.* Anim. Behav. 31, 1018–1028.
- FORDHAM R. A., 1964. *Breeding biology of the Southern Black-backed Gull. Incubation and chick stage.* Notornis 11, 110–126.
- GLADSTONE D. E., 1979. *Promiscuity in monogamous colonial birds.* Amer. Nat. 114, 545–557.
- GOCHFELD M., 1978. *Breeding synchrony in Black Skimmers: colony v.s. subcolonies.* Proc. Col. Waterbirds Group 2, 171–177.
- GROOTHUIS T., 1989. *On the ontogeny of display behaviour in the Black-headed Gull. II. Casual links between the development of aggression, fear, and display behaviour.* Behaviour 110, 161–204.
- GRUBB T. C., 1974. *Individual distance in Herring Gull.* Auk 91, 637–639.
- HARRIS M. P. 1964. *Aspects of the breeding biology of the gulls *Larus argentatus*, *L. fuscus*, and *L. marinus*.* Ibis 106, 432–456.
- HATCH J. J., 1970. *Predation and piracy by gulls at the ternery in Maine.* Auk 87, 244–254.
- HINDE R. A., 1981. *Animal signals: ethology and games theory approaches are not incompatible.* Anim. Behav. 29, 535–542.
- HUNT G. L., Jr., 1972. *Influence of food distribution and human disturbance on the reproductive success of Herring Gulls.* Ecology 53, 1051–1061.
- HUNT G. L., Jr., HUNT M. W. 1976. *Gull chick survival: the significance of growth rates, timing of breeding and territory size.* Ecology 57, 62–75.
- HUNT G. L., Jr., MC LOON S. C., 1975. *Activity patterns of gull chicks in relation to feeding by parents: their potential significance for density-dependent mortality.* Auk. 92, 523–527.
- KIRKHAM I. R., NISBET I. C. T., 1987. *Feeding techniques and field identification of Arctic, Common and Roseate Terns.* Br. Birds 80, 41–47.
- KRUUK H., 1964. *Predators and anti-predator behaviour of the Black-headed Gull (*Larus ridibundus* L.).* Behav. Suppl. 11, 1–129.
- LORENZ K., 1966. *On aggression.* Methuen, London.
- MANNING A., 1976. *Wstęp do etologii zwierząt.* PWN, Warszawa. 406 str.
- MAYNARD SMITH J., 1974. *The theory of games and the evolution of animal conflicts.* J. theor. Biol. 47, 209–221.
- MAYNARD SMITH J., 1982. *Evolution and theory of games.* Cambridge Univ. Press, Cambridge. 224 str.
- MAYNARD SMITH J., PRICE G. A. 1973. *The logic of animal conflicts.* Nature 246, 15–18.
- MC NICHOLL M. K., 1973. *Habituation of aggressive responses to avian predators by terns.* Auk, 90, 902–904.
- MC NICHOLL M. K., 1979. *Territories of Foster Terns.* Proc. Col. Waterbirds Group, 3, 196–203.
- MC NICHOLL M. K., 1990. *Temporary feeding territories among Caspian Terns.* Col. Waterbirds 13, 133–13
- MØLLER A. P., BIRKHEAD T. R., 1991. *Frequent copulations and mate guarding as alternative paternity guards in birds: a comparative study.* Behaviour, 118, 170–186.
- MORRIS R. D., BIDOCHKA M. J., 1982. *Mate guarding in Herring Gulls.* Col. Waterbirds 5, 124–130.
- MOYNIHAN M., 1955. *Some aspects of reproductive behaviour in the Black-headed Gull (*Larus ridibundus* L.) and related species.* Behav. Suppl. 4, 1–201.
- NICE M. M. 1941. *The role of territory in bird life.* Amer. Midl. Nat., 26, 441–487.
- NISBET I. C. T., 1983. *Territorial feeding by Common Terns.* Col. Waterbirds, 6, 64–70.
- PARKER G. A., 1974a. *Courtship persistence and female guarding as male time investment strategies.* Behaviour 48, 157–184.
- PARKER G. A., 1974b. *Assesment strategy and evolution of fighting behaviour.* J. theor. Biol. 47, 223–243.
- PARSONS J., 1971. *Cannibalism in Herring Gulls.* Brit. Birds 64, 528–537.
- PARSONS J., 1976. *Nesting density and breeding success in the Herring Gull, *Larus argentatus*.* Ibis 118, 537–546.
- PATTERSON I. J., 1965. *Timing and spacing of broods in the Black-headed Gull, *Larus ridibundus*.* Ibis 107, 433–459.

- PIERSMA T., VEEN J., 1988. *An analysis of the communication function of attacks calls in Little Gulls.* Anim. Behav. 36, 773-779.
- ROHWER S., EWALD P. W., 1981. *The cost of dominance and advantage of subordination in a badge signalling systems.* Evolution 35, 441-454.
- SADOWSKI B., CHMURZYŃSKI J. A., 1989. *Biologiczne mechanizmy zachowania.* PWN, Warszawa. 614 str.
- SEAR J. C., 1990. *Agonistic communication in social species: what is communicated?* Behaviour 112, 270-283.
- SEAR J. C., COMERINO M., METCALFE N. B., 1989. *Agonistic interactions in Siskin flocks: why are dominants sometimes subordinate?* Behav. Ecol. Sociobiol. 25, 141-145.
- SOUTHERN L. K., SOUTHERN W. E., 1978. *Absence of nocturnal predator defense mechanisms in breeding gulls.* Proc. Col. Waterbirds Group, 1, 157-162.
- SPAANS A. L., BUKACIŃSKA M., BUKACIŃSKI D., VAN SWELM N. D. 1994. *The relationship between food supply, reproductive parameters and population dynamics in Dutch Lesser Black-backed Gull Larus fuscus: a pilot study.* IBN Research Report 94/9, Wageningen.
- STOUT J. F., 1975. *Aggressive communication by Larus glaucescens. III. Description of the displays related to territorial protection.* Behaviour 55, 181-207.
- TINBERGEN N., 1953. *The Herring Gulls' World.* Collins, London.
- TINBERGEN N., 1956. *On the functions of territory in Herring Gulls.* Ibis, 98, 401-411.
- TINBERGEN N., 1959. *Comparative studies of the behaviour of gulls (Laridae): a progress report.* Behaviour 15, 1-70.
- VAN RHLIJN J. G., VODEGEL R., 1980. *Being honest about one's intentions: an evolutionary stable strategy for animal contest.* J. theor. Biol. 85, 623-641.
- VEEN J., 1985. *On the functional significance of long call components in the Little Gull.* Neth. J. Zool. 35, 63-85.
- VEEN J., 1987. *Ambivalence in the structure of display vocalizations of gulls and terns: new evidence in favour of Tinbergen's conflict hypothesis?* Behaviour 100, 33-49.
- VEEN J., PIERSMA T., 1986. *Causation and function at different vocal reactions of Little Gull Larus minutus to intruders near the nest.* Behaviour 98, 241-264.
- VERBEEK N. A. M., 1977. *Interactions between Herring and Lesser Black-backed Gulls feeding on refuse.* Auk 94, 726-735.
- VERMEER K., 1970. *Breeding biology of California and Ring-billed Gulls.* Can. Wildl. Rep. Ser. 12.
- WILSON E. O., 1975. *Sociobiology. The New Synthesis.* Belknap Press, Cambridge M.A. 680 str.
- WITTENBERGER J. F., HUNT G. L., Jr., 1985. *The adaptive significance of coloniality in birds.* [W:] Avian Biology. Vol. 8, Academic Press, 1-78.
- ZENONE P. G., SIMS M. E., ERIKSON C. J., 1979. *Male Ring Dove behaviour and the defense of genetic paternity.* Amer. Nat., 114, 615-626.

ELŻBIETA FUSZARA, MACIEJ FUSZARA

Instytut Ekologii PAN

Zakład Ekologii Kręgowców i Zakład Ekologii Ogólnej

Dziekanów Leśny, 05-092 Łomianki

ZACHOWANIA GODOWE I OPIEKA RODZICIELSKA U NIETOPERZY
(CHIROPTERA)

Na świecie żyje około 950 gatunków nietoperzy. Zamieszkują one różne strefy klimatyczne od północnej Skandynawii, Islandii i Alaski na północy aż po Nową Zelandię i Ziemię Ognistą na południu (HILL i SMITH 1984). Przy tak dużej liczbie gatunków i szerokim zasięgu występowania (od tropików aż poza koło podbiegunowe) zrozumiałym jest, że zwierzęta te różnią się pod wieloma względami w swojej biologii i trybie życia. Od pewnego czasu trwa zresztą ożywiona dyskusja na temat ich pochodzenia. Niektórzy badacze skłaniają się bowiem do wniosku, że dwa podrzędy, na które dzieli się rząd nietoperzy, to jest *Microchiroptera* i *Megachiroptera*, powinny uzyskać rangę osobnych rzędów (PETTIGREW i współaut. 1989). Wyniki szczegółowych badań porównawczych doprowadziły do sformułowania hipotezy, że te dwie grupy ssaków nie są tak blisko spokrewnione ze sobą, jak sądzono dotychczas i niezależnie uzyskały zdolność aktywnego lotu. Jednym z argumentów zwolenników tej teorii jest różnica w sposobie orientowania się w przestrzeni — *Microchiroptera* posługują się echolokacją, zaś wśród *Megachiroptera* zdolność tę (i to w ograniczonym stopniu) posiadają wyłącznie przedstawiciele rodzaju *Rousettus* (KRZANOWSKI 1980).

Większość nietoperzy to zwierzęta żyjące gromadnie. Wszędzie na świecie znaleźć można kryjówki, w których przebywa razem kilkaset lub kilka tysięcy osobników. Z tego samego schronienia korzystają też często nietoperze należące do kilku gatunków. W podziemiach Międzyrzeckiego Rejonu Umocnionego w zachodniej Polsce stwierdzono podczas jednej z zim obecność ponad 29 tysięcy nietoperzy należących do 10 gatunków (URBAŃCZYK i GÓLSKI 1994). Miejscem, gdzie można spotkać najwięcej nietoperzy jest niewątpliwie jaskinia Bracken Cave koło San Antonio (USA), gdzie przebywa kolonia rozrodcza gatunku *Tadarida brasiliensis* licząca około 20 milionów osobników (samice z młodymi) (DAVIS i współaut. 1962). Osobliwością w zwyczajach nietoperzy jest też to, że w tak wielkich skupieniach zimowych i koloniach rozrodczych zwykle nie obserwuje się zachowywania dystansu między osobnikami. Szczególnie dobrze widać to zimą. Śpiące nietoperze spotyka się często w grupach, w których poszczególne osobniki przylegają ściśle jeden do drugiego, zapewniając sobie w ten sposób większą stabilność termiczną (KRZANOWSKI 1980). W tak bogatej w gatunki

grupie zwierząt nie może się jednak obejść bez różnorodności obyczajów. Istnieją nietoperze, które spędzają co prawda zimę w koloniach, ale zawsze wiszą w pewnej odległości jeden od drugiego. Znanych jest także kilkanaście gatunków prowadzących samotniczy tryb życia, u których kontakty między osobnikami ograniczają się do sezonu godowego (HILL i SMITH 1984).

ZACHOWANIA GODOWE

Różnice w wyglądzie zewnętrznym między samicami i samcami nietoperzy są na ogół słabo zaznaczone. Zwykle ograniczają się jedynie do niejednakowej wielkości osobników przeciwnych płci, przy czym w przypadku nietoperzy z rodzin upiorowatych *Emballonuridae* i mroczkowatych *Vespertilionidae* oraz niektórych molosów *Molossidae* samice są nieznacznie większe od samców, natomiast u większości przedstawicieli pozostałych rodzin rzecz ma się przeciwnie (BRADBURY 1977). Niektóre nietoperze są jednak wyposażone w bardziej wyraziste sygnały świadczące o przynależności płciowej. Najczęściej są to kępy sierści w odmiennym kolorze, często dłuższej niż na reszcie ciała, występujące zwykle w połączeniu z gruczołami zapachowymi (BRADBURY 1977). Przeważnie wyróżniają się w ten sposób samce. U afrykańskich nietoperzy owocożernych z rodzajów *Epomophorus*, *Epomops*, *Micropteropus* i *Nanonycteris* samce mają na ramionach epolety z długiej, sztywnej, białej lub żółtawej sierści, które mogą stroszyć podczas prezentacji partnerce lub rywalowi. U innych nietoperzy takie włosy mogą występować w postaci kołnierza lub, jak na przykład u *Taphozous melanopogon*, „brody” wyrastającej na policzkach i górnej części szyi. Niektóre z afrykańskich przedstawicieli rodzaju *Tadarida* posiadają na szczycie głowy grzebień z długich, sztywnych włosów, który także mogą stroszyć. U większości nietoperzy z rodzaju *Hipposideros* na górnej części pyska, nad oczami znajduje się duży gruczoł, który wyraźnie powiększa się w okresie rozrodu. *Hipposideros cyclops* swoją łacińską nazwę zawdzięcza zwracającemu uwagę pękowi włosów wyrastającemu z tego gruczołu w sezonie rozrodczym (BRADBURY 1977). Innego typu oznaki przynależności płciowej posiadają samce afrykańskiego nietoperza *Hypsignathus monstrosus*, przedstawiciela rodziny rudawkowatych z podrzędu *Megachiroptera*. Pysk samców jest dłuższy niż u samic i posiada na końcu ornament utworzony z fałdów skórnych i mięsistych warg. Wygląd nie jest zresztą jedyną niezwykłą cechą tego gatunku — na uwagę zasługują także jego zachowania godowe, dobrze poznane i opisanie przez BRADBURY'EGO (1977). W sezonie godowym (występującym u tego i pokrewnych tropikalnych gatunków dwa razy do roku) samce pojawiają się o zmierzchu na zadrzewionym obszarze, gdzie zajmują miejsca położone stosunkowo blisko siebie (najmniejsza odległość wynosi około 10 m) i zaczynają „śpiewać”. Ich „piosenka” to głośne, powtarzane od 50 do 120 razy na minutę gardłowe okrzyki. Początkowo są one dość chrapliwe, jednak po kilku powtórzeniach stają się dźwięczne. Gatunek ten posiada niezwykle rozwiniętą krtań, którą wspomaga worek gardłowy nadymający się podczas wydawania dźwięku. Wydając głos samce uderzają skrzydłami w rytmie mniej więcej dwukrotnie szybszym niż tempo wydawania okrzyków. Pomiedzy samcami dochodzi do potyczek, które są szczególnie intensywne na

początku nocy podczas zajmowania miejsc na tokowisku. Samice przybywające na teren godów krążą pomiędzy samcami i często dokonują przeglądu poszczególnych „konkurentów” zawisając przed nimi w locie. Kiedy samica zawisa tuż przed samcem, ten wzmaga tempo uderzeń skrzydłami i wydawania głosu, tak aż przechodzi on w staccato. Samica może wizytować w ten sposób kilku samców zanim podejmie decyzję, a gdy wybierze odpowiedniego partnera — łąduje koło niego. Kopulacja jest gwałtowna i trwa 30 – 60 sekund, po czym samica odlatuje, a samiec w ciągu minuty wznawia „śpiew”. Mamy tu zatem do czynienia z najprawdźszymi tokami — zjawiskiem nie stwierdzonym dotychczas u żadnego innego nietoperza, a wśród pozostałych ssaków spotykanym niezwykle rzadko.

Zasadniczy wpływ na „stosunki rodzinne” nietoperzy ma szerokość geograficzna, pod którą występują, a ściślej — obecność lub brak niekorzystnych dla tych ssaków pór roku. Nie jest nawet wykluczone, że te same gatunki mogą w różnych okolicach prowadzić niejednakowy tryb życia (BRADBURY 1977). W warunkach tropikalnych, gdzie część nietoperzy rozmnaża się przez cały niemal rok, możliwe jest występowanie stałych struktur socjalnych. Wyróżnia się wśród nich dwa główne typy — haremy i grupy złożone z różnej liczby samców i samic.

Znanym przykładem tej pierwszej sytuacji jest duży, wszystkożerny gatunek *Phyllostomus hastatus*, tworzący zwarte grupy w zakamarkach i szczelinach stropów jaskiń. Na jednego samca przypada tu od 10 do 100 samic, przy czym wymiana osobników w haremie jest bardzo niewielka. Samce nie wykazują, jak się wydaje, zachowań mających na celu przywabianie partnerek czy podtrzymywanie więzi rodzinnych, ale zazdrośnie strzegą „swoich” samic i reagują typowymi zachowaniami grozącymi na każdą próbę zbliżenia się obcego samca. Nocą broniące haremów samce żerują na ogół przez krótki czas, gdy w kryjówece pozostaje niewiele samic, zaraz też wracają na „posterunek” (BRADBURY 1977). W efekcie tych starań samiec *Phyllostomus hastatus* może być ojcem od 60% do 90% potomstwa samic ze swego haremu.

Niekiedy utrzymanie całorocznego haremu wymaga od samca ciągłych starań, tak jak u niewielkiego nietoperza *Saccopteryx bilineata* z podrzędu *Microchiroptera*. Samce tego gatunku bronią terytoriów na pniach drzew, gdzie spędzają dzień wraz ze swym liczącym do ośmiu samic haremem. Rano samce powracają z łowów wcześniej niż samice i wdają się w utarczki z samcami z granicznych terytoriów, a następnie rozpoczynają „śpiew”. Trwające nawet pięć do dziesięciu minut piosenki składają się z pewnej liczby wspólnych wielu samcom elementów, niekiedy łączonych w dłuższe, powtarzane co jakiś czas frazy. Wracającą samicę samiec „adoruje” zawisając przed nią w powietrzu i wydając powitalne okrzyki, na które samica odpowiada. Terytorialne samce mogą także opryskiwać samice wydzieliną z umieszczonych na skrzydłach gruczołów. Ponieważ na jednym pniu sąsiaduje czasem kilka terytoriów, zdarzają się próby „znakowania” w ten sposób samic z innych haremów, co prawdopodobnie ma je skłonić do zmiany partnera. Natomiast samice *Saccopteryx bilineata* przejawiają agresję wobec obcych samic własnego gatunku i przeganiają je z terytorium swojego samca (BRADBURY 1977).

Drugi z „tropikalnych” systemów socjalnych — grupy złożone z różnej liczby osobników obu płci — występuje między innymi u zamieszkującego Indie i Cejlon *Pteropus giganteus*. Kilkutysięczne niekiedy kolonie tego gatunku spędzają dzień

na drzewach, przy czym samce, jak się wydaje, zajmują miejsca zgodnie z hierarchią — osobniki dominujące na najwyższych gałęziach, zaś podporządkowane poniżej. Pozycja społeczna samicy jest najwyraźniej taka sama, jak najbliższego jej samca. Podczas rui samce stają się agresywnie zazdrosne o pozostające w ich pobliżu samice i starają się powstrzymać je przed odlotem, na ogół też z nimi właśnie kopulują, choć nie oznacza to powstawania trwałych par. W okresie przychodzenia na świat młodych ciężarne i karmiące samice spotyka się zwykle razem wśród najwyższych gałęzi, jednak i wtedy towarzyszą im samce (NEUWEILER 1969).

W strefie tropikalnej, gdzie nic nie stoi na przeszkodzie podtrzymywaniu stałych więzi rodzinnych, możliwe jest występowanie monogamii i rzeczywiście istnieją nietoperze spotykane na ogół w parach lub monogamicznych rodzinach z młodymi. Prawdopodobnie można tu zaliczyć między innymi afrykański gatunek *Lavia frons* a także neotropikalnego drapieźnika *Vampyrum spectrum*, ale jednoznaczne potwierdzenie mogłyby dać jedynie intensywne, całoroczne badania (BRADBURY 1977).

Wszelkie systemy socjalne nietoperzy zamieszkujących strefę umiarkowaną muszą uwzględniać przerwę na okres hibernacji. Zwierzęta te spędzają bowiem zimę w stanie odrętwienia, podczas którego obniżają temperaturę swojego ciała i spowalniają procesy przemiany materii tak, że mogą przetrwać zimowe miesiące korzystając ze zgromadzonych na jesieni zapasów tłuszczu (DAVIS 1977). Konieczność budzenia się w tym czasie w celu, na przykład, obrony haremu zmniejszałaby zatem szanse samca na przeżycie do wiosny. Teoretycznie samiec i jego samice mogłyby znajdować sobie na zimę osobną kryjówkę, na przeszkodzie stoją tu jednak prawdopodobnie nieznaczne różnice w wymaganiach co do warunków hibernacji samców i samic (BRADBURY 1977). Życie socjalne większości nietoperzy strefy umiarkowanej jest podporządkowane zatem pewnemu schematowi. Nazywany jest on niekiedy „cyklem strefy umiarkowanej”, a jego odmiany zaobserwowano również u niektórych gatunków tropikalnych, zaś spośród innych ssaków — u pewnych kopytnych (BRADBURY 1977). Lato obie płci spędzają oddzielnie. Samce przeważnie żyją w tym czasie samotnie lub w grupach „kawalerów”, samice natomiast tworzą liczące od kilku do kilkuset osobników kolonie rozrodcze, gdzie wydają na świat młode. Samce i samice spotykają się jesienią i wtedy odbywają się gody. Możliwość przechowywania żywych plemników w drogach rodnych samicy i opóźnienie zapłodnienia lub zatrzymanie na pewien czas rozwoju zarodka sprawiają, że młode przychodzą na świat dopiero po kilku miesiącach — wczesnym latem (HILL i SMITH 1984).

Dość dobrze jest poznany rytuał godowy u dwu pospolitych gatunków europejskich — karlika malutkiego *Pipistrellus pipistrellus* i karlika większego *Pipistrellus nathusii*. Samce obu gatunków przybywają na tereny godowe wcześniej niż samice i wyszukują w pobliżu dobrych źerowisk dogodnie kryjówki dziennego spoczynku, których następnie bronią przed intruzami. Właściciel kryjówki prezentuje się przylatującym samicom w locie godowym i popisami wokalnymi stara się zachęcić jak najwięcej z nich do pozostania w schronieniu, a tym samym w jego haremie. Samce bronią nie tylko samej kryjówki, ale i pewnej przestrzeni wokół niej. Obrona terytorium a także lot godowy wymagają od nietoperza nie lada wydatku energii. Sprawia to, że samce obu gatunków tracą w okresie godów

kilkanaście procent masy ciała. W tym samym czasie samice, poświęcając większość czasu spędzanego poza kryjówką na żerowanie, przybierają na wadze (GERELL-LUNDBERG i GERELL 1994).

Spośród gatunków europejskich „śpiewakami” wabiącymi samice popisami wokalnymi są oprócz karlików także mroczki posrebrzane *Vespertilio murinus* (AHLEN 1981), borowce wielkie *Nyctalus noctula* (ZINGG 1988) i borowiaczki *Nyctalus leisleri* (VON HELVERSEN i VON HELVERSEN 1994). Czas zalotów przypada u nich zwykle na przełom lata i jesieni. Najpóźniej gody odbywają mroczki posrebrzane — w Skandynawii słyszano ogłaszające się samce jeszcze w listopadzie. Ciekawym jest fakt, że chętnie wybierają one na miejsca śpiewu wysokie budynki, a wtedy ich głos (składający się zarówno z ultradźwięków, jak i dźwięków słyszalnych dla człowieka) rozlega się z wysokości kilkudziesięciu metrów (B. LINHARD, inf. ustna).

Niektóre gatunki mogą kontynuować gody także w czasie snu zimowego, choć nie istnieje wówczas rozbudowany rytuał zalotów. *Myotis lucifugus* odbywa późnym latem regularne gody, podczas których dorosłe samce wydają typowe dźwięki echolokacyjne ze szczelin i podobnych ukryć w ścianach i sufitach jaskiń lub kopalń, służących tym nietoperzom za zimowe schronienia. Przybysze witani są wzajemnym obwąchiwaniem nosów, a jeśli nowoprzybyły okaże się samcem, zwykle wycofuje się po krótkiej utarczce. W tym okresie podczas kopulacji oboje partnerzy są z pewnością obudzeni. Zimą natomiast samce póbują kopulować ze śpiącymi samicami, przy czym te ostatnie nie zawsze się budzą. Zdarzają się też omyłkowe próby kopulacji z samcami, co dowodziłoby braku mechanizmu rozpoznawania płci po zapachu, przynajmniej w czasie hibernacji (THOMAS i współaut. 1979). Obserwowano także samce *Plecotus townsendii* kopulujące z pogrążonymi w stanie hibernacji samicami (PEARSON i współaut. 1952).

Wspomnieć wypada wreszcie o nietoperzach pędzących samotny tryb życia. W porównaniu z innymi małymi ssakami liczba takich gatunków wśród nietoperzy jest bardzo mała. Niewiele też wiadomo o ich zwyczajach, niezwykle trudno jest bowiem już choćby znaleźć pojedyncze osobniki. Nie wyjaśniono na przykład w wielu wypadkach, jak żyjące samotnie gatunki rozwiązują problem spotykania się samców i samic. Do nielicznych wyjątków należy nieźle zbadany afrykański nietoperz *Epomops franqueti*, który dzień spędza zwykle ukryty wśród listowia. Nocą samce tego gatunku zajmują w lasach specjalne, „śpiewacze” terytoria, przy czym odległość między osobnikami wynosi przynajmniej 100 m. Na każdym z terytoriów znajduje się kilka drzew, z których samiec może wydawać monotonne, metaliczne dźwięki z częstością od 60 do 90 razy na minutę. Terytoria te są odwiedzane przez inne nietoperze — zapewne samice, odwiedziny te bowiem powodują zwiększenie tempa wydawania głosu, a następnie jego synkopowanie w odpowiedzi na ciche, nosowe głosy „gości” (BRADBURY 1977).

OPIEKA RODZICIELSKA

U wszystkich niemal gatunków nietoperzy samice otaczają swoje potomstwo troskliwą opieką. Młode jest przez matkę ogrzewane i wylizywane do czysta,

przede wszystkim zaś — jak u innych ssaków — karmione mlekiem (BRADBURY 1977).

W większości przypadków pokarm otrzymuje tylko własny potomek samicy, istnieją jednak gatunki, u których dochodzi do karmienia nie spokrewnionych młodych (BRADBURY 1977).

To znane od dość dawna zjawisko zostało przed kilku laty dokładniej zbadane u amerykańskiego nietoperza *Nycticeius humeralis*. Okazało się, że samice zaczynają karmić potomstwo innych matek w zasadzie dopiero w ostatnich dwóch tygodniach laktacji. Co więcej, mleko mogły otrzymać tylko młode samice, natomiast obce młode samce były odpędzane. Można zatem przypuszczać, że samice osiągają w ten sposób podwójną korzyść. Po pierwsze, zmniejszenie ciężaru ciała przez pozbycie się zapasu pokarmu przed wyruszeniem na łowy pozwala im efektywniej żerować i tym samym zapewnić ciągłość produkcji mleka. Po drugie, wzrost liczby samic w kolonii (w opisywanym okresie padło z objawami wygłodzenia więcej młodych samców niż samic) zwiększa szanse każdej z nich na uzyskiwanie od innych informacji o miejscach żerowania i schronienia (WILKINSON 1992a, 1992b). Nie przeczy tej hipotezie fakt znalezienia mleka w żołądkach dorosłych samic podkasańca *Miniopterus schreibersi* (BROSSET 1962b), jeśli bowiem dla samicy korzystne jest podtrzymanie jak największej liczby samic w kolonii, to użyczenie mleka dorosłej sąsiadce również będzie do tego prowadzić.

Warto w tym miejscu zaznaczyć, że wiedza na temat zachowań opiekuńczych nietoperzy jest ciągle niepełna i szczegółowe badania zmuszają nas niekiedy do rewizji poglądów, tak jak to miało miejsce w przypadku amerykańskiego gatunku *Tadarida brasiliensis*. Przez długi czas uważano, że w wielomilionowych koloniach rozrodczych tego nietoperza samice nie odnajdują swoich młodych, ale karmią „kogo popadnie” (np. BRADBURY 1977, KRZANOWSKI 1980). Tymczasem analiza pokrewieństwa wykazała, że 83% samic karmiło własne młode (MC CRACKEN 1984), zaś obserwacje potwierdziły, że matki aktywnie poszukują swego potomstwa i odpędzają próbujące je ssać obce młode (MC CRACKEN i GUSTIN 1987). Wykazano też eksperymentalnie, że samice tego gatunku rozpoznają własne potomstwo po głosie (BALCOMBE 1990).

W ciągu pierwszych kilku dni życia oseska samica właściwie się z nim nie rozstaje, może nawet zabierać go ze sobą, gdy opuszcza schronienie w poszukiwaniu pożywienia (choć być może na czas samego polowania pozostawia go w bezpiecznym ukryciu). Kiedy młode podrosną, matki w porze swego żerowania pozostawiają je w schronieniach, zwłaszcza jeśli te znajdują się w dziuplach, jaskiniach, zakamarkach budynków czy podobnych bezpiecznych miejscach. Gatunki spędzające dzień na pniach lub w koronach drzew przenoszą w tym czasie potomstwo w bardziej ukryte miejsca (BRADBURY 1977). *Pteropus poliocephalus*, który ma zwyczaj ogałacać z liści drzewa służące mu za miejsce spoczynku, przenosi młode w gęste listowie (NELSON 1965).

Podrośnięte młode nierzadko spędzają czas w zwartych grupach, osobno od dorosłych. Samice regularnie odwiedzają takie „przedszkola”, by nakarmić potomstwo. U niektórych gatunków młode skupiają się w jednym miejscu tylko na czas żerowania samic (BRADBURY 1977). W koloniach rozrodczych *Myotis thysanodes* zaobserwowano, że w schronieniu pozostaje stale kilka samic, któ-

rych zadaniem jest najwyraźniej czuwanie nad młodymi — pomagają one między innymi powrócić w bezpieczne miejsce nietoperzom, które spadły na podłogę schronienia (O'FARRELL i STUDIER 1973). Podczas badań nad przetrzymywanymi w niewoli koloniami tworzącego haremu gatunku *Carollia perspicillata* stwierdzono, że zarówno samiec, jak i inne samice z haremu głosem i szturchaniem skrzydłami ponaglały do podjęcia młodego nie reagującą na jego wołanie matkę. W jednym przypadku samicę „nakłaniał” w ten sposób aż do skutku samiec z sąsiedniego haremu, w którym ona poprzednio przebywała (PORTER 1979).

Skoro samice regularnie pozostawiają swoje młode na dłuższy czas i następnie odnajdują je — niekiedy wśród tysięcy innych (MC CRACKEN i GUSTIN 1987) — musi istnieć sprawny system indywidualnego rozpoznawania. Odkryto dwa rodzaje sygnałów, pozwalających matkom odróżniać młode (i *vice versa*) — wspomniany już wyżej głos a także zapach. Wydaje się przy tym, że rolę prawdziwego telereceptora pełni w tym wypadku słuch, zaś węch pozwala na ostateczne potwierdzenie trafności rozpoznania po zbliżeniu się samicy do młodego (BRADBURY 1977, ESSER i SCHMIDT 1989). Jest to zrozumiałe jeśli zważyć, że powietrze w kolonii rozrodczej musi być przesycone wymieszanymi zapachami wszystkich młodych. Wyniki eksperymentów prowadzonych na gackach brunatnych *Plecotus auritus* wskazują jednak, że sam zapach (podobnie jak sam głos) wystarcza matce do rozpoznania swego młodego i młodemu do rozpoznania matki (DE FANIS i JONES 1995).

Niezwykle interesująca jest dźwiękowa komunikacja matek z młodymi. U większości gatunków młode odłączone od matki wydaje charakterystyczny głos (u jednych jest to ultradźwięk, u innych dźwięk słyszalny dla ludzkiego ucha), przy czym bardzo młode nietoperze nawołują właściwie bez przerwy, zaś starsze na ogół w odpowiedzi na specjalny sygnał matki lub na dźwięk jej pulsów echolokacyjnych. Kiedy samica zbliża się do swego potomka zwykle odzywają się oboje, a u niektórych gatunków opisano również specyficzne dźwięki wydawane przez matkę i młode pozostające w ścisłym kontakcie (BRADBURY 1977). U wampira *Desmodus rotundus* głos młodego pozostaje niezmienny przez kilka miesięcy (SCHMIDT i współaut. 1982), u innych gatunków zaś zaobserwowano znaczne jego zmiany z wiekiem. We wspomnianych wcześniej badaniach nad gackami brunatnymi stwierdzono, że stopniowe skracanie czasu trwania i zwiększanie częstotliwości doprowadza w końcu do przekształcenia wydawanego przez młode głosu w „dorosłe” pulsy echolokacyjne. Zmiany takie nie stanowią przeszkody w rozpoznawaniu potomstwa przez matki — kiedy samicom odtwarzano z taśmy aktualny i „dawny” głos ich młodego, bezbłędnie wybierały ten, który został nagrany później (DE FANIS i JONES 1995). Podobny mechanizm powstawania pulsów echolokacyjnych z głosu socjalnego młodych obserwowano już wcześniej u innych gatunków (BRADBURY 1977, FENTON 1984), znane są jednak również nietoperze, u których te dwa rodzaje wydawanych dźwięków nie mają ze sobą najwyraźniej nic wspólnego (MOSS 1988, JONES i współaut. 1991).

Bliskie więzi, łączące potomstwo z matkami, nie zostają u nietoperzy zerwane wraz z uzyskaniem przez młode zdolności do lotu. U większości gatunków latające już młode są jeszcze przez okres od kilku dni do kilku tygodni karmione mlekiem (BRADBURY 1977). Przejście na „dorosłą” dietę może odbywać się stopniowo — w żołądkach młodych nietoperzy znajdowano jednocześnie mleko

i pokarm właściwy dorosłym (BROSSET 1962a), zaś pewien dwumiesięczny *Phyllostomus hastatus* po powrocie do schronienia miał głowę i grzbiet pokryte pyłkiem (typowym pożywieniem swego gatunku), gdy tymczasem jego pyszczek nosił ślady mleka (BRADBURY 1977). Samice wampirów *Desmodus rotundus* przez jakiś czas karmią potomstwo zarówno mlekiem, jak i zwracaną przez siebie krwią (SCHMIDT i MANSKE 1973), a drapieżne *Megaderma spasma* i *Macroderma gigas* przynoszą swoim młodym świeżo upolowaną zdobycz (BROSSET 1962a, DOUGLAS 1967).

Ten czas „długiego dzieciństwa” pozwala zapewne młodym nietoperzom udoskonalić umiejętność lotu, który początkowo jest dość nieporadny, a gatunkom echolokującym umożliwia dojście do wprawy w posługiwaniu się aparatem echolokacyjnym, zanim jeszcze każde z młodych będzie zmuszone zatroszczyć się o siebie samodzielnie (BRADBURY 1977). Prawdopodobnie w tym czasie również ma miejsce uczenie się niektórych zachowań — stwierdzono na przykład, że młode *Pteropus giganteus* i *Pteropus poliocephalus* bawią się najpierw z matkami, a następnie z rówieśnikami, naśladując typowe dla swego gatunku zachowania socjalne i godowe (NELSON 1965, NEUWEILER 1969).

Matki nie zawsze ograniczają się w tym czasie do karmienia potomstwa. Młode afrykańskiego gatunku *Lavia frons* ćwiczą machanie skrzydłami uwieszone tylnymi kończynami u szyi matki (VAUGHAN i VAUGHAN 1987). U wielu nietoperzy zaobserwowano, że potomstwo lata i żeruje wraz z matkami (BRADBURY 1977), co potwierdziły także badania z zastosowaniem telemetrii (BRIGHAM i BRIGHAM 1989). U wspomnianego wyżej, monogamicznego gatunku *Lavia frons* młode widziano także latające i chwytające owady w bliskim sąsiedztwie żerującego ojca. Stwierdzono także, że rodzice zawsze ustępowali swego „stanowiska łowieckiego”, ilekroć przyleciało tam młode (gatunek ten poluje na owady wykonując krótkie loty z gałęzi, na której oczekuje na przelatującą zdobycz). Można zgodzić się z hipotezą autorów, że wszystko to przypuszczalnie znacznie przyspiesza naukę technik łowieckich i poznawanie odpowiednich miejsc żerowania przez potomstwo (VAUGHAN i VAUGHAN 1987), tym bardziej, że zdolność uczenia się poprzez obserwację innych osobników została u nietoperzy wykazana eksperymentalnie (GAUDET i FENTON 1984). Autorzy ci przyuczili nietoperze pochodzące z dzikich populacji trzech gatunków (*Antrozous pallidus*, *Myotis lucifugus* i *Eptesicus fuscus*) do nowego, nie stosowanego przez nie w naturze sposobu żerowania. W przeprowadzonym następnie eksperymencie nie uczone nietoperze miały możliwość obserwowania swych „tresowanych” pobratymców. Okazało się, że nietoperze uczyły się nowego sposobu zdobywania pokarmu od innych nietoperzy znacznie szybciej niż mógłby je „wytresować” eksperymentator. Grupa kontrolna, która miała do dyspozycji jedynie metodę własnych „prób i błędów” nie opanowała tego sposobu zdobywania pożywienia w ciągu całego, dwutygodniowego eksperymentu.

Powyższy — z konieczności pobieżny — przegląd ukazuje liczne luki w naszej wiedzy o zachowaniach nietoperzy. Zapewne skryty, nocny tryb życia jest powodem niedostatecznego poznania tych szeroko rozprzestrzenionych i często zamieszkujących zakamarki ludzkich siedzib zwierząt. Obserwowany ostatnio wzrost zainteresowania nietoperzami i widoczne również w naszym kraju powie-

kszenie się grona badaczy i entuzjastów tych ssaków daje nadzieję na szybszy niż dotychczas postęp badań również w dziedzinie ich etologii.

REPRODUCTIVE BEHAVIOUR AND PARENTAL CARE IN BATS (CHIROPTERA)

Summary

The paper briefly reviews reproductive behaviour and parental care in bats. Main mating systems found in tropical and temperate species are described with examples of male advertising techniques. Nursing behaviour, the means of mother — infant recognition and possible ways of the parents' contribution to the environmental education of their young are presented. More detailed descriptions are given for *Hypsignathus monstrosus*, *Phyllostomus hastatus*, *Saccopteryx bilineata*, *Pteropus giganteus*, *Pipistrellus pipistrellus*, *Pipistrellus nathusii*, *Myotis lucifugus*, *Epomops franqueti* (social systems and advertising), *Nycticeius humeralis*, *Tadarida brasiliensis*, *Carollia perspicillata* (nursing behaviour), *Plecotus auritus* (mother-young identification) and *Lavia frons* (learning of feeding techniques).

LITERATURA

- AHLÉN I., 1981. *Identification of Scandinavian Bats by their sounds*. Sw. Univ. Agr. Sci., Dept. of Wildlife Ecology, Report 6. Uppsala, str. 56.
- BALCOMBE J. P., 1990. *Vocal recognition of pups by mother Mexican free-tailed bats, Tadarida brasiliensis mexicana*. Anim. Behav. 39, 960–966.
- BRADBURY J. W., 1977. *Social organization and communication*. [W:] *Biology of Bats*, vol. 3. WIMSATT W. A. (red.), Academic Press, New York, 1–72.
- BRIGHAM R. M., BRIGHAM A. C., 1989. *Evidence for Association between a Mother Bat and Its Young During and After Foraging*. Am. Midl. Nat. 121, 205–207.
- BROSSET A., 1962a. *The bats of central and western India*, part 2. J. Bombay Nat. Hist. Soc. 59, 583–624.
- BROSSET A., 1962b. *The bats of central and western India*, part 3. J. Bombay Nat. Hist. Soc. 59, 707–746.
- DAVIS R. B., HERREID C. F. II, SHORT H. L., 1962. *Mexican free-tailed bats in Texas*. Ecol. Monogr. 32, 311–346.
- DAVIS W. H., 1977. *Hibernation: Ecology and Physiological Ecology*. [W:] *Biology of Bats*, vol. 1. WIMSATT W. A. (red.), Academic Press, New York, 1–72.
- DOUGLAS A. M., 1967. *The natural history of the ghost bat, Macroderma gigas (Microchiroptera, Megadermatidae) in western Australia*. West. Aust. Nat. 10, 125–137.
- ESSER K. H., SCHMIDT U., 1989. *Mother-infant communication in the lesser spear-nosed bat Phyllostomus discolor (Chiroptera, Phyllostomatidae) — evidence for acoustic learning*. Ethology 82, 156–158.
- DE FANIS E., JONES G., 1995. *Post-natal growth, mother-infant interactions and development of vocalizations in the vespertilionid bat Plecotus auritus*. J. Zool. Lond. 235, 85–97.
- FENTON M. B., 1984. *Echolocation: implications for ecology and evolution of bats*. Q. Rev. Biol. 59, 33–53.
- GAUDET C. L., FENTON M. B., 1984. *Observational learning in 3 species of insectivorous bats (Chiroptera)*. Anim. Behav. 32, 385–388.
- GERELL-LUNDBERG K., GERELL R., 1994. *The mating behaviour of the pipistrelle and the Nathusius' pipistrelle (Chiroptera) — a comparison*. Folia Zool., 43, 315–324.
- V. HELVERSEN O., V. HELVERSEN D., 1994. *The "advertisement song" of the lesser noctule bat (Nyctalus leisleri)*. Folia Zool. 43, 331–338.
- HILL J. E., SMITH J. D., 1984. *Bats. A Natural History*. Birtish Museum (Natural History). London, str. 243.
- JONES G., HUGHES P. M., RAYNER J. M. V., 1991. *The development of vocalizations in Pipistrellus pipistrellus (Chiroptera: Vespertilionidae) during post-natal growth and the maintenance of individual vocal signatures*. J. Zool. Lond. 225, 71–84.

- KRZANOWSKI A., 1980. *Nietoperze*. Wiedza Powszechna, Warszawa, str. 234.
- MC CRACKEN G. F., 1984. *Communal nursing in mexican free-tailed bat maternity colonies*. Science 233, 1090–1091.
- MC CRACKEN G. F., GUSTIN M. K., 1987. *Batmom's daily nightmare*. Natural History 96, 66–72.
- MOSS C. F., 1988. *Ontogeny of vocal signals in the big brown bat, Eptesicus fuscus*. [W:] *Animal sonar. Processes and performance*. NACHTIGALL P. E., MOORE P. W. B. (red.), Plenum Press, New York, 115–120.
- NELSON J. E., 1965. *Behavior of Australian Pteropodidae (Megachiroptera)*. Anim. Behav. 13, 544–557.
- NEUWEILER G., 1969. *Verhaltensbeobachtungen an einer Indischen Flughundkolonie (Pteropus g. giganteus)*. Z. Tierpsychol. 26, 166–199.
- O'FARRELL M. J., STUDIER E. H., 1973. *Reproduction, growth and development in Myotis thysanodes and Myotis lucifugus*. Ecology, 54, 18–30.
- PEARSON O. P., KOFORD M. R., PEARSON A. K., 1952. *Reproduction of the lump-nosed bat (Corynorhinus rafinesqui) in California*. J. Mamm. 33, 273–320.
- PETTIGREW J. D., JAMIESON B. G. M., ROBSON S. K., HALL L. S., MC ANALLY K. I., COOPER H. M., 1989. *Phylogenetic relations between microbats, megabats and primates (Mammalia: Chiroptera and Primates)*. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci., 325, 489–559.
- PORTER F. L., 1979. *Social behavior in the leaf-nosed bat, Carollia perspicillata*. I. *Social organization*. Z. Tierpsychol. 49, 406–417.
- SCHMIDT U., JOERMANN G., SCHMIDT C., 1982. *Struktur und Variabilität der Verlassenheitslaute juveniler Vampirfledermäuse (Desmodus rotundus)*. Z. Säugetierkunde 47, 143–149.
- SCHMIDT U., MANSKE U., 1973. *Die Jugendentwicklung der Vampirfledermäuse (Desmodus rotundus)*. Z. Säugetiere 38, 14–33.
- THOMAS D. W., FENTON M. B., BARCLAY R. M. R., 1979. *Social behavior of the little brown bat, Myotis lucifugus*. I. *Mating behavior*. Behav. Ecol. Sociobiol. 6, 129–136.
- URBAŃCZYK Z., GÓLSKI Z., 1994. *Zimowe spisy nietoperzy na Ziemi Lubuskiej w latach 1988–1992*. [W:] *Zimowe spisy nietoperzy w Polsce :1988–1992. Wyniki i ocena skuteczności*. WOŁOZYN B. W. (red.), Publikacje Centrum Informacji Chiropterologicznej ISEZ PAN, Kraków, str. 149–157.
- VAUGHAN T. A., VAUGHAN R. P., 1987. *Parental behavior in the African yellow-winged bat (Lavia frons)*. J. Mamm. 68, 217–223.
- WILKINSON G. S., 1992a. *Information transfer at evening bat colonies*. Anim. Behav. 44, 501–518.
- WILKINSON G. S., 1992b. *Communal nursing in the evening bat, Nycticeius humeralis*. Behav. Ecol. Sociobiol. 31, 225–235.
- ZINGG P. E., 1988. *Eine auffällige Lautäußerung des Abendseglers, Nyctalus noctula (Schreber) zur Paarungszeit (Mammalia: Chiroptera)*. Revue suisse Zool. 95, 1057–1062.

JANUSZ WOJTUSIAK

Uniwersytet Jagielloński
Muzeum Zoologiczne, Instytut Zoologii
Ingardena 6, 30-060 Kraków

ORGANIZACJA SOCJALNA MRÓWEK Z RODZAJU *OECOPHYLLA*

Mrówki spełniają wszystkie trzy kryteria eusocjalności, które zostały zaproponowane przez WILSONA (1971) dla określenia najwyższego poziomu rozwoju zachowania społecznego owadów. Według tego poglądu dany gatunek owada można nazwać eusocjalnym, jeśli pomiędzy żyjącymi wspólnie osobnikami istnieje reproduktywny podział pracy, co oznacza, że tylko niektóre osobniki są zdolne do składania zapłodnionych i zdolnych do rozwoju jaj, natomiast wszystkie inne pracują dla nich. Po drugie, osobniki tego samego gatunku współpracują ze sobą w opiece nad potomstwem, i po trzecie, przynajmniej dwa kolejne pokolenia muszą nakładać się na siebie w czasie, czyli że potomstwo żyje razem z rodzicami pomagając im w utrzymaniu całej kolonii.

Spośród wielu tysięcy znanych gatunków mrówek niewiele tak bardzo zwraca uwagę swym spektakularnym zachowaniem i niewiele osiągnęło tak wysoki poziom rozwoju zachowania społecznego, jak mrówki-tkaczki z rodzaju *Oecophylla*.

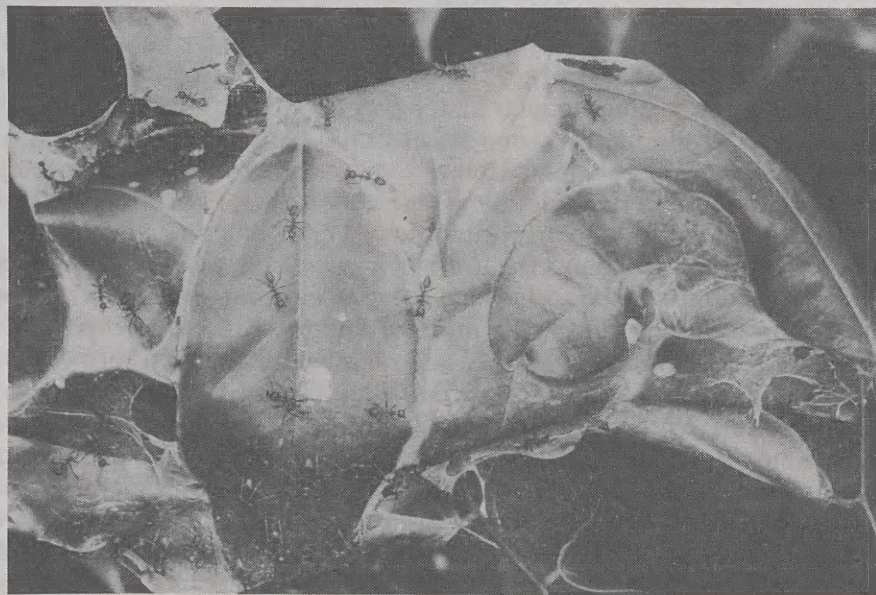
Pierwsze zachowane zapisy obserwacji zachowania się tych mrówek pochodzą od Josepha Banksa, który towarzyszył kapitanowi Cookowi w podróży do Australii na statku „Endeavour” w roku 1768. Banks był pierwszym, który opisał zachowanie się azjatyckiego gatunku mrówek-tkaczek (*Oecophylla smaragdina*) podczas budowy gniazda i zwrócił uwagę na istnienie ściślej współpracy pomiędzy poszczególnymi osobnikami przy wykonywaniu tego zadania. Od tego czasu nasza wiedza na temat zachowania społecznego mrówek-tkaczek niewspółmiernie się wzbogaciła i dość dobrze znamy ich organizację społeczną oraz rozumiemy, jakim behawioralnym przystosowaniem zawdzięczają one swój ewolucyjny sukces.

Do rodzaju *Oecophylla* (podrodzina *Formicinae*) są zaliczane tylko dwa żyjące obecnie gatunki mrówek, z których jeden, *O. longinoda*, żyje w strefie tropikalnej Afryki, gdzie jest gatunkiem dominującym w strefie koron drzew lasu tropikalnego, natomiast drugi, *O. smaragdina*, żyje w lasach tropikalnych regionu orientального i australijskiego (HÖLDOBLER i WILSON 1977).

GNIAZDO

Mrówki-tkaczki żyją w bardzo dużych koloniach składających się często z kilkudziesięciu tysięcy osobników. Ich gniazda są budowane z liści łączonych

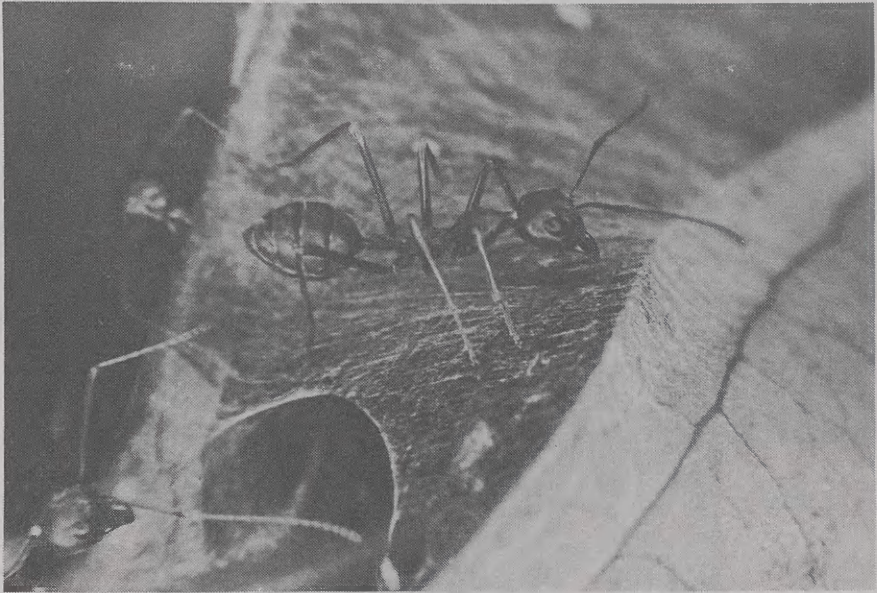
ze sobą nitkami jedwabiu wytwarzanego przez larwy na końcach gałęzi w koronach drzew. Ściany gniazda może tworzyć tylko jeden zagięty w połowie liść, którego brzegi są połączone szwem wykonanym z gęsto przymocowanych nitek jedwabnych lub też mogą być zbudowane z wielu liści pozaginanych tak, że tworzą razem jeden sferyczny twór o średnicy kilkunastu centymetrów (HÖLLDOBLER i WILSON 1977). Wielkość pojedynczego gniazda i ilość liści, z których jest zbudowane, zależy przede wszystkim od gatunku drzewa, na którym mrówki zakładają swą kolonię. Regułą jest, że im mniejsze liście, tym więcej musi być ich połączonych razem, aby utworzyć ściany gniazda. Liczba gniazd w jednej kolonii jest różna i wynosi od kilku do kilkudziesięciu rozmieszczonych na jednym lub na kilku drzewach sąsiadujących ze sobą. Według badań VANDERPLANKA (1960), który prowadził długoletnie badania nad *O. longinoda* na Zanzibarze w Tanzanii wynika, że jedna kolonia tego gatunku może często liczyć kilkadziesiąt tysięcy osobników, a nierzadkie są kolonie składające się nawet z ponad pół miliona mrówek.



Fot. 1. Gniazdo mrówek *Oecophylla longinoda* może być zbudowane z wielu liści zagiętych w różny sposób i połączonych gęstą spoiną nitek jedwabnych.

Autor ten stwierdził, że miejsca do budowy gniazd są zwykle wybierane tak, aby ich nasłonecznienie, a co z tym jest związane, i temperatura były najkorzystniejsze dla rozwoju larw. W rejonie równika, gdy w miesiącach zimowych słońce oświetla bardziej południową część koron drzew, mrówki *O. longinoda* budują większość swych gniazd na gałęziach zwróconych w stronę południową. Natomiast gdy w miesiącach letnich słońce przesunie się na północną stronę nieba, wtedy budują większość gniazd na gałęziach zwróconych w stronę północną. Dokonywanie zmian w usytuowaniu gniazd w zależności od zmieniających się

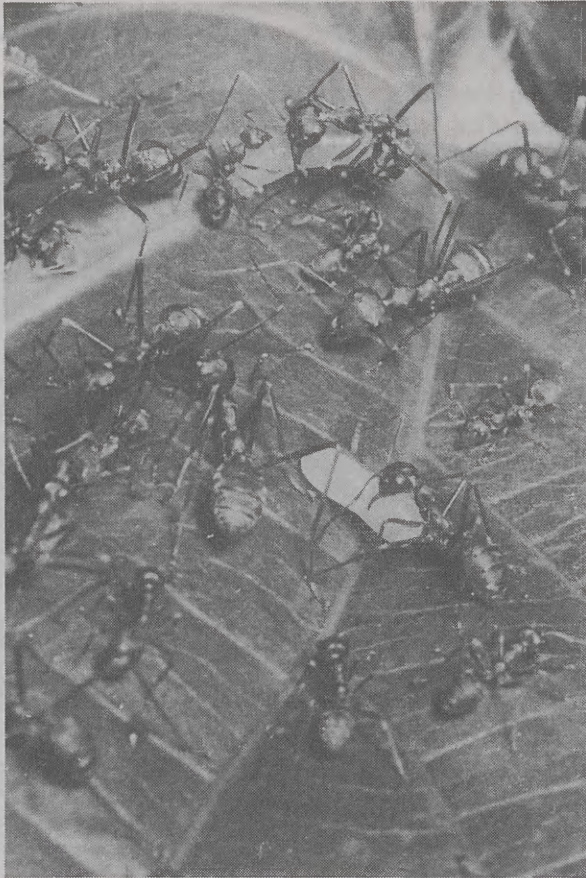
w ciągu sezonu warunków temperatury świadczy o zdolności tych mrówek do behawioralnej regulacji poziomu temperatury wewnątrz gniazd (VANDERPLANK 1960).



Fot. 2. Duża robotnica na zadaszeniu utkanym z nitki jedwabnych, rozpiętym nad wejściem do gniazda.

KASTY

System kastowy kolonii tworzą przede wszystkim trzy grupy robotnic, które wszystkie są samicami. Do jednej należy królowa, do drugiej „duże” robotnice, a do trzeciej tak zwane „małe” robotnice. Natomiast samce praktycznie nie liczą się w życiu kolonii. Po opuszczeniu gniazda w locie godowym w poszukiwaniu młodych, niezapłodnionych samic giną wkrótce po kopulacji (HÖLLDOBLER i WILSON 1977). Duże robotnice, które mają około 6 milimetrów długości ciała, wykonują większość prac związanych z budową gniazd i zaopatrywaniem kolonii w pokarm. Pełnią one również funkcje obronne i reagują natychmiast na jakiegokolwiek zagrożenie z zewnątrz, atakując intruza ostrymi żuwaczkami z jednoczesnym uwolnieniem kwasu mrówkowego ze swych gruczołów jadowych. Duże robotnice tworzą też z własnych ciał coś w rodzaju żywej sieci wokół królowej oplatając ją ze wszystkich stron tak, że jest ona przez cały czas uniesiona w powietrzu i nie dotyka ciałem do ścian gniazda. Otaczając królową robotnice chronią ją w ten sposób przed ewentualnym atakiem wroga, a będąc cały czas blisko niej mogą ją odżywiać kroplami wydzieliny wytwarzanej w gruczołach ślinowych. Wydzieliną tą karmią królową na zasadzie trolaksji, czyli podają ją

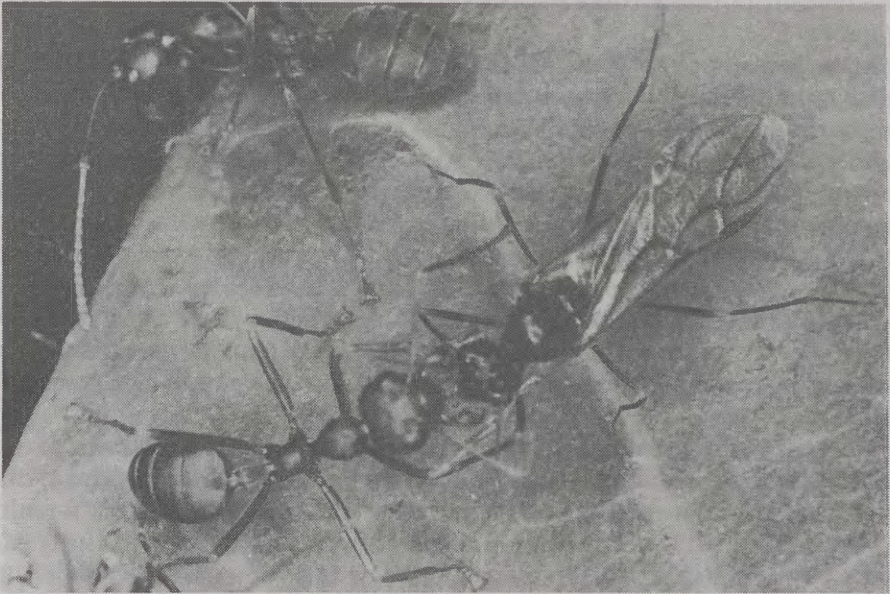


Fot. 3. Duże robotnice przenoszą dorosłe larwy w bezpieczne miejsce z uszkodzonego gniazda. Obok widać małe robotnice.

bezpośrednio do otworu gębowego królowej z częstotnością mniej więcej raz na minutę. Od czasu do czasu któraś z robotnic tworzących oplot dookoła samicy znosi jajo zwane jajem troficznym. Jest ono niezdolne do rozwoju i służy jedynie jako wysokowartościowe źródło pokarmu dla królowej. Karmiona tak urozmaiconą dietą królowa jest bardzo płodna i potrafi składać do kilkuset jaj dziennie przez kilka lat (HÖLLDOBLER i WILSON 1977).

Odbieranie składanych przez królowę jaj i opieka nad nimi jest funkcją mniejszych robotnic. Robotnice te gromadzą jaja w określonych miejscach w gnieździe, a po wylęgnięciu się z nich młodych larw opiekują się nimi karmiąc je i czyszcząc. Natomiast kiedy larwy osiągną już maksymalne rozmiary ciała, do opieki włączają się również duże robotnice (WAY 1954).

Małych robotnic jest zdecydowanie mniej w kolonii niż robotnic dużych. Tak więc u mrówek *Oecophylla* stosunek liczbowy robotnic małych do dużych jest odwrotny niż u większości innych gatunków mrówek, u których regułą jest, że im mniejsze rozmiary ciała osobników danej kasty, tym liczniej są one reprezentowane w kolonii (HÖLLDOBLER i WILSON 1990)



Fot. 4. Duża robotnica karmi trofalaktycznie uskrzydłonego osobnika dorosłego.

Ten typ polimorfizmu, jaki rozwinął się w kolonii mrówek *Oecophylla* jest ewolucyjnie bardzo stary i nie spotykany u innych mrówek. Świadczą o tym wyniki badań nad kopalnym miocenijskim gatunkiem *O. leakeyi*, którego skamieniałe gniazdo zostało znalezione we wschodniej Afryce w Tanzanii. Już w miocenijskich koloniach *Oecophylla* stosunek liczbowy robotnic małych do dużych był taki sam, jak u dziś żyjących gatunków (WILSON i TAYLOR 1964).

TERYTORIUM

Mrówki *Oecophylla* przejawiają bardzo silny terytorializm. Przeprowadzone przez DEJEANA (1990) badania wykazały, że można u nich wyróżnić dwa rodzaje terytoriów. Jedno z nich obejmuje teren znajdujący się w bezpośrednim sąsiedztwie licznych gniazd, jakie każda kolonia buduje w koronie drzewa. Terytorium drugorzędowe zajmuje o wiele większy obszar, na którym mrówki polują i zbierają pokarm. Ten większy obszar rozciąga się zwykle w tych kierunkach, gdzie znajduje się najwięcej pokarmu i gdzie jest on najłatwiejszy do zdobycia. Terytorium to może również rozciągać się na naziemne tereny w pobliżu drzewa, na którym gnieźdzą się mrówki, czyli całość terytorium może mieć kształt sfery obejmującej sobą wycinek wszystkich stref roślinnych lasu tropikalnego, od koron drzew po ściółkę (HÖLLDOBLER i LUMSDEN 1980). Interesującym jest fakt, że zdobycz, którą mrówki chwytają w pobliżu gniazd, składa się w większości z owadów uskrzydłonych, natomiast zdobycz łapaną na terenach znajdujących się dalej od gniazd, czyli w zewnętrznej części terytorium, składa się głównie z owadów chodzących. Zróżnicowanie to wynika z tego, że w koronach drzew

zawsze dominują owady dobrze latające, natomiast na ziemi owady chodzące i biegające.

Fakt, że kolonia *Oecophylla* składa się z wielu gniazd rozmieszczonych mniej więcej równomiernie w koronach kilku sąsiadujących ze sobą drzew ma wielkie znaczenie dla efektywności obrony całego terytorium. Trzeba pamiętać, że u tych gatunków mrówek, których gniazda są pojedyncze i znajdują się w środku terytorium, pilnowanie zajmowanego przez kolonię obszaru z jednego, centralnie położonego miejsca jest tym trudniejsze, im jest on większy. Oznacza to, że próby wtargnięcia obcych mrówek na zajmowany teren mogą często pozostać nie zauważone, szczególnie w peryferyjnych partiach terytorium. To z kolei oznacza utratę części zasobów pokarmowych, które są wtedy wykorzystane przez obcą kolonię. Tak więc utrzymywanie rozległego obszaru z jednego, centralnego miejsca jest bardzo trudne, gdyż po prostu obrońcy terytorium nie mogą być wszędzie na raz.

Ponieważ jednak kolonia mrówek *Oecophylla* zajmuje wiele gniazd rozmieszczonych równomiernie po całym, niekiedy bardzo rozległym terytorium, dlatego można powiedzieć, że mrówki są na nim jednocześnie wszędzie, a więc mogą równie dobrze kontrolować cały obszar. Koszt obrony takiego terytorium jest więc mniejszy i sprowadza się właściwie tylko do obrony jego granic, których każde naruszenie jest natychmiast zauważone a napaśnik przepędzony lub zabity (HÖLLDOBLER i LUMSDEN 1980).

Decentralizacja gniazda u mrówek-tkaczek jest przykładem bardzo zaawansowanego ewolucyjnie poziomu rozwoju zachowania społecznego. Mogąc kontrolować znacznie większe terytoria niż inne gatunki, mrówki *Oecophylla* mają dostęp do znacznie większych i obfitszych zasobów pokarmu, co oznacza lepsze przystosowanie do życia w ich naturalnym środowisku. Nic dziwnego, że ich kolonie dominują w środowisku wilgotnych lasów tropikalnych jako jeden z największych drapieżców.

KOMUNIKACJA

U mrówek *Oecophylla*, tak jak u wszystkich gatunków mrówek, integracja kolonii w jedną sprawnie funkcjonującą całość byłaby niemożliwa bez ustawicznej wymiany informacji między poszczególnymi osobnikami kolonii. Niezwykłą zdolność do wykonywania przez kolonię różnorodnych działań z udziałem dużej liczby robotnic mrówki *Oecophylla* zawdzięczają swemu systemowi porozumiewania się. Jest on najbardziej złożonym i najbardziej ewolucyjnie rozwiniętym systemem porozumiewania się, jaki do tej pory poznano u owadów społecznych, a jego podstawą są feromony, czyli związki chemiczne o skomplikowanej budowie cząsteczek.

FEROMONY

U *Oecophylla*, tak jak i u innych gatunków mrówek, można wyróżnić dwa podstawowe typy feromonów. Jedne z nich, zwane feromonami powierzchniowymi, są źródłem tak zwanego zapachu kolonii i znajdują się w mieszaninie wosków, które w postaci cienkiej warstwy pokrywają całe ciało każdej mrówki.

Służą one do rozpoznawania się osobników należących do tej samej kolonii (HÖLDOBLER 1979).

Drugi rodzaj feromonów stanowią związki chemiczne, które służą jako środek przekazywania informacji pomiędzy poszczególnymi członkami kolonii. Są one wytwarzane u robotnic w specjalnych gruczołach. Po uwolnieniu na zewnątrz ciała przez jednego osobnika, feromon staje się chemicznym bodźcem wyzwalającym odpowiednie reakcje behawioralne innych osobników. Rodzaj tych reakcji i nasilenie zależy od rodzaju feromonu, jego stężenia, a także proporcji w jakiej są zmieszane ze sobą dwa lub kilka feromonów różnych typów (BRADSHAW i współaut. 1975).

Źródłem feromonów u mrówek *Oecophylla* są różne gruczoły rozmieszczone w różnych miejscach ciała. Gruczoły żuwaczkowe znajdują się w głowie, a ich ujście u nasady żuwaczek. Gruczoł Dufoura znajduje się w tylnej części odwłoka a jego wydzielina jest uwalniana z otworu leżącego koło ujścia przewodu gruczołu jadowego. Też w tylnej części odwłoka, tuż powyżej gruczołu Dufoura, znajduje się gruczoł rektalny. Natomiast pod gruczołem Dufoura jest usytuowany gruczoł sternalny. Dzięki wydzielanym feromonom pojedyncze osobniki mogą rekrutować, czyli inaczej „przywoływać” odpowiednią liczbę członków kolonii wszędzie tam, gdzie trzeba wykonać prace wymagające udziału większej liczby osobników i koordynacji działań związanych z eksploatacją zasobów środowiska.

U *Oecophylla* feromony mogą być wykorzystywane w określonych sytuacjach pojedynczo, czyli w danej chwili z jednego gruczołu może być wydzielany i uwalniany tylko jeden określony typ feromonu. Przykładem może być pojedynczo wydzielany z gruczołu żuwaczkowego nerol (BRADSHAW i współaut. 1975). Najczęściej jednak feromony są wykorzystywane w postaci mieszaniny kilku różnych związków chemicznych wytwarzanych w jednym lub kilku różnych gruczołach a później zmieszanych ze sobą w ściśle określonych proporcjach. Dzięki temu używając zaledwie kilku związków chemicznych mrówki *Oecophylla* mogą zakodować wiele różnych sygnałów, z których każdy niesie ściśle określoną informację i wyzwała określoną reakcję behawioralną (BRADSHAW i współaut. 1979). Stosunek ilościowy poszczególnych składników w danym typie mieszaniny jest inny w każdej kolonii *Oecophylla* (BRADSHAW 1981).

Mieszaniny feromonów mrówek charakteryzują się ważną cechą, a mianowicie mogą służyć do przekazywania różnych informacji na różną odległość. Na przykład, mieszanina feromonów gruczołu żuwaczkowego, uwolniona przez robotnicę *Oecophylla* w jednym miejscu, rozchodzi się na wszystkie strony i pokrywa pewien obszar w kształcie koła znajdujący się wokół źródła emisji. Obszar ten nazywa się przestrzenią aktywną, co oznacza że każda robotnica, która do niego wejdzie, reaguje na obecność feromonu zmianą zachowania. W rzeczywistości u *O. longinoda* kropla wydzieliny gruczołu żuwaczkowego nie wyznacza jednej aktywnej przestrzeni lecz cztery koncentrycznie leżące aktywne przestrzenie, każda o innej średnicy, odpowiadające czterem różnym feromonom, z których każdy wyzwała inną zmianę behawioralną. Widać to najlepiej w zachowaniu obronnym tych mrówek. Robotnica zaniepokojona lub zagrożona wydziela w gruczołach żuwaczkowych mieszaninę czterech różnych feromonów. Jednym z nich jest aldehyd heksanal, który rozchodzi się najdalej tworząc zewnętrzną strefę aktywnej przestrzeni. Pełni on funkcję sygnału ostrzegawczego

i u robotnic, które znalazły się w tej strefie, wywołuje reakcję zaniepokojenia. W następnej, położonej do wewnątrz strefie aktywnej przestrzeni, dominuje alkohol 1-heksanol, którego działanie polega na przywabianiu mrówek, a więc po dostaniu się w zasięg działania tego feromonu mrówka zmienia kierunek marszu i biegnie w kierunku centrum, gdzie wkracza kolejno do dwóch innych stref, w których dominują dwa inne feromony, 3-undekanon i aldehyd 2-butył-2-oktenal. Oba te feromony stymulują robotnice do natychmiastowego ataku, tak że po wejściu do tej przestrzeni rzucają się na każdy obcy obiekt i gryzą go żuwaczkami (BRADSHAW i współprac. 1975).

W całym systemie komunikacji u mrówek *Oecophylla* można wyróżnić aż pięć różnych typów przekazywania informacji, z których każdy jest wykorzystywany przy wykonywaniu przez robotnice zupełnie innych zadań (HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

Pierwszy typ komunikacji służy do przekazywania informacji o nowo odkrytym źródle pokarmu i kierowania do niego innych członków kolonii. Odbywa się to za pomocą ścieżek zapachowych, które są wyznaczane poprzez rozsmarowywanie wydzieliny gruczołurektalnego przez robotnice-zwiadowczynie, w połączeniu z sygnalizacją dotykową uruchamianą w momencie napotkania innych robotnic. Sygnalizacja ta polega na wykonywaniu ruchów głowy w górę i w dół, uderzaniu czułkami innych robotnic napotykanych po drodze do gniazda i dotykaniu ich żuwaczkami.

Drugi typ komunikacji jest wykorzystywany przez robotnice podczas rekonansowych wypadów na nowe tereny leżące poza granicami dotychczas zajmowanego terytorium. Chodząc po nowym terenie robotnica-zwiadowczynie rozsmarowuje po podłożu wydzielinę swego gruczołurektalnego znacząc w ten sposób ślad zapachowy, który stanowi rodzaj znakowanej ścieżki, po której następnie mogą podążać inne mrówki i dołączać do zwiadowczynie. Ten sposób komunikacji jest uzupełniany przez sygnalizowanie dotykiem, czyli odpowiednie ruchy czułkami i potrząsaniem całego ciała do przodu i do tyłu.

Trzeci rodzaj rekrutacji występuje podczas przemieszczania się kolonii na nowe miejsce, natomiast czwarty i piąty służy do rekrutacji większej liczby osobników dla obrony zajmowanego terytorium przed innymi gatunkami mrówek. Stwierdzono, że wieloskładnikowa wydzielina gruczołów żuwaczkowych u *Oecophylla* wywołuje całą gradację reakcji w miarę tego, jak duża jest odległość robotnic od miejsca, gdzie znalazły się obce mrówki (HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

Związki chemiczne wchodzące w skład ścieżek zapachowych mrówek *Oecophylla* są bardzo trwałe. Raz założony ślad długo zachowuje swoje właściwości zapachowe i może służyć do orientacji nawet po upływie dziewięciu miesięcy. O jego trwałości można się przekonać, jeśli mocno przetrzeć świeżo założony ślad gąbką nasączoną wodą. Okazuje się, że jeszcze po trzech godzinach mrówki mogą wyczuć resztki zapachu i podążać wzdłuż śladu (BEUGNON i DEJEAN 1992).

Oprócz przekazywania sygnałów chemicznych mrówki stosują również inne sposoby komunikacji, które polegają na przekazywaniu sygnałów dotykiem, czyli obejmowaniu się czułkami i odnóżami oraz na uderzaniu odnóżami lub odwłokiem o podłoże wywołując w ten sposób jego wibrację. Pewne sygnały mogą być także przekazywane wizualnie, przede wszystkim sygnały zaniepokojenia polegające na wykonywaniu szybkich, trzęsących ruchów całym ciałem przy staniu w miejscu,

jak to się dzieje podczas rekrutacji współtowarzyszy w kolonii przez mrówki-zwiadowczynie, które w ten sposób zwracają na siebie ich uwagę i zachęcają do pójścia po świeżo założonej ścieżce zapachowej do miejsca, w którym został znaleziony na przykład obfity pokarm (BRADSHAW i współaut. 1975).

WSPÓŁPRACA

Jedną z najbardziej charakterystycznych cech behawioralnych, jakimi charakteryzują się mrówki *Oecophylla* a której zawdzięczają tak wysoki poziom rozwoju zachowania socjalnego, jest niezwykle silnie rozwinięta współpraca pomiędzy poszczególnymi osobnikami tej samej kolonii. Widoczna jest ona szczególnie podczas wykonywania takich prac, jak budowa i naprawa gniazda, obrona terytorium, polowanie na żywą zdobycz lub przenoszenie do gniazd większych ilości pokarmu w postaci pokawałkowanych ciał różnych martwych zwierząt (HÖLLDOBLER i WILSON 1990). W każdym z tych przypadków można obserwować nieco inne wzorce zachowania, przy czym najściślejsza i najbardziej skomplikowana współpraca ma miejsce zawsze podczas budowy gniazda.

WSPÓŁPRACA PRZY BUDOWIE GNIAZDA

Mrówki *Oecophylla* są znane ze swego niezwykle i spektakularnego zachowania podczas budowy gniazda, które zostało po raz pierwszy szczegółowo opisane przez DOFLEINA (1905). Później było ono przedmiotem szczegółowych obserwacji i analizowane w szeregu opracowaniach (HÖLLDOBLER i WILSON 1990, WOJTUSIAK 1992, WOJTUSIAK i GODZIŃSKA 1993). Poszczególne etapy tego zachowania przedstawiają się następująco:

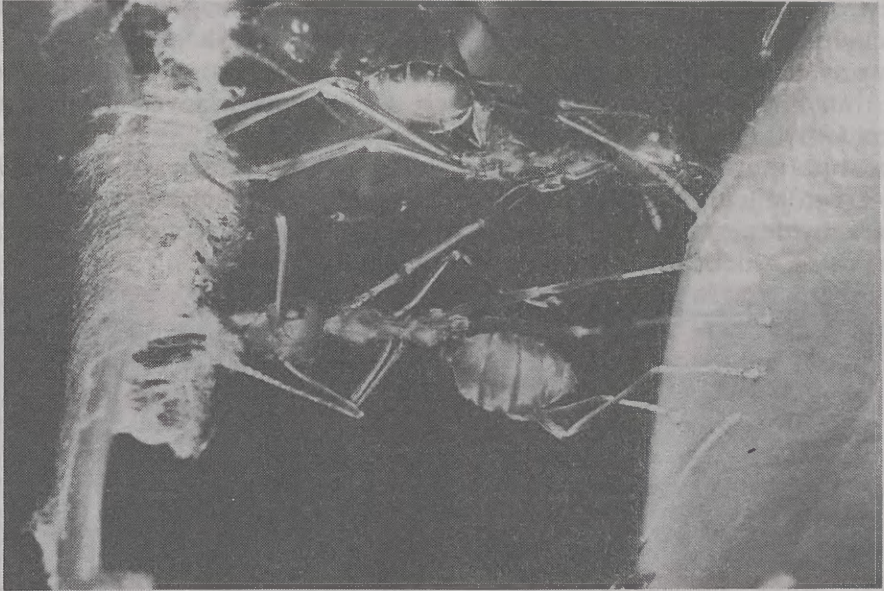
Robotnice rozpoczynają poszukiwania odpowiedniego miejsca do budowy gniazda badając różne gałązki w obrębie zajmowanego przez kolonię terytorium. Polega to na chwytaniu żuwaczkami brzegów liści i próbowaniu, które liście dają się wyginać. Jeśli mrówka znajdzie miejsce, w którym liść się poddaje i częściowo zagina, wówczas nie przestaje ciągnąć i pozostaje na miejscu dotąd, dopóki nie dołączą do niej inne robotnice, które teraz połączonymi siłami zaginają blaszkę liścia, aż odstęp między brzegami nie będzie większy od kilku do kilkunastu milimetrów. Jeśli trzeba przyciągnąć brzegi liścia znajdujące się daleko od siebie, wówczas mrówki tworzą ze swych ciał żywe łańcuchy, w których pierwsza trzyma mocno żuwaczkami jeden brzeg liścia, następna chwyta ją za przewężenie ciała między tułowiem a odwłokiem, zwane trzonkiem (*petiolus*), tą z kolei chwyta tak samo trzecia mrówka i tak dalej, aż ostatnia w łańcuchu mrówka mocuje się drugą i trzecią parą odnóży do przeciwnego brzegu liścia. Bardzo mocny zaczep odnóży tej mrówki umożliwia przyłgi znajdujące się na tylnych nogach, dzięki którym nogi mogą dobrze przywrzeć do gładkiej powierzchni liścia. Stwierdzono, że takie żywe łańcuchy mogą składać się nawet z kilku mrówek. Zaginanie liścia odbywa się poprzez skracanie łańcuchów. Mrówki znajdujące się w środku łańcucha kolejno przesuwają się do tyłu po plecach znajdujących się za nimi robotnic, cały czas ciągnąc za te, które mają przed sobą. W ten sposób oba brzegi liścia coraz bardziej się do siebie zbliżają, aż w końcu zostają spięte tylko przez jeden rząd mrówek stojących obok siebie w szeregu.



Fot. 5. Przyciąganie do siebie dwóch liści wymaga udziału i współpracy wielu osobników.



Fot. 6. Kolejno zawijane i mocowane ze sobą liście nanerczu zachodniego (*Anacardium occidentale*) utworzą małe gniazdo.



Fot. 7. Dwie duże robotnice usiłujące przyciągnąć do siebie brzegi dwóch liści podczas naprawy uszkodzonego gniazda.



Fot. 8. Ściąganie rozwartej szczeliny powstałej po uszkodzeniu gniazda. Mrówki trzymają jeden brzeg liścia żuwaczkami, a do drugiego liścia mocują się za pomocą przyłg znajdujących się na drugiej i trzeciej parze odnóży.

Obserwując to zachowanie można się przekonać, jak wiele skomplikowanych manewrów muszą wykonać mrówki, aby utworzyć z własnych ciał łańcuchy dla zagięcia lub przyciągnięcia liści do siebie. Zdolność do wykonywania tak skomplikowanych zespołowych działań wykształciła się tylko u mrówek *Oecophylla* i jest unikalna wśród wszystkich innych owadów społecznych (HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

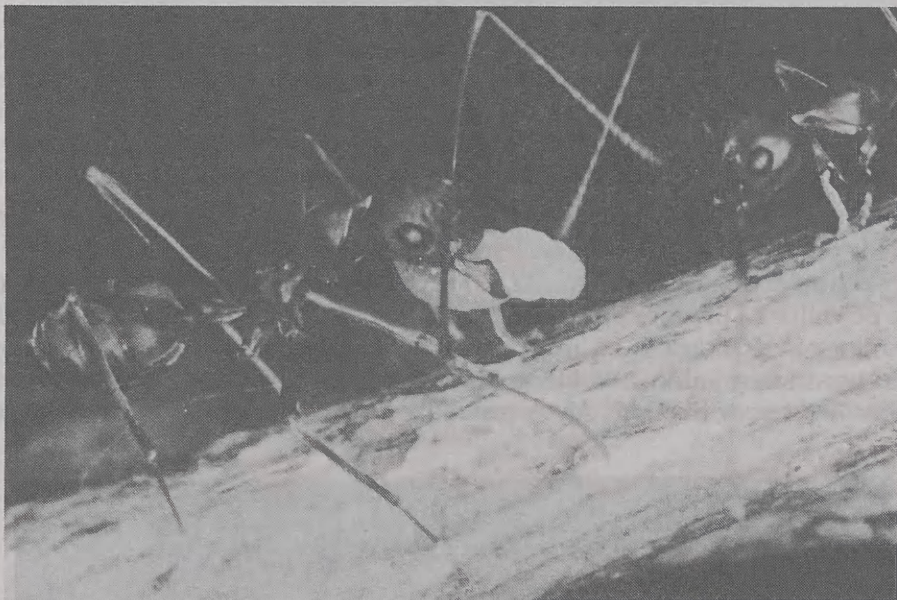
Po zbliżeniu liści do siebie inna grupa robotnic przynosi z gniazd larwy i wykorzystuje je do łączenia ze sobą brzegów liści za pomocą nici jedwabnych, wytwarzanych w gruczołach przednich larw. Larwy wybierane do wytwarzania nici są duże, z dobrze rozwiniętymi gruczołami przednimi, ale nie największe. Maksymalny rozmiar larw, które mogą być wykorzystywane do przedzenia, jest ograniczony bowiem szerokością uchwytu żuwaczek robotnic. Tylko duże robotnice zajmują się wyszukiwaniem larw odpowiedniej wielkości i przynoszą je do miejsca budowy gniazda. Małe robotnice nie biorą w tym udziału. Jednak niektórzy autorzy, jak HEMMINGSEN (1973), zauważyli, że małe robotnice też mogą uczestniczyć w procesie przedzenia, lecz ich działania są trudne do zaobserwowania, gdyż działają od środka gniazda, umacniając szwy założone wcześniej przez duże robotnice.

U larw przynoszonych do przedzenia można zauważyć wyraźne zmiany w zachowaniu, które najwyraźniej są związane z przygotowywaniem się ich do przedzenia nici. Zamiast wykonywania nieskoordynowanych, przypadkowych ruchów przednią częścią ciała we wszystkich kierunkach, tak jak to wykonują larwy wszystkich innych gatunków mrówek, larwy *Oecophylla* w momencie pochwylenia i przenoszenia przez duże robotnice przyjmują charakterystyczną pozycję ciała. Przednią część ciała wyginają w dół a tylną nieznacznie do góry, przez co ich ciało oglądane z boku wykazuje wyraźne wygięcie w kształcie litery S. W tej pozycji larwa pozostaje już przez cały czas przedzenia. Wygięcie ciała umożliwia najlepszy kontakt kądziółków przednich z podłożem i pewne mocowanie nici jedwabnej do łączonych brzegów liści. Ciekawym szczegółem jest sposób trzymania larwy przez robotnicę. Obejmuje ją ona żuwaczkami w odległości jednej trzeciej lub jednej czwartej długości ciała licząc od głowy. Szczegóły samego procesu spajania brzegów liści zostały poznane dopiero niedawno dzięki badaniom HÖLLDOBLERA i WILSONA (1990), przede wszystkim dzięki zdjęciom wykonanym za pomocą kamer filmowych. Okazało się, że przebieg tego zjawiska jest o wiele bardziej skomplikowany, niż to wydawało się wcześniej a pełna sekwencja ruchów przedstawia się następująco:

Gdy trzymająca larwę robotnica przybliżyła się do brzegu liścia, najpierw przeciąga po nim przez około 0,2 sekundy końcowymi członami czułków. Następnie przykładła głowę larwy do liścia i przytrzymuje ją w tej pozycji przez 1 sekundę. Jednocześnie uderza larwę po głowie około dziesięciu razy końcami swych czułków, którymi porusza z bardzo dużą szybkością. W tym momencie larwa wydziela kroplę płynnego jedwabiu, który przykleja się do powierzchni liścia. Teraz robotnica podnosi czułki do góry i przenosi larwę do drugiego brzegu liścia, przez co kropla płynnego jedwabiu wyciąga się w nitkę. W czasie przenoszenia larwa nie jest już uderzana czułkami, natomiast po zbliżeniu jej do drugiego brzegu wszystkie czynności powtarzane są prawie identycznie. Różnica leży w tym, że czas przytrzymywania głowy larwy przy drugim brzegu liścia jest

znacznie krótszy i wynosi pół sekundy, a czułki robotnicy uderzają ją w głowę tylko około pięciu razy. Wszystkie ruchy w opisanym powyżej schemacie przędzenia są stereotypowymi wzorcami zachowania, jak również i sekwencja w jakiej po sobie następują.

Trzeba tu zauważyć, że czułki robotnicy służą tu z jednej strony do orientacji dotykowej, podobnie jak czułki robotnic pszczoły miodnej, które wykorzystują je do oceny grubości woskowych ścian budowanych komórek w plastrach, z drugiej zaś strony są środkiem porozumiewania się z larwą najprawdopodobniej stymulując ją do wydzielenia kropli płynnego jedwabiu w najwłaściwszym momencie.



Fot. 9. Duża robotnica przenosi larwę do miejsca, gdzie muszą być połączone ze sobą dwa brzegi liści. Larwa podczas tej operacji wygina swe ciało na kształt litery „S”, pochylając przednią część ciała ku dołowi.

Przedstawiony w skrócie proces spajania liści pokazuje, że behawioralne przystosowania do współpracy z innymi osobnikami wykształciły się również u larw. Podczas gdy u innych gatunków mrówek należących do podrodziny *Formicinae* przędzenie jedwabiu przez larwy jest ograniczone tylko do budowy kokonów poczwarkowych, u *Oecophylla* przędza jest wytwarzana na potrzeby całej kolonii, czyli do budowy gniazd. Odzwierciedla się to wyraźnie w morfologicznych przystosowaniach aparatu przędnego larw, a przede wszystkim w budowie otworów, przez które jest wydzielany płynny jedwab. U tych gatunków *Formicinae*, które nie są tak wysoko ewolucyjnie rozwinięte jak *Oecophylla*, z przodu głowy występuje zawsze para brodawek przędnych, każda z własnym otworkiem na końcu. Natomiast u larw *Oecophylla* występuje jeden otwór przędny, który ma kształt szczeliny powstałej z połączenia się obu bocznych otworów w jeden duży otwór centralny. Dzięki temu wytwarzana nitka jedwabna jest o wiele grubsza i znacznie wytrzymalsza na zerwanie, niż nici jedwabne

u innych gatunków *Formicinae* wykorzystywane tylko do przedzenia kokonów (HÖLLDOBLER i WILSON 1983).

Trzeba tu jeszcze dodać, że larwy samców mają również rozwinięte gruczoły przedne, i tak samo jak larwy samic są wykorzystywane do łączenia ze sobą liści podczas budowy gniazda. Larwy samców mają więc swój własny aktywny wkład pracy na rzecz całej kolonii, czym różnią się od larw samców większości innych gatunków mrówek, które całą produkcję gruczołów jedwabnych zużywają do budowy własnych kokonów poczwarkowych.

Mrówki *Oecophylla* zachowują się podczas naprawy uszkodzeń gniazd podobnie, jak podczas budowy nowego gniazda. Podczas naprawy mogą stosować kilka taktyk w zależności od stopnia uszkodzenia gniazda i temperatury powietrza na zewnątrz. W krańcowych przypadkach, gdy zniszczenie jest bardzo duże, mogą nawet opuścić gniazdo nie naprawiając go (WOJTUSIAK i GODZIŃSKA 1993).

WSPÓLPRACA W TRANSPORCIE ZDOBYCZY

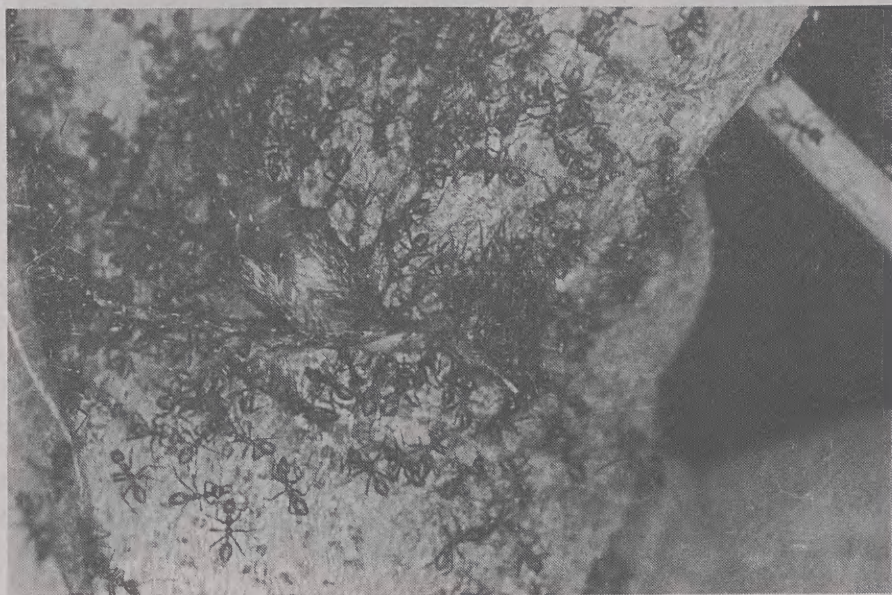
Mrówki *Oecophylla* są bardzo drapieżne i bezustannie patrolują swoje terytorium w poszukiwaniu zdobyczy. Ich ofiarami są wszystkie obce mrówki, w tym osobniki innych kolonii *Oecophylla*, które naruszyły granice terytorium, a które zabite po walce są przenoszone do gniazd jako pokarm. Przede wszystkim jednak ofiarami mrówek-tkaczek są inne owady i ich larwy. Do transportu zdobyczy zwykle wystarcza jedna lub kilka mrówek, które wspólnie przeciągają ją do gniazda. Jednak w okresie, gdy w kolonii rozwijają się osobniki dorosłe, zapo-



Fot. 10. Dodatkowego pokarmu w postaci słodkiej wydzieliny dostarczają mrówkom liczne czerwce należące do pluskwiaków równoskrzydłych (*Homoptera*), które robotnice cały czas pilnują, broniąc przed drapieżcami.



Fot. 11. Obezwładnianie dużej zdobyczy polega na rozciągnięciu jej na podłożu i unieruchomieniu. Po odcięciu wszystkich odnóży, unieruchomiona ofiara jest cięta na kawałki, które są przenoszone do gniazda jako pokarm (fot. A. Dejean; wg WOJTUSIAK i współaut. 1995, zmienione).



Fot. 12. Zespołowe ciągnięcie padliny pisklęcia ptaka po pniu drzewa pionowo do góry.



Fot. 13. Łupem mrówek *Oecophylla* padają różne owady niejednokrotnie przewyższające je swymi rozmiarami, tak jak ten pluskwiak różnoskrzydły.



Fot. 14. Za chwilę transportowana martwa mrówka innego gatunku zostanie wciągnięta do otworu wejściowego gniazda.

trzebowanie na pokarm jest szczególnie duże. Wtedy można często obserwować polowanie na większe ofiary i współdziałanie w ich transporcie do gniazda. Dużymi ofiarami mrówek *Oecophylla* najczęściej padają różne bezkręgowce, w szczególności pająki a także owady i ich larwy, które w przeważającej liczbie należą do rzędów *Odonata*, *Orthoptera* (*Tettigonidae* i *Acrididae*), *Mantodea*, *Neuroptera* i *Lepidoptera*. Rzadziej zdarza się, aby pokarmem mrówek tkaczy były kręgowce. Są to znalezione martwe ciała ptaków, żab, węży, gryzoni i nietoperzy. Tak duża zdobycz jest czasami cięta na mniejsze kawałki i dopiero potem transportowana do gniazd. Z reguły jednak kręgowce były transportowane przez mrówki w całości (WOJTUSIAK i współaut. 1995). Z dotychczasowych obserwacji wynika, że mrówki *Oecophylla* wykazują dużą elastyczność zachowania związanego z polowaniem i pozyskiwaniem zdobyczy. Gdy kolonia jest mała a rozwijające się larwy są jeszcze młode, zapotrzebowanie kolonii na pokarm nie jest duże i mrówki zadowolają się zbieraniem różnych drobnych, martwych owadów. Natomiast gdy kolonia jest bardzo duża a rozwój osobników płciowych zaawansowany zapotrzebowanie na pokarm bogaty w białko jest bardzo duże. Wtedy mrówki zaczynają aktywnie polować na żywe ofiary w obrębie całego swego terytorium wykorzystując wszelkie znalezione źródła pokarmu, w tym ciała dużych, martwych kręgowców (WOJTUSIAK i współaut. 1995).

WSPÓLPRACA W OBRONIE TERYTORIUM

Obrona kolonii przed wrogami jest u mrówek *Oecophylla* zadaniem dużych robotnic. Stwierdzono, że tymi robotnicami, które jako pierwsze wiążą się w walce, są najstarsze wiekiem robotnice. W kolonii zajmują one zawsze gniazda znajdujące się w peryferyjnych partiach terytorium i dlatego też jako pierwsze reagują na pojawienie się intruzów (HÖLLDOBLER 1983). Mają one zdecydowanie mniej ciała tłuszczowego w ciele, jak również silnie zredukowane jajniki. Kiedy osiągną odpowiedni wiek, przemieszczają się do gniazd położonych najdalej od centrum kolonii, gdzie pozostają już do końca swego życia. W ten sposób pierwsze w obronie kolonii stają najstarsze wiekiem osobniki, a dopiero później dołączają do nich młodsze, a więc te osobniki, które mają dla kolonii największą wartość są wykorzystywane w walce najpóźniej.

Wrogami mrówek *Oecophylla* są przede wszystkim inne, sąsiednie kolonie tego samego gatunku a także inne gatunki mrówek, które współzawodniczą z nimi w pozyskiwaniu zasobów pokarmowych środowiska. Stwierdzono jednakże, że nie na wszystkie gatunki obcych mrówek reakcja *Oecophylla* jest jednakowa. Mrówki z pewnych gatunków są atakowane i łapane tylko od czasu do czasu przez pojedyncze robotnice. Natomiast gdy terytorium naruszają osobniki innej kolonii *Oecophylla* wtedy reakcja jest nieporównanie gwałtowniejsza i do tego miejsca natychmiast kieruje się bardzo wiele robotnic (HÖLLDOBLER i LUMSDEN 1980). Podobnie dzieje się, gdy terytorium zostanie naruszone przez inne gatunki zwłaszcza tych mrówek, które są głównymi konkurentami *Oecophylla* w tym samym środowisku. Według VANDERPLANKA (1960) należą do nich takie gatunki, jak *Pheidole megacephala*, *P. punctulata*, *Anoplolepis longinoda* i niektóre mrówki z rodzaju *Crematogaster* oraz mrówki nomadne z rodzaju *Dorylus*.

Zachowanie agresywne skierowane przeciwko osobnikom innych kolonii najlepiej widać, gdy osobnik poszukujący pokarmu natknie się gdzieś na swym terytorium na mrówkę z innej kolonii. Wykonuje wtedy całą serię charakterystycznych ruchów w ściśle określonej kolejności. Najpierw oba osobniki unoszą się wysoko na nogach i obchodzą nawzajem w kółko, co z daleka wygląda, jakby tańczyły. Potem ruszają na siebie starając się nawzajem uchwycić żuwaczkami za różne wystające części ciała. Gdy któryś z nich się to uda, wtedy stara się ciągnąć przeciwniczkę do tyłu. W tym czasie inne osobniki tej samej kolonii, jeśli znajdują się w pobliżu, wspólnie chwytają wroga za odnóża i rozciągają je na wszystkie strony rozkrzyżowując ciało obcej mrówki tak, że ta nie może się ruszać. Niektóre mrówki nie rzucają się od razu na wroga, lecz biegną w kierunku gniazda rozsmarowując za sobą wydzielinę gruczołu rektalnego, tworzącą na ich drodze ślad zapachowy. Gdy tylko napotkają po drodze inne mrówki, rozpoczynają wykonywanie „trzęsących” ruchów całym ciałem podnosząc się i opuszczając na nogach. Jest to rodzaj zrytualizowanego tańca, przypominającego ruchy wykonywane we wczesnym stadium walki, kiedy mrówki okrążają się nawzajem przed pochwyceniem żuwaczkami. W odpowiedzi na te ruchy inne robotnice reagują szybkim biegiem wzdłuż założonej ścieżki zapachowej do miejsca, gdzie toczy się walka. Szybkość z jaką pojawiają się jest duża i często już po 30 minutach od rozpoczęcia alarmu przez jedną robotnicę do miejsca zagrożenia zbiega się nawet ponad 100 osobników, które pomagają w pełnym unieruchomieniu wroga a następnie odcinają mu żuwaczkami poszczególne odnóża i zabijają go (HÖLLDOBLER 1986).

WSPÓLPRACA PODCZAS ZMIANY MIEJSCA POBYTU KOLONII

Bardzo wiele można dowiedzieć się o współdziałaniu poszczególnych osobników kolonii u *Oecophylla* obserwując zachowanie mrówek podczas zmiany miejsca i przenoszenia się do nowego gniazda, czyli emigracji. Podczas przenoszenia się całej kolonii na nowe miejsce najlepiej widać jak złożony jest system porozumiewania się mrówek i jak dobrze jest zorganizowana współpraca różnych osobników w czasie emigracji. Zjawisko emigracji kolonii zostało już dość dobrze poznane u szeregu gatunków mrówek i w jego przebiegu można dostrzec u różnych gatunków wiele podobieństw, ale także i różnic gatunkowo specyficznych. U *Oecophylla longinoda* zjawisko emigracji jest bardzo złożonym procesem (HÖLLDOBLER i WILSON 1978) i najłatwiej obserwować je w warunkach laboratoryjnych, ustawiając drzewka w doniczkach w pobliżu miejsca, gdzie położono niedawno ścięte gałązki ze znajdującymi się na nich gniazdami tej mrówki zebranymi w terenie. W takich warunkach emigracja zaczyna się już po upływie kilku minut. Gdy badające okolice robotnice natrafiają na nowe drzewko, wracają natychmiast do gniazda znacząc przebyta drogę feromonem ze swych gruczołów zapachowych i poruszając intensywnie czułkami informują w ten sposób inne osobniki o znalezionym miejscu. Kiedy liczba mrówek na liściach nowego drzewka jest już odpowiednia, wtedy zaczynają przyciągać do siebie sąsiednie liście i spajając je przedzą jedwabną z pomocą trzymanyh w żuwaczkach larw w sposób opisany już powyżej. Gdy tylko nowe gniazdo jest gotowe, mrówki rozpoczynają przenoszenie całej kolonii, co odbywa się w ściśle określonym porządku. Naj-

pierw przenoszone są larwy wytwarzające przędzę, gdyż z ich pomocą robotnice mogą połączyć razem liście budowanych w nowym miejscu gniazd. Następnie są przenoszone starsze larwy i poczwarki, dopiero potem mniejsze robotnice, a na końcu pozostałe duże robotnice. Interesujący jest sposób, w jaki robotnice przenoszą inne robotnice. Mrówka, która musi zostać przeniesiona, jest chwytana za petiolus albo za głowę i niesiona, będąc zawinięta wokół ciała niosącej ją mrówki.

Ten krótki przegląd organizacji socjalnej kolonii mrówek-tkaczek pozwala nam uświadomić sobie, jak wysoki poziom rozwoju zachowania społecznego osiągnęły te mrówki i lepiej zrozumieć, czemu zawdzięczają swój niewątpliwy ewolucyjny sukces.

ORGANIZATION OF SOCIAL BEHAVIOUR IN WEAVER ANTS (*OECOPHYLLA*)

Summary

Weaver ants of the genus *Oecophylla* are among those eusocial insects which have evolved the highest level of social organization of their colonies. Weaver ants are well known for their spectacular behaviour of cooperative communal silk nest building; they employ their larvae as shuttles to weave the silk over the leaf seams. Their communication system is evolutionarily probably the most advanced one of those known in the social insects. *Oecophylla* ants have at least five different recruitment systems in which different kinds of pheromones, together with tactile signals, are used for communication between colony members. Weaver ants also exhibit very strong territorial behaviour and dominate large areas in the rain forest canopies. These evolutionary advances have permitted them to dominate in the tropical rain forest canopies and to achieve exceptionally effective control of their environment. The social organization of weaver ants makes them the most successful social insects of the Old World tropics.

LITERATURA

- BEUGNON G., DEJEAN A., 1992. *Adaptative properties of the chemical trail system of the African weaver ant Oecophylla longinoda Latreille (Hymenoptera, Formicidae, Formicinae)*. Ins. Soc. 39, 341-346.
- BRADSHAW J. W. S., 1981. *The physicochemical transmission of two components of a multiple chemical signal in the African weaver ant (Oecophylla longinoda)*. Anim. Behav. 29, 2, 581-585.
- BRADSHAW J. W. S., BAKER R., HOWSE P. E., 1975. *Multicomponent alarm pheromones of the weaver ant*. Nature, 258, 230-231.
- BRADSHAW J. W. S., BAKER R., HOWSE P. E., 1979. *Multicomponent alarm pheromones in the mandibular glands of major workers of the African weaver ant, Oecophylla longinoda*. Physiol. Entomol. 4, 15-25.
- DEJEAN A., 1990. *Circadian rhythm of Oecophylla longinoda in relation to territoriality and predatory behaviour*. Physiol. Entom. 15, 393-403.
- DOFLEIN F., 1905. *Beobachtungen an den Weberameisen (Oecophylla smaragdina)*. Biol. Zbl. 25, 15, 497-507.
- HEMMINGSSEN A. M., 1973. *Nocturnal weaving on nest surface and division of labour in weaver ants (Oecophylla smaragdina Fabricius, 1775)*. Vidensk. Medd Dansk Naturh. Foren. 136, 49-56.
- HÖLLDOBLER B., 1979. *Territories of the African weaver ant (Oecophylla longinoda (Latreille): a field study*. Z. Tierpsychol. 51, 201-213.
- HÖLLDOBLER B., 1983. *Territorial behavior of the green tree ant (Oecophylla smaragdina)*. Biotropica 15, 241-250.
- HÖLLDOBLER B., 1986. *Konkurrenzverhalten und Territorialität in Ameisenpopulationen*. [W:] T. EISNER, B. HÖLLDOBLER, M. LINDAUER (red.), *Chemische Ökologie, Territorialität, Gegenseitige Verständigung (Information processing in animals. vol. 3)*, Gustav Fischer Verlag, New York, str. 25-70.
- HÖLLDOBLER B., LUMSDEN C. J., 1980. *Territorial strategies in ants*. Science 210, 732-739.

- HÖLDOBLER B., WILSON E. O., 1977. Weaver Ants. *Sci. Am.* 237, 146–152.
- HÖLDOBLER B., WILSON E. O., 1978. The multiple recruitment systems of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3, 19–60.
- HÖLDOBLER B., WILSON E. O., 1983. The evolution of communal nest weaving in ants. *Am. Sci.* 71, 490–499.
- HÖLDOBLER B., WILSON E. O., 1990. *The Ants*. The Belknap Press, Cambridge, Massachusetts, 733 str.
- VANDERPLANK F. L., 1960. The bionomics and the ecology of the red tree ant *Oecophylla* sp. and its relationship to the coconut bug *Pseudotheraptus wayi* Brown (Coreidae). *J. Anim. Ecol.* 29, 15–33
- WAY M. J., 1954. Studies on the life history and ecology of the ant *Oecophylla longinoda* (Latreille). *Bull. Ent. Res.* 45, 93–112.
- WILSON E. O., TAYLOR R. W., 1964. A fossil ant colony: new evidence of social antiquity. *Psyche* 71, 93–103.
- WILSON E. O., 1971. *The insect societies*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 684 str.
- WOJTUSIAK J., 1992. Mrówki-tkacze. *Wiedza i Życie* 11, 65–69.
- WOJTUSIAK J., GODZIŃSKA E. J., 1993. Factors influencing the responses to nest damage in the African weaver ant (*Oecophylla longinoda* (Latreille)). *Acta Neurobiol. Exp.* 53, 401–408.
- WOJTUSIAK J., GODZIŃSKA E. J., DEJEAN A., 1995. Capture and retrieval of very large prey by workers of the African weaver ant, *Oecophylla longinoda* (Latreille). *Trop. Zool.* 8, 309–318.

TADEUSZ KALETA

Katedra Genetyki

i Ogólnej Hodowli Zwierząt SGGW

Przejazd 4, 05-840 Brwinów

ŻYCIE SPOŁECZNE, TERYTORIALIZM I STRATEGIE POKARMOWE
SSAKÓW DRAPIEŻNYCH

Zachowanie ssaków drapieżnych budziło i wciąż budzi ogromne zainteresowanie zarówno profesjonalnych badaczy, jak i miłośników i obserwatorów przyrody. Można wymienić kilka przyczyn tej popularności. Po pierwsze, zdobycie pokarmu jest dla *Carnivora* problemem dużo poważniejszym niż dla ssaków roślinożernych; wymaga większych zabiegów, specyficznych umiejętności i elastycznego dostosowania się do zasobów pokarmowych określonego obszaru. Zachowania pokarmowe ssaków drapieżnych są przeto dla obserwatora ciekawe, złożone i zróżnicowane, a zdolność do uczenia się u tych zwierząt jest znaczącym czynnikiem sprzyjającym w rywalizacji o pokarm tak wewnątrz- jak i międzygatunkowej. Nieuwzględnienie tej złożoności i zróżnicowania zachowań było źródłem mylnych, choć często utrwalonych przekonań na temat sposobu życia niektórych drapieżników. I tak na przykład hienę cętkowaną (*Crocota crocuta*) konsekwentnie opisywano dawniej jako żyjącego samotniczo padlinożercę (ASTLEY MABERLY 1960), choć dziś wiadomo, że jest to pogląd daleki od prawdy. Po drugie, źródłem zainteresowania ssakami drapieżnymi, a szczególnie ich największymi przedstawicielami jest ludzka, połączona z grozą fascynacja, zawsze obecna i leżąca u podstaw rozmaitych mitów i opowieści. Nie bez znaczenia jest też fakt, że dwa najpopularniejsze zwierzęta domowe, pies i kot, należą do tej właśnie grupy zwierząt. Po trzecie, ssaki drapieżne prowadzą często skryty, nocny tryb życia lub przebywają w trudno dostępnym środowisku, w efekcie czego wiedza o biologii licznych gatunków jest wciąż znikoma. Po czwarte wreszcie, umiejętność adaptacji do zmieniającego się środowiska jest powodem, że niektóre gatunki drapieżników nie są zagrożone wyćpieniem mimo przesładowań ze strony człowieka (np. żyjące w Europie żeneta zwyczajna *Genetta genetta* i lis pospolity *Vulpes vulpes* oraz afrykańska hiena cętkowana *Crocota crocuta*). Ta adaptacja to w znacznej mierze zdolność do zmiany zachowania się i wykorzystania dostępnego źródła pokarmu.

Na podstawie tego co wiadomo o życiu dzikich drapieżników wydaje się, że dla zrozumienia ich funkcjonowania w naturalnym środowisku kluczowe znaczenie mają właśnie sposób zdobywania pokarmu i zachowania społeczne. Jak zostanie pokazane niżej, te dwa rodzaje aktywności są ze sobą powiązane.

Autor przyjmuje klasyfikację, która uznaje płetwonogie *Pinnipedia* za osobny rząd, nie zaś podrząd *Carnivora* (NOWAK i PARADISO 1983); niniejsze rozważania ograniczą się więc do drapieżnych ssaków lądowych.

CO TO SĄ ZWIERZĘTA SPOŁECZNE? OD SAMOTNOŚCI DO SPOŁECZNOŚCI

Ponieważ w dalszej części pracy pojawi się rozróżnienie na gatunki „samotnicze” i „społeczne”, wypada najpierw określić kryterium tego podziału. Za społeczny uznaje się tu gatunek, w którym osobniki współpracują ze sobą w działaniach na rzecz grupy (np. zdobywanie pokarmu, odchów młodych, obrona terytorium) (SANDELL 1989). Nie można zatem określić zwierzęcia jako społeczne jedynie na podstawie faktu, że, jak to jest u niedźwiedzia polarnego (*Ursus maritimus*), osobniki tego samego gatunku zbierają się przy padlinie wieloryba (USPENSKIJ 1989), lub, jak u skunksa zwyczajnego (*Mephitis mephitis* z rodziny łasicowatych), gromadzą się zimą najprawdopodobniej dla wzajemnego ogrzania się (ESTES 1991). Z drugiej strony fakt, że osobniki jakiegoś gatunku polują samotnie nie może być podstawą do wnioskowania (jak to się często niestety robi) o samotniczym trybie życia zwierzęcia, gdyż współpraca między nimi może przejawiać się w inny sposób. I tak na przykład pewne gatunki kotów prawdopodobnie dość pochwopnie określa się jako samotnicze, nie biorąc pod uwagę wszystkich aspektów ich życia. U ocelota (*Felis pardalis*), dzikiego kota z Ameryki Środkowej i Południowej, osobniki pary rodzicielskiej polują samotnie, ale poza tym samiec utrzymuje kontakty z samicą i prawdopodobnie pomaga w odchowie młodych (GREEN 1991).

U drapieżnych ssaków struktura społeczna obejmuje cały wachlarz form poczynając od właściwego samotnictwa do różnego typu grup, których wielkość i spistość jest regulowana poprzez złożone zachowania.

Do największych samotników wśród *Carnivora* należą niedźwiedziowate (*Ursidae*). Poza krótkim okresem kojarzeń osobniki tych gatunków żyją pojedynczo, a odchovem młodych zajmuje się wyłącznie samica. Za pewną krańcowość można tu uznać zachowanie niedźwiedzia polarnego, który nie tylko unika poza okresem rozrodu kontaktu z osobnikami własnego gatunku, lecz nawet może polować na słabsze i młode niedźwiedzie (USPENSKIJ 1989). Samotnicze życie prowadzi też prawdopodobnie większość gatunków z rodziny szopowatych (*Procyonidae*), wiele kotów (*Felidae*) i przedstawicieli mniejszych drapieżników z rodziny łaszowatych (*Viverridae*) i łasicowatych (*Mustelidae*) (SANDELL 1989, ESTES 1991).

Monogamia jest podstawową strukturą społeczną dla rodziny psowatych (*Canidae*) (KAŁETA 1996), ale występuje też u niektórych innych drapieżników (np. ratel *Mellivora capensis* z rodziny łaszowatych) (ESTES 1991). Więc pary przeciąga się wtedy poza okres kojarzeń. Na określonym terytorium rodzice wspólnie odchowują młode, które po osiągnięciu dojrzałości odchodzą.

Grupa rodzinna składa się z osobników rodzicielskich i pewnej liczby potomstwa w wieku około jednego roku. Młode osobniki pozostają wraz z rodzicami i pomagają w odchowie młodszego potomstwa (dlatego też są określanii jako „pomocnicy” lub „piastuni”). Ta struktura społeczna została opisana jako podstawowa u afrykańskich psowatych: szakala złocistego (*Canis aureus*) i sza-

kala czaprakowego (*Canis mesomelas*) (MOEHLMAN 1979). Grupy rodzinne, w których stale przebywają młode osobniki stwierdzono też u niektórych łasicowatych z grupy wydr, na przykład u południowamerykańskiej ariranii (*Pteronura brasiliensis*) (DUPLAIX 1980).

Stado u ssaków drapieżnych może stanowić kompleks o różnym stopniu złożoności, gdzie współżyje ze sobą pewna liczba dorosłych osobników obu płci i młode zwierzęta. Współpraca polega tu na wspólnym odchowcie potomstwa i obronie terytorium, a pomiędzy grupami następuje wymiana (głównie) młodych osobników. Najbardziej złożone społeczności tego typu to klan hieny cętkowanej (rodzina hienowatych *Hyaenidae*) — grupy o charakterze matriarchalnym, w których samice dominują nad samcami (VAN LAWICK i VAN LAWICK-GOODALL 1970): stada afrykańskich likaonów (*Lycan pictus*) (FRAME i współaut. 1979) i wilków *Canis lupus* z rodziny psowatych (ZIMEN 1976), u których potomstwo pochodzi z kojarzenia dominującej pary osobników oraz stada lwów (*Panthera leo* z rodziny kotów), w których potomstwo daje kilka zwykle spokrewnionych ze sobą samic (BERTRAM 1975). Więzy pomiędzy członkami stada są u wymienionych gatunków niezwykle silne, na co wskazują liczne zachowania (wspólny odpoczynek, wzajemna pielęgnacja okrywy włosowej, ceremonie powitalne i inne). Złożona struktura społeczna występuje też u kilku gatunków mniejszych drapieżników, z rodziny łaszowatych. Na przykład u afrykańskiej mangusty karłowatej (*Helogale parvula*) grupa składa się z pary rodzicielskiej i kilku pomocników, w roli których występuje starsze potomstwo, bądź nie spokrewnione osobniki przybyłe z zewnątrz (ESTES 1991). Mangusta pręgowana (*Mungo mungo* także z Afryki) tworzy natomiast duże grupy (do 35 sztuk) z kilkoma samicami dającymi potomstwo (ESTES 1991). W stadzie drapieżnych ssaków istnieje często problem z utrzymaniem jego stabilnej liczebności. Wielką rolę odgrywa wtedy agresywne zachowanie dorosłych, dominujących osobników, zmuszające część młodych do opuszczenia grupy. U niektórych gatunków (np. likaona) istnieją skomplikowane zasady wymiany młodych osobników między grupami, co zabezpiecza te zwierzęta przed niekorzystnym wpływem kojarzenia w pokrewieństwie (FRAME i współaut. 1979).

Powyższe zestawienie nie wyczerpuje bynajmniej bogactwa form życia społecznego u *Carnivora*. W tej grupie zwierząt istnieją bowiem także specyficzne, gatunkowe wzorce socjalne. I tak na przykład u geparda (*Acinomyx jubatus* z rodziny kotów) dwa lub trzy samce mogą tworzyć koalicję, która pomaga im w obronie terytorium i polowaniu (CARO i COLLINS 1987). Zaobserwowano też grupy „kawalerskie”, to jest łączenie się w grupy młodych samców, między innymi u euroazjatyckiego tchórza stepowego (*Mustela eversmanni*, rodzina łasicowatych). Zwierzęta te przebywają razem, gdyż nie mogą jeszcze znaleźć swojego miejsca w osiadłej kolonii (ESTES 1991). Natomiast u amerykańskiego ostronosa białonosego (*Nasua narica*) z rodziny szopowatych mocna więź tworzy się między kilkoma samicami, które wspólnie bronią młodych i poszukują pokarmu (KAUFMANN 1962). Ponadto, niektóre gatunki drapieżników wykazują znaczną zmienność struktury społecznej. Dotyczy to zwłaszcza rodziny psowatych, w której w zależności od warunków środowiskowych przedstawiciele określonego gatunku (np. lisa pospolitego) mogą żyć w monogamii, grupie rodzinnej a także samotniczo (SANDELL 1989). Godzi się w tym miejscu zauważyć, że zwierzęta klasyfiko-

wane jako samotnicze mogą przystosować się do życia w grupie. Wskazują na to doświadczenia z ogrodów zoologicznych, gdzie, jak się okazuje, starannie urządzona ekspozycja grupowa niedźwiedzi czy tygrysów (*Panthera tigris*) przy odpowiednim połączeniu zwierząt nie oddziałuje ujemnie na ich samopoczucie czy reprodukcję (JOHNS 1970).

STRUKTURA SPOŁECZNA A TYP POKARMU

Można zadać sobie pytanie, jakie korzyści odnoszą drapieżne ssaki z określonej struktury społecznej? Wydaje się, że można wskazać przynajmniej na kilka przypadków, gdzie kształt grupy społecznej ułatwia zdobywanie pokarmu. Najwyraźniej zależność tę widać u społecznych drapieżników, które polują grupowo (wilk, hiena cętkowana, likaon czy azjatycki cyjon *Cuon alpinus* z rodziny psowatych). Współpracujący ze sobą członkowie grupy łowieckiej mogą wtedy zabić zwierzę znacznie większe niż mógłby to uczynić pojedynczy drapieżnik. (ALCOCK 1975). Na przykład likaony (*Lycan pictus*) żyjące w grupach liczących najczęściej około 10 sztuk pozyskują zdobycz o masie ciała 13-krotnie większej od przeciętnego przedstawiciela swego gatunku (ALCOCK 1975). Nawet niewielkie, ale bytujące grupowo szakale dzięki współpracy w czasie łowów są w stanie upolować młodą gazelę (WYMAN 1967). Kolejną zaletą większej grupy dla pozyskiwania pokarmu jest fakt, że pozwala ona na obronę własnej zdobyczy lub zagarnięcie zdobyczy cudzej. Klasycznym przykładem międzygatunkowej, bezpośredniej rywalizacji o pokarm są często obserwowane na afrykańskich sawannach spory o padlinę, głównie pomiędzy hienami cętkowanymi a lwami oraz hienami i likaonami. Wynik rywalizacji jest zależny w dużej mierze od przewagi liczbowej oraz od wzajemnej asekuracji poszczególnych osobników przy obronie pokarmu. Wzajemna asekuracja osobników przy obronie pokarmu jest silnie rozwinięta u likaonów, i choć są one słabsze od hien, dzięki lepszej współpracy wychodzą często zwycięsko z konfrontacji między tymi dwoma gatunkami (SUNQUIST i SUNQUIST 1989, ESTES 1991).

Ssaki drapieżne afrykańskiej sawanny w rywalizacji o pokarm rozwinęły też inne strategie. Należy do nich na przykład znaczna szybkość pożerania zdobyczy i zwiększenie ilości pokarmu spożytego podczas posiłku. I tak pokarm spożywany przez hienę cętkowaną może ważyć do $\frac{1}{3}$ jej ciężaru ciała, przez lwa — do $\frac{1}{4}$ (ESTES 1991). Mniejsze drapieżniki funkcjonujące jako padlinożercy towarzyszą też często większym, czekając cierpliwie na swoją kolej. W Afryce są to szakale (np. szakal czaprakowy) „asystujące” w pobliżu uczujących lwów, w Eurazji na przykład lis polarny (*Alopex lagopus* z rodziny psowatych), który często towarzyszy niedźwiedziowi polarnemu (HERSTEINSSON i MACDONALD 1982, ESTES 1991).

Odmienny typ pokarmu (taki, którym zwierzę nie może podzielić się z innymi osobnikami) warunkuje też inne strategie jego zdobywania. Strategie te zaś mogą okazać się bardziej skuteczne przy luźniejszej strukturze społecznej. Na przykład dla niedźwiedzi i szopów, żywiących się w dużej mierze pokarmem roślinnym (owoce, pędy roślin i inne), zaspokojenie głodu jest bardziej czasochłonne i wymaga znacznego rozprzestrzenienia się zwierząt (SCHALLER i współaut. 1989).

Zdobywanie pokarmu w pojedynkę jest też optymalną strategią wszystkich drapieżników przy polowaniu na małe zwierzęta (np. gryzonie, drobne ptaki, owady) (ESTES 1991). Zarówno lokalizacja zdobyczy, jak i jej chwytanie udaje się w tym wypadku najlepiej, gdy czyni to jeden osobnik. Warto dodać, że u niektórych drapieżników rozwinęły się pewne specyficzne strategie indywidualnego zdobywania pokarmu. Na przykład przedstawiciele rodziny łaszowatych w różnorodny sposób rozbijają skorupy jaj ptasich lub osłonki ciała stawonogów (EWER 1973). U psowatych (wilk, lis pospolity) natomiast zaobserwować można swoiste „czarowanie” zdobyczy, gdy drapieżnik zaskakuje ją swym zachowaniem (wykonując nieoczekiwane ruchy, jak kręcenie się w koło, podskoki i inne) co często pozwala mu zbliżyć się do potencjalnego łupu na stosowną odległość (FOX 1971).

INNE CZYNNIKI SPRZYJAJĄCE WSPÓŁPRACY

Oprócz typu i wielkości pokarmu prawdopodobnie i inne czynniki faworyzują określony kształt struktury społecznej. Jednym z nich jest zasobność danego terenu w pokarm, do czego czasem nieświadomie przyczynia się człowiek. Zaobserwowano na przykład, że uznawane za żyjące samotniczo zdziczałe koty domowe (*Felis catus*), które przebywają w okolicy wysypisk śmieci tworzą większe grupy o strukturze podobnej jak u lwa. W grupach tych istnieje współpraca w zakresie karmienia i obrony młodych (MACDONALD 1983). Tak atrakcyjny pod względem możliwości zdobycia pokarmu obszar, jak wysypisko śmieci powoduje grupowanie się w jego okolicy także drapieżników z rodziny psowatych, na przykład jenotów (*Nyctereutes procyonoides*) w Japonii i szakala złocistego na Bliskim Wschodzie. W tym ostatnim przypadku liczebność grupy może dochodzić aż do 20 osobników (IKEDA 1991, ESTES 1991).

Prawdopodobnie nie tylko ilość, ale i rozmieszczenie pokarmu ma czasem wpływ na strukturę społeczną. Na przykład borsuk (*Meles meles* z rodziny łasicowatych) który jest przysłowiowym samotnikiem może żyć w większych grupach (do 12 osobników) wtedy, gdy jego podstawowe pożywienie — dżdżownice — są nierównomiernie rozmieszczone na obszarze żerowania tych zwierząt. W tej sytuacji, jak się zdaje, większa liczba osobników okazuje się przydatna do lepszej obrony źródła pokarmu przed innymi borsukami (KRUUK 1978).

Dla mniejszych drapieżników, które nie tylko polują, lecz także mogą paść łupem innych zwierząt istotnymi czynnikami warunkującymi formy ich życia społecznego są prawdopodobnie także typ środowiska i ogólny tryb życia. Nie bez przyczyny na przykład niemal wszystkie społeczne gatunki łaszowatych prowadzą dzienny tryb życia i żerują na otwartym terenie. W czasie zdobywania pokarmu zwierzęta te mogą być co prawda dostrzeżone przez większego drapieżnika, ale i one same mogą w porę zobaczyć wroga, a ponieważ żerują grupowo (choć każdy osobnik zdobywa pokarm dla siebie), istnieje możliwość wzajemnego ostrzeżenia (ESTES 1991). Warto zauważyć, że przeciwnie, wiele mniejszych drapieżników, które prowadzą nocny tryb życia i zamieszkują bardziej zwarte pod względem roślinności środowisko, żyje samotniczo (ESTES 1991).

Ssakiem drapieżnym, którego zachowania społeczne wciąż budzą ogromne zainteresowanie ale i kłopoty interpretacyjne jest lew. To jedyny przedstawiciel

rodziny kotów, którego cechą gatunkową jest rozwinięte życie społeczne. Jednakże w wypadku lwa najwyraźniej nie ma, jak u innych społecznych drapieżników, tak wyraźnych korzyści płynących z życia w grupie dla efektów polowania. W przeciwieństwie do wilka, likaona czy hieny cętkowanej pojedynczy lew może bowiem zabić zdrowe zwierzę nawet dwa razy większe od siebie (ESTES 1991). Być może w tym przypadku czynnikiem spajającym grupę jest, paradoksalnie, obserwowana u tych zwierząt wewnątrzgatunkowa rywalizacja o zdobycz (SUNQUIST i SUNQUIST 1989). Otwarty teren, duże zagęszczenie populacji lwów i znaczna wielkość upolowanej przez to zwierzę zdobyczy to czynniki sprzyjające temu, że zabita ofiara przyciąga na miejsce inne, okoliczne lwy. W tej sytuacji rozwiązaniem jest podział zdobyczy raczej w obrębie grupy spokrewnionych ze sobą samic, stanowiących właśnie jądro stada lwów. Przypuszczalnie także u innych, dużych kotów (np. u tygrysa), które czasem żyją na otwartej przestrzeni i żywią się dużą zdobyczą, obserwować można taką tendencję do socjalizacji (SUNQUIST i SUNQUIST 1989).

ROZMIESZCZENIE ZWIERZĄT DRAPIEŻNYCH W PRZESTRZENI

Jeśli terminem „terytorializm” można określić związek zwierzęcia z określonym terenem, to w tym sensie znaczna większość ssaków drapieżnych jest terytorialna. Tylko ekstremalnie trudne warunki środowiskowe, w tym zwłaszcza pogarszające się warunki żywieniowe mogą wymusić u tych zwierząt wędrowny tryb życia (KALETA 1996). Właściwych nomadów jest jednak wśród drapieżnych ssaków niewiele; spotyka się tu raczej okresowe wędrowki, jak na przykład u lisa polarnego, który unika podbiegunowej zimy, przemieszczając się na południe, na cieplejsze obszary (HERSTEINSSON i MACDONALD 1982).

Terytorializm, który umożliwia zagospodarowanie przestrzeni przez zwierzęta dochodzi do skutku dzięki specyficznej aktywności — znakowaniu. Jedną z metod znakowania jest pozostawianie śladów zapachowych tak wewnątrz obszaru, na którym przebywa zwierzę (np. wzdłuż ścieżek), jak i w strefie granicznej. Stykając się ze znajomymi zapachami (swoimi lub innych członków grupy) zwierzę czuje się pewnie, wzmacnia się też jego więź z własnym środowiskiem. Ponadto, znaki takie działają jako sygnały informujące o posiadaniu terenu, a wobec tego także jako sygnały ostrzegawcze dla obcych przedstawicieli gatunku. Tę ostatnią rolę ostrzegawczą i odstraszącą mogą też pełnić odgłosy wydawane przez zwierzęta (np. u lwów) (ESTES 1991), a nawet, jak sądzę, sygnały optyczne, jak jaskrawe lub kontrastowe ubarwienie futra (na pysku u szopów).

Wśród drapieżników szczególnie rozwój osiągnęło znakowanie śladami zapachowymi — wydzielinami specjalnych gruczołów, rozmieszczonych głównie w okolicy odbytu i narządów rodnych oraz na głowie i kończynach (FOX 1971, ESTES 1991). Czynność pozostawiania znaków odbywa się dzięki oddawaniu w określonych miejscach moczu i kału oraz poprzez ocieranie się o różne objekty. U hien gruczoły analne uchodzą do specjalnych worków, które wycisowują się w czasie znakowania. Dzięki pocieraniu żdźbła trawy zwierzę pozostawia na nim wydzielinę, która ma nie tylko specyficzny zapach, lecz także i barwę. Jest to prawdziwa „wizytówka”, przekazująca szereg informacji o nadawcy (GORMAN

i TROWBRIDGE 1989). Znakowaniu zapachowemu towarzyszą często wyraźne sygnały optyczne. Na przykład niedźwiedź brunatny (*Ursus arctos*) zrywa pazurami fragmenty kory na pniu drzewa, a hieny i łasicowate gromadzą kał w dobrze widocznych kopcach, tak zwanych „latrynach” (HERAN 1985, GORMAN i TROWBRIDGE 1989). Znakowanie nie jest jednak wystarczającym kryterium, by mówić o „terytorium” zwierzęcia. Ścisłe biorąc pojęcie to (ang. territory) oznacza obszar, który jest broniony przez osobnika (lub grupę) (MC FARLAND 1981). Terytorium bywa często mniejsze od całkowitej powierzchni terenu, po którym porusza się zwierzę (ang. home range); czasem nawet jest ono ustanawiane jedynie okresowo, na przykład w okresie rozrodu (MC FARLAND 1981).

Forma terytorializmu jest u ssaków drapieżnych powiązana i ze społeczną strukturą i z aktywnością pokarmową. Jak już powiedziano wyżej, trudności ze zdobyciem pokarmu mogą zmusić niektóre drapieżniki (lis polarny, likaon) do okresowego wędrownego trybu życia. Normalnie, u gatunków samotniczych rozprzestrzenienie się zwierząt wygląda następująco. Samice zajmują terytoria o wielkości zapewniającej zaspokojenie potrzeb pokarmowych ich i potomstwa. Teren należący do samca jest znacznie większy i obejmuje na ogół obszary terytoriów kilku samic. Zwierzęta wykazują wrogość wobec obcych osobników swego gatunku i tej samej płci. Za miarę tej wrogości można uznać stopień nakładania się na siebie części obszarów sąsiadujących terytoriów (ang. overlap); jeśli wzajemna tolerancja jest minimalna, terytoria nie zachodzą na siebie (MACDONALD 1983). U gatunków żyjących w parach lub grupach zwierzęta żyją na użytkowanych zbiorowo terytoriach; wspólnie znakują i bronią swego obszaru. Tam, gdzie decydującą rolę odgrywa para osobników dająca potomstwo, na parze tej spoczywa też główny ciężar znakowania i obrony terytorium (ESTES 1991). Natomiast klasyczne zachowania terytorialne, w które jest zaangażowana większa liczba osobników można obserwować u hieny cętkowanej; sąsiadujące klany samic tego gatunku toczą ze sobą zacięte walki. Ciekawe, że w wyniku tych starć może nastąpić powiększenie terytorium jednej grupy hien kosztem drugiej (VAN LAWICK i VAN LAWICK-GOODALL 1970).

Wiedza na temat społeczeństw licznych gatunków ssaków drapieżnych (zwłaszcza małych i żyjących w niedostępnym terenie) wydaje się wciąż niewystarczająca. Niemniej, nawet na podstawie dokonanego tu szkicowego przeglądu można dokonać pewnej generalizacji. Otóż system społeczny drapieżników (zróznicowany i zmienny czasem nawet w obrębie gatunku) zdaje się być wypadkową potrzeby efektywnego zdobycia pokarmu (co jest w dużej mierze uzależnione od warunków środowiska) i potrzeby utrzymania kontaktu z innymi osobnikami własnego gatunku. Przejawem wpływu tych dwóch czynników są zachowania terytorialne. System rozmieszczenia przestrzennego zwierząt jest u drapieżników nie tylko rezultatem splotu rozmaitych czynników ekologicznych, ale może także być traktowany jako drugi wymiar struktury społecznej.

SOCIAL LIFE, TERRITORIALITY AND FEEDING STRATEGIES IN CARNIVORA

Summary

The first part of the paper is a short review of the main types of social organization (solitary life, monogamy, complex groups) encountered among *Carnivora*. In particular, the effect of various

feeding strategies as an important factor moulding the social life of *Carnivora*, and the impact of various environmental factors (e.g. openness of habitat, size of the prey) are stressed. In the second part of the paper, territorial behaviour of *Carnivora* is described as the second dimension of social life interrelated both with the social structure and the feeding strategies of these animals.

LITERATURA

- ALCOCK J., 1975. *Animal Behavior. An Evolutionary Approach*. Sinauer Ass. Inc. Publ. Sunderland, 400.
- ASTLEY MABERLY C. T., 1960. *Animals of East Africa*. Hodder and Stoughton, London, 221.
- BERTRAM B., 1975. *The social system in lions*. Sci. Amer. 177, 463-482.
- CARO T. M., COLLINS D. A., 1987. *Male cheetah social organization and territoriality*. Ethology 74, 52-64.
- DUPLAIX N., 1980. *Observations on the ecology and behavior of the giant river otter Pteronura brasiliensis in Suriname*. Rev. Ecol. 34, 496-620.
- ESTES R. D., 1991. *The Behavior Guide to African Mammals*. The University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Oxford, 601 str.
- EWER R. F., 1973. *Ethology of Mammals*. Elek Science London, 399 str.
- FOX M. W., 1971. *Behaviour of Wolves, Dogs and Related Canids*. Jonathan Cape, London, 214 str.
- FRAME L. H., MALCOLM J. R., FRAME G. W., VAN LAWICK H., 1979. *Social Organization of African Wild Dogs on the Serengeti Plains, Tanzania 1967-1978*. Z. Tierpsychol. 50, 225-249.
- GREEN R., 1991. *Wild Cat Species of the World*. Basset Publications, Plymouth, 161 str.
- GORMAN M. L., TROWBRIDGE B. J., 1989. *The Role of Odor in the Social Lives of Carnivora*. [W:] J. L. GITTLEMAN (red.), *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution*. Chapman & Hall, London, 57-88.
- HERAN I., 1985. *Medvedi a pandy*. Statni Zemedelske Nakladatelstvi, Praha, 155.
- HERSTEINSSON P., MACDONALD D. W., 1982. *Some comparison between red and arctic foxes as revealed by radio tracking*. Symp. Zool. Soc. Lond., 49, 259-289.
- IKEDA H., 1991. *Social behavior and social system of raccoon dogs*. [W:] B. BOBEK, K. PERZANOWSKI, W. REGELIN (red.), *Global Trends in Wildlife Management — 18th IUGB Congress Jagiellonian University Kraków, Poland, August 1987*. Świat Press, Kraków-Warszawa, 487-489.
- JOHNS J., 1970. *The Mating Game. Sex, Love and Courtship in the ZOO*. Pan Books, London, 171.
- KAŁETA T., 1996. *Dzikie psy i higieny*. Wiedza Powszechna, Warszawa.
- KAUFMANN J. H., 1962. *Ecology and social behavior of the coati Nasua narica on Barro Colorado Island, Panama*. Univ. Calif. Publ. Zool., 60, 95-222.
- KRUUK H., 1978. *Spatial organization and territorial behaviour of the European badger Meles meles*. J. Zool. Lond., 184, 1-19.
- MACDONALD D. W., 1983. *The ecology of carnivore social behavior*. Nature 301, 379-384.
- MC FARLAND D., (red.), 1981. *Cambridge Companion to Behaviour*. Oxford University Press, Oxford, 600 str.
- MOEHLMAN P. D., 1979. *Jackal helpers and pup survival*. Nature 277, 382-383.
- NOWAK R. M., PARADISO J. L., 1983. *Walker's Mammals of the World*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London, 1362 str.
- SANDELL M., 1989. *The Mating Tactics and Spacing Patterns of Solitary Carnivores*. [W:] J. L. GITTLEMAN (red.), *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution*. Chapman & Hall, London, 164-182.
- SCHALLER G., TENG QUITAO, JOHNSON K., WANG XIAOMING, SHEN HEMING, HU. JINCHU, 1989. *The Feeding Ecology of Giant Pandas and Asiatic Black Bears in the Tangjiahe Reserve, China*. [W:] J. L. GITTLEMAN (red.), *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution*. Chapman & Hall, London, 212-241.
- SUNQUIST M. E., SUNQUIST F.C. 1989. *Ecological Constraints on Predation by Large Felids*. [W:] J. L. GITTLEMAN (red.), *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution*. Chapman & Hall, London, 283-301.
- USPENSKIJ S. M., 1989. *Belyj medved*. Agropromizdat Moskwa, 189 str.
- VAN LAWICK H., VAN LAWICK-GOODALL, 1970. *Innocent Killers*. Collins, London. Wyd. pol. 1973. (Zabójcy bez winy) PWN, Warszawa, 255 str.
- WYMAN J., 1967. *The jacals of the Serengeti*. Animals 10, 79-83.
- ZIMEN E., 1976. *On the regulation of pack size in wolves*. Z. Tierpsychol. 40, 300-341.

1996, 45 (2-3): 561-582

PL ISSN 0023-4249

Polskie
Towarzystwo
Przyrodników
im. KOPERNIKA

KOSMOS

LESZEK RYCHLIK

Zakład Badania Ssaków PAN

Waszkiewicza 1, 17-230 Białowieża

SYSTEMY SOCJALNE RYJÓWKOWATYCH*

WSTĘP

Ryjówkowate (*Soricidae*) są rodziną małych ssaków owadożernych (*Insectivora*). Zalicza się do niej współcześnie 266 gatunków szeroko rozprzestrzenionych po całym świecie. Klasyfikuje się je w dwie podrodziny. *Crocidurinae* (163 gatunki w 8 rodzajach) zamieszkują głównie gorące i subtropikalne obszary Starego Świata. *Soricinae* (103 gatunki w 12 rodzajach) zamieszkują głównie chłodne obszary Holarktyki (CHURCHFIELD 1990). Oznacza to, że ryjówkowate musiały przystosować się do bardzo zróżnicowanych warunków klimatyczno-siedliskowych.

Chociaż ryjówkowate były częstym obiektem badań z zakresu wielu dziedzin biologii, badania nad ich zachowaniami socjalnymi były stosunkowo rzadko podejmowane. Ponadto poszczególne gatunki i rodzaje są pod tym względem zbadane w bardzo różnym stopniu. Częste i szeroko rozprzestrzenione niektóre gatunki z rodzajów *Blarina*, *Crocidura*, *Sorex* i *Suncus* są stosunkowo dobrze poznane. Natomiast obyczaje gatunków z rodzajów *Solisorex*, *Feroculus*, *Nectogale* czy *Megasorex* nie są znane, ponieważ zwierzęta te są bardzo rzadkie lub występują w trudno dostępnych rejonach (CHURCHFIELD 1990).

W artykule tym przedstawiam niektóre ogólniejsze cechy dotyczące organizacji socjalnej *Soricidae* oraz pewne moje hipotezy dotyczące tego zagadnienia, opierając się na (1) stosunkowo szczegółowej wiedzy o interakcjach socjalnych u niektórych gatunków ryjówkowatych (np. *Blarina brevicauda*, *Cryptotis parva*, *Crocidura leucodon*, *C. russula*, *Neomys fodiens*, *N. anomalus*, *Sorex araneus*, *S. minutus*, *S. vagrans*) i (2) przyjętym przeze mnie założeniu, że zróżnicowanie systemów socjalnych u ryjówkowatych powinno być zgodne z lepiej udokumentowanym zróżnicowaniem ich cech morfologicznych, fizjologicznych czy ekologicznych. Staralem się też powiązać charakter systemu socjalnego z systemem kojarzenia się, opieką nad potomstwem, unikaniem drapieżników, obyczajami pokarmowymi i użytkowaniem przestrzeni.

* Artykuł ten jest częścią (zmienioną) rozdziału pt: *Evolution of social systems in shrews* w książce pt: *The evolution of shrews* pod redakcją J. M. Wójcika i M. Wolsana. Publikowany za zgodą redaktorów książki i Zakładu Badania Ssaków PAN w Białowieży.

ŹRÓDŁA INFORMACJI

Ideą tego artykułu było, by na podstawie dostępnej mi literatury dokonać syntezy dotychczasowej wiedzy o życiu socjalnym *Soricidae*. Niestety, prac dotyczących bezpośrednio ich organizacji socjalnej jest bardzo mało. Te nieliczne badania poświęcone pojedynczym gatunkom (PLATT 1976, HAWES 1977, CANTONI i VOGEL 1989, CANTONI 1993, SHCHIPANOV i OLEINICHENKO 1993) stanowią oczywiście podstawę przedstawionych niżej koncepcji systemów socjalnych. Jednak w swojej syntezie musiałem się także oprzeć na dziesiątkach prac dających tylko fragmentaryczne informacje o życiu socjalnym ryjówkowatych oraz poświęconych różnym aspektom biologii i ekologii tych zwierząt. Dotyczyły one zwłaszcza wzorców zachowań przyjaznych i wrogich oraz sposobów porozumiewania się (np. EISENBERG 1964, BAXTER i MEESTER 1980, 1982, MICHALAK 1983, KRUSHINSKA i PUCEK 1989), poziomu agresji wewnątrz- i międzygatunkowej (np. KRUSHINSKA i RYCHLIK 1993, KRUSHINSKA i współaut. 1994), biologii rozrodu (np. CROWCROFT 1957, PUCEK 1959), systemów kojarzenia się par (np. SEARLE 1990, STOCKLEY i współaut. 1994, SEARLE i STOCKLEY 1994), zachowań seksualnych (np. MICHALAK 1983, SHCHIPANOV i OLEINICHENKO 1992a) i wychowywania potomstwa (np. MARTIN 1982, MICHALAK 1983). Istotne były też informacje o faktach dotyczących ontogenezy i cyklu życiowego (np. PUCEK 1959, VOGEL 1972, CHURCHFIELD 1990) oraz rozważania nad strategiami odżywiania się ryjówkowatych (np. AITCHISON 1987a, SAARIKKO 1989, CHURCHFIELD 1991, 1993).

Bardzo ważne okazały się wyniki badań nad strukturą przestrzenną populacji, w szczególności informacje o grupowym lub samotnym użytkowaniu terenu (np. CROIN MICHIELSEN 1966, SHCHIPANOV i OLEINICHENKO 1992a, b), sposobie użytkowania kryjówek (np. SHCHIPANOV i OLEINICHENKO 1992a, b, KRUSHINSKA i RYCHLIK 1993, KRUSHINSKA i współaut. 1994) oraz stopniu nakładania się areałów osobniczych bądź terytoriów (np. CROIN MICHIELSEN 1966, 1991, MORALEVA 1989, SHCHIPANOV i OLEINICHENKO 1992b). Areał osobniczy jest to cały obszar zajmowany przez pojedyncze zwierzę w pewnym przedziale czasu, obejmujący na przykład kryjówki, żerowiska, tokowiska oraz trasy przemieszczania się między tymi miejscami; terytorium to całość lub część areału osobniczego broniona przed innymi osobnikami (HEYMER 1977).

W rozważaniach dotyczących parametrów środowiska zewnętrznego, parametrów gatunkowych i czynników wpływających na ewolucję systemów socjalnych ryjówkowatych oparłem się na przeglądowych pracach dotyczących tak zwanych historii życiowych, energetyki i filogenezy tych ssaków (cytowane są one niżej w tekście). Wreszcie bardzo pomocne w tworzeniu tych koncepcji były przeglądowe i syntetyczne prace poświęcone organizacji socjalnej u innych małych ssaków (np. OSTFELD 1990, WOLFF 1993) oraz pewne rozważania teoretyczne dotyczące organizacji socjalnej zwierząt (np. VEHCAMP i BRADBURY 1984, CARPENTER 1987). Pełny wykaz wykorzystanych przeze mnie prac znajduje się w mojej obszerniejszej pracy na ten temat (RYCHLIK, nie opublikowany artykuł syntetyczny w druku).

Synteza danych i rozważań zawartych w tych pracach pozwoliła mi na wyróżnienie u ryjówkowatych czterech zasadniczych typów systemów socjalnych. W podrodzinie *Soricinae* są to: system I — terytoria stałe i system II — terytoria zmienne. W podrodzinie *Crocidurinae* są to: system III — terytorializm par i system IV — brak terytorializmu. Koncepcje dotyczące istnienia tych systemów socjalnych należy traktować jako hipotezy, potwierdzone w mniejszym (system II) lub większym (system I) stopniu lub nie sprawdzane dotąd w ogóle (system IV); dlatego wymagają one weryfikacji w przyszłych badaniach.

SYSTEMY SOCJALNE *SORICINAE*

PARAMETRY ŚRODOWISKA ZEWNĘTRZNEGO

Soricinae zamieszkują głównie Holarktykę (CHURCHFIELD 1990), czyli obszary o wyraźnych sezonowych zmianach pogodowych i siedliskowych, gdzie zwykle zaznacza się okres zimy z niskimi temperaturami. W ciągu jesieni dostępność zasobów pokarmowych na lądzie gwałtownie spada i pod koniec jesieni i przez całą zimę jest bardzo niska (AITCHISON 1987a, b). Na przykład w południowym Ontario biomasa potencjalnych ofiar lądowych wynosi $\frac{1}{8}$ tego, co występuje na tej samej powierzchni w lecie (RANDOLPH 1973). Stąd w danym terenie przetrwać zimę może tylko część populacji, która utrzymywała się na tym terenie w lecie (AITCHISON 1987a, b, CHURCHFIELD 1991, 1993). Lądowe zasoby pokarmowe są jednak przewidywalne w czasie i przestrzeni (przyjęte za GENOUD 1988).

PARAMETRY GATUNKOWE

Soricinae cechują się wysokim tempem metabolizmu podstawowego. Przez cały rok utrzymują wysoką (średnio około 38,5°C) i precyzyjnie regulowaną temperaturę ciała (GENOUD 1988). Zimą nie hibernują ani nie mają zdolności do zapadania w torpor (odrętwienie). Mimo że zimą zmniejsza się ich ciężar i wielkość ciała o 27%–40% (efekt Dehnela; PUCEK 1970), spada o 30%–50% tempo metabolizmu (GEBCZYŃSKI 1965, RANDOLPH 1973, GENOUD 1985) oraz spada o 50%–67% czas aktywności i żerowania (AITCHISON 1987a, b), ich zapotrzebowanie energetyczne w tym okresie wciąż jest wysokie. W skali całego życia *Soricinae* mają więc bardzo duże potrzeby pokarmowe (AITCHISON 1987a, b, GENOUD 1988, GENOUD i VOGEL 1990, McNAB 1991).

Uważam, że organizacja socjalna u tych gatunków *Soricinae*, które eksploatują rozproszone oraz przewidywalne w czasie i przestrzeni zasoby pokarmowe, różni się od organizacji socjalnej u gatunków, które przynajmniej częściowo wykorzystują zasoby rozmieszczone skupiskowo i podlegające nieprzewidywalnym zmianom co do ich rozmieszczenia i dostępności (np. bentos rzek i strumieni, czyli drobne zwierzęta zamieszkujące ich dno). Pozwoliło mi to na wyróżnienie wśród *Soricinae* dwóch systemów socjalnych: o stałych i zmiennych terytoriach.

SYSTEM I — TERYTORIA STAŁE

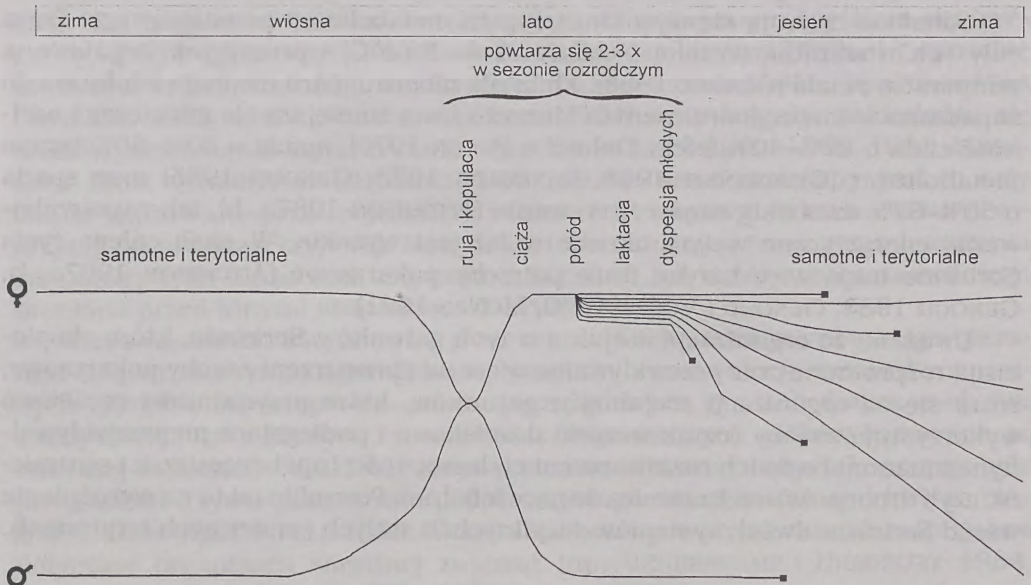
Eksploatowanie równomiernie rozproszonych zasobów faworyzuje wykształcenie silnego terytorializmu (DAVIES i HOUSTON 1984), który jest najczęściej

spotykany u *Soricinae*. Uważa się, że w ciągu jesieni i zimy dostępność zasobów pokarmowych tak bardzo spada, że tylko posiadanie odpowiednio dużego, indywidualnego terytorium z odpowiednimi miejscami na gniazdo i zapasy pokarmu zapewnia dostateczną ilość pokarmu i umożliwia osobnikom *Soricinae* przetrwanie zimy (CHURCHFIELD 1990). Natomiast w okresie rozrodu terytorialność samic niewątpliwie zapewnia zasoby konieczne do wychowania potomstwa oraz jego ochronę przed dzieciobójstwem i kanibalizmem. Dlatego przypuszczam, że w populacjach *Soricinae* przez cały rok istnieją indywidualne terytoria.

Cykl życiowy osobników i struktura przestrzenna populacji

Zagadnienia te opracowałem między innymi na podstawie wyników prac przedstawionych niżej (pełny wykaz literatury, na której oparłem się w tym opracowaniu, znajduje się w mojej obszerniejszej pracy na ten temat — RYCHLIK 1996). Na podstawie tych prac można przyjąć, że system I istnieje, na przykład, u *Blarina brevicauda* (PLATT 1976, MARTIN 1981, 1982), *Sorex araneus* (CROIN MICHIENSEN 1966, 1991, CHURCHFIELD 1984, MORALEVA 1989, SEARLE i STOCKLEY 1994), *S. coronatus* (GENOUD 1985, CANTONI 1993), *S. minutus* (CROIN MICHIENSEN 1966, CHURCHFIELD 1984) i *S. vagrans* (EISENBERG 1964, HAWES 1977).

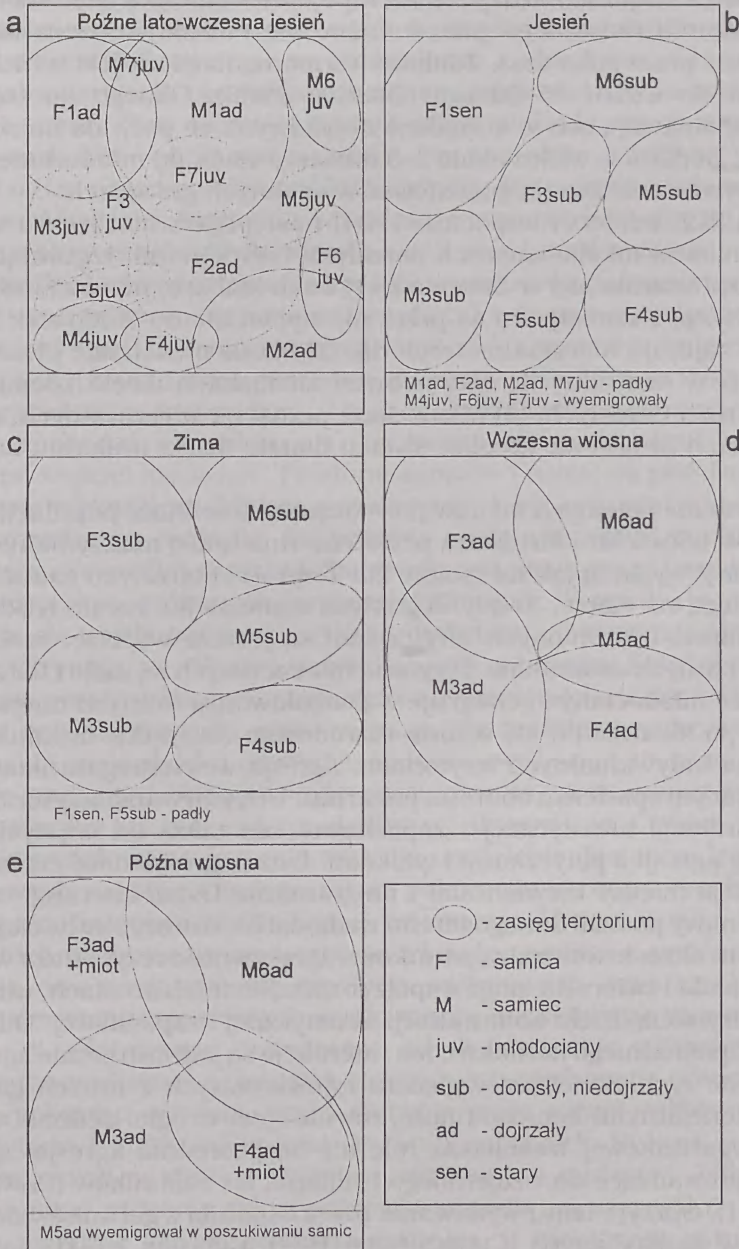
Ryjówkowate na stałych terytoriach rodzą się w dużym miocie (średnio 5,1 oseska — INNES 1994, ale zdarza się też ponad 10 młodych w miocie — CHURCHFIELD 1990) w stanie bardzo słabo rozwiniętym. Wychowywane są tylko przez samicę (ryc. 1), która agresywnie broni dostępu do nich przed samcem-ojcem i wszystkimi współplemieńcami. Dzięki wysokiemu podstawowemu tempu metabolizmu samica-matka jest w stanie sama, bez pomocy samca, ogrzać swoje



Ryc. 1. Kontakty społeczne w cyklu życiowym *Soricinae*.

Krzywe przedstawiają życie poszczególnych osobników, a czarne punkty — ich śmierć.

potomstwo (SPARTI i GENOUD 1989). Oseski rozwijają się szybko i zwykle w ciągu 3 tygodni (średnio po 23,2 dnia — INNES 1994) są już odchowane. Z chwilą uzyskania samodzielności i przejścia na odżywianie pokarmem stałym wzrasta



Ryc. 2. Model sezonowych zmian struktury przestrzennej hipotetycznej populacji *Soricinae* o systemie socjalnym I.

ich aktywność ruchowa i eksploracyjna, a także pojawia się wzajemna agresja między matką a potomstwem. Te trzy czynniki decydują o trwałym zerwaniu się więzi matka — potomstwo, opuszczeniu przez młode gniazda i rozproszeniu się ich (ryc. 1). Wiąż socjalna między matką a potomstwem trwa więc krótko.

Po opuszczeniu rodzinnego gniazda luźne więzi między rodzeństwem mogą się utrzymywać przez jakiś czas. Zdolność termoregulacji nie jest u nich w pełni wykształcona do wieku 45–50 dni (GENOUD 1988). Dlatego do tego czasu nierzadko odpoczywają one w kontakcie dotykowym, co pozwala im wzajemnie ogrzewać się. Dopiero w wieku około 2–3 miesięcy osobniki młodociane stają się bardzo agresywne i zaczynają gniazdować w osobnych gniazdach.

Znane są (KRUSHINSKA i współaut. 1994) następujące możliwości interakcji między osobnikami młodocianymi a dorosłymi rezydentami, regulujące proces dyspersji (rozpraszania się) u *Soricinae*: (1) Jako słabsze, młodociane przegrywają konkurencję z dorosłymi i są przez nie wypierane do środowisk suboptymalnych lub zajmują marginalne terytoria. (2) Młode niedojrzałe płciowo osobniki pozostają w centralnych, optymalnych siedliskach dzięki zdominowaniu i wyparciu z nich dorosłych. (3) Młodociane pozostają w centralnych, optymalnych siedliskach (w obrębie areałów swoich matek) dzięki unikaniu konfliktów z dorosłymi.

Odchowywanie kolejnych miotów powoduje, że liczebność populacji stopniowo wzrasta. W końcu lata struktura przestrzenna takiej maksymalnie zagęszczonej populacji wygląda jak na rycinie 2a. Terytoria dojrzałych samic są duże, ale nie zachodzą na siebie. Areały dojrzałych samców (bo często trudno w ich przypadku mówić o bronionych terytoriach) są jeszcze większe, zachodzą na areały samic i innych osobników. Terytoria młodocianych są małe i też zachodzą na inne. Część młodocianych emigruje w poszukiwaniu wolnych miejsc.

Jesienią, po skończeniu się sezonu rozrodczego, wszystkie osobniki starają się osiedlić na indywidualnych terytoriach. Agresja wewnątrzgatunkowa nasila się z postępującym spadkiem obfitości pokarmu. Utrzymywanie terytoriów opiera się na komunikacji akustycznej i zapachowej, ale także na częstych aktach bezpośredniej agresji z potyczkami i walkami. Duża agresywność cechuje zwłaszcza interakcje między rezydentami i imigrantami. Ustalenie rangi imigranta i ewentualny nowy podział danego terenu zachodzi bardzo szybko (w ciągu 24–48 godzin). Po tym okresie wewnątrzgatunkowa agresywność rezydentów względem imigrantów spada i zwierzęta mogą współżyć na sąsiednich areałach, utrzymując dystans między sobą dzięki komunikacji akustycznej i zapachowej. Gdy jednak dojdzie do bezpośredniego kontaktu, ich interakcje są jednoznacznie agresywne.

Zachowanie tych *Soricinae* względem ryjówkowatych z innych gatunków, będących potencjalnymi konkurentami, również jest wrogie. Jednak w konkurencji międzygatunkowej ważniejszą rolę niż bezpośrednia agresja odgrywają zachowania prowadzące do wzajemnego unikania się osobników (HAWES 1977, DICKMAN 1991). Sprzyja temu wydawanie przez osobniki z gatunków dominujących sygnałów akustycznych (CHURCHFIELD 1990, DICKMAN 1991) i zapachowe znakowanie przez nie terytoriów (PLATT 1976, DICKMAN 1991). Sądzę, że wzajemne unikanie się przynosi korzyści selekcyjne, polegające na podtrzymywaniu rozproszenia i tym samym na wykorzystaniu energii w większym stopniu na poszukiwanie pokarmu, a nie traceniu jej w konfliktach.

Jesienią (ryc. 2b) po zakończeniu rozrodu zagęszczenie populacji spada. Wymierają osobniki stare i część młodocianych. Część młodocianych (czyli osobników, które nie osiągnęły jeszcze pełnych rozmiarów) oraz osobników subadultnych (czyli osobników, które osiągnęły pełne rozmiary, lecz nie osiągnęły dojrzałości płciowej), która nie jest w stanie zdobyć terytorium, emigruje. Terytoria wszystkich zwierząt są stosunkowo małe. Przez całą jesień i zimę indywidualne terytoria nie nakładają się na siebie; dotyczy to także terytoriów samców i samic. Tym niemniej poszczególne osobniki regularnie odwiedzają terytoria sąsiadów w celu sprawdzenia, czy sąsiednie arealy są wciąż zajęte. Świadczy o tym obserwowane szybkie zajmowanie opuszczonych arealów. Położenie terytoriów jest jednak stałe w terenie, a zmienia się najwyżej ich kształt.

W zimie aktywność ryjówkowatych o systemie I bardzo spada i ogranicza się tylko do krótkich aktów żerowania i patrolowania swojego terytorium. Ogranicza to jeszcze bardziej kontakty socjalne (ryc. 1), także te antagonistyczne. Następuje dalszy spadek zagęszczenia populacji (ryc. 2c) z powodu śmierci osobników subadultnych (zwykle zimę przeżywa zaledwie 10%–20% zwierząt, które żyły w danej populacji w końcu lata). Terytoria osobników utrzymujących się przy życiu nie zachodzą na siebie, ale zwiększają się przez zajmowanie arealów wolnych po śmierci sąsiadów. Terytoria samców i samic są podobnej wielkości.

Wczesną wiosną (ryc. 2d) zagęszczenie populacji jest najniższe. Z nastaniem sezonu rozrodczego osobniki dojrzewają, a ich aktywność ruchowa wzrasta (zwłaszcza w przypadku samców). Zaczynają one penetrować tereny przyległe do ich terytoriów w poszukiwaniu partnerów płciowych. W wyniku tego ich terytoria zwiększają się wtedy bardzo i terytoria osobników przeciwnej płci w pewnym stopniu pokrywają się. U silnie terytorialnych gatunków *Soricinae* (jak *Blarina brevicauda*) arealy dojrzałych osobników tej samej płci nie zachodzą na siebie. U innych gatunków arealy samców mogą się częściowo pokrywać. Terytoria samic zwykle nie zachodzą na siebie, choć też zwiększają się wiosną (ryc. 2d).

Samce mogą mieć różne strategie poszukiwania samic, nawet w obrębie tego samego gatunku i w tym samym siedlisku jednocześnie. Cięższe samce, które dojrzewają wcześniej wiosną, nie wędrują na dalekie dystanse, lecz zwiększają wyraźnie swoje arealy osobnicze, tak że pokrywają się one z arealami sąsiadujących samic. Samce te płodzą więcej potomstwa. Lżejsze samce, które dojrzewają później, przegrywiają konkurencję o lokalne samice z samcami cięższymi. Utrzymują one swoje zimowe arealy w wyjściowych rozmiarach. Natomiast w celu znalezienia receptywnych samic muszą one odbywać wypadki na dalekie dystanse. W pełni sezonu rozrodczego, gdy konkurencja o receptywne samice nasila się (bo większość samic jest ciężarna lub wychowuje potomstwo), a dostępność pokarmu wzrasta, część samców może nawet całkowicie porzucać swoje terytoria i migrować w poszukiwaniu partnerek. Sukces reprodukcyjny tych wędrujących na dalekie dystanse samców jest mniejszy. Jednak z ewolucyjnego punktu widzenia takie wędrówki samców są szczególnie ważne, gdyż ułatwiają przepływ genów wewnątrz gatunku. U niektórych gatunków samce mogą trzymać się przez okres rozrodczy jednej samicy i tylko od czasu do czasu odwiedzać inną samicę. Zwykle jednak samce odwiedzają kilka samic.

Więź w obrębie pary samica-samiec trwa krótko (maksymalnie kilkanaście godzin; ryc. 1) i obejmuje dość długą fazę zalotów i jedną lub kilka kopulacji.

Wynika to z faktu, że estrus (okres płodny) samicy trwa bardzo krótko (2–4 godziny), a owulacja jest indukowana przez akt kopulacji. Niemniej samica w tym czasie może kopulować z kilkoma samcami i młode w obrębie jednego miotu mogą być potomstwem kilku ojców. Po zakończeniu estrus powraca u samicy silna agresja w stosunku do samców, co jest główną przyczyną uniemożliwiająca powstanie dłuższych więzi między partnerami. W okresie rozrodu także dojrzałe samce są bardzo agresywne między sobą, konkurując o samice.

Po zapłodnieniu samice pozostają na swoim terytorium i samotnie budują gniazdo, rodzą i karmią potomstwo. Tuż przed porodem i w okresie wychowu młodych ich agresywność wewnątrzgatunkowa jeszcze bardziej wzrasta. Jest to przystosowanie zabezpieczające potomstwo przed zabijaniem i zjadaniem przez osobniki własnego gatunku, przed którym *Soricinae* nie wykształciły mechanizmów hamujących. Gwarantuje to też powodzenie w wychowaniu potomstwa poprzez zabezpieczenie im zasobów pokarmowych. Tak więc późną wiosną (ryc. 2e) terytoria samic nie zachodzą na siebie, a mogą się nieco zmniejszyć w porównaniu do fazy poprzedniej (ryc. 2d). Terytoria samców zwiększają się jeszcze bardziej, gdyż poszukują one receptywnych samic na coraz dalej położonych terenach. Niektóre samce całkowicie porzucają swoje terytoria i koczują w poszukiwaniu partnerek.

W krótkim okresie dużej dostępności pokarmu samica rodzi 2–3 mioty (ryc. 1). Odchowane młode są zwykle wypędzane przez matkę z jej terytorium. Pozwala to na wychowanie następnych miotów na danym areale osobniczym, na którym starcza pokarmu tylko matce i jej nowemu potomstwu, ale nie ma go w dostatecznej ilości dla młodych z poprzedniego miotu.

Po zakończeniu rozrodu pokolenie rodziców zwykle wymiera w przeciągu kilku następnych miesięcy jesieni (ryc. 1). Średnia długość życia *Soricinae*, które dotrwały do rozrodu, wynosi 14,7 miesiąca (INNES 1994). Do końca życia wiodą one samotniczy tryb życia na swoich terytoriach.

Z wyjątkiem samców koczujących w poszukiwaniu partnerek, ryjówkowate o systemie socjalnym I od chwili ustanowienia swojego terytorium nie zmieniają jego lokalizacji i przebywają na nim zwykle przez całe życie. W obrębie swoich terytoriów gatunku tu opisywane posiadają indywidualne ukrycia, w których odpoczywają (gniazda) i mogą też mieć kryjówki, w których zjadają zdobyty pokarm lub w których gromadzą nadmiar pokarmu. Potrzeba obrony indywidualnych kryjówek i gniazd oraz zapasów pokarmu jest kolejnym czynnikiem powodującym, że gatunki te cechują się agresją wewnątrzgatunkową.

SYSTEM II — TERYTORIA ZMIENNE

Eksploatowanie zasobów pokarmowych rozmieszczonych skupiskowo w przestrzeni i podlegających nieprzewidywalnym zmianom nie faworyzuje silnego i stałego terytorializmu (DAVIES i HOUSTON 1984). Przy niekorzystnej zmianie ich dostępności (np. spadek dostępności ofiar żyjących w wodzie na skutek podniesienia się jej poziomu lub wyczerpanie się zasobów w danym skupisku) koszty energetyczne utrzymywania terytorium są zbyt duże. Z drugiej strony, wyjątkowo bogate skupiska zasobów umożliwiają jednoczesne (choć zwykle krótkotrwałe) wykorzystywanie ich przez kilku osobników danego gatunku (DAVIES i HOUSTON

1984). Stąd wnioskuję, że na przykład ziemnowodne gatunki *Soricinae*, bazujące w dużym stopniu na pokarmie zdobywanym w wodzie, powinny posiadać w sezonie nierozrodczym inną organizację socjalną niż opisana w systemie I.

Cykl życiowy osobników i struktura przestrzenna populacji

Zagadnienia te opracowałem między innymi na podstawie wyników prac przedstawionych niżej; pełny wykaz literatury, na której oparłem się w tym opracowaniu znajduje się w mojej obszerniejszej pracy na ten temat (RYCHLIK, nie opublikowany artykuł syntetyczny w druku). Na podstawie tych prac można przyjąć, że system II istnieje, na przykład, u *Neomys fodiens* (MICHALAK 1983, CANTONI 1993, KRUSHINSKA i RYCHLIK 1993, KRUSHINSKA i współaut. 1994) i *Sorex palustris* (CONAWAY 1952, SORENSON 1962). Ponieważ cykle życiowe *Soricinae* o systemach socjalnych I i II są podobne, przedstawione tu zostaną tylko główne różnice w stosunku do systemu I.

Po opuszczeniu matki (ryc. 1) osobniki młodociane gatunków o systemie socjalnym II koczują (często grupowo) w większym stopniu niż to ma miejsce u gatunków o stałych terytoriach (system I). W obrębie takich wędrujących grup osobników młodocianych zwierzęta nie przejawiają ostrej agresji między sobą, żerują w sąsiedztwie i przemieszczają się w jednym kierunku w mniej więcej skoordynowany sposób. Koczowanie to wynika z faktu, że młodociane przegrywają konkurencję o przestrzeń i ukrycia z dorosłymi i są przez nie wypychane do środowisk suboptymalnych.

Jednak z nastaniem jesieni również *Soricinae* o systemie II stają się bardzo agresywne wewnątrz- i międzygatunkowo, żyją samotnie (ryc. 1) i większość z nich ustala indywidualne terytoria. Główna różnica między systemami I i II polega na tym, że terytoria te nie są utrzymywane w danym miejscu przez całe życie (jak u samic o systemie I) lub choćby do wiosny (jak u samców o systemie I). W zamian za to, w okresie jesieni i zimy *Soricinae* o systemie socjalnym II posiadają szereg przesuwających się terytoriów, zmienianych co kilka tygodni lub miesięcy (zależnie od tempa wyczerpywania się zasobów pokarmowych w żerowiskach). W okresie przebywania na czasowym terytorium, ryjówkowate bronią ich korzystając z podobnych form porozumiewania się i interakcji antagonistycznych, jak ryjówkowate o stałych terytoriach. Interakcje między rezydentami a imigrantami i intruzami swojego i obcych gatunków też są podobne.

Zimą w miejscach szczególnie obfitego nagromadzenia się pokarmu (np. bezkręgowców wodnych) kilka osobników danego gatunku może być skupionych na bardzo małym terenie i korzystać z jednego żerowiska. Niemniej osobniki te cały czas utrzymują dystans osobniczy za pomocą sygnałów zapachowych i akustycznych oraz agresywnego zachowania się. Stąd, jeśli nawet ich areały osobnicze zachodzą w tym czasie, to nie korzystają one ze wspólnych ukryć i gniazd. Główna różnica dotycząca okresu rozrodczego polega na tym, że samce są mniej terytorialne i jeszcze bardziej koczownicze niż w systemie I.

Generalnie struktura przestrzenna populacji *Soricinae* o systemie socjalnym II podlega podobnym zmianom sezonowym jak u *Soricinae* o systemie I (ryc. 2). Główne różnice polegają na tym, że:

- (1) Terytoria skupiają się wzdłuż skupisk pokarmu, a nie są równomiernie rozproszone na danym obszarze. W przypadku gatunków ziemnowodnych

mają one zwykle podłużny kształt i są skoncentrowane (a także przesuwane) wzdłuż cieków wodnych i brzegów zbiorników wodnych.

- (2) Terytoria są mniejsze (opłaca się bronić tylko żerowisk ze skupiskami pokarmu), a zagęszczenie populacji w pobliżu skupisk pokarmu — większe.
- (3) Późnym latem (ryc. 2a) większość dorosłych samców i osobników młodocianych koczuje, nie posiadając bronionych terytoriów lecz najwyżej czasowe arealy.
- (4) Jesienią i zimą (ryc. 2b i c) istnieje system nie zachodzących na siebie terytoriów, ale zwierzęta pozostają na nich krótko.
- (5) Wiosną (ryc. 2d i e) samice zajmują stałe terytoria i będą tu obecne do końca lata, natomiast samce dalej koczują.

Podobnie jak *Soricinae* o systemie socjalnym I, ryjówkowate o systemie socjalnym II również posiadają zajmowane pojedynczo kryjówki, znajdujące się w obrębie terytorium. Gromadzą one także zapasy pokarmu.

SYSTEMY SOCJALNE *CROCIDURINAE*

PARAMETRY ŚRODOWISKA ZEWNĘTRZNEGO

Crocidurinae zamieszkują głównie obszary o ciepłym klimacie (VOGEL 1980, CHURCHFIELD 1990). Na dużej części tych obszarów zaznaczają się wyraźne sezonowe zmiany pogodowe i siedliskowe (zimy i lata w klimacie umiarkowanym ciepłym; pory deszczowa i sucha w klimacie podzwrotnikowym). Przyjmuję więc, że w okresie niekorzystnym (zima lub susza) dostępność zasobów jest zwykle wyraźnie niższa i mniej przewidywalna niż w okresie korzystnym. Na obszarach o niesezonowym klimacie dostępność pokarmu jest przez cały rok podobna i prawdopodobnie duża. Jednak w większości siedlisk zamieszkiwanych przez *Crocidurinae* zasoby pokarmowe są nieprzewidywalne w czasie i przestrzeni (przyjęte za GENOUD 1988).

PARAMETRY GATUNKOWE

Crocidurinae cechują się umiarkowanym tempem metabolizmu podstawowego. Ich temperatura ciała jest niższa i wynosi średnio około 35,5°C i bardziej zmienna niż u *Soricinae* (GENOUD 1988). Nie hibernują, ale mają zdolność do osiagania torporu (odrętwienia), co jest przystosowaniem między innymi do eksploatacji zasobów pokarmowych fluktuujących w ciągu dnia (STODDART 1979). Wynikiem tego jest mniejsze zapotrzebowanie na pokarm i wodę niż u *Soricinae* (GENOUD i VOGEL 1990, McNAB 1991).

Sądzę, że interakcje między odchowanym potomstwem a rodzicami, wzorce dyspersji młodych oraz interakcje między dorosłymi osobnikami w okresie rozrodu są odmienne u *Crocidurinae* zamieszkujących obszary o klimatach z wyraźną sezonowością i u tych z obszarów o klimacie niesezonowym. Pozwoliło mi to na wyróżnienie u *Crocidurinae* dwóch systemów socjalnych.

SYSTEM III — TERYTORIALIZM PAR

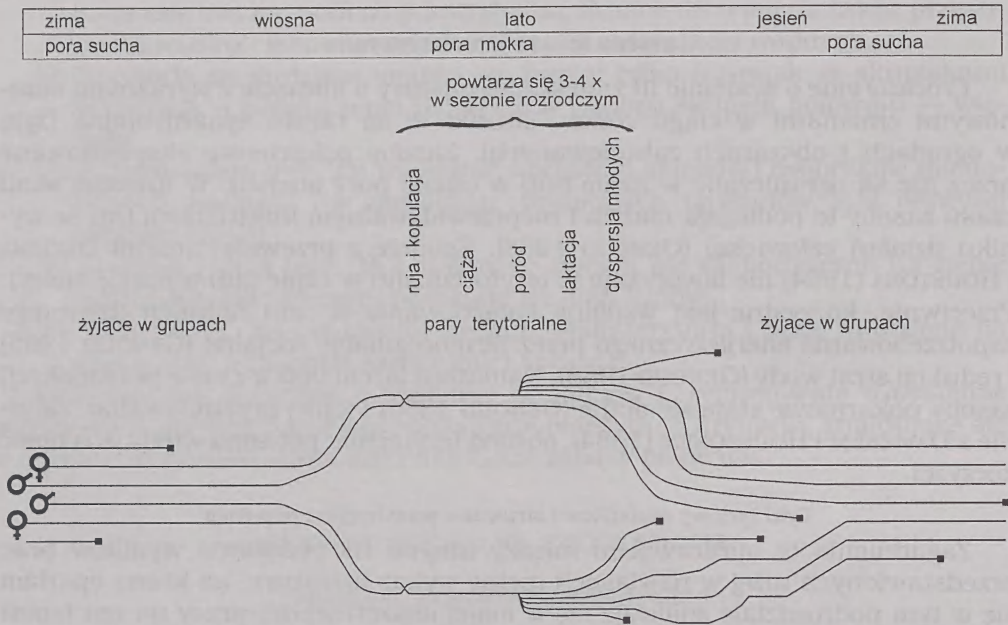
Crocidurinae o systemie III zamieszkują obszary o klimacie z wyraźnymi sezonowymi zmianami w ciągu roku. Gatunki te są często synantropijne (żyją w ogrodach i obszarach zabudowanych). Zasoby pokarmowe eksploatowane przez nie są ograniczone w zimie (lub w czasie pory suchej). W krótszej skali czasu zasoby te podlegają małym i nieprzewidywalnym fluktuacjom (np. w wyniku działań człowieka) (GENOUD 1988). Zgodnie z przewidywaniami DAVIESA i HOUSTONA (1984) nie faworyzuje to terytorializmu w zimie (lub w czasie suszy). Przeciwnie, korzystne jest wspólne gniazdowanie w celu redukcji dziennego zapotrzebowania energetycznego przez termoregulację socjalną (GENOUD 1985) i redukcji strat wody (GENOUD 1988). Natomiast latem (lub w czasie pory mokrej) zasoby pokarmowe stają się obfite (GENOUD 1988) i lepiej przewidywalne. Zgodnie z DAVIESEM i HOUSTONEM (1984), obrona terytorium powinna wtedy przynosić korzyści.

Cykl życiowy osobników i struktura przestrzenna populacji

Zagadnienia te opracowałem między innymi na podstawie wyników prac przedstawionych niżej w nawiasach (pełny wykaz literatury, na której oparłem się w tym podrozdziale znajduje się w mojej obszerniejszej pracy na ten temat — RYCHLIK 1996). Na podstawie tych prac można przyjąć, że system III istnieje na przykład u *Crocidura leucodon* (FRANK 1984, SHCHIPANOV i OLEINICHENKO 1993), *C. russula* (GENOUD 1985, CANTONI i VOGEL 1989), *C. suaveolens* (ROOD 1965, SHCHIPANOV 1986, SHCHIPANOV i współaut. 1987), *Myosorex varius* (GOULDEN i MEESTER 1978, BAXTER i MEESTER 1980, R. M. Baxter, informacja listowna) i *Suncus etruscus* (FONS 1973, 1974).

Crocidurinae rodzą się w mniejszych miotach (średnio 2,7 oseska; INNES 1994) i w stadium bardziej zaawansowanym (VOGEL 1972) niż *Soricinae*. Samica rodzi je w gnieździe ukrytym przed współplemieńcami. Dopuszcza jednak do miotu ojca młodych i zwykle razem z nim wychowuje potomstwo (ryc. 3). Oseski rozwijają się szybciej niż oseski *Soricinae* i odchowanie ich trwa średnio 20,4 dnia (INNES 1994). Agresja rodziców względem potomstwa po uzyskaniu przez młode samodzielności i przejściu na pokarm stały jest mała. Stąd, jeśli młode rozpraszają się, to jest to wynik wzrostu ich aktywności ruchowej i eksploracyjnej, a nie nietolerancyjnych reakcji rodziców.

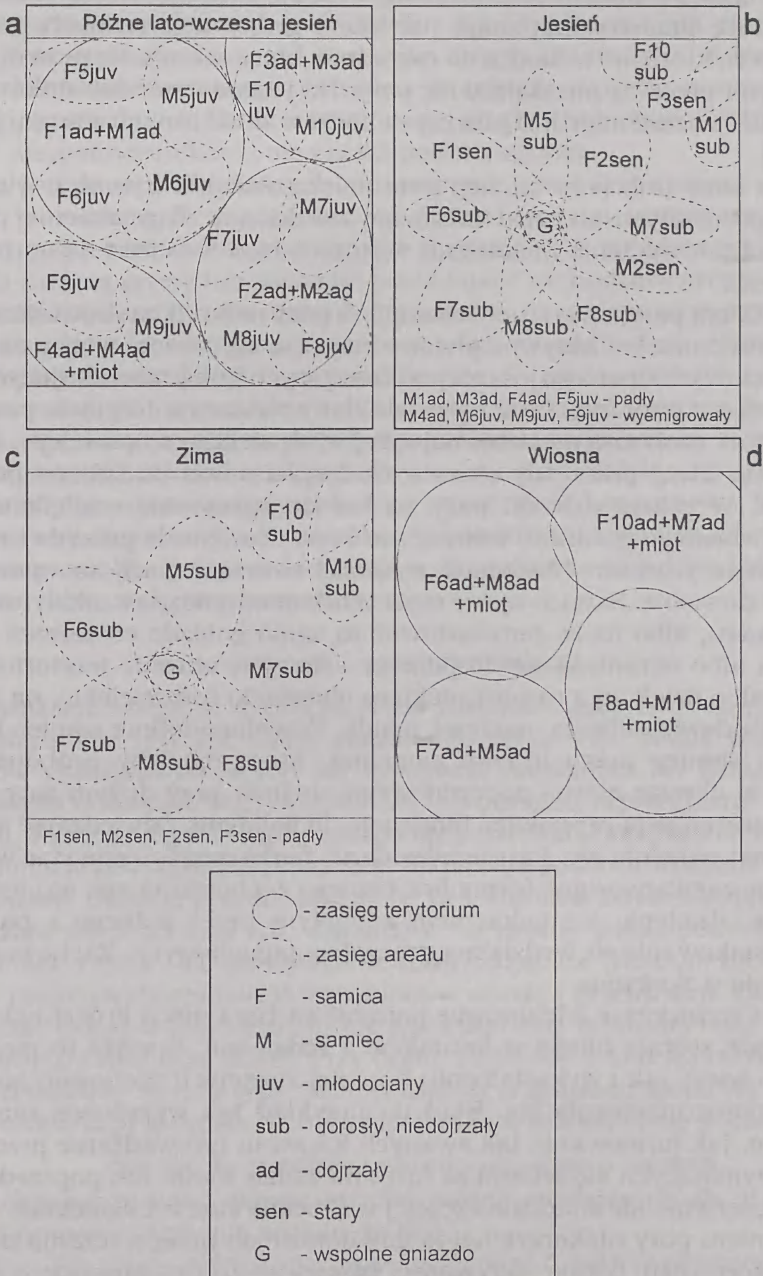
Po opuszczeniu rodziców losy osobników młodocianych mogą być trojaki. Duża ich część (do 45% samic i 30% samców), zwłaszcza wśród tych urodzonych w pierwszych miotach, dojrzewa i wchodzi do rozrodu w bieżącym sezonie rozrodczym. Osobniki te dobierają się w pary i zakładają terytoria. Druga część do nastania chłódów (lub pory suchej) prowadzi samotniczy, koczowniczy tryb życia, zwykle przebywając niedaleko od terytoriów rodziców. Trzecia część, podobnie jak poprzednia nie biorąca udziału w rozrodcie w bieżącym sezonie, to osobniki młodociane, które przemieszczają się na tereny nie zajęte przez rozmnażające się pary. Łączą się tam w grupy, wspólnie użytkują kryjówki i ich areale osobnicze nakładają się w dużym stopniu. Młode z ostatnich miotów często w ogóle nie zrywają więzi z rodzicami i użytkują dalej te same co oni areale i ukrycia.



Ryc. 3. Kontakty socjalne w cyklu życiowym *Crocidurinae* o systemie socjalnym III. Oznaczenia jak na rycinie 1.

W końcu lata (lub pod koniec pory mokrej) struktura przestrzenna maksymalnie zagęszczonej populacji wygląda jak na rycinie 4a. Zagęszczenie to jest większe a arealy osobnicze mniejsze niż u *Soricinae*. Pary dojrzałych osobników zajmują bronione terytoria. Osobniki młodociane posiadają nie bronione arealy osobnicze zwykle w obrębie terytoriów rodziców i często pokrywające się między sobą.

Na jesieni (lub w pierwszym okresie pory suchej) w miarę nasilania się chłódów (lub suszy) zasoby eksploatowane przez *Crocidurinae* o systemie socjalnym III stają się coraz bardziej nieregularne i nieprzewidywalne. Zakładanie i utrzymywanie indywidualnych terytoriów staje się wtedy nieekonomiczne energetycznie. Jednocześnie coraz większe korzyści (w formie oszczędności energetycznych związanych z termoregulacją) przynosi gniazdowanie w grupach i odpoczywanie w kontakcie dotykowym. Z drugiej strony, osobniki dojrzałe przestają rozmnażać się i bronić swoich terytoriów. Dlatego w tym okresie osobniki skupiają się w grupy lub kolonie gniazdujące razem w optymalnych ukryciach, nie utrzymując indywidualnych terytoriów (ryc. 3 i 4b). W skład grup prócz rodziców i potomstwa z ostatniego miotu mogą też wchodzić inne osobniki subadultne (np. wcześniej odchowane potomstwo) lub dorosłe osobniki żyjące w sąsiedztwie. Z jednego gniazda może korzystać nawet około 15 osobników, z których część jest blisko spokrewniona, a część nie. Aktywność członków grup jest mniej więcej zsynchronizowana: jednocześnie odpoczywają i zapadają w torpor, co ogranicza straty ciepła i wody. W grupach takich nie ma jednak hierarchii socjalnej ani jakiegokolwiek rozdziału ról socjalnych. Przeważają interakcje przyjazne nad agonistycznymi i ponad 50% interakcji jest związana z przebywa-



Ryc. 4. Model sezonowych zmian struktury przestrzennej hipotetycznej populacji *Crocidurinae* o systemie socjalnym III.

niem w kontakcie dotykowym. Nieliczne akty agresji są częstsze pomiędzy samcami niż samicami i pojawiają się zwykle tylko podczas żerowania. Dlatego części arealów, które obejmują indywidualne żerowiska, są zwykle rozłączne,

a pozostałe części w dużym stopniu pokrywają się (ryc. 4b). Należy tu dodać, że taką strukturę przestrzenną mają już latem grupy tegorocznych osobników młodocianych, które nie wchodzą do rozrodu, a które zebrały się poza obszarami okupowanymi przez rozmnażające się pary. Na jesieni część osobników młodocianych ginie, a część migruje i później wchodzi w skład innych zimujących grup (ryc. 3 i 4b).

W ciągu zimy (lub pory suchej) giną dalsze osobniki (ryc. 4c), więc areale osobnicze pozostałych zwierząt nieco się zwiększają. Zagęszczenie populacji pozostaje jednak wyraźnie większe niż w zimie wśród *Soricinae* na porównywalnym obszarze.

Z początkiem pory korzystnej (wiosny lub pory mokrej) nastaje okres rozrodczy. Osobniki dojrzałe i aktywne płciowo stają się agresywne wobec osobników tej samej płci. Wynikiem tego jest rozpad zimujących (lub przeczekujących suszę) grup. Tworzą się pary (ryc. 3). Pary dzielą dany obszar na terytoria poszczególnych par, które zachodzą na siebie najwyżej w niewielkim stopniu (ryc. 4d). Więź w parze może trwać przez cały okres rozrodczy, a nawet do śmierci po okresie rozrodczym. W czasie rozrodu pary są bardzo agresywne względem obcych osobników własnego gatunku, broniąc zarówno dostępu do gniazda i młodych, jak i całego terytorium. Natomiast osobniki tworzące parę są tolerancyjnie nastawione do siebie. Samiec-ojciec może odwiedzać gniazdo z młodymi tylko od czasu do czasu, albo może zamieszkiwać to samo gniazdo co samica i młode. Rola samca albo ogranicza się do pomocy samicy w obronie terytorium przed intruzami, albo dzieli on z samicą niektóre obowiązki rodzicielskie, na przykład pomaga w budowie gniazda, ogrzewa młode. Prawdopodobnie samiec broni też dostępu do samicy przed innymi samcami, które mogłyby próbować z nią kopolować w okresie estrus poporodowego. Jednak przy dużym zagęszczeniu populacji samce mogą przejawiać tendencję do poligynii, odwiedzając sąsiednie samice w celu parzenia się. Partnerzy w danej parze mogą przejawiać względem siebie pewne zaawansowane formy przyjaznego zachowania się: wzajemne czyszczenie się, dzielenie się pokarmem zdobytym przez jednego z partnerów, wzajemne znakowanie się wydzieliną gruczołów zapachowych. Zachowania takie nie występują u *Soricinae*.

Choć u *Crocidurinae* odchowanie potomstwa trwa nieco krócej niż u *Soricinae*, to młode zostają dłużej w kontakcie z rodzicami. Sprzyja to nawiązaniu ściślejszych więzi, jak i wykształceniu bardziej złożonych zachowań socjalnych i systemu porozumiewania się. Stąd na przykład tak wyjątkowe zachowanie rodzicielskie, jak formowanie tak zwanych karawan (prowadzenie przez matkę młodych trzymających się zębami za futro na zadzie matki lub poprzedzającego młodego) obserwuje się znacznie częściej u *Crocidurinae* niż *Soricinae*.

Z nastaniem pory niekorzystnej (a gdy dojdzie do przegęszczenia populacji, to nawet wcześniej) ustaje aktywność rozrodcza u *Crocidurinae* o systemie socjalnym III. Pary tracą swoją agresywność względem innych dorosłych osobników własnego gatunku. System terytoriów par rozpada się (ryc. 4b). Część starych osobników może rozproszyć się i prowadzić samotny tryb życia. Zwykle jednak formują się opisane wyżej grupy (ryc. 3). Po rozrodzie pokolenie rodziców wymiera stopniowo, ale zwykle żyje dłużej o kilka miesięcy niż postreprodukcyjne pokolenie *Soricinae* (średnia długość życia wynosi 20 miesięcy; INNES 1994).

Tak więc poza okresem rozrodu *Crocidurinae* o systemie socjalnym III nie przejawiają wewnątrzgatunkowej agresji, żyją grupowo i nie są terytorialne, czym różnią się zasadniczo od *Soricinae*. Grupy są otwarte i tolerancyjne dla nowych osobników własnego gatunku. Imigranty są przyjmowane do grupy i mogą korzystać z gniazda i żerowisk danej grupy. Interakcje międzygatunkowe cechuje wzajemne unikanie się i niski poziom agresji.

Brak jest danych dotyczących gromadzenia przez *Crocidurinae* pokarmu na zimę lub porę suchą, lecz sądzę, że *Crocidurinae* nie gromadzą zapasów pokarmu na zimę, gdyż indywidualne kryjówki mogłyby być splądrowane przez inne osobniki z danej grupy lub osobniki posiadające zachodzące areale. Jednocześnie *Crocidurinae* mogą również nie gromadzić nawet tymczasowych zapasów pokarmu, gdyż zdolność do zapadania w odrętwienie (torpor) rekompensuje im brak takich zapasów. Torpor prowadzi bowiem do oszczędności energetycznych, które pozwalają im na przeżycie krótkich okresów znacznego spadku dostępności pokarmu, związanych na przykład z upałem panującym za dnia. Gdyby nie zdolność zapadania w odrętwienie, *Crocidurinae* musiałyby, tak jak *Soricinae*, gromadzić tymczasowe zapasy pokarmu lub żerować bez przerwy. Patrząc na to z innej strony, zapewne brak potrzeby obrony indywidualnych ukryć i zapasów pokarmu pozwolił na wyewoluowanie u *Crocidurinae* bardziej tolerancyjnych zachowań wewnątrzgatunkowych.

SYSTEM IV — BRAK TERYTORIALIZMU

Organizacja socjalna u *Crocidurinae* zamieszkujących obszary o klimacie równikowym nie jest jak dotąd znana, nie mogę więc podać przykładowych gatunków charakteryzujących się systemem socjalnym IV. Dlatego poniższe stwierdzenia dotyczące tego systemu są tylko moimi hipotetycznymi przewidywaniami, wymagającymi empirycznego sprawdzenia w przyszłych badaniach.

W klimacie równikowym przez cały rok panują podobne warunki klimatyczne i siedliskowe. Dlatego przypuszczam, że *Crocidurinae* zamieszkujące te regiony rozmnażają się przez cały rok. Zakładam, że zasoby pokarmowe są przez cały rok podobne i duże, ale jednocześnie (przyjmując za GENOUD 1988) podlegają małym, nieprzewidywalnym fluktuacjom w czasie i przestrzeni. Oznacza to, że ich rozdział poprzez terytorializm nie jest opłacalny w żadnej fazie cyklu życiowego (DAVIES i HOUSTON 1984). Przy czym, sądzę, że u *Crocidurinae* tam występujących możliwe są dwa typy nieterytorialnej organizacji socjalnej: życie w grupach z kooperacją w czasie rozrodu (system IVa) lub samotne koczowanie (IVb).

Cykl życiowy osobników i struktura przestrzenna populacji

Przedstawię tu tylko główne różnice, jakich spodziewam się w porównaniu do *Crocidurinae* o systemie socjalnym III.

System IVa (życie w grupach) może występować, jeśli zagęszczenie populacji jest duże. Młode rodzą się w gnieździe, do którego dostęp ma nie tylko ojciec potomstwa, ale i inni członkowie grupy. We wspólnym gnieździe grupy znajdować się może naraz potomstwo kilku samic, będące w różnym wieku. Może ono być ogrzewane, wylizywane, bronione i otaczane innymi formami opieki przez kilka osobników obu płci. Część dorosłych członków grupy może być blisko spokrewniona (rodzeństwo, rodzice i ich starsze mioty). Istnienie złożonej hierarchii

socjalnej jest w takich grupach mało prawdopodobne. Po odchowaniu młode mogą albo pozostać w danej grupie, albo wyemigrować. Są one wtedy bez większego antagonizmu przyjmowane do innych grup. Z chwilą osiągnięcia dojrzałości przystępują do rozrodu. Samica może kopolować z kilkoma samcami. Jeśli samiec zostaje w danej grupie, to więc samca z samicą może być przedłużona. Bierze on wtedy udział w wychowaniu swojego potomstwa, ale więc z samicą i z młodymi jest luźna, gdyż samiec w jednakowym stopniu opiekuje się wszystkimi młodymi obecnymi w gnieździe danej grupy.

Struktura przestrzenna populacji *Crocidurinae* o systemie IVa przypominać powinna model przedstawiony na ryc. 4b. Różnice polegałyby na tym, że: (1) skład grup jest bardziej płynny — przez cały rok więcej osobników migruje, (2) arealy osobników należących do różnych grup zachodzą w większym stopniu i (3) grupa może czasowo rozdzielać się na mniejsze podgrupy przebywające w kilku gniazdach.

System IVb (samotne koczowanie) może występować, jeśli zagęszczenie populacji jest małe. Według P. Vogla (informacja ustna i listowna) w lasach równikowych zachodniej Afryki zagęszczenia ryjówkowatych są właśnie bardzo małe. Młode rodzą się wtedy w gnieździe bronionym przez matkę przed współplemieńcami i są wychowywane tylko przez nią. Liczba młodych w miocie jest mała, a tempo ich rozwoju — duże. Dlatego matka stosunkowo szybko opuszcza gniazdo lęgowe i wznawia koczowniczy tryb życia, prowadząc ze sobą potomstwo (początkowo przez formowanie tzw. karawan). Młode mogą pozostawać z samicą stosunkowo długo, ale przed osiągnięciem dojrzałości opuszczają ją i koczują samotnie. W kontaktach wewnątrzgatunkowych zwierzęta te zachowują się tolerancyjnie, ale przeważnie unikają się. Okazjonalnie kilka osobników może odpoczywać w jednej kryjówce. System kojarzenia się jest promiskuitywny, a samiec-ojciec nie bierze udziału w wychowywaniu potomstwa.

Struktura przestrzenna populacji o systemie IVb przypominać powinna model przedstawiony na ryc. 2a, z tym, że: (1) wszystkie osobniki mają tylko małe, czasowe i zachodzące na siebie arealy osobnicze, a nie terytoria, (2) lokalizacja arealów jest zmienna, (3) zagęszczenie populacji jest mniejsze.

Tak więc, *Crocidurinae* o systemach socjalnych IVa i IVb prawdopodobnie cechują się niską agresją wewnątrzgatunkową i przez cały rok nie są terytorialne. Zwierzęta aktywne płciowo nie tworzą trwałych par. Rozród ich trwa przez cały rok. Przypuszczam też, że przy zmianach dostępności zasobów i zagęszczenia populacji możliwe jest przejście od systemu IVa do IVb i odwrotnie.

PODSUMOWANIE

Rozważania dotyczące systemów socjalnych *Soricidae* uporządkowałem w tabeli 1, korzystając z wyróżnionego przez CROOKA i współautorów (1976) podziału systemu socjalnego na 3 podsystemy. Przyjmując klasyfikację EISENBERGA (1966), systemy socjalne *Soricinae* (I i II) są systemami rozproszonymi (asocjalnymi) zamkniętymi, a systemy socjalne *Crocidurinae* (III i IV) są prawdopodobnie systemami luźnymi z agregacjami o prostej organizacji socjalnej.

Tabela 1

Charakterystyka systemów socjalnych ryjówkowatych (*Soricidae*) uwzględniająca 3 podsystemy funkcjonalne

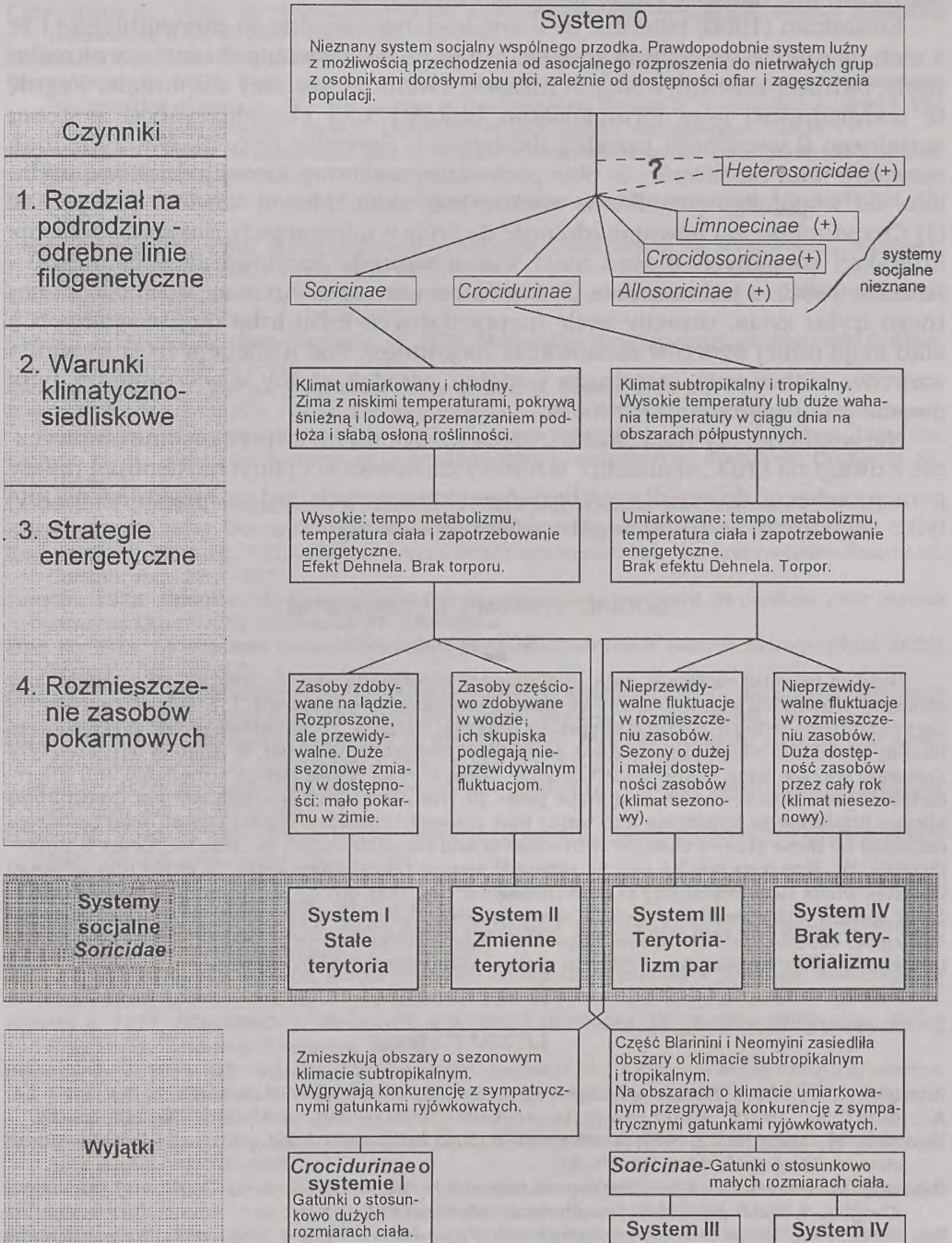
System socjalny	Wychowywanie potomstwa	Kojaznienie par	Ugrupowania i struktura przestrzenna	
			poza sezonem rozrodczym	w sezonie rozrodczym
<i>Soricinae</i>				
I. Stałe terytoria	Samiec nieobecny przy wychowywaniu młodych. Więż matka — potomstwo krótko.	Promiskuityzm lub poligamia. Bardzo krótko więż samiec — samica	Osobniki dorosłe i młodociane żyją samotnie. Posiadają indywidualne areale (gniazda i kryjówki z zapasami pokarmu) i nie zachodzące terytoria. Terytoria mają stałą lokalizację.	Samice i jednostki matka + miot — tak jak poza sezonem rozrodczym. Terytoria samców są większe i nachodzą częściowo na inne terytoria lub samce całkiem porzucają terytoria.
II. Zmienne terytoria	Jak w I.	Jak w I.	Jak w I, ale koczowniczy tryb życia z terytoriami o zmiennej lokalizacji.	Jak w I, ale samce zwykle porzucają swoje terytoria i wędrują w poszukiwaniu receptywnych samic.
<i>Crocidurinae</i>				
III. Terytorializm par	Samiec bierze udział w wychowywaniu młodych. Więż rodzice — potomstwo trwa długo, może utrzymywać się po odchowaniu.	Monogamia. Więż samiec — samica trwa długo.	Grupowy tryb życia i brak terytorializmu. Kilka grup rodzinnych może żyć razem, ale związki między osobnikami są luźne (kolonia). Zajmują wspólne gniazdo, a ich areale nachodzą na siebie.	Populacja rozbita na jednostki rodzice + miot. Pary są terytorialne, posiadają osobne areale, ukrycia i gniazda.
IV. Brak terytorializmu	Samiec nieobecny (IVb) lub obecny przy wychowywaniu młodych, ale w luźnym związku (IVa). Więż matka — potomstwo trwa długo.	Promiskuityzm. Więż samiec — samica trwa krótko (IVb) lub średnio, ale jest wtedy luźna (IVa).	Rozród trwa przez cały rok Jak w III poza sezonem rozrodczym (IVa) lub koczowniczy tryb życia bez terytoriów, z wyjątkiem karmiących matek, które mogą krótko bronić terenu wokół gniazda z młodymi (IVb).	

Należy też dodać, że istnieją dowody (patrz RYCHLIK 1996), iż zachowania socjalne i organizacja socjalna kilku gatunków ryjówkowatych odbiega od przedstawionych wyżej systemów socjalnych właściwych podrodzynie, do której te gatunki należą (ryc. 5). Wśród *Soricinae* są to na przykład *Neomys anomalus*, który prawdopodobnie ma system socjalny III i *Cryptotis parva*, który może mieć system IVa. Wśród *Crocidurinae* na przykład *Crocidura flavescens*, *C. olivieri* i *Suncus murinus* mają systemy bardzo podobne do systemu socjalnego I *Soricinae*. Odmienność systemów socjalnych tych gatunków tłumaczą (1) różnicami w rozmiarach ciała między tymi gatunkami a ich głównymi konkurentami oraz (2) dla *N. anomalus* i *C. parva* dodatkowo faktem, że zamieszkują one obszary o stosunkowo ciepłym klimacie (RYCHLIK 1996).

EWOLUCJA SYSTEMÓW SOCJALNYCH RYJÓWKOWATYCH

Sądzę, że w kształtowaniu się systemów socjalnych wśród współczesnych *Soricidae* podstawowe znaczenie miał fakt, że ewolucja ryjówkowatych przebiegała w dwóch wcześniej rozdzielonych liniach ewolucyjnych (czynnik 1), to jest w podrodzinach *Soricinae* i *Crocidurinae* (ryc. 5). Ewolowały one w różnych obszarach geograficznych (Holarktyka i Afryka) i były wystawione na różne warunki klimatyczno-siedliskowe (czynnik 2): klimat umiarkowany lub chłodny z chłodną zimą i klimat subtropikalny lub tropikalny z gorącym latem. Doprowadziło to do wykształcenia odmiennych w obu podrodzinach strategii energetycznych (czynnik 3) i wynikających z tego odmiennych strategii życiowych (VOGEL 1980, GENOUD 1988, GENOUD i VOGEL 1990, MCNAB 1991). Wreszcie, zgodnie z mechanizmami stwierdzonymi dla innych ssaków (EISENBERG 1966, VEHCENCAMP i BRADBURY 1984) na ostateczne kształtowanie się systemów socjalnych ryjówkowatych wpływ musiało mieć rozmieszczenie eksploatowanych przez nie zasobów (czynnik 4). Według DAVIESA i HOUSTONA (1984) czynnik ten ma 3 składowe: (a) rozmieszczenie zasobów w przestrzeni i ich jakość, (b) rozmieszczenie ich w czasie, (c) poziom wewnątrz- i międzygatunkowej konkurencji o zasoby. Rolę tego czynnika w ewolucji systemów socjalnych ssaków przejrzyste określił już EISENBERG (1966) pisząc, że system socjalny danego gatunku ssaków odzwierciedla rzeczywiste rozmieszczenie eksploatowanych przez ten gatunek zasobów. Zgodnie z jego przewidywaniami, wszystkie cztery zaproponowane przeze mnie wyżej systemy socjalne *Soricidae* odzwierciedlają charakter rozmieszczenia zasobów (głównie pokarmu) eksploatowanych przez dany gatunek.

Wielu badaczy (np. EISENBERG i GOULD 1970, SHCHIPANOV i OLEINICHENKO 1993, MACDONALD 1995) uważa, że badając owadożerne można poznać pierwotny stan zachowania socjalnego i ekologiczno-przestrzennej struktury populacji ssaków, a także wspólne dla wszystkich ssaków mechanizmy regulujące interakcje pomiędzy tymi czynnikami. Przedstawione w niniejszej pracy fakty wskazują zarówno, że systemy socjalne *Soricidae* są proste, jak i że organizacja socjalna tych zwierząt podlega pewnym uniwersalnym, wspólnym dla wielu grup ssaków mechanizmom. Istnieje jednak wyraźna różnica między podrodzinami

Ryc. 5. Czynniki wpływające na ewolucję systemów społecznych ryjówkowatych (*Soricidae*).

w stopniu złożoności organizacji socjalnej. Nasuwa to pytanie, czy któraś z tych podrodzin jest bardziej zaawansowana ewolucyjnie.

EISENBERG (1966) twierdzi, że luźne systemy socjalne są pierwotniejsze i że z nich, w drodze specjalizowania się lub przystosowywania do życia w określonych, bardziej przewidywalnych niszach, ewoluują systemy zamknięte. Regułę tę uwzględniłem przy formułowaniu hipotetycznej charakterystyki systemu socjalnego O wspólnego przodka dzisiejszych *Soricidae* (ryc. 5). Należy jednak rozważyć taką możliwość, że obie podrodziny są mniej więcej jednakowo oddalone od wspólnego przodka w ewolucyjnej skali. Można bowiem przyjąć, że (1) *Crociturinae*, zachowując zdolność do życia w agregacjach, doskonały formy interakcji socjalnych (i stąd mają więcej wzorców zachowania socjalnego — RYCHLIK 1996), a jednocześnie (2) *Soricinae*, przystosowując się do ściśle samotnego trybu życia, utraciły wiele nieprzydatnych form interakcji socjalnych (i stąd mają mniej wzorców zachowania socjalnego). Pod względem zróżnicowania wzorców zachowania socjalnego wspólny przodek stałby więc pomiędzy tymi dwoma potomnymi podrodzinami.

Nie wiadomo, czy rozważania te będą kiedykolwiek zweryfikowane empirycznie z uwagi na brak „skamielin” wzorców zachowań socjalnych. Niemniej należy gorąco zachęcać do wnikliwych badań porównawczych nad zachowaniem się (nie tylko socjalnym) wszystkich gatunków ryjówkowatych.

SOCIAL SYSTEMS IN *SORICIDAE*

Summary

Bearing in mind empirical data, evolutionary constraints and theoretical implications, four concepts of different social systems in shrews (*Soricidae*) are proposed. I. Stable territoriality of *Soricinae* shrews living in cold and temperate, seasonal climates. These shrews exploit food resources (mainly terrestrial) which are dispersed, predictable and scarce in winter. II. Shifting territoriality of *Soricinae* shrews living in the same climates. These shrews utilize largely cumulated and unpredictable food resources (such as aquatic prey). III. Territoriality of breeding pairs of *Crociturinae* shrews inhabiting in temperate and warm (but seasonal) climates. Availability of food resources exploited by these shrews changes with seasons and the distribution of these resources is unpredictable. IV. Non-territoriality can be expected among *Crociturinae* living in warm non-seasonal climates where food availability is high throughout the year but its distribution is unpredictable. Some species with exceptional social systems are also presented. Phylogenetic separation, energetic strategies, climatic conditions, and dispersion of food resources are proposed as the main factors influencing differentiation and evolution of the social organization in shrews.

LITERATURA

- AITCHISON C. W., 1987a. *Review of winter trophic relations of soricine shrews*. Mammal Rev. 17, 1–24.
 AITCHISON C. W., 1987b. *Winter energy requirements of soricine shrews*. Mammal Rev. 17, 25–38.
 BAXTER R. M., MEESTER J., 1980. *Notes on the captive behaviour of five species of southern African shrews*. Säugetierk. Mitt. 28, 55–62.
 BAXTER R. M., MEESTER J., 1982. *The captive behaviour of the red musk shrew *Crocidura f. flavescens* (Geoffroy, 1. 1827) (Soricidae: Crocidurinae)*. Mammalia 46, 11–27.
 CANTONI D., 1993. *Social and spatial organization of free-ranging shrews, *Sorex coronatus* and *Neomys fodiens* (Insectivora, Mammalia)*. Anim. Behav. 45, 975–995.
 CANTONI D., VOGEL P., 1989. *Social organization and mating system of free-ranging, greater white-toothed shrews, *Crocidura russula**. Anim. Behav. 38, 205–214.

- CARPENTER F. L., 1987. *Food abundance and territoriality: to defend or not to defend?* Amer. Zool. 27, 387–400.
- CHURCHFIELD S., 1984. *An investigation of the population ecology of syntopic shrews inhabiting water-cress beds.* J. Zool., Lond. 204, 229–240.
- CHURCHFIELD S., 1990. *The natural history of shrews.* Christopher Helm, London, 192 str.
- CHURCHFIELD S., 1991. *Niche dynamics, food resources, and feeding strategies in multispecies communities of shrews.* [W:] *The biology of the Soricidae.* FINDLEY J. S., YATES T. L., (red.). The Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico, Albuquerque, 23–34.
- CHURCHFIELD S., 1993. *Foraging strategies of shrews: interactions between small predators and their prey.* Symp. zool. Soc. Lond. 65, 235–252.
- CONAWAY C. H., 1952. *Life history of the water shrew (Sorex palustris navigator).* Am. Midl. Nat. 48, 219–248.
- CROIN MICHIENSEN N., 1966. *Intraspecific and interspecific competition in the shrews Sorex araneus L. and S. minutus L.* Archs néerl. Zool. 17, 73–174.
- CROIN MICHIENSEN N., 1991. *A field experiment on minimum territory size in the common shrew Sorex araneus.* Neth. J. Zool. 41, 85–98.
- CROOK J. H., ELLIS J. E., GOSS-CUSTARD J. D., 1976. *Mammalian social systems: structure and function.* Anim. Behav. 24, 261–274.
- CROWCROFT P., 1957. *The life of the shrew.* Max Reinhardt, London, 166 str.
- DAVIES N. B., HOUSTON A. I., 1984. *Territory economics.* [W:] *Behavioural ecology: an evolutionary approach.* KREBS J. R., DAVIES N. B., (red.). Blackwell Scientific Publications, Oxford, 148–169.
- DICKMAN C. R., 1991. *Mechanisms of competition among insectivorous mammals.* Oecologia 85, 464–471.
- EISENBERG J. F., 1964. *Studies on the behavior of Sorex vagrans.* Am. Midl. Nat. 72, 417–425.
- EISENBERG J. F., 1966. *The social organizations of mammals.* Handb. Zool. 10, 1–92.
- EISENBERG J. F., GOULD E., 1970. *The tenrecs: a study in mammalian behavior and evolution.* Smithsonian Contrib. zool. 27, 1–137.
- FONS R., 1973. *Modalités de la reproduction et développement postnatal en captivité chez Suncus etruscus (Savi, 1822).* Mammalia 37, 288–324.
- FONS R., 1974. *La répertoire comportemental de la pachyurc étrusque, Suncus etruscus (Savi, 1822).* Terre Vie 28, 131–157.
- FRANK F., 1984. *Zur Arealverschiebung zwischen Crocidura russula und C. leucodon in NW-Deutschland und zum wechselseitigen Verhältnis beider Arten.* Z. Säugetierk. 49, 65–70.
- GENOUD M., 1985. *Ecological energetics of two European shrews: Crocidura russula and Sorex coronatus (Soricidae: Mammalia).* J. Zool., Lond. 207, 63–85.
- GENOUD M., 1988. *Energetic strategies of shrews: ecological constraints and evolutionary implications.* Mammal Rev. 18, 173–193.
- GENOUD M., VOGEL P., 1990. *Energy requirements during reproduction and reproductive effort in shrews (Soricidae).* J. Zool., Lond. 220, 41–60.
- GEBCZYŃSKI M., 1965. *Seasonal and age changes in the metabolism and activity of Sorex araneus Linnaeus, 1758.* Acta theriol. 10, 303–331.
- GOULDEN E. A., MEESTER J., 1978. *Notes on the behaviour of Crocidura and Myosorex (Mammalia: Soricidae) in captivity.* Mammalia 42, 197–207.
- HAWES M. L., 1977. *Home range, territoriality, and ecological separation in sympatric shrews Sorex vagrans and Sorex obscurus.* J. Mammal. 58, 354–367.
- HEYMER A. 1977. *Ethologisches Wörterbuch. Ethological dictionary. Vocabulaire ethologique.* Verlag Paul Parey, Berlin and Hamburg, 238 str.
- INNES D. G. L., 1994. *Life histories of the Soricidae: a review.* [W:] *Advances in the biology of shrews.* MERRITT J. F., KIRKLAND G. L. Jr., ROSE R. K., (red.). Carnegie Museum of Natural History, Special Publication No. 18, Pittsburgh, 111–136.
- KRUSHINSKA N. L., PUCEK Z., 1989. *Ethological study of sympatric species of European water shrews.* Acta theriol. 34, 269–285.
- KRUSHINSKA N. L., RYCHLIK L., 1993. *Intra- and interspecific antagonistic behaviour in two sympatric species of water shrews: Neomys fodiens and N. anomalus.* J. Ethol. 11, 11–21.
- KRUSHINSKA N. L., RYCHLIK L., PUCEK Z., 1994. *Agonistic interactions between resident and immigrant sympatric water shrews: Neomys fodiens and N. anomalus.* Acta theriol. 39, 227–247.
- MACDONALD D., 1995. *European mammals. Evolution and behaviour.* Harper Collins Publishers, London, 352 str.

- MARTIN I. G., 1981. *Tolerance of conspecifics by short-tailed shrews Blarina brevicauda in simulated natural conditions*. Am. Midl. Nat. 106, 206–208.
- MARTIN I. G., 1982. *Maternal behavior of a short-tailed shrew (Blarina brevicauda)*. Acta theriol. 27, 153–156.
- MENNEN B. K., 1991. *The energy expenditure of shrews*. [W:] *The biology of the Soricidae*. FINDLEY J. S., YATES T. L., (red.). The Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico, Albuquerque, 35–45.
- MICHALAK I., 1983. *Reproduction, maternal and social behaviour of the European water shrew under laboratory conditions*. Acta theriol. 28, 3–24.
- MORALEVA N. V., 1989. *Intraspecific interactions in the common shrew Sorex araneus in Central Siberia*. Annls zool. fenn. 26, 425–432.
- OSTFELD R. S., 1990. *The ecology of territoriality in small mammals*. Trends Ecol. Evol. 5, 411–415.
- PLATT W. J., 1976. *The social organisation and territoriality of short-tailed shrew (Blarina brevicauda) population in old-field habitats*. Anim. Behav. 24, 305–318.
- PUCEK Z., 1959. *Sexual maturation and variability of the reproductive system in young shrew (Sorex L.) in the first calendar year of life*. Acta theriol. 3, 269–296.
- PUCEK Z., 1970. *Seasonal and age change in shrews as an adaptive process*. Symp. zool. Soc. Lond. 26, 189–207.
- RANDOLPH J. C., 1973. *Ecological energetics of a homeothermic predator, the short-tailed shrew*. Ecology 54, 1166–1187.
- ROOD J. P., 1965. *Observations on population structure, reproduction and molt of the scilly shrew*. J. Mammal. 46, 426–433.
- SAARIKKO J., 1989. *Foraging behaviour of shrews*. Annls zool. fenn. 26, 411–423.
- SEARLE J. B., 1990. *Evidence for multiple paternity in the common shrew (Sorex araneus)*. J. Mammal. 71, 139–144.
- SEARLE J. B., STOCKLEY P., 1994. *The breeding system of the common shrew (Sorex araneus), from a genetical perspective*. Folia zool. 43, 97–105.
- SHCHIPANOV N. A., 1986. *On ecology of the scilly shrew (Crocicidura suaveolens)*. Zool. Zh. 65, 1051–1060.
- SHCHIPANOV N. A., OLEINICHENKO V. Yu., 1992a. *On ecology of the white-toothed shrew (Crocicidura leucodon). 1. Behaviour, territory use and reproduction of the white-toothed shrew in experiment. A hypothetic scheme of the population density regulation*. Zool. Zh. 71, 69–84.
- SHCHIPANOV N. A., OLEINICHENKO V. Yu., 1992b. *On ecology of the white-toothed shrew (Crocicidura leucodon). 2. A field study of spatially-ethological structure of the white-toothed shrew population. Two types settlements. Population numbers regulation in dependence on proportion of the settlements with different spatial structures*. Zool. Zh. 71, 110–122.
- SHCHIPANOV N. A., OLEINICHENKO V. Yu., 1993. *Belobryukhaya belozubka. Povedenie, prostranstvenno-étologicheskaya i funktsional'naya struktura populyatsii*. Nauka, Moskva, 1–136.
- SHCHIPANOV N. A., SHILOV A. I., BODYAK N. D., 1987. *Behaviour of Crocicidura suaveolens observed in confinement*. Zool. Zh. 66, 1540–1552.
- SORENSEN M. W., 1962. *Some aspects of water shrew behaviour*. Am. Midl. Nat. 68, 445–462.
- SPARTI A., GENOUD M., 1989. *Basal rate of metabolism and temperature regulation in Sorex coronatus and S. minutus (Soricidae: Mammalia)*. Comp. Biochem. Physiol. A 92, 359–364.
- STOCKLEY P., SEARLE J. B., MACDONALD D. W., JONES C. S., 1994. *Alternative reproductive tactics in male common shrews — relationships between mate-searching behaviour, sperm production, and reproductive success as revealed by DNA fingerprinting*. Behav. Ecol. Sociobiol. 34, 71–78.
- STODDART D. M., (red.) 1979. *Ecology of small mammals*. Chapman and Hall Ltd., London, 386 str.
- VEHRENCAMP S. L., BRADBURY J. W., 1984. *Mating system and ecology*. [W:] *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. KREBS J. R., DAVIES N. B., (red.). Blackwell Scientific Publication, Oxford, 251–278.
- VOGEL P., 1972. *Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie der Gattungen Sorex, Neomys and Crocicidura (Soricidae)*. Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel 82, 165–192.
- VOGEL P., 1980. *Metabolic level and biological strategies in shrews*. [W:] *Comparative physiology: primitive mammals*. SCHMIDT-NIELSEN K., BOLIS L., TAYLOR C. R., (red.). Cambridge University Press, Cambridge, 170–180.
- WOLFF J. O., 1993. *Why are female small mammals territorial?* Oikos 68, 364–370.

TADEUSZ JEZERSKI

*Instytut Genetyki i Hodowli Zwierząt PAN**Zakład Zachowania się Zwierząt**Jastrzębiec, 05-551 Mroków*

AKTUALNE ZAGADNIENIA ETOLOGII STOSOWANEJ

W ostatnich 30 latach nastąpił szybki rozwój etologii stosowanej, czyli nauki o praktycznych aspektach zachowania się zwierząt gospodarskich, laboratoryjnych, a także zwierząt nieudomowionych.

Począwszy od udomowienia zwierząt, ludzie zajmujący się ich hodowlą nabywali praktyczne umiejętności postępowania ze zwierzętami i wiedzę o ich zachowaniu się poprzez codzienny z nimi kontakt. Rozwój nowych, intensywnych form i technologii chowu i związana z tym zwiększona koncentracja zwierząt oraz dążenie do skrócenia czasu pracy poprzez mechanizację i automatyzację ich obsługi powodują, że obecnie hodowcy znacznie mniej czasu poświęcają na bezpośrednią obserwację zachowania się poszczególnych zwierząt, różnice między nimi, ich obyczaje. Powoduje to, że wiedza hodowców na temat zachowania się zwierząt jest często niewystarczająca. Ponadto, w nowoczesnych formach chowu pojawiają się nieznanne dotąd problemy etologiczne, takie jak niedostosowanie zwierząt pod względem zachowania się do założeń technologii utrzymania, występowanie anomalii behawioralnych obniżających produktywność zwierząt lub zakłócających organizację pracy. Wymienione czynniki spowodowały, że powstało zapotrzebowanie na podejmowanie badań naukowych nad zachowaniem się zwierząt gospodarskich, a także na usystematyzowanie wiedzy na ten temat i przekazywanie jej poprzez podręczniki i publikacje.

Znajomość zachowania się zwierząt jest wykorzystywana praktycznie w różny sposób między innymi:

- w ocenie stanu zdrowia zwierząt i diagnostyce weterynaryjnej;
- jako wskaźnik oceny środowiska fizycznego i socjalnego zwierząt;
- w optymalizacji sposobów postępowania ze zwierzętami podczas ich obsługi, użytkowania, transportu;
- w projektowaniu optymalnych rozwiązań technologicznych, funkcjonalnych budynków inwentarskich i urządzeń zootechnicznych;
- w rozrodzie i odchowie młodych zwierząt;
- w obiektywnym rozwiązywaniu problemów etycznych pojawiających się przy intensywnej produkcji zwierzęcej (FRASER i BROOM 1990).

Zakres zainteresowań etologii stosowanej jest szeroki i obejmuje w zasadzie wszystkie przejawy zachowania się zwierząt. Można wyróżnić jednak kilka

zagadnień, wokół których skupia się obecnie szczególne zainteresowanie czołowych ośrodków badawczych.

WYKORZYSTANIE ZACHOWANIA SIĘ ZWIERZĄT W OCENIE SYSTEMÓW CHOWU POD WZGLĘDEM TAK ZWANEGO DOBROSTANU ZWIERZĄT

W ostatnich latach opinia publiczna zaczęła interesować się warunkami, w jakich są utrzymywane zwierzęta użytkowane przez człowieka pod kątem tak zwanego dobrostanu zwierząt (animal welfare). Dobrostan zwierząt jest różnie definiowany i interpretowany. VAN ROOIJEN (1983) definiuje dobrostan jako sytuację, gdy czynniki i bodźce odbierane przez zwierzę mieszczą się w zakresie wielkości akceptowanych przez organizm. BROOM (1986) uważa, że dobrostan zwierzęcia ma miejsce wtedy, gdy osobnik jest w stanie uporać się (to cope) z czynnikami środowiska. Jako „uporanie się” jest tutaj rozumiana reakcja behawioralna na czynniki środowiska wywołujące fizjologiczne reakcje stresowe. Skutkiem tych reakcji behawioralnych może być zarówno wyeliminowanie lub zredukowanie środowiskowych źródeł fizjologicznych reakcji stresowych, jak i uruchomienie mechanizmów redukujących fizjologiczne reakcje stresowe bez wpływania na same źródła tych reakcji, na przykład poprzez behawioralne uruchomienie działania peptydów opioidowych w mózgu (autonarkotyzacja). Z kolei WIEPKEMA i KOOLHAAS (1993) uważają, że dobrostan jest to stan fizycznego i psychicznego zdrowia zwierzęcia wskazujący na to, iż żyje ono w harmonii z otaczającym go środowiskiem.

Jednym z aktualnych zadań etologii stosowanej jest opracowanie obiektywnych metod określania dobrostanu zwierząt na podstawie ich zachowania się. Wyniki tych badań są wykorzystywane w ustalaniu zasad i norm postępowania przy utrzymywaniu i użytkowaniu zwierząt, a także przy wydawaniu aktów prawnych w tym zakresie.

WIEPKEMA (1987) uważa, że dobrostan ulega pogorszeniu, zaś narasta stres, przede wszystkim w sytuacjach, gdy maleje przewidywalność (predictability) i możliwość kontroli (controllability) negatywnych czynników i bodźców środowiska ze strony zwierzęcia. W odniesieniu do zwierząt gospodarskich przewidywalność czynników środowiskowych spada, na przykład przy niekonsekwentnym, zmiennym i brutalnym traktowaniu zwierząt przez obsługujących je ludzi. Z kolei utrzymywanie zwierząt na krótkiej uwięzi lub w ciasnych boksach czy klatkach stwarza im środowisko nie zapewniające możliwości wykonywania wrodzonych zachowań eksploracyjnych, pokarmowych, płciowych, socjalnych i innych. Ponadto warunki takie nie zapewniają zwierzęciu prawie żadnych możliwości kontroli nad czynnikami środowiska.

Behawioralnymi symptomami obniżonego dobrostanu są anomalie zachowania się, takie jak działania przeorientowane, stereotypie behawioralne lub apatia (ÖDBERG 1987, WIEPKEMA i KOOLHAAS 1993).

Działania przeorientowane (redirected activity) są to działania wykonywane w stosunku do nieadekwatnego celu lub obiektu (FRASER i BROOM 1990). Często przeradzają się w zachowania się uszkadzające. U kur utrzymywanych systemem baterijnym w klatkach obserwuje się często wydziobywanie piór, prowa-

dzące do zranień lub nawet kanibalizmu (BLOKHUIS i ARKES 1984). Zachowanie takie jest uważane za przeorientowane dziobanie podłoża, które w przypadku klatki ma nieodpowiednią strukturę (pręty metalowe). U cieląt pojonych mlekiem z wiader przy niezaspokojeniu instynktu ssania oraz ograniczeniu paszy objętościowej, co ma miejsce w opasie na tak zwane białe mięso, pojawia się ssanie różnych przedmiotów lub różnych części ciała. Prowadzi to do połykania sierści i gromadzenia w przedżołądkach zbitych kul sierści (bezoarów), picia moczu, uszkodzeń pępowiny (BROOM 1991). Maciory utrzymywane w kojcach bezściółkowych częściej zagryzają prosięta lub obgryzają sobie ogony w porównaniu z maciorami utrzymywanymi na ściółce, które w większym stopniu zajmują się gryzieniem i przewracaniem dostępnej ściółki (LAMMERS i DE LANGE 1986). Nie ulega wątpliwości, że pogarsza się dobrostan zwierząt, w stosunku do których są skierowane działania przeorientowane. Nie wiadomo natomiast dokładnie, czy osobniki wykonujące działania przeorientowane poprawiają wskutek tego swój dobrostan (ÖDBERG 1987).

Stereotypie behawioralne były początkowo opisywane u zwierząt utrzymywanych w ogrodach zoologicznych. Jest to na przykład jednostajne chodzenie tam i z powrotem (MEYER-HOLZAPFEL 1968). Takie zachowanie się jest uważane za zrytualizowaną formę prób wydostania się z nieodpowiedniego otoczenia, nie zapewniającego możliwości wykonywania wrodzonych form zachowania się (FRASER i BROOM 1990, WIEPKEMA i KOOLHAAS 1993). Szereg badań wykazuje, że takie zachowanie się może mieć znaczenie biologiczne dla osobnika, gdyż wiąże się ono z aktywacją opioidów w mózgu i do pewnego stopnia może służyć uspokojeniu (CRONIN i współaut. 1986, RUSHEN i współaut. 1990, MASON 1991). We wspomnianej technologii chowu cieląt na tak zwane białe mięso występuje stereotypia behawioralna, polegająca na wysuwaniu i zwijaniu języka (tongue playing). Wykazano jednak, że u cieląt wykonujących tego rodzaju stereotypię nie spotyka się owrzodzeń trawieńca (żołądka właściwego), zaś cielęta nie wykonujące stereotypii często zapadały na to schorzenie (WIEPKEMA 1987). Wyjaśnienia wymaga zatem pytanie, czy stereotypie zachowania się są wyłącznie wskaźnikiem obniżonego dobrostanu, czy również pozytywnym mechanizmem „odreagowania” behawioralnego, chroniącego zwierzę przed powstawaniem schorzeń psychosomatycznych i redukującym hormonalne symptomy stresu (WIEPKEMA 1987, ÖDBERG 1987).

Częstą reakcją zwierząt na chroniczny brak przewidywalności i kontroli nad awersyjnymi bodźcami środowiskowymi jest apatia. Autorzy cytowani przez ÖDBERGA (1987) wykazali na przykładzie kur i szczurów, że osobniki wykazujące większą ogólną aktywność są mniej podatne na stres, sugerując, że zwiększona aktywność redukuje hormonalne reakcje stresowe. Apatia jest zaś uważana za rodzaj strategii zmagania się ze środowiskiem, polegającej na „zaoszczędzeniu” energii przez osobnika i „przeczekaniu” niekorzystnego okresu spadku przewidywalności i kontroli nad czynnikami środowiska. Apatia podobnie jak stereotypie może odzwierciedlać warunkowe reakcje analgetyczne (przeciwbólowe), których mediatorem są enkefaliny (ÖDBERG 1987). Interesujący jest fakt, że apatia jako rodzaj reakcji behawioralnej może być przenoszona również na inne sytuacje, które są przewidywalne i kontrolowane. Mamy wtedy do czynienia z tak zwaną wyczoną bezradnością (learned helplessness) (ÖDBERG 1987).

Dla obiektywnego porównania, które z różnych systemów lub warunków utrzymania zwierzęta preferują w sposób spontaniczny, to znaczy w jakich warunkach najlepiej się czują, stosuje się tak zwane testy wyboru lub preferencji. Preferencje określa się na podstawie czasu przebywania w swobodnie wybranych przez zwierzęta warunkach różniących się pod względem, na przykład, lub też wielkości dostępnej przestrzeni, rodzaju podłoża, temperatury, oświetlenia, możliwości kontaktów socjalnych (FRASER i BROOM 1990) lub przy zastosowaniu metody warunkowania instrumentalnego, gdzie preferencja jest oceniana na podstawie pomiaru skłonności do wykonania określonego działania lub szybkości uczenia się tego działania (np. otwarcia przegrody lub uruchomienia dźwigni) w celu dostania się w pożądaną warunki otoczenia (HUTSON 1989, KIENLE i BESSEI 1993, FAURE 1994). Dla właściwej interpretacji wyników tego typu testów odnośnie dobrostanu zwierząt, zwraca się szczególną uwagę na rodzaj motywacji zwierząt (VAN ROOIJEN 1983) a także na wykazywanie określonych nawyków, które trudno zmienić (np. skręcanie zwierząt częściej w jedną stronę obory) (GRANDIN i współaut. 1994).

OPTIMALIZACJA SPOSOBÓW POSTĘPOWANIA ZE ZWIERZĘTAMI Z UWZGLĘDNIENIEM ZACHOWANIA SIĘ ZWIERZĄT

ZACHOWANIE SIĘ SOCJALNE

U zwierząt utrzymywanych grupowo wykształca się hierarchia, w której jedne osobniki dominują nad innymi, głównie w sytuacjach konkurencji o dostęp do paszy, miejsca odpoczynku, partnera seksualnego. Dominacja może również ujawniać się w sposób spontaniczny, bez wyraźnej przyczyny (DREWS 1993). Mechanizmy tworzenia się hierarchii w stadach i jej parametry były intensywnie badane w ubiegłych latach (np. BEILHARZ i ZEEB 1982, KEIPER i SAMBRAUS 1986).

W hodowli często konieczne jest dokonywanie przegrupowania zwierząt i zestawianie obcych sobie osobników we wspólną grupę. Dochodzi wtedy do stresu socjalnego związanego z walkami o ustalenie dominacji wśród zwierząt, czego rezultatem może być obniżenie produktywności. U krów mlecznych spadek wydajności mlecznej w wyniku stresu socjalnego szacuje się, w zależności od rasy i sposobu podawania paszy na około 3%–10%. Utrzymuje się on około 1 tygodnia (JEZIERSKI i PODLUŻNY 1984). Zestawianie obcych sobie osobników we wspólną grupę stymuluje agresywność oraz zachowania płciowe (np. obskakiwanie się u młodych buhajków transportowanych grupowo do rzeźni) z czym jest związane pogorszenie jakości mięsa po uboju (WARRIS 1990). Są prowadzone badania nad możliwością sterowania zachowaniem się socjalnym przy zestawieniu obcych sobie osobników we wspólną grupę lub stado między innymi przez podawanie zwierzętom środków uspokajających, działających wybiórczo na obniżenie agresywności bez obniżania ogólnej aktywności, takich jak amperozide (BJÖRK i współaut. 1988) lub azaperone (TAN i SHACKLETON 1990). Innymi, etologicznymi sposobami redukcji poziomu agresji między zwierzętami w grupie jest, na przykład, u świń pozostawianie w grupie tuczników jednego osobnika znacznie większego od pozostałych, który działa moderująco na walki

między pozostałymi mniejszymi osobnikami (RUSHEN 1987) lub umieszczanie knura w grupie wieprzków i loszek (GRANDIN i BRUNING 1992). Stawia to pod znakiem zapytania dotychczasowe przekonanie, że do tuczu powinno się zestawiać osobniki o zbliżonej wielkości. Pozytywne efekty, jeśli chodzi o redukcję agresywności w grupach tuczników i poprawę przyrostów dawało samo rozpylanie zapachu (feromonu) knura (McGLONE i współaut. 1986), a także urozmaicenie środowiska tuczników poprzez umieszczenie w zagrodach przedmiotów służących do zabawy (SCHAEFER i współaut. 1990). Wykazano możliwość modyfikowania zachowania socjalnego i wpływu agresji na przyrosty poprzez zmiany sposobu zadawania paszy (BROUNS i EDWARDS 1994), a nawet poprzez dokonywanie przegrupowania świń w ściśle określonych porach dnia (po nastaniu zmroku) z uwagi na dobową zmienność agresywności (BARNETT i współaut. 1994).

INTERAKCJE CZŁOWIEK — ZWIERZĘ

Ostatnio przedmiotem dużego zainteresowania etologii stosowanej stał się wpływ traktowania zwierząt przez człowieka na ich zachowanie się i wyniki produkcyjne. Podejmuje się próby określenia optymalnego typu osobowości i zachowania się ludzi obsługujących wysoko wydajne zwierzęta gospodarskie (SEABROOK 1984, HEMSWORTH i współaut. 1989). Uwzględnianie interakcji człowiek — zwierzę jest ważne dla wykorzystania potencjalnych możliwości produkcyjnych zwierząt i dla organizacji pracy. Stwierdzono, że tuczniaki źle traktowane przez obsługę wykazywały mniejsze przyrosty i powiększenie kory nadnerczy (GONYOU i współaut. 1986), zaś maciory wykazujące objawy strachu przed człowiekiem miały gorsze wyniki rozrodu (HEMSWORTH i współaut. 1989). W badaniach własnych autora wykazano korzystny wpływ intensywnego lecz zarazem łagodnego traktowania młodych królicząt na zmniejszenie upadków w odchowcie i przyrosty masy ciała (JEZIEFSKI i KONECKA 1995). Interesującymi zagadnieniami w zakresie wpływu człowieka na zwierzęta i manipulowania zwierzętami (handling) jest możliwość generalizacji reakcji zwierząt w kierunku ogólnego obniżania strachliwości poprzez kontakt z człowiekiem (JONES 1994). Stwierdzono, że u świń reakcja strachu przed człowiekiem jest cechą o umiarkowanym współczynnikiem odziedziczalności (0,37) (HEMSWORTH i współaut. 1990).

Są podejmowane badania nad reagowaniem zwierząt na różne sygnały behawioralne emitowane przez człowieka, na przykład, na sposób poruszania się (HEMSWORTH i współaut. 1986), nad indywidualnym rozróżnianiem ludzi przez zwierzęta i reakcjami zwierząt na poszczególne osoby na podstawie uprzednio nabytego doświadczenia (JONES 1994, TANIDA i współaut. 1995), a także nad ontogenezą interakcji człowiek — zwierzę (JONES 1995).

ZACHOWANIE SIĘ ZWIERZĄT A ROZRÓD I ODCHÓW MŁODYCH

Obecnie w hodowli bardzo rzadko praktykuje się wspólne utrzymywanie samców z samicami i naturalny system rozrodu. O wyborze optymalnego mo-

mentu pokrycia lub unasienienia samicy decyduje w znacznej mierze człowiek, głównie na podstawie obserwacji charakterystycznego zachowania się samicy w okresie rui. Na przykład u krów jest to wzajemne obskakiwanie się i wzmożona aktywność ruchowa. W intensywnych formach chowu coraz częściej zdarza się, że behavior rujowy jest mało wyrazisty. Przy rutynowych obserwacjach zachowania się krów wykrywa się nie więcej niż 50% przypadków rui (SENGER 1994). Niedostateczna wykrywalność rui pociąga za sobą gorsze wyniki rozrodu i straty ekonomiczne. W celu poprawy wykrywalności rui są prowadzone prace nad udoskonaleniem metod obserwacji lub rejestracji zachowania się samic z zastosowaniem urządzeń elektronicznych (SENGER 1994), takich jak:

- kamery TV do ciągłej obserwacji zachowania się krów;
- implantowane lub umocowane czujniki rejestrujące obskakiwanie;
- elektroniczne rejestratory aktywności ruchowej (pedometry) z komputerowym przetwarzaniem danych.

Jest badana również efektywność biostymulacji zachowania się płciowego samic poprzez okresową obecność samców (WALTON 1986) lub stosowanie testów behawioralnych na wykrywanie feromonów wydzielanych podczas rui (np. tresura psów do wykrywania rui; JEZERSKI 1992).

W odniesieniu do zachowania się płciowego samców, interesujące badania dotyczą między innymi wpływu wczesnych kontaktów heteroseksualnych na popęd płciowy samców w wieku dorosłym (PRICE i współaut. 1994) oraz nad rolę bodźców wzrokowych i węchowych oraz hormonalnym uwarunkowaniem niepożądanego behavioru homoseksualnego u buhajków o różnych genotypach (JEZERSKI i współaut. 1989).

W odchowie młodych zwierząt stosuje się obecnie dość często wczesne odsadzanie od matek, sztuczny odchów lub odchów przez mamki. Na przykład u owiec, w związku z wprowadzeniem genów wysokiej plenności, matki nie są w stanie wykarmić wszystkich urodzonych wieloraczków. Prowadzone są zatem badania nad porównaniem skuteczności i pracochłonności różnych metod wykorzystujących etologiczne mechanizmy ułatwiające akceptację obcego potomstwa przez mamki, polegające między innymi na usuwaniu lub maskowaniu zapachu obcego jagnięcia (HOLMES i współaut. 1989).

PROJEKTOWANIE TECHNOLOGII CHOWU, POMIESZCZEŃ DLA ZWIERZĄT I URZĄDZEŃ ZOOTECHNICZNYCH Z UWZGLĘDNIENIEM ZACHOWANIA SIĘ ZWIERZĄT

Źle zaprojektowane urządzenia do przepędzania, ładowania, transportu lub unieruchomiania zwierząt, nie uwzględniające specyficznych zachowań zwierząt, powodują w skali krajowej liczące się straty z powodu okaleczeń lub urazów, sięgające na przykład w USA kilkudziesięciu milionów dolarów rocznie (GRANDIN 1993). W sytuacjach gdy zachowanie się zwierząt utrudnia wykonywanie czynności związanych z ich obsługą, użytkowaniem czy transportem, dodatkowe straty są związane z przedłużającym się czasem pracy. Przykładem uwzględniania wiedzy o zachowaniu się zwierząt w projektowaniu urządzeń zootechnicznych może być specjalna zagroda do szybkiego sortowania dużych stad

słabo oswojonego bydła mięsnego wypasanego na ranchach w USA, którą zaprojektowano w oparciu o elementy teorii przepływu (GRANDIN 1993).

W Polsce badania nad etologiczną oceną systemów utrzymania krów mlecznych prowadził S. WINNICKI (1992). Biorąc pod uwagę wymiary krów, komfort wypoczynku (czas leżenia, częstotliwość i łatwość zmian pozycji) oraz łatwość utrzymania czystości zwierząt, autor określa optymalne wymiary stanowisk w oborze dla krów mlecznych. Zagadnienie określenia optymalnej powierzchni i kształtów zagród, boksów lub klatek dla zwierząt z punktu widzenia ich zachowania się jest bardzo często podejmowane w etologii stosowanej (FAURE 1994, WIEGAND i współaut. 1994).

Nowe zadania stojące przed etologią stosowaną są związane z zachowaniem, uczeniem się i ujednoliceniem pożądaných reakcji zwierząt przy automatycznych systemach karmienia (EDDISON i ROBERTS 1995, LIVSHIN współaut. 1995) oraz przy robotyzacji doju (MOTTRAM i współaut. 1994).

W technologii utrzymywania kur systemem bateryjnym poszukuje się usprawnień klatek lub rozwiązań alternatywnych uwzględniających potrzeby behawioralne drobiu (APPLEBY i współaut. 1993). Ponadto są u drobiu badane możliwości dostosowania do nowoczesnych systemów chowu poprzez uzyskanie zmian behawioralnych metodami genetyczno-selekcyjnymi (CRAIG 1982).

Ograniczone ramy artykułu nie pozwalają na szczegółowe wymienienie wszystkich zagadnień, nad którymi prowadzi się obecnie badania w etologii stosowanej. Można wspomnieć tutaj o pracach dotyczących zachowań pokarmowych zwierząt, wśród których interesujące wydają się badania nad możliwością sterowania preferencjami pokarmowymi przeżuwaczy poprzez uczenie metodą „prób i błędów”, naśladownictwo socjalne i imprinting pokarmowy (wpajanie pokarmowe) (PROVENZA i BALPH 1987). Zwierzęta tego samego gatunku, wychowywane w różnych środowiskach, często wykazują odmienne preferencje pokarmowe, co może świadczyć, że preferencje te nie są uwarunkowane wyłącznie genetycznie, lecz mogą być modyfikowane przez doświadczenie życiowe osobnika. Nabywanie preferencji pokarmowych u przeżuwaczy zachodzi w młodym wieku, prawdopodobnie w okresie przechodzenia z odżywiania się mlekiem matki na pokarm stały (ARNOLD i współaut. 1979). Dowody na istnienie przypadków imprintingu pokarmowego zostały przedstawione przez IMMELMANNA (1975). Nie jest wykluczone, że na preferencje pokarmowe młodych zwierząt wpływają substancje zapachowe i smakowe pochodzące z paszy pobieranej przez matki i zawarte w mleku ssanym przez młode (GALEF 1976). Zwierzęta roślinożerne pasące się w grupach wielopokoleniowych uczą się preferencji pokarmowych poprzez naśladowanie swoich matek lub osobników dominujących w stadzie (BANDURA 1977). Możliwość sterowania preferencjami pokarmowymi u przeżuwaczy może mieć duże znaczenie praktyczne w intensywnej gospodarce łąkowo-pastwiskowej, gdzie dla podwyższenia plonów stosuje się nawożenie wpływające niekiedy negatywnie na smakowość paszy i chęć pobierania jej przez zwierzęta. Oprócz preferencji pokarmowych w wypasie naturalnym znaczenie praktyczne może mieć wrodzona lub nabyta awersja zwierząt do roślin szkodliwych lub trujących. Zwierzęta są w stanie nauczyć się unikania szkodliwych roślin, o ile czas od ich pobrania do wystąpienia negatywnych objawów odczuwanych przez zwierzęta jest stosun-

kowo krótki oraz gdy pasza szkodliwa jest paszą nową nie znaną uprzednio zwierzęciu (THORHALLSDOTTIR i współaut. 1987).

Ciekawych danych porównawczych dla określenia zmian zachowania się zwierząt zachodzących w intensywnych formach chowu dostarczają też obserwacje zachowania się zwierząt gospodarskich w warunkach naturalnych lub półnaturalnych (np. JENSEN i współaut. 1993, LAZO 1994, PETERSEN 1994). Wyniki tych obserwacji pozwalają na wyjaśnienie przyczyn powstawania niektórych anomalii behawioralnych związanych z brakiem możliwości wykonywania wrodzonych zachowań w aspekcie jakościowym i ilościowym, co często ma miejsce w intensywnym chowie zwierząt. Wyniki obserwacji porównawczych prowadzonych w warunkach zbliżonych do naturalnych są również wykorzystywane w modyfikacji systemów utrzymania zwierząt dla lepszego zaspokojenia ich potrzeb behawioralnych.

Podsumowując należy stwierdzić, że etologia stosowana znajduje coraz większe zastosowanie w nowoczesnej produkcji zwierzęcej. Uwzględnianie zachowania się zwierząt jest nie tylko sprawą etyki, ale w wielu przypadkach jest związane z uzyskiwaniem lepszych rezultatów produkcyjnych i sprawniejszą organizacją pracy.

CURRENT PROBLEMS IN APPLIED ETHOLOGY OF FARM ANIMALS

Summary

In the past 30 years rapid development of applied ethology of farm animals and of animals in captivity has occurred. The necessity of studying behavioural problems in intensive animal husbandry and the practical importance of such studies has been acknowledged. Knowledge of animal behaviour is widely utilised in:

- veterinary diagnoses and evaluation of the health status of animals;
- ethological evaluation of housing systems and environments for animals;
- designs for animal lodging, facilities and technologies;
- improvements in animal management and handling from the point of view of both their effectiveness and animal welfare;
- improvements in reproduction and rearing of young animals;
- resolving of ethical problems in intensive animal husbandry.

LITERATURA

- APPLEBY M. C., SMITH S. F., HUGHES B. O., 1993. *Nesting, dust bathing and perching by lying hens in cages: effects of design on behaviour and welfare*. British Poultry Sci. 34, 835-847.
- ARNOLD G. W., WALLACE S. R., MALLER R. A., 1979. *Some factors involved in natural weaning processes in sheep*. Appl. Anim. Ethol. 5, 43-50.
- BANDURA A., 1977. *Social Learning Theory*. Prentice-Hall Englewood Cliffs, NJ, str. 288.
- BARNETT J. L., CRONIN G. M., MCCALLUM T. H., NEWMAN E. A., 1994. *Effects of food and time of day on aggression when grouping unfamiliar adult pigs*. Appl. Anim. Behav. Sci. 39, 339-347.
- BEILHARZ R. G., ZEEB K., 1982. *Social dominance in dairy cattle*. Appl. Anim. Ethol. 8, 79-97.
- BJÖRK A., OLSSON N. G., CHRISTENSSON E., MARTINSON K., OLSSON 1988. *Effects of amperozide on biting behavior and performance in restricted-fed pigs following regrouping*. J. Anim. Sci. 66, 669-675.
- BLOKHUIS H. J., ARKES J., 1984. *Some observations on the development of feather pecking in poultry*. Appl. Anim. Behav. Sci. 12, 145-157.
- BROOM D. M., 1986. *Indicators of poor welfare*. Br. vet. J. 142, 524-526.
- BROOM D. M., 1991. *Needs and welfare in housed calves*. [W:] *New Trends in Veal Calf Production*. J. H. M. METZ, C. M. GROENSTEIN (red.), Pudoc Wageningen, 23-31.

- BROUNS F., EDWARDS S. A., 1994. *Social rank and feeding behaviour of group-housed sows fed competitively or ad libitum*. Appl. Anim. Behav. Sci. 39, 225-235.
- CRAIG J. V., 1982. *Behavioral and genetic adaptation of laying hens to high density environments*. BioScience 32, 1, 33-37.
- CRONIN G. M., WIEPKEMA P. R., VAN REE J. M., 1986. *Endorphines implicated in stereotypies of tethered sows*. Experientia 42, 198-199.
- DREWS C., 1993. *The concept and definition of dominance in animal behaviour*. Behaviour 125, 283-313.
- EDDISON J. C., ROBERTS N. E., 1995. *Variability in feeding behaviour of group-housed sows when fed concentrates with an automatic feeding system*. Animal Sci. 60, 307-314.
- FAURE J. M., 1994. *Choice tests for space in groups of laying hens*. Appl. Anim. Behav. Sci. 39, 89-94.
- FRASER A. F., BROOM D. M., 1990. *Farm animal behaviour and welfare*. Bailliere Tindall, London, str.437.
- GALEF B. G. Jr., 1976. *Social transmission of acquired behavior: a discussion of tradition and social learning in vertebrates*. [W:] *Advances in the Study of Behavior*. J. S. ROSENBLATT, R. A. HINDE, E. SHAW, C. BEER (red.), Academic Press, New York, 77-100.
- GONYOU H. W., HEMSWORTH P. H., BARNETT J. L. 1986. *Effects of frequent interaction with humans on growing pigs*. Appl. Anim. Behav. Sci. 16, 269-278.
- GRANDIN T., 1993. *Handling facilities and restraint of range cattle*. [W:] *Livestock handling and transport*. T. GRANDIN (red.), CAB International Wallingford, 75-94.
- GRANDIN T., BRUNING J. 1992. *Boar presence reduces fighting in mixed slaughter-weight pigs*. Appl. Anim. Behav. Sci. 33, 273-276.
- GRANDIN T., ODDE K. G., SCHUTZ D. N., BEHRNS L. M., 1994. *The reluctance of cattle to change a learned choice may confound preference tests*. Appl. Anim. Behav. Sci. 39, 21-28.
- HEMSWORTH P. H., BARNETT J. L., COLEMAN G. J., HANSEN C., 1989. *A study of the relationships between the attitudinal and behavioural profiles of stockpersons and the level of fear of humans and reproductive performance of commercial pigs*. Appl. Anim. Behav. Sci. 23, 301-314.
- HEMSWORTH P. H., BARNETT J. L., HANSEN C., 1987. *The influence of inconsistent handling by humans on the behaviour, growth and corticosteroids of young pigs*. Appl. Anim. Behav. Sci. 17, 245-252.
- HEMSWORTH P. H., BARNETT J. L., TREACY D., MADGWICK P., 1990. *The heritability of the trait fear of humans and the association between this trait and subsequent reproductive performance of gilts*. Appl. Anim. Behav. Sci. 25, 85-95.
- HEMSWORTH P. H., GONYOU H. W., DZIUK P. J., 1986. *Human communication with pigs: the behavioural response of pigs to specific human signals*. Appl. Anim. Behav. Sci. 15, 45-54.
- HOLMES L. N., PRICE E. O., DALLY M. R., WALLACH S.J.R. 1989. *Fostering lambs by odor transfer: two lambs substitution*. Appl. Anim. Behav. Sci. 24, 247-257.
- HUTSON G. D., 1989. *Operant tests of access to earth as a reinforcement for weaner piglets*. Anim. Prod. 48, 561-569.
- IMMELMANN K., 1975. *Ecological significance of imprinting and early learning*. Annu. Rev. Ecol. Syst. 6, 15-37.
- JENSEN P., VESTERGAARD K., ALGERS B. 1993. *Nestbuilding in free-ranging domestic sows*. Appl. Anim. Behav. Sci. 38, 245-255.
- JEZIERSKI T., 1992. *The effectiveness of estrus detection in cows by a trained dog*. Anim. Sci. Papers and Rep. 10, 57-66.
- JEZIERSKI T., KONECKA A. M., 1996. *Handling and rearing results in young rabbits*. Appl. Anim. Behav. Sci. 46, 243-250.
- JEZIERSKI T., KOZIOROWSKI M., GOSZCZYŃSKI J., SIERADZKA I., 1989. *Homosexual and social behaviour of young bulls of different geno- and phenotypes and plasma concentration of some hormones*. Appl. Anim. Behav. Sci. 24, 101-113.
- JEZIERSKI T., PODLUŻNY M., 1984. *A quantitative analysis of social behaviour of different crossbreds of dairy cattle kept in loose housing and its relationship to productivity*. Appl. Anim. Behav. Sci. 13, 3-40.
- JONES R. B., 1994. *Regular handling and the domestic chick's fear of human beings: generalisation of response*. Appl. Anim. Behav. Sci. 42, 129-143.
- JONES R. B., 1995. *Ontogeny of response to humans in handled and non handled female domestic chicks*. Appl. Anim. Behav. Sci. 42, 261-269.
- KEIPER R. R., SAMBRAUS H. H., 1986. *The stability of equine dominance hierarchies and the effect of kinship, proximity and foaling status on hierarchy rank*. Appl. Anim. Behav. Sci. 16, 121-130.

- KIENLE H., BESSEI W., 1993. *Floor space preferences in growing rabbits as determined by operant conditioning techniques*. Proc. of the Int. Congress on Applied Ethology, Berlin, 520–523.
- LAMMERS G. J., DE LANGE A., 1986. *Pre-and post-farrowing behaviour in primiparous domesticated pigs*. Appl. Anim. Behav. Sci. 15, 3–43.
- LAZO A., 1994. *Social segregation and the maintenance of social stability in feral cattle population*. Anim. Behav. 48, 1133–1141.
- LIVSHIN N., MALTZ E., EDAN Y., 1995. *Regularity of dairy cows feeding behavior with computer-controlled feeders*. J. Dairy Sci. 78, 296–304.
- MASON G. J., 1991. *Stereotypies: a critical review*. Anim. Behav. 41, 1015–1037.
- MCGLONE J. J., STANSBURY W. F., TRIBBLE L. F., 1986. *Areosolized 5 androst-16N-3-one reduced agonistic behavior and temporarily improved performance of growing pigs*. J. Anim. Sci. 63, 679–684.
- MEYER-HOLZAPFEL M., 1968. *Abnormal beviour in zoo animals*. [W:] *Abnormal Behavior in Animals*. M. W. FOX (red.), W. B. Saunders, Philadelphia, 476–503.
- MOTTRAM T. T., CAROFF H., GILBERT C., 1994. *Modifying the posture of cows for automatic milking*. Appl. Anim. Behav. Sci. 41, 191–198.
- ÖDBERG F., 1987. *Behavioural responses to stress in farm animals*. [W:] *Biology of Stress in Farm Animals: An Integrative Approach*. P. R. WIEPKEMA, P. W. M. VAN ADRICHEM (red.), Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht, 135–150.
- PETERSEN V., 1994. *The development of feeding and investigatory behaviour in free-ranging domestic pigs during their first 18 weeks of life*. Appl. Anim. Behav. Sci. 42, 87–98.
- PRICE E. O., BORGFWARDT R., BLACKSHAW J. K., BLACKSHAW A., DALLY M. R., ERHARD H., 1994. *Effect of early experiences on the sexual performance of yearling rams*. App. Anim. Behav. Sci. 42, 41–48.
- PROVENZA F. D., BALPH D. F., 1987. *Diet learning by domestic ruminants: theory, evidence and practical implications*. Appl. Anim. Behav. Sci. 18, 211–232.
- RUSHEN J., 1987. *A difference in weight reduces fighting when unacquainted newly weaned pigs first meet*. Can. J. Anim. Sci. 67, 951–960.
- RUSHEN J., DE PASSILLE A. M. B., SCHOUTEN W., 1990. *Stereotypic behaviour, endogenous opioids, and postfeeding hypoalgesia in pigs*. Physiol. Behav. 48, 91–96.
- SCHAEFER A. L., SALOMONS M. O., TONG A. K. W., SATHER A. P., LEPAGE P., 1990. *The effect of environmental enrichment on aggression in newly weaned pigs*. Appl. Anim. Behav. Sci. 27, 41–52.
- SEABROOK M. F., 1984. *The personality of the dairy stockman and its influence on the interaction process*. [W:] *Proceedings of the International Congress on Applied Ethology in Farm Animals*. J. UNSHELM, G. VAN PUTTEN, K. ZEEB (red.) Kiel, 245–250.
- SENGER P. L., 1994. *The estrus detection problem: new concepts, technologies and possibilities*. J. Dairy Sci. 77, 2745–2753.
- TAN S. S. L., SHACKLETON D. M., 1990. *Effects of mixing unfamiliar individuals and of azaperone on the social behaviour of finishing pigs*. Appl. Anim. Behav. Sci. 26, 157–168.
- TANIDA H., MIURA A., TANAKA T., YOSHIMOTO T., 1995. *Behavioural response to humans in individually handled weanling pigs*. Appl. Anim. Behav. Sci. 42, 249–259.
- THORHALLSDOTTIR A. G., PROVENZA F. D., BALPH D. F., 1987. *Food aversion learning in lambs with or without a mother: discrimination, novelty and persistence*. Appl. Anim. Behav. Sci. 18, 324–340.
- VAN ROOIJEN J., 1983/4. *Preference tests, motivations, models and welfare*. Appl. Anim. Ethol. 11, 1–6.
- WALTON J. S., 1986. *Effect of boar presence before and after weaning on estrus and ovulation in sows*. J. Anim. Sci. 62, 9–15.
- WARRIS P. D., 1990. *The handling of cattle pre-slaughter and its effects on carcass and meat quality*. Appl. Anim. Behav. Sci. 29, 171–186.
- WIEGAND R. M., GONYOU H. W., CURTIS S. E., 1994. *Pen shape and size: effects on pig behavior and performance*. Appl. Anim. Behav. Sci. 39, 49–61.
- WIEPKEMA P. R., 1987. *Behavioural aspects of stress*. [W:] *Biology of Stress in Farm Animals: An Integrative Approach*. P. R. WIEPKEMA, P. W. M. Van ADRICHEM (red.), Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht, 113–133.
- WIEPKEMA P. R., KOOLHAAS J. M., 1993. *Stress and animal welfare*. Animal Welfare 2, 195–218.
- WINNICKI S., 1992. *Etiologiczna ocena systemów utrzymania krów w Polsce*. Prace i Mat. Zootechn. Zeszyt Specjalny, 1, 65–79.

WSKAZÓWKI DLA AUTORÓW KWARTALNIKA KOSMOS

1. *KOSMOS* publikuje artykuły informujące o stanie wiedzy w różnych dziedzinach szeroko pojętej biologii i jej pogranicza z innymi naukami, opracowane przez specjalistów dla czytelników z wyższym wykształceniem, zainteresowanych problemami biologii. Jest adresowany przede wszystkim do pracowników naukowych, nauczycieli szkół średnich i wyższych oraz studentów.

2. Artykuły powinny być zatem pisane językiem naukowym lecz zrozumiałym dla niespecjalistów w danej dziedzinie. Jest wskazane wyjaśnianie specjalistycznego słownictwa a zwłaszcza wprowadzanych skrótów. Należy unikać nadmiernej liczby cytowań oryginalnych prac, odsyłając czytelników w miarę możliwości do artykułów przeglądowych.

3. Objętość artykułu nie powinna w zasadzie przekraczać 1 arkusza autorskiego, to jest około 20 stron znormalizowanego maszynopisu, łącznie ze spisem literatury, tabelami i ilustracjami. W przypadku zeszytów tematycznych, objętość artykułu należy ustalić w porozumieniu z redaktorem merytorycznym zeszytu.

4. Prace należy nadsyłać w formie maszynopisu w 2 kopiach na białym papierze formatu A4 oraz 1 kopię na dyskietce, napisaną pod dowolnym edytorem tekstu na komputerze klasy IBM PC, bez centrowania tytułów, zaznaczania akapitów, formatowania i wymuszania przenoszenia.

5. Teksty powinny być pisane z podwójnym odstępem między wierszami i lewym marginesem szerokości około 4 cm, bez używania wyróżnień (podkreślenia, spacje, pisanie kursywą). Wszelkie wskazówki dotyczące wyróżnień w tekście oraz miejsca włamania ilustracji należy zaznaczać zwykłym ołówkiem na marginesie maszynopisu. Wszystkie śródtytuły piszemy bez numeracji, czcionką tej samej wielkości a ich gradację zaznaczamy na marginesie ołówkiem: I-, II- lub III-rzędu. Strony należy numerować. Na oddzielnej, nie numerowanej stronie tytułowej należy podać tytuł pracy, imię (w pełnym brzmieniu) i nazwisko autora(ów), nazwę i adres zakładu pracy, adres zamieszkania, numer telefonu, telefaksu i adres poczty elektronicznej (E-mail).

6. Cytowane w tekście prace zaznaczamy przez podanie nazwiska autora(ów) i roku publikacji w nawiasie półokrągłym, np. (BROOKS i FROG 1993), (FISHER i współaut. 1992). Cytowaną literaturę należy zestawić na końcu maszynopisu bez numeracji w alfabetycznej kolejności według nazwisk autorów w następujących formatach:

— artykuł: BROOKS W. J., FROG T. K., 1993. Tytuł pracy w języku oryginału. Przyjęty skrót nazwy czasopisma, tom, strony od...do..., np.: *Kosmos* 43, 129-146;

— rozdział: FISHER D., KAY M. D., JUREK Z., 1992. Tytuł rozdziału. [W:] Nazwisko(a) i inicjały redaktora(ów), (red.). Nazwa wydawnictwa miejsce wydania, strony od...do....;

—książka: WÓJCICKI B., 1993. Tytuł. Wydawnictwo, miejsce wydania, str...

7. Do maszynopisu należy dołączyć na oddzielnej kartce tytuł i krótkie streszczenie artykułu w jęz. angielskim (nie przekraczające 1 str.), informujące o zasadniczej jego treści.

8. Rysunki, schematy i fotografie (oryginały + 2 kserokopie) muszą być dostarczone łącznie z maszynopisem w formie nadającej się do reprodukcji. Na odwrocie należy zaznaczyć ołówkiem ich numerację oraz nazwisko(a) autora(ów) i kilka pierwszych słów tytułu pracy. Rysunki powinny być wykonane w skali 1:1 (maksymalna szerokość 13,5 cm a wysokość — 19,5 cm z uwzględnieniem miejsca na podpis pod rysunkiem, dostosowane do wymiarów kolumny 13,5 × 19,5 cm), lub proporcjonalnie większej, czarnym tuszem na kalce (białym papierze wysokiej jakości), a w przypadku rysunków wykonanych techniką komputerową — wydrukowane na białym papierze drukarką laserową (oryginał prosimy przysłać na dyskietce). Opisy na rysunkach powinny być wykonane czcionką odpowiedniej wielkości: nie mniejszą niż 12 punktów dla rysunków w skali 1:1, lub odpowiednio większą, tak aby po zmniejszeniu do druku opis był czytelny. Kolorowe ilustracje mogą być umieszczone wyłącznie na koszt Autora(ów) lub zatrudniającej instytucji.

9. Autorzy otrzymują 25 nadbiterek autorskich. Dodatkowe nadbitki są odpłatne i należy je zamawiać wraz ze wzrotem korekty tekstu.

ADRESY REDAKCJI:

Redaktor Naczelny — prof. dr Kazimierz L. Wierzchowski
Instytut Biochemii i Biofizyki PAN, Pawińskiego 5A, 02-106 Warszawa
Sekretarz Redakcji — mgr Barbara Bierzyńska
Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Wilcza 64, 00-679 Warszawa

Adresy, pod którymi można zamówić prenumeratę lub nabyć bieżące zeszyty
KOSMOSU:

Medyczna Agencja Wydawniczo Informacyjna, Złota 60/28

Nr konta: PKO BP IX O/W-wa nr 1599-321004-136.

Amos, Zuga 12, 01-806 Warszawa

Nr konta: PKO VIII O/W-wa nr 1586-77578-136

oraz numery archiwalne:

Polskie Towarzystwo Przyrodników im. Kopernika

Nr konta: Bank Gdański IV O/W-wa nr 300009-6943-132.

SPIS TREŚCI

<i>Ewa J. Godzińska</i> — Etologia i mechanizmy zachowania	253
<i>Wojciech Kostowski</i> — Neurobiologiczne mechanizmy uzależnienia od alkoholu	273
<i>Michał Biały</i> — Rola uczenia się w zachowaniach seksualnych samców ssaków	281
<i>Piotr Popik</i> — O wpływie hormonów tylnego płata przysadki na pamięć społeczną szczurów	291
<i>Elżbieta Pyza</i> — Czynniki rozpraszający pigment jako mediator zegara biologicznego owadów	303
<i>Ewa Joanna Godzińska, Agnieszka Wagner-Ziemka</i> — Rola opioidów w zachowaniu się owadów	315
<i>Jolanta Górka</i> — Behawioralno-fizjologiczne podłoże reakcji fonotaksji u świerszczy	333
<i>Katarzyna Tajchert, Janusz Błaszczak, Kazimierz Zieliński</i> — Odruch wzdrygnięcia	349
<i>Janusz Błaszczak</i> — Lokomocja ssaków: koordynacja ruchów kończyn	361
<i>Irena Łukaszewska</i> — Eksploracja i habituacja	375
<i>Wojciech Pisula, Jerzy T. Osiński</i> — Wielowymiarowa analiza zachowania się szczurów w teście eksploracji	391
<i>Jerzy Andrzej Chmurzyński</i> — Loty błonkówek jako element mechanizmów poznawczych i wskaźnik stanu informacyjnego zwierzęcia	403
<i>Julia Korezyńska</i> — Rola czynników nabytych w ontogenezie preferencji środowiskowych i pokarmowych mrówek	419
<i>Anna Szczuka</i> — Elastyczność behawioralna mrówek	433
<i>Ewa Joanna Godzińska</i> — Techniki i taktyki łowieckie mrówek	443
<i>Jacek Radwan</i> — Wybór partnera do rozrodu: perspektywa ewolucyjna	459
<i>Lech Stępniewicz</i> — Systemy rozrodcze kręgowców ze szczególnym uwzględnieniem ptaków i ssaków	467
<i>Maria Kieruzel</i> — Zachowanie się międzysobnicze świerszcza domowego (<i>Acheta domestica</i> L.)	487
<i>Józef Beck</i> — Współdziałanie między samcem a samicą w trakcie zachowania seksualnego szczurów	497
<i>Monika Bukacińska, Dariusz Bukaciński</i> — Funkcje i sposoby wyrażania agresji u mew i rybitw	511
<i>Elżbieta Fuszara, Maciej Fuszara</i> — Zachowania godowe i opieka rodzicielska u nietoperzy (<i>Chiroptera</i>)	523
<i>Janusz Wojtusiak</i> — Organizacja socjalna mrówek z rodzaju <i>Oecophylla</i>	533

<i>Tadeusz Kaleta</i> — Życie społeczne, terytorializm i strategie pokarmowe ssaków drapieżnych	553
<i>Leszek Rychlik</i> — Systemy socjalne ryjówkowatych	561
<i>Tadeusz Jezierski</i> — Aktualne zagadnienia etologii stosowanej	583

CONTENTS

<i>Ewa J. Godzińska</i> — Ethology and mechanisms of behaviour	263
<i>Wojciech Kostowski</i> — Neurobiological mechanisms of alcohol dependence	273
<i>Michał Biały</i> — The role of learning processes in sexual behaviour of male mammals	281
<i>Piotr Popik</i> — On modulatory effects of posterior pituitary hormones on social recognition in rats	291
<i>Elżbieta Pyza</i> — Pigment-dispersing factor as a mediator in the insect's circadian clock	303
<i>Ewa Joanna Godzińska, Agnieszka Wagner-Ziemka</i> — The role of opioids in insect behaviour	315
<i>Jolanta Górska</i> — Behavioural and physiological basis of phonotaxis in crickets	333
<i>Katarzyna Tajchert, Janusz Błaszczuk, Kazimierz Zieliński</i> — Mammalian startle reflex	349
<i>Janusz Błaszczuk</i> — Locomotion in mammals: principle of interlimb coordinations	361
<i>Irena Łukaszewska</i> — Exploration and habituation	375
<i>Wojciech Pisula, Jerzy T. Osiński</i> — A multivariate analysis of rat behaviour in exploration test	391
<i>Jerzy Andrzej Chmurzyński</i> — Flight of <i>Hymenoptera</i> as an element of cognitive mechanisms and an indicator of the informative state of the animal	403
<i>Julita Korczyńska</i> — The role of acquired factors in the ontogenesis of environmental and food preferences in the ants	419
<i>Anna Szczuka</i> — Behavioural flexibility in the ants	433
<i>Ewa Joanna Godzińska</i> — Hunting techniques and tactics in the ants	443
<i>Jacek Radwan</i> — Mate choice — evolutionary perspective	459
<i>Lech Stempniewicz</i> — Mating systems in vertebrates (with particular consideration of birds and mammals)	467
<i>Maria Kieruzel</i> — Interindividual interactions in the house cricket (<i>Acheta domesticus</i> L.)	487
<i>Józef Beck</i> — Cooperation between the male and the female during sexual behaviour in the rats	497
<i>Elżbieta Fuszara, Maciej Fuszara</i> — Reproductive behaviour and parental care in bats (<i>Chiroptera</i>)	523
<i>Janusz Wojtusiak</i> — Organization of social behaviour in weaver ants (<i>Oecophylla</i>)	533
<i>Tadeusz Kaleta</i> — Social life, territoriality and feeding strategies in <i>Carnivora</i>	553
<i>Leszek Rychlik</i> — Social systems in <i>Soricidae</i>	561
<i>Tadeusz Jezierski</i> — Current problems in applied ethology of farm animals	583