

FILOZOFIA I NAUKA
Studia filozoficzne i interdyscyplinarne
Tom 7, część 2, 2019

Ewa Joanna Godzińska

ETOLOGIA I CO DALEJ? NIEKTÓRE FILOZOFICZNE KWESTIE KSZTAŁTUJĄCE BADANIA ZACHOWANIA ZWIERZĄT

STRESZCZENIE

Zachowania zwierząt i ich uwarunkowania przyczynowe są przedmiotem zainteresowania licznych nauk behawioralnych. Jedną z najważniejszych klasycznych nauk behawioralnych jest etologia, której przedmiotem jest zarówno opis i kwantyfikacja zachowań, jak i analiza szerokiego spektrum ich uwarunkowań przyczynowych. Etologia kładzie też nacisk na znaczenie porównawczych badań behawioralnych oraz badań prowadzonych w warunkach terenowych. W klasycznej etologii specyficzne wzorce zachowania były ujmowane jako elementy hierarchicznie zorganizowanych systemów ogniskujących się wokół określonych funkcji. Pojęcie instynktu było jednak dalekie od jednoznaczności i współcześnie nie jest już w naukach behawioralnych często stosowane. Wiemy też, że przepływ pomiędzy poziomami organizacji w układzie nerwowym i wszelkich układach ożywionych jest wielokierunkowy. Zakładanie, że procesy rozgrywające się na wyższych poziomach organizacji układów ożywionych można i należy w całości wyjaśniać odwołując się do procesów rozgrywających się na niższych poziomach organizacji staje się więc w znacznym stopniu nieuzasadnione. Redukcjonizm w naukach behawioralnych ma też inne oblicze: tzw. zasady oszczędności myślenia stosowane podczas wyjaśniania obserwowanych zjawisk (brzytwa Ockhama, kanon Lloyda Morgana). Odkąd w metodologii badań naukowych zaczęła obowiązywać zasada falsyfikowalności Karla Poppera, w badaniach behawioralnych odchodzi się jednak od redukjonistycznego wyjaśniania obserwowanych zjawisk i stosuje się podejście opierające się na doświadczalnym testowaniu kolejnych hipotez, proponujących różne alternatywne wyjaśnienia obserwowanych zjawisk, niekoniecznie najprostsze. Klasyczna etologia była tzw. obiektywistyczną nauką o zachowaniu się: jej zwolennicy nie negowali istnienia u zwierząt zjawisk subiektywnych, jednak odwoływanie się do nich nie było uznawane za wystarczające wyjaśnienie mechanizmów badanych zjawisk. Obecnie możemy jednak stawiać coraz śmielsze hipotezy dotyczące subiektywnych przeżyć zwierząt dzięki rozwojowi zaawansowanych technik neuroobrazowania, takich jak funkcjonalny rezonans magnetyczny (fMRI). Nauki behawioralne stale się rozwijają, a stosowane w nich metody ciągle się doskonalą. Można więc mieć nadzieję, że filozofia i nauki behawioralne jeszcze przez długi czas będą wspólnie wzbogacać naszą wiedzę o czynnikach kształtujących zachowanie zwierząt i człowieka.

Słowa kluczowe: etologia, nauki behawioralne, instynkt, przepływ informacji, redukcjonizm, zasada oszczędności myślenia, falsyfikowalność, procesy subiektywne.

1. ETOLOGIA I INNE NAUKI BEHAVIORALNE

Zachowania zwierząt i ich uwarunkowania przyczynowe są intensywnie badane już od wielu lat, ale wciąż jeszcze nie istnieje jedna w pełni zintegrowana nauka poświęcona tym zagadnieniom. Są one przedmiotem zainteresowania licznych nauk behawioralnych mających w dużej mierze charakter szkół rozwijających swoje własne podejścia badawcze (Chmurzyński 1973; 1985; 2000c; Thorpe 1979; Godzińska, Chmurzyński 1989; Dewsbury 1992; Godzińska 1997, 2012a).

Jedną z najważniejszych klasycznych nauk behawioralnych jest etologia (gr. *ethos* – obyczaj), powstała już kilkadziesiąt lat temu, w pierwszej połowie ubiegłego stulecia (Chmurzyński 1973; 1985; 2000c; Thorpe 1979; Godzińska i Chmurzyński 1989; Dewsbury 1992; Godzińska 1996; 1997; 2012a). W powstaniu etologii i uzyskaniu przez nią światowego uznania decydującą rolę odegrało dwóch wybitnych uczonych, Konrad Lorenz (1903–1989) i Nikolaas Tinbergen (1907–1988), którzy sformułowali klasyczną etologiczną teorię uwarunkowań przyczynowych zachowania i w uznaniu tych zasług wiele lat później (w 1973) zostali uhonorowani nagrodą Nobla (Thorpe 1979; Godzińska 1997; 2012a; Kaleta 2018). Bardzo ważną rolę w powstaniu etologii odegrał też William H. Thorpe (1902–1986), którego zasługą była przede wszystkim próba dokonania syntezy osiągnięć etologii i istniejącego stanu wiedzy o czynnikach kształtujących procesy uczenia się i powstawania nabytych modyfikacji zachowania (Thorpe 1956; 1979; Godzińska 1997; Kaleta 2018).

W Polsce ogromne zasługi dla rozwoju etologii położył przede wszystkim Jerzy Andrzej Chmurzyński (ur. 1929), świętujący obecnie jubileusz 90-lecia urodzin. Prawie cała jego działalność naukowa związana była z Instytutem Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN, w którym prowadził terenowe i laboratoryjne badania zachowań różnych owadów (Chmurzyński 1966; Kuźnicki 2008a). W r. 1966 z inicjatywy Chmurzyńskiego, wówczas młodego pracownika Zakładu Biologii, powstały w Instytucie Nenckiego kultowe Seminaria Etologiczne, kontynuowane po dziś dzień jako posiedzenia Polskiego Towarzystwa Etologicznego. W czasie ponad pięćdziesięciu lat, które upłynęły od chwili ich powstania, odbyły się już 364 takie seminaria. J. A. Chmurzyński był też jednym z członków-założycieli i pierwszym prezesem Polskiego Towarzystwa Etologicznego (1991–2002) (Godzińska et al. 2013). Wraz z Bogdanem Sadowskim był też współautorem podręcznika „Biologiczne mechanizmy zachowania”, na którym wychowały się już całe pokole-

nia studentów i miłośników nauk behawioralnych (Sadowski, Chmurzyński 1989).

W dorobku naukowym Chmurzyńskiego można też znaleźć szereg artykułów z pogranicza biologii i filozofii, w których autor poruszał, między innymi, kwestię dychotomii dobro-zło (Chmurzyński 2000a), prawda-falsz (Chmurzyński 2001) i piękno-brzydota (Chmurzyński 2002) oraz czasu w procesach biologicznych i w kulturze (Chmurzyński 2006). J. A. Chmurzyński był też jednym z pionierów poszukiwania biologicznych korzeni wrażliwości estetycznej (Chmurzyński 1987a, 1987b) oraz innych podobieństw i różnic pomiędzy człowiekiem i zwierzętami (Chmurzyński 2000b; 2007). Zajmował się też etycznymi aspektami prowadzenia badań behawioralnych (Chmurzyński 1995). Niektóre aspekty twórczości J. A. Chmurzyńskiego z pogranicza etologii i filozofii stały się niedawno przedmiotem doktoratu z filozofii zatytułowanego *Etologiczne aspekty kształtowania wartości w ujęciu Jerzego Chmurzyńskiego* (Perz 2016).

Powstanie etologii poprzedziła wieloletnia historia badań zachowań zwierząt i ich uwarunkowań przyczynowych prowadzonych przez przedstawicieli szerokiego spektrum wcześniej powstałych kierunków badawczych. Należały do nich przede wszystkim zoopsychologia, psychologia porównawcza, psychologia fizjologiczna i behawioryzm. Nie do przecenienia jest wpływ, jaki na rozwój nauk behawioralnych wywarli Edward Lee Thorndike (1874–1949), John Broadus Watson (1878–1958) i Burrhus Frederic Skinner (1904–1990). Ogromną rolę w rozwoju naszej wiedzy o mechanizmach zachowania odegrały też osiągnięcia szkół badawczych, które stworzyli dwaj wybitni uczeni stosujący podejście badawcze wywodzące się z fizjologii, a ściślej mówiąc neurofizjologii: Iwan Pietrowicz Pawłow (1849–1936) i Jerzy Konorski (1903–1973) (Chmurzyński 1973, 1984, 2000, Godzińska i Chmurzyński 1989, Godzińska 1996, 1997, 2012a).

Jerzy Konorski, jeden z najwybitniejszych neurofizjologów w skali światowej, zarówno przed II Wojną Światową, jak i po niej pracował przede wszystkim w Instytucie Biologii Doświadczalnej im. Marcelego Nenckiego, którego był w latach 1968–1973 dyrektorem i w którym stworzył niezwykle aktywną i kreatywną szkołę badawczą (Konorski 1968; 1977; Chmurzyński 1984; Kuźnicki 2008a; 2008b; 2008c; Żernicki 1994). Już we wcześniej młodości wraz ze Stefanem Millerem (1903–1942) stał się współodkrywcą odruchów warunkowych II typu (= odruchów instrumentalnych) (Konorski i Miller 1928). Był też autorem dwóch znanych książek, które wywarły znaczny wpływ na rozwój neurofizjologii i nauk behawioralnych: *Conditioned Reflexes and Neuron Organization*, (Konorski 1948) oraz *Integrative Activity of the Brain. An Interdisciplinary Approach*, którą wydano następnie w Polsce pod tytułem *Integracyjna działalność mózgu* (Konorski 1969).

Podczas stulecia istnienia Instytutu Biologii Doświadczalnej im. Marcelego Nenckiego (1918–2018) pracowało w nim też wielu innych wybitnych

przedstawicielei nauk behawioralnych, a w ich liczbie Jan Bohdan Dembowski (1889–1963), dyrektor Instytutu w latach 1947–1961 (Chmurzyński 1966; 1984; Kuźnicki 2002; 2008a; 2008b; 2008c).

Dembowski działał zarówno na polu nauk behawioralnych (zoopsychologii), jak i protistologii, czyli nauki o biologii pierwotniaków. Był też doskonałym popularyzatorem nauki upowszechniającym osiągnięcia obydwu uprawianych przez siebie dyscyplin naukowych zarówno w cieszących się ogromnym powodzeniem wykładach, jak i w cenionych książkach, takich jak *Historia naturalna jednego pierwotniaka* (Dembowski 1924), *Psychologia zwierząt* (Dembowski 1946) i *Psychologia małp* (Dembowski 1946). Do grona uczniów Dembowskiego należeli m. in. Jerzy A. Chmurzyński, dwójka znanych myrmekologów, Janina Dobrzańska (1919–2012) i Jan Wojciech Dobrzański (1922–2010) (Chmurzyński 1966; Godzińska, 2010b; 2012c), a także Leszek Kuźnicki (ur. 1928), znany przede wszystkim ze swoich osiągnięć w dziedzinie protistologii i biologii ewolucyjnej (Kuźnicki 2002; 2008a). Nie wszystkim jest jednak wiadomo, że w młodości Kuźnicki brał też udział w badaniach zachowania i ekologii owadów: larw chrzączki *Mollana angustata* (Grębecki et al. 1954a; 1954b; Kuźnicki 2002).

Spektrum nauk behawioralnych stale się poszerza i w chwili obecnej obejmuje również wiele kierunków badawczych, które powstały później niż klasyczna etologia. Należą do nich m. in. neuroetologia, socjobiologia, ekologia behawioralna, etologia poznawcza i kognitywistyka, a także różne behawioralne nauki biomedyczne takie jak etofarmakologia, endokrynologia behawioralna czy weterynaryjna medycyna behawioralna (Chmurzyński 2000; Godzińska i Chmurzyński 1989; Godzińska 1996; 1997). Na znaczeniu zyskują też stale stosowane nauki behawioralne, które stawiają sobie za cel rozwijanie wiedzy o zachowaniach zwierząt, zwłaszcza gospodarskich i towarzyszących, oraz umiejętności ich kształtowania w taki sposób, by wpływało to pozytywnie na dobrostan zwierząt oraz na relacje pomiędzy zwierzętami i ludźmi (Monaghan 1984; Kaleta 2003; Godzińska 2011). Tego typu stosowana nauka bywa też określana jako behawiorystyka zwierząt (Kokocińska i Kaleta 2015).

2. SPECYFIKA PODEJŚCIA BADAWCZEGO ETOLOGII

Etologia jako jedna z najważniejszych klasycznych nauk behawioralnych ma swoje cechy szczególne odróżniające jej podejście badawcze od podejścia innych nauk badających zbliżone zagadnienia. Przedmiotem etologii jest zarówno opis i kwantyfikacja zachowań, jak i analiza szerokiego spektrum ich czynników sprawczych (= uwarunkowań przyczynowych) (Chmurzyński 1973; 1985; 2000; Godzińska 1996; 1997; 2012a; Kaleta 2018).

Szczegółowa kwantyfikacja zachowań może być dokonywana na szereg alternatywnych sposobów (Martin i Bateson 2007; Godzińska 2012a). Martin

i Bateson (2007) wymieniają 4 podstawowe kryteria, które mogą być stosowane przy wyborze kategorii behawioralnych. Są nimi (1) struktura (= forma wzorców ruchowych), (2) relacje przestrzenne pomiędzy obserwowanym osobnikiem a innymi osobnikami lub innymi elementami jego środowiska, (3) skutki obserwowanych zachowań, w szczególności te, które się odnoszą do pełnionych przez nie funkcji, oraz (4) domniemany stan motywacyjny zwierzęcia lub/i jego przeżycia subiektywne. Czasami trudno jednak sprecyzować, które z tych kryteriów zostało zastosowane. Na przykład, określenie okrzyków wydawanych przez zaniepokojone zwierzę jako „okrzyki rozpacz” (ang. *distress calls*) odnosi się zarówno do wewnętrznego stanu zwierzęcia, jak i do funkcji tego zachowania (sygnalizowanie innym osobnikom cierpienia lub/i niepokoju, wzywanie pomocy).

Ważnym przedmiotem zainteresowania etologów jest też katalogowanie zachowania, czyli określanie, co wchodzi w skład repertuaru behawioralnego badanych osobników lub grup osobników oraz ustalanie, jaki jest repertuar behawioralny (etogram) badanego gatunku (Martin i Bateson 2007; Godzińska 2012a).

Etologia kładzie też duży nacisk na znaczenie badań porównawczych, do tego stopnia, że czasami bywa określana jako porównawcza zoologia behawioralna. Przedmiotem badań etologicznych były nie tylko zachowania przysłowiowego białego szczura, lecz również wielu innych gatunków zwierzęcych, i to zarówno kręgowców, jak i bezkręgowców. Badania takie wiązały się często z wyjściem z laboratorium i przeniesieniem badań w warunki terenowe (Chmurzyński 1973; Sadowski i Chmurzyński 1989; Godzińska 1996; 1997; 2012a). Wspaniałe rezultaty przyniosły m. in. długoletnie badania terenowe zachowań szympanсів w rezerwacie Gombe (Tanzania) zapoczątkowane przez Jane Goodall jeszcze w r. 1966 i kontynuowane po dzień dzisiejszy (Goodall 2000; Godzińska 2012b).

Badania etologiczne ujawniły też w szczególnie jaskrawy sposób, jak wielkie znaczenie w analizie zachowania zwierząt ma dostrzeżenie różnic indywidualnych. W Polsce pionierami i gorącymi adwokatami takiego podejścia byli między innymi znani myrmekolodzy z Instytutu Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN, Janina Dobrzańska i Jan Wojciech Dobrzański (Dobrzańska i Dobrzański 1966, 1986; p. też Godzińska 2010b i 2012c). Do dziś używana jest opracowana przez nich metoda indywidualnego znakowania mrówek przy użyciu niewielkich metalowych pierścieni. Dzięki odpowiedniemu rozmieszczaniu takich pierścieni na odnóżach mrówki i na jej petiolusie, czyli przewężeniu pomiędzy odwłokiem i tułowiem, można oznakować indywidualnie znaczną liczbę osobników (Dobrzański 1966, 1971, Godzińska 2010b).

Przedmiotem zainteresowania etologii jest nie tylko opis i kwantyfikacja zachowań, lecz również szerokie spektrum czynników sprawczych zachowań, zarówno tych, które oddziałują aktualnie, jak i tych, które oddziaływały

w toku ewolucji badanego gatunku (Chmurzyński, Godzińska 1996; 1997; 2012a; 2012b; Kaleta 2018). W rozwikływaniu skomplikowanych sieci uwarunkowań przyczynowych zachowań bardzo przydatne jest nadal ujęcie zaproponowane przez Nikolaasa Tinbergena w ślad za nieco wcześniejszym ujęciem Juliana Huxleya, określane jako tzw. „Cztery Pytania Dlaczego” (ang. „Four Whys”) (Tinbergen 1963; Godzińska 1997; 2012a; Kaleta 2018). Jak sama nazwa wskazuje, zgodnie z tym ujęciem wyróżnia się cztery kategorie uwarunkowań przyczynowych zachowań. Pierwsza z nich to bezpośrednie czynniki sprawcze, wywierające swój wpływ w krótkiej skali czasowej („tu i teraz”). Zalicza się do nich zarówno wpływy pochodzące z wnętrza organizmu, jak i bodźce napływające z jego środowiska zewnętrznego. Druga z nich to czynniki oddziałujące w toku ontogenezy osobnika. Należą do nich procesy składające się dojrzewanie behawioralne, plastyczność i elastyczność behawioralną (czyli odwracalną ekspresję/supresję określonych wzorców zachowań), a także procesy starzenia się. Obie te kategorie określa się często łącznie jako bliższe (proksymatywne) uwarunkowania przyczynowe zachowania. Trzecia kategoria czynników sprawczych zachowań to czynniki wpływające na ich funkcje i wartość przystosowawczą. Należy tu przy tym pamiętać, że określone zachowanie może pełnić wiele różnych funkcji, a określona funkcja może być wypełniana przez różne zachowania, bądź współdziałające ze sobą, bądź też działające w sposób alternatywny. Wreszcie, czwarta i ostatnia kategoria czynników sprawczych zachowań to czynniki, które wywierały na analizowane zachowania kształtujący wpływ w toku filogenezy (rozwoju ewolucyjnego) badanego gatunku. Co istotne, wpływ ten niekoniecznie musiał mieć związek z funkcją pełnioną przez analizowane zachowania, mogło tu raczej chodzić o zidentyfikowanie ich ewolucyjnego punktu wyjścia. Trzecią i czwartą kategorię czynników sprawczych zachowań określa się często łącznie jako dalsze (ultymatywne, ewolucyjne) uwarunkowania przyczynowe (Godzińska 2012a; 2012b; Kaleta 2018).

Takie wielotorowe podejście do kwestii uwarunkowań przyczynowych zachowań jest zdecydowanie pełniejsze i znacznie bardziej atrakcyjne pod względem poznawczym niż podejście niektórych innych nauk behawioralnych, które ogniskowały uwagę jedynie na wybranej, wąskiej podkategorii czynników sprawczych zachowań. W szczególności, w badaniach prowadzonych przez zwolenników behawioryzmu oraz przez przedstawicieli szkół badawczych wywodzących się z neurofizjologii specyficzne zachowania były ujmowane przede wszystkim jako reakcje/odpowiedzi na bodźce, zarówno zewnętrzne, jak i pochodzące z wnętrza organizmu, a więc jako wynik działania odruchów w szerokim tego słowa znaczeniu [zgodnie z szeroką definicją Jerzego Konorskiego (Konorski 1969, s. 14) „przez termin odruch oznaczamy proces nerwowy zapoczątkowany w narządach recepcyjnych, włóknach nerwowych aferentnych lub na jakimkolwiek piętrze aferentnej części układu nerwowego, zachodzący za pośrednictwem ośrodków nerwo-

wych i kończący się w efektorach (mięśnie prążkowane i gładkie; gruczoły) albo też na dowolnym wyższym piętrze eferentnej części osi nerwowej”].

W przeciwieństwie do tego, w klasycznej etologii specyficzne zachowania stanowiły przede wszystkim elementy większych, hierarchicznie zorganizowanych systemów ogniskujących się wokół określonych funkcji: instynktów (Thorpe 1956; 1979; Chmurzyński 1973; Godzińska 1997; 2010a; 2012a; Kokocińska, Kaleta 2015; Kaleta 2018).

Instynkt to pojęcie wciąż jeszcze często przywoływane, szczególnie wtedy, gdy mamy do czynienia z niezwykleymi umiejętnościami zwierząt niemającymi charakteru wyuczonego. Zapytujemy wtedy „Skąd zwierzę wie, jak należy się w takiej sytuacji zachować?” i sami sobie odpowiadamy: „Podpowiada mu to instynkt”. Termin „instynkt” przywoływany jest też często w odniesieniu do zachowań ludzi, zwłaszcza wtedy, gdy ktoś kieruje się intuicją („instynktownie wyczuł zagrożenie”) lub też jego zachowanie wymknęło się racjonalnej kontroli („pchnął go do tego instynkt”) (Godzińska 2010a).

Termin „instynkt” odegrał jednak ważną rolę w naukach behawioralnych, a zwłaszcza w klasycznej etologii. Propagowali go, między innymi, ojcowie-założyciele etologii, Konrad Lorenz i Nikolaas Tinbergen. Jednak ani wówczas, ani obecnie termin ten nie jest jednoznaczny i jego stosowanie bez wyjaśnienia, o co konkretnie tym razem chodzi, może być bardzo mylące (Godzińska 2010a; Kaleta 2018). Na przykład, według niektórych autorów termin „zachowania instynktowe” należy odnosić do zachowań znajdujących się wyłącznie lub prawie wyłącznie pod kontrolą czynników genetycznych i niepodlegających prawie zupełnie wpływowi czynników środowiskowych. Różni autorzy podawali różne kryteria umożliwiające identyfikację takich wzorców zachowań (Dembowski 1946; Dockery, Reiss 1999; Godzińska 2010a; Kokocińska, Kaleta 2015). W etologicznej teorii zachowania termin „instynkt” był jednak używany przede wszystkim w odniesieniu do innego pojęcia, odnoszącego się nie do samych wzorców zachowań, ale do ich hipotetycznego neurobiologicznego podłoża. Zgodnie z definicją Tinbergena (1976) instynkt to hierarchicznie zorganizowany mechanizm nerwowy, podatny na przyjęcie określonych bodźców wewnętrznych i zewnętrznych, które przygotowują i wyzwalaają jego działanie, a następnie nim kierują, w wyniku czego zwierzę odpowiada na specyficzne bodźce skoordynowanymi ruchami mającymi znaczenie przystosowawcze (p. też Sadowski, Chmurzyński 1989; Godzińska 1997; 2010a; 2012a; Kokocińska, Kaleta 2015; Kaleta 2018).

3. NAUKI BEHAVIORALNE A PRZEPIY W INFORMACJI W OBREBIE UKLADÓW OZYWIONYCH

Termin „instykt” jest nadal chętnie przywoływany w mowie potocznej, a także przez dziennikarzy i popularyzatorów nauki. We współczesnych naukach behawioralnych nie jest już jednak często stosowany, nie tylko z uwagi na swoją wieloznaczność, lecz również dlatego, że obecnie wiemy już, że organizacja układu nerwowego nie opiera się na przepływie informacji w obrębie struktur o charakterze hierarchicznym, z wyraźnym podziałem na piętra „wyższe” i „niższe”, ale na jej przepływie w obrębie sieci neuronalnych, w których informacja krąży we wszystkich kierunkach (Godzińska 2010a; 2012a).

Prowadzi to nas do kwestii przepływu informacji pomiędzy poziomami organizacji w obrębie układów ożywionych. Stwierdzenie, że nie jest on jednokierunkowy, lecz wielokierunkowy, jest już obecnie powszechnie uznanym faktem, udokumentowanym przez rosnącą liczbę danych (Godzińska 2006, 2012b). W szczególności, liczne badania ujawniły, że sygnały napływające ze społecznego poziomu organizacji mogą wywierać decydujący wpływ na niektóre procesy rozgrywające się na niższych poziomach, aż po poziom molekularny i nawet submolekularny, a w szczególności na ekspresję licznych genów (Lenoir 1979; Robinson et al. 1997; Godzińska 2006; Amdam 2011; Curley et al. 2011; Herb et al. 2012). W rezultacie fenotyp osobnika może ulegać głębokim zmianom, obejmującym nie tylko modyfikacje zachowań, ale także modyfikacje innych jego elementów. Przykładem takiej plastyczności fenotypowej, w której kluczową rolę odgrywają sygnały napływające ze społecznego poziomu organizacji może być zjawisko rewersji behawioralnej występujące u owadów społecznych (Robinson 1992; Godzińska 2006, Münch et al. 2008; Amdam 2011; Herb et al. 2012). Robotnice społecznych błonkówek (os, pszczół i mrówek) po wykluciu się z poczwarki zwykle angażują się wpierw w prace wykonywane wewnątrz gniazda, w tym zwłaszcza w opiekę nad potomstwem, a dopiero po jakimś czasie przechodzą do udziału w pracach wykonywanych na zewnątrz gniazda. Temu przejściu, określanemu jako przejście opiekunka-zbieraczka lub jako zmiana statusu behawioralnego robotnicy, towarzyszą modyfikacje licznych elementów fenotypu robotnicy mające swoje źródło w zmianach ekspresji tysięcy genów (Whitfield et al. 2003; Godzińska 2005). Proces ten może jednak ulegać odwróceniu, jeśli zbieraczki znajdują się w kontakcie z rozwijającym się potomstwem pod nieobecność młodszych robotnic pełniących funkcję opiekunek. U części zbieraczek zachodzi wtedy tzw. rewersja behawioralna, czyli odwrócenie rozwoju behawioralnego. Prawie wszystkie cechy fenotypu zbieraczki wracają wtedy ponownie do stanu charakterystycznego dla opiekunki potomstwa, a u robotnic pszczoły miodnej (*Apis mellifera*) dochodzi nawet do ponownego uaktywnienia się gruczołów produkujących wosk oraz pokarm dla rozwi-

jających się larw (Lenoir 1979; Robinson et al. 1992; 1997; Huang, Robinson 1996; Robinson 2002; Godzińska 2006). U podłoża tych wszystkich zmian obserwowanych podczas rewersji behawioralnej leżą zmiany w ekspresji licznych genów i powrót do wzorca metylacji DNA charakterystycznego dla opiekunek (Herb et al. 2012).

Badania rewersji behawioralnej owadów społecznych mają ogromne znaczenie nie tylko dla rozwoju nauk behawioralnych, ale również dla doświadczalnej gerontologii. Jak podkreślają liczni badacze, podczas rewersji behawioralnej dochodzi nie tylko do spowolnienia, nie tylko do zatrzymania, ale wręcz do odwrócenia procesów starzenia się (Münch et al. 2008, Amdam 2011). Co istotne, efekt ten można uzyskać bez uciekania się do manipulacji farmakologicznych, jedynie w wyniku manipulowania kontekstem społecznym badanych osobników (Lenoir 1979; Huang, Robinson 1996; Robinson et al. 1992; 1997; Godzińska 2006; Münch et al. 2008; Amdam 2011; Herb et al. 2012).

4. NAUKI BEHAVIORALNE I REDUKCJONIZM

Rosnąca liczba danych dokumentujących występowanie plastyczności fenotypowej rzuca istotne światło na to, czym w istocie jest fenotyp osobnika: staje się jasne, że jest on wciąż zmieniającym się procesem raczej niż sztywną, raz na zawsze ukształtowaną strukturą nieulegającą zmianom w odpowiedzi na sygnały napływające ze środowiska organizmu. Dane te ukazują więc też, jak niska jest obecnie zasadność pewnych form redukcjonizmu, a zwłaszcza przyjmowanego wciąż jeszcze czasem założenia, że procesy rozgrywane się na wyższych poziomach organizacji układów ożywionych można i należy w całości wyjaśniać odwołując się do procesów rozgrywających się na niższych poziomach organizacji (Godzińska 2006).

Należy pamiętać, że głosy krytyczne wobec niektórych form redukcjonizmu pojawiających się w badaniach mających za przedmiot zachowanie, jego funkcje i uwarunkowania przyczynowe pojawiały się już od dawna. W szczególności, znany szwajcarski psycholog, biolog i epistemolog Jean Piaget (1896–1980), znany przede wszystkim jako pionier psychologii rozwoju intelektualnego dziecka, był również autorem nieco prowokującej książki „Le comportement, moteur de l'évolution” (1976), w której dowodził, że zachowanie nie tylko podlega modyfikacjom w toku ewolucji, lecz samo jest jednym z najważniejszych czynników sprawczych kształtujących procesy ewolucyjne. W Polsce gorącym zwolennikiem tych idei Piageta był Czesław Nowiński (1907–1981), propagujący je podczas swoich seminariów w Instytucie Filozofii i Socjologii PAN.

Redukcjonizm w naukach behawioralnych ma też inne oblicze, mianowicie, oszczędność w wyjaśnianiu obserwowanych procesów i zjawisk. Słynna

zasada oszczędności myślenia, „brzytwa Ockhama”, została sformułowana już kilkaset lat temu przez żyjącego w XIII–XIV w. angielskiego zakonnika i filozofa Williama Ockhama. Zasada ta postuluje, by „nie mnożyć bytów bez konieczności”. Jeśli więc jakieś zjawisko lub proces można wyjaśnić na wiele sposobów, należy zawsze przyjmować wyjaśnienie najprostsze (Godzińska 1997, 2012a).

Pod koniec XIX stulecia brytyjski zoopsycholog Conwy Lloyd Morgan (1852–1936) sformułował na użytek nauk behawioralnych odmianę zasady oszczędności myślenia, określaną jako kanon Lloyd Morgana. Kanon ten głosi, że przypisywanie zwierzęciu wyżej rozwiniętych zdolności poznawczych i psychicznych jest niedopuszczalne, jeżeli jego zachowanie można w całości wyjaśnić odwołując się do mechanizmów prostszych (Lloyd Morgan 1894; p. też Thorpe 1979; Porter, Neuringer 1984; Godzińska 1997; 2012a; Chmurzyński 2000).

Kanon Lloyd Morgana był w swoim czasie słuszną reakcją na antropomorfizm, czyli przypisywanie zwierzętom cech i możliwości ludzkich. Jak jednak zauważył William H. Thorpe, jeden z twórców współczesnej etologii, dla nowoczesnego etologa mającego do czynienia z wyższymi zwierzętami i stawiającego czoła wciąż rosnącej liczbie dowodów na złożoność organizacji percepcji to właśnie przeciwieństwo kanonu Morgana często staje się najlepszą strategią (Thorpe 1979).

Odkąd w metodologii badań naukowych zaczęła obowiązywać zasada falsyfikowalności Karla Poppera (Popper 1934), dostarczanie wyjaśnień obserwowanych zjawisk zaczęło tracić na znaczeniu. Rosła natomiast rola formułowania falsyfikowalnych hipotez i działań zmierzających do ich doświadczalnej falsyfikacji, czyli doświadczalnego udowodnienia ich niesłuszności. Już od pewnego czasu w badaniach behawioralnych odchodzi się więc od arbitralnego, redukcjonistycznego wyjaśniania obserwowanych zjawisk i stosuje się bardziej nowoczesne podejście, opierające się na doświadczalnym testowaniu kolejnych hipotez, proponujących różne alternatywne wyjaśnienia obserwowanych zjawisk, niekoniecznie najprostsze. Innymi słowy, przyjmuje się, że każde z wyjaśnień obserwowanych zachowań, czy to proste, czy też skomplikowane, ma jedynie status hipotezy wymagającej dalszego doświadczalnego sprawdzania poprzez testowanie szczegółowych przewidywań sformułowanych na jej podstawie (Porter i Neuringer 1984; Godzińska 1996; 2012a; Chmurzyński 2000).

Porter i Neuringer (1984) podkreślili, że w naukach behawioralnych obok zasady jak największej prostoty zalecanej m. in. przez kanon Lloyd Morgana już od czasów Arystotelesa była również stosowana zasada podobieństwa, zgodnie z którą należy przyjmować, że zachowania zwierząt są w takim stopniu podobne do zachowań ludzi, w jakim stopniu pozwalają to stwierdzić istniejące dowody. W związku z tym testowanie serii hipotez mających na celu ustalenie, jak dalece zaawansowane są zdolności badanych zwierząt

może mieć za punkt wyjścia zarówno testowanie hipotez najprostszych (formułowanych zgodnie z zasadą prostoty), jak i tych, które zakładają istnienie zachowań o stopniu zaawansowania bliskim temu, który obserwuje się u człowieka (formułowanych w oparciu o zasadę podobieństwa). Nie należy więc obawiać się formułowania hipotez zakładających istnienie u zwierząt nawet bardzo zaawansowanych umiejętności i zachowań, zwłaszcza, że brak doniesień o istnieniu złożonych zachowań nie dowodzi, że dany gatunek zwierzęcy nie jest do takich zachowań zdolny. Hipotezy takie muszą oczywiście być następnie rygorystycznie testowane doświadczalnie. Stawianie takich właśnie hipotez może jednak znacznie przyspieszyć odkrywanie u zwierząt szczególnie zaawansowanych zachowań.

Doskonałym przykładem zastosowania metody badawczej opierającej się na testowaniu hipotez zakładających różny stopień zaawansowania procesów poznawczych leżących u podłoża analizowanego zachowania są klasyczne badania Carolyn Ristau (1991) nad aspektami poznawczymi tzw. demonstrowania złamanego skrzydła (ang. Broken Wing Display, w skrócie BWD), interesującej taktyki stosowanej przez niektóre ptaki w celu przyciągnięcia uwagi drapieżnika i odciągnięcia go od lęgu. C. Ristau badała to zachowanie u sieweczek z gatunków *Charadrius melodus* (sieweczka blada) i *Charadrius wilsonia* (sieweczka grubodzioba).

Szczegółowe obserwacje zachowania sieweczek pozwoliły C. Ristau na falsyfikację hipotez, że BWD jest jedynie prostym odruchem pojawiającym się w odpowiedzi na obecność drapieżnika, lub też sztywnym wzorcem działań, czyli niezmienną, stereotypową sekwencją elementarnych zachowań. W trakcie wykonywania BWD sieweczka nie odbiega bowiem w jakimkolwiek, przypadkowym kierunku, lecz w takim kierunku, by podążający za nią intruz oddalał się od jej gniazda i młodych. Co więcej, podczas wykonywania BWD ptak stale modyfikuje swoje zachowanie, by jak najefektywniej odprowadzać intruza od gniazda i lęgu: śledzi wzrokowo zachowanie się intruza i dostosowuje szybkość i kierunek swojej ucieczki do jego zachowania. Jeśli intruz przestaje za nią podążać, sieweczka zatrzymuje się, a następnie zbliża się do niego ponownie i znów wykonuje BWD, często w jeszcze bardziej intensywny sposób.

C. Ristau stwierdziła też, że sieweczki uczą się rozróżniać intruzów niepolujących na ich młode (na przykład pasące się bydło, konie lub kozy) od intruzów zainteresowanych lęgiem lub/i znalezieniem innej ofiary i wykonują BWD zazwyczaj jedynie w obecności zagrażających im drapieżników. Sieweczki krzykliwe (*Charadrius vociferus*) szybko uczą się, że krowy nie są zainteresowane odnalezieniem zwierzęcego pokarmu i nie reagują na BWD. Przestają więc w ich obecności wykonywać BWD, ostrzegają jednak krowy przed wdepnięciem w gniazdo wykonując inny wzorec zachowania: nagle tuż przed pyskiem krowy podrywają się do lotu, co daje efekt odstraszący (Ristau 1991).

Wszystkie te doświadczenia sugerują silnie, że zachowanie sieweczek jest wynikiem działania zaawansowanych procesów poznawczych. Sieweczki zachowują się w sposób intencjonalny, a motorem ich zachowań jest dążność do osiągnięcia określonego stanu docelowego, którym jest skuteczne uchronienie lęgu przed zniszczeniem.

5. NAUKI BEHAWIORALNE A PRZEŻYCIA SUBIEKTYWNE ZWIERZĄT

Badania z zakresu etologii poznawczej i kognitywistyki rzucają interesujące światło na procesy poznawcze zwierząt, przyczyniając się do odkrycia zjawisk o nieoczekiwanej złożoności. Czy jest to jednak jednoznaczne z wnioskaniem w świat przeżyć subiektywnych zwierzęcia?

W odróżnieniu od niektórych innych nauk behawioralnych, a zwłaszcza kierunków wywodzących się z psychologii, klasyczna etologia była tzw. obiektywistyczną nauką o zachowaniu się. Określenie „obiektywistyczna” oznacza, że w poszukiwaniu uwarunkowań przyczynowych zachowania etologia ograniczała się jedynie do czynników poddających się obiektywnej analizie, a więc z wyłączeniem zjawisk subiektywnych i procesów psychicznych. Zwolennicy podejścia badawczego etologii nie negowali istnienia u zwierząt zjawisk subiektywnych. Odwoływanie się do nich nie było jednak uznawane za wystarczające wyjaśnienie mechanizmów badanych zjawisk (Chmurzyński 1973; Godzińska 1997).

Nieco podobne stanowisko zajął Jerzy Konorski (1969), który na wstępnych stronach swojej słynnej książki „Integracyjna działalność mózgu” napisał, co następuje: „Poza tym należy pamiętać, że występowanie określonego przeżycia subiektywnego, podobnie jak występowanie określonego, obiektywnie stwierdzonego aktu behawioralnego, nie jest dla nas wyjaśnieniem, lecz, przeciwnie, zjawiskiem wymagającym wyjaśnienia w terminach procesów fizjologicznych. Innymi słowy, twierdzimy, że prawdziwa fizjologia mózgu powinna umieć tłumaczyć doznania psychiczne osobnika w ten sam sposób, w jak tłumaczy jego reakcje zewnętrzne” (Konorski 1969, s. 8).

Jerzy Konorski sformułował też interesującą zasadę, która, jego zdaniem, mogła być pomocna w próbach uzyskania dostępu do świata doznań subiektywnych zwierząt przy użyciu metod naukowych: „Jeśli u człowieka psychiczne doznanie percepcji jakiegoś wzorca bodźcowego przejawia się w określonym akcie behawioralnym lub w określonych potencjałach bioelektrycznych mózgu i jeżeli u danego zwierzęcia (np. u małpy lub kota) wzorzec ten wywołuje dokładnie te same reakcje, mamy wówczas prawo twierdzić, że zwierzę to doznaje percepcji danego przedmiotu w ten sam mniej więcej sposób, co my. Podobnie, jeśli pies powraca do miejsca karmienia, skąd został siłą odciągnięty, tak, jak my powracamy do niedokończonego posiłku, od

którego oderwała nas rozmowa telefoniczna, możemy przyjąć, że zwierzę to posiada wyobrażenie niedokończonej porcji jedzenia, podobnie jak my je posiadamy. Zaprzeczenie takiemu twierdzeniu równałoby się przeprowadzeniu ostrej granicy między działalnością mózgu człowieka z działalnością mózgu wyższych kręgowców, co z biologicznego punktu widzenia byłoby nie do przyjęcia” (Konorski 1969, s. 9).

Obecnie możemy stawiać coraz śmielsze hipotezy dotyczące subiektywnych przeżyć zwierząt dzięki rozwojowi zaawansowanych technik neuroobrazowania, takich jak funkcjonalny rezonans magnetyczny (fMRI). Jednym z ciekawszych wyników uzyskanych dzięki zastosowaniu tej techniki było stwierdzenie, że u karmiących samic szczura stymulacja dostarczana przez ssące oseski pobudza aktywność układu nagrody w mózgu silniej niż kokaina. Okazało się też, że kokaina pobudza aktywność układu nagrody w mózgu jedynie u dziewiczych samic szczura: u karmiących matek powoduje nawet supresję aktywności układu nagrody (Ferris et al. 2005).

Bardzo ciekawe wyniki uzyskano również w doświadczeniu, w którym zastosowano funkcjonalny rezonans magnetyczny do badania procesów rozgrywających się w mózgu samców niewielkiej małpy szerokonosej uistiti białouchej (*Callithrix jacchus*) w odpowiedzi na bodźce chemiczne pochodzące od receptywnych samic. Jak ujawniły te badania, percepcja sygnałów chemicznych pochodzących od owulującej samicy uaktywnia w mózgu samca uistiti nie tylko ośrodki odpowiedzialne za pobudzenie seksualne, takie, jak przyśrodkowa okolica przedwzrokowa (MPOA), lecz również wiele innych rejonów mózgu, a w szczególności obszary odpowiedzialne za procesy podejmowania decyzji, pamięć, emocje, zjawiska nagrody oraz złożone procesy poznawcze. Zachowanie samca z tego monogamicznego gatunku podczas kontaktu z receptywną samicą nie stanowi więc jedynie prostej odpowiedzi sterowanej wyłącznie przez popęd płciowy. Wręcz przeciwnie, sytuacja taka indukuje w jego mózgu zaawansowane, złożone procesy nerwowe. W oparciu o dane uzyskane w tym doświadczeniu można postawić hipotezę, że samiec stara się ustalić źródło tego sygnału i być może nawet rozważa konsekwencje zaangażowania się w zachowania seksualne z określoną samicą. Uistiti żyją w grupach rodzinnych, w których związki samców i samic są długotrwałe, a ojciec odgrywa ważną rolę w opiece nad potomstwem. Dla samca nie jest więc obojętne, czy pobudzenie seksualne wystąpiło u niego w odpowiedzi na sygnały pochodzące od stałej partnerki, czy też od obcej samicy, gdyż w zależności od tego stosunek seksualny przyczyni się bądź do wzmocnienia, bądź też do osłabienia więzi ze stałą partnerką (Snowdon et al. 2006).

6. PERSPEKTYWY ROZWOJU ETOLOGII I INNYCH NAUK BEHAWIORALNYCH

Jak widać, nauki behawioralne stale się rozwijają, a stosowane w nich metody ciągle się doskonalą. Obecnie wizja obserwatora wyposażonego w notes i ołówek odchodzi już w niepamięć. Zachowania zwierząt są często filmowane, a uzyskane w ten sposób nagrania behawioralne są następnie precyzyjnie analizowane za pomocą profesjonalnych programów, takich jak „The Observer” (Noldus Information Technology) (Godzińska 2006; 2012a), Wciąż szerzej są też stosowane zautomatyzowane metody śledzenia zachowania zwierząt, takie jak klatka Intellicage (Galsworthy et al. 2005; Knapska et al. 2006) czy też system EcoHab (Puścian et al. 2016), które umożliwiają prowadzenie zaawansowanych badań behawioralnych bezpośrednio w klatkach zamieszkiwanych przez badane zwierzęta.

Szczególnie interesujące wyniki uzyskuje się też obecnie dzięki technikom umożliwiającym prześledzenie roli pojedynczych genów w mediacji zachowań i ich neurobiologicznego podłoża. Należy tu wymienić przede wszystkim badania z użyciem tzw. mutantów nokautowych, czyli osobników, u których unieczynniono określony gen, a także doświadczenia, w których można przenieść określony gen do wybranej struktury organizmu osobnika należącego do tego samego lub do innego gatunku dzięki specjalnym nośnikom wirusowym. Dzięki takim zabiegom, można, na przykład, podwyższyć gęstość receptorów określonego neuroprzekaźnika w wybranym ośrodku mózgu i indukować w ten sposób głębokie modyfikacje zachowania (Duniec 2004; Konopka 2004; Lim et al. 2004; Godzińska 2006; 2012b).

Ważną innowacyjną techniką stosowaną wciąż szerzej w badaniach behawioralnych jest też optogenetyka. W badaniach z użyciem tej metody za pomocą nośników wirusowych wprowadza się do neuronów egzogenne kanały jonowe (białka opsyny), które ulegają wbudowaniu w błonę neuronu i reagują otwarciem na bodziec świetlny. Dzięki temu można następnie za pomocą bodźców świetlnych uzyskiwać aktywację bądź inhibicję specyficznych komórek nerwowych. Pozwala to na kontrolowanie aktywności zdefiniowanych populacji komórek nerwowych u swobodnie poruszających się zwierząt, także w trakcie wykonywania złożonych zachowań. To z kolei umożliwi nam precyzyjne uwidacznianie związków pomiędzy określonymi zachowaniami i aktywnością specyficznych układów neuronalnych (Gralec et al. 2014).

Badania behawioralne z użyciem nowych technik badawczych rzucają też nowe światło na znaczenie badań porównawczych. Obecnie rosnąca liczba danych dokumentuje, że nie tylko same zachowania, ale również neurochemiczne, molekularne i genetyczne mechanizmy leżące u ich podłoża mogą wykazywać zasadnicze różnice pomiędzy różnymi grupami zwierząt, czasem nawet bardzo blisko spokrewnionymi. Bardzo ciekawe wyniki przyniosły, na

przykład, porównawcze badania zależności ekspresji ortologów genu *foraging* od statusu robotnicy (opiekunka versus zbieraczka) u robotnic pszczoły miodnej (*Apis mellifera*), mrówki żniwiarki *Pogonomyrmex barbatus* oraz trzmiela ziemnego (*Bombus terrestris*). Jak się okazało, w przypadku robotnic pszczoły miodnej ekspresja genu *Amfor* w mózgu wykazuje wzrost, gdy opiekunka przechodzi od prac wewnątrz gniazda do aktywności na zewnątrz gniazda i staje się zbieraczką (Thamm i Scheiner 2014). W przypadku robotnic *Pogonomyrmex barbatus* wydawało się natomiast na początku, że jest dokładnie odwrotnie (Ingram et al. 2005). Późniejsze badania ujawniały jednak, że wynik porównania ekspresji tego genu w mózgach opiekunek i zbieraczek tego gatunku zależy od pory dnia. Jeśli porównanie dotyczy opiekunek i zbieraczek badanych w południe, kiedy ma miejsce szczyt aktywności zbieraczek, ekspresja genu *Pofor* ma wyższy poziom u zbieraczek (Ingram et al. 2011). Z kolei u robotnic trzmiela ziemnego (*Bombus terrestris*) ekspresja genu *Btfor* była istotnie wyższa u dużych zbieraczek w porównaniu z małymi opiekunkami potomstwa, ale zarówno u zbieraczek, jak i u opiekunek malała wraz z wiekiem robotnicy (Tobback et al. 2011).

Jak więc widać, badania porównawcze mają kluczowe znaczenie w formułowaniu ogólnych prawidłowości rządzących różnymi przejawami zachowania zwierząt. Kolejne powtórzenie doświadczenia z użyciem innego gatunku zwierzęcego lub/i przeprowadzone w innych warunkach może takie prawidłowości natychmiast sfalsyfikować i zmusić nas do ich przeformułowania. Nie powinno się więc czynić nikomu zarzutu z powtarzania wcześniejszych badań z tylko niewielką odmianą stosowanych metod, gdyż jest to kluczowy element procesu poznania naukowego (Godzińska 1996). Porównania zachowania różnych zwierząt, a także porównania zachowań zwierząt i człowieka muszą być jednak dokonywane z ogromną ostrożnością, zwłaszcza, gdy chodzi o gatunki odległe pod względem ewolucyjnym, na przykład, gdy porównuje się ludzi i owady społeczne (Godzińska 2016).

Należy też pamiętać, że ogólne pojęcia teoretyczne wprowadzone przez etologię zostały sformułowane w wyniku porównawczych badań nad wieloma gatunkami zwierząt należących do bardzo różnorodnych grup systematycznych, i to zarówno kręgowców, jak i bezkręgowców (Tinbergen 1976; Sadowski, Chmurzyński 1989; Godzińska 1996; 2012a; 2012b). Także i dzięki temu etologia przyczyniła się w bardzo istotnym stopniu do pogłębienia naszej wiedzy o zachowaniach zwierząt i o ich uwarunkowaniach przyczynowych.

Bardzo interesującym nurtem są też porównawcze badania systemów komunikacji różnych gatunków zwierząt, a także zwierząt i ludzi. Badania te ujawniły, między innymi, nieoczekiwane zdolności wielu zwierząt do przekazywania innym osobnikom bardzo szczegółowych informacji. Jak się, na przykład, okazało, nieświszczuki (*Cynomys*), amerykańskie gryzonie z rodziny wiewiórkowatych tworzące często ogromne kolonie (największa

dotychczas opisana kolonia tych zwierząt obejmowała obszar 65 tys. km² i mieszkało w niej około 400 mln osobników; Bailey 1905), umięją przekazać innym osobnikom nie tylko to, że zbliża się intruz, ale także to, kim on jest i jak wygląda. Jeśli jest to człowiek, nieświszczuk może nawet w swoim wokalnym sygnale alarmowym sprecyzować, jaki jest ogólny kształt jego ciała i w jakim kolorze jest jego odzież (Slobodchikoff 2002, Slobodchikoff et al. 1991; 2009a; 2009b). Badania takie rzucają ważne światło również na pochodzenie i ewolucję języka ludzkiego.

Także badania innych gatunków zwierząt ujawniły interesujące fakty dotyczące relacji człowiek-zwierzę. Okazało się, między innymi, że żyjące w Kenii słonie afrykańskie są w stanie odróżnić zagrażających im Masajów od nieszkodliwych rolników z plemienia Kamba po kolorze i zapachu odzieży (Bates et al. 2007), a indywidualne ludzkie twarze mogą rozpoznawać nie tylko gołębie (Soto i Wasserman 2011; Stephan et al. 2012), lecz nawet robotnice pszczoły miodnej (Dyer et al. 2005).

Jaką rolę będzie więc etologia odgrywać w przyszłości? Już w roku 1975 twórca socjobiologii Edward O. Wilson przewidywał, że etologia będzie stopniowo tracić na znaczeniu na rzecz, z jednej strony, integracyjnej neurofizjologii,

z drugiej strony zaś socjobiologii i ekologii behawioralnej i w roku 2000 miałyby stać się zanikającą dyscypliną naukową (Wilson 1975).

Czy proroctwo to sprawdziło się? Niewątpliwie badania neurobiologicznych korelatów procesów behawioralnych i ekologia behawioralna przeżywają obecnie rozkwit, zaś termin „etologia” stopniowo wychodzi z mody. Nawet słynne Międzynarodowe Konferencje Etologiczne, organizowane w dwuletnich odstępach począwszy od r. 1952, już od jakiegoś czasu zmodyfikowały swoją nazwę i odbywają się obecnie pod szyldem cyklu „Behaviour” (na przykład konferencja Behaviour 2019, która odbędzie się w tym roku w Chicago).

Niemniej jednak, etologia i etologiczne podejście do badań zachowania zwierząt mają wciąż jeszcze wielu gorących zwolenników. W Polsce od roku 1991 prężnie działa Polskie Towarzystwo Etologiczne (PTEtol.), które stale rośnie w siłę i liczy już sobie obecnie ponad 200 członków (Godzińska et al. 2013). Wszystko wskazuje więc na to, że etologia będzie się nadal rozwijać, oczywiście o ile nie zastygnie w sztywną doktrynę i będzie stale wzbogacać zarówno swoją teorię zachowania (być może włączając także w jej orbitę próby analizy przeżyć subiektywnych zwierząt), jak i podejście badawcze i repertuar stosowanych metod. Miejmy jednak nadzieję, że filozofia jeszcze przez długi czas będzie mogła znaleźć w etologii i innych naukach behawioralnych wdzięczne partnerki do rozważań nad czynnikami kształtującymi zachowanie zwierząt i człowieka oraz nad dualizmem przeciwstawiającym sobie przeżycia subiektywne i procesy poddające się obiektywnej analizie z użyciem metod naukowych.

BIBLIOGRAFIA

- G. V. Amdam, *Social Context, Stress, and Plasticity of Aging*, *Aging Cell*, 2011, 10, 18–27.
- V. Bailey, *Biological Survey of Texas, North American Fauna 25*, Government Printing Office, Washington, 1905.
- L. A. Bates, K. N. Sayialel, N. W. Njiraini, C. J. Moss, J. H. Poole, R. W. Byrne, *Elephants Classify Human Ethnic Groups by Odor and Garment Color*, *Current Biology*, 2007, 17, s. 1938–1942.
- J. A. Chmurzyński, *Research on Animal Behavior at the Nencki Institute of Experimental Biology*, *Acta Biologicae Experimentalis* (Warsaw), 1966, 26, s. 79–94.
- _____, *Etologia a zoopsychologia*, w: Powstawanie nowych dyscyplin naukowych, E. Geblewicz (red.), Ossolineum, Wrocław–Gdańsk 1973, s.17–67.
- _____, *Wspomnienie o profesorach Janie Dembowski i Jerzym Konorskim*, *Kosmos*, 1984, 33, s. 481–486.
- _____, *Miejsce etologii w naukach przyrodniczych*, *Biologia w Szkole*, 1985, 38, s. 4–15.
- _____, *Ethologist's Considerations on Biological Roots of Aesthetic Phenomena*, w: International Symposium „Biological Evolution”, V. Pesce Delifino (red.), Bari, Italy, April 9–14, 1985, Bari 1987a, s. 227–243.
- _____, *Specificity of Man in View of His Aesthetic 'Sense'*, w: Behaviour as One of the Main Factors of Evolution, V. Lenovičová, V.J.A. Novák (red.), Czechoslovak Academy of Sciences, Praha 1987b, s. 249–267.
- _____, *Etyczne zasady pracy w naukach behawioralnych*, *Nauka*, 1995, 1, s. 166–174.
- _____, *Dobro i zło w kategoriach wartości biologicznych*, w: Materiały z konferencji „Tradycyjne i współczesne systemy wartości. Przeciwnieństwo pierwsze: Dobro i Zło” (10–12.12.1999 r.), Staszów, The Peculiarity of Man, A. Wierciński (red.), 2000a, 5, s. 259–271.
- _____, *Obraz człowieka – 'być sobą' z perspektywy zwierzęcia i człowieka*, w: Filozoficzne i Naukowo-Przyrodnicze Elementy Obrazu Świata, t. 2, A. Latawiec, K. Kłoskowski, G. Bugajak (red.), Warszawa 2000b, s. 62–77.
- _____, *Biologiczne nauki behawioralne na przełomie wieków*, *Kosmos*, 2000c, 49, s. 363–374.
- _____, *Prawda i fałsz z perspektywy biologicznej*, w: Materiały z konferencji „Tradycyjne i współczesne systemy wartości, Przeciwnieństwo drugie: Prawda i Fałsz” (8–10.12.2000), Staszów, The Peculiarity of Man, A. Wierciński (red.), 2001, 6, s. 387–420.
- _____, *Piękno i brzydota z perspektywy etologicznej*, w: Materiały z konferencji „Tradycyjne i współczesne systemy wartości. Przeciwnieństwo trzecie: „Piękno i Brzydota” (7–9.12.2001), Staszów, The Peculiarity of Man, A. Wierciński (red.), 2002, 7, s. 494–537.
- J. A. Chmurzyński, *Life in Time and Time in Life. From Biological Time to Time in Culture*, *Archaeologia Polona*, 2006, 44, s. 95–120.
- _____, *Etopsychniczne granice między zwierzętami a człowiekiem*, w: Kontrowersje wokół początków człowieka, G. Bugajak, J. Tomczyk (red.), Księgarnia Św. Jacka, Katowice, 2007, s. 2–42.
- J. P. Curley, C. L. Jensen, R. Mashoodh, F. A. Champagne, *Social Influences on Neurobiology and Behavior: Epigenetic Effects during Development*, *Psychoneuroendocrinology*, 2011, 36, s. 352–371.
- J. B. Dembowski, *Historja naturalna jednego pierwotniaka jako wstęp do biologii ogólnej*, Instytut Wydawniczy „Biblioteka Polska”, Warszawa 1924.
- _____, *Psychologia zwierząt*, Czytelnik, Warszawa 1946.
- _____, *Psychologia małp*, Książka i Wiedza, Warszawa 1951.
- D. A. Dewsbury, *On the problems studied in ethology, comparative psychology, and animal behavior*, *Ethology*, 1992, 92, s. 89–107.
- J. Dobrzańska, J. Dobrzański, *Zmienność indywidualna w zachowaniu się mrówek*, *Przegląd Psychologiczny*, 1966, 11, 130–140.
- _____, *Spółczesność mrówcze a rozwój indywidualności robotnic*, *Kosmos*, 1986, 4, 577–589.
- J. Dobrzański, *Contribution to the ethology of *Leptothorax acervorum* (Hymenoptera: Formicidae)*, *Acta Biologicae Experimentalis* (Warszawa) 1966, 26, s.71–78.
- _____, *Manipulatory learning in ants*, *Acta Neurobiologicae Experimentalis*, 1971, 31, s.111–140.

- M. Dockery, M. Reiss, *Behaviour*, Cambridge University Press, Cambridge 1999.
- K. Duniec, *Wirusowe nośniki genów w neurobiologii*, Materiały Konferencji „Nowe metody w neurobiologii”, 15 grudnia 2004, Warszawa, 2004, s. 13–17.
- A. G. Dyer, C. Neumeyer, L. Chittka, *Honeybee (Apis mellifera) vision can discriminate between and recognise images of human faces*, *Journal of Experimental Biology*, 2005, 208, s. 4709–4714.
- C. F. Ferris, P. Kulkarni, J. M. Sullivan Jr, J. A. Harder, T. L. Messenger, M. Febo, *Pup suckling is more rewarding than cocaine: evidence from functional magnetic resonance imaging and three-dimensional computational analysis*, *Journal of Neuroscience*, 2005, 25, s. 149–156.
- M. J. Galsworthy, I. Amrein, P. A. Kuptsov, I. I. Poletaeva, P. Zinn, A. Rau, A. Vyssotski, H. P. Lipp, *A Comparison of Wild-caught wood mice and bank voles in the Intellicage: assessing exploration, daily activity patterns and place learning paradigms*, *Behavioural Brain Research*, 2005, 157, s. 211–217.
- E. J. Godzińska, *Etologia i mechanizmy zachowania*, Kosmos, 1996, 45, s. 253–262.
- _____, *Etologiczna analiza zachowania się i jego uwarunkowań przyczynowych*, Kosmos, 1997, 46, s. 181–192.
- _____, *Definicja i cele poznawcze neurosocjologii*, Kosmos, 2006, 55, s. 137–148.
- _____, *Zachowania instynktowe – psy, koty i inne zwierzęta*, w: Sympozjum „Mechanizmy zachowań zwierząt oraz możliwości ich modelowania”, Wrocław, 22 października 2010 r., Wyd. Leviko, Wrocław, 2010a, s. 5–10.
- _____, *Obituary. Jan Wojciech Dobrzański (1922–2010)*, *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 2010b, 70, s. I–IV.
- _____, *Podstawowe mechanizmy regulujące zachowanie się zwierząt domowych*, w: Sympozjum „Mechanizmy zachowań zwierząt oraz możliwości ich modelowania”, Wrocław, 18 listopada 2011 r., Wyd. Leviko, Wrocław, 2011, s. 9–13.
- _____, *Opis zachowania i jego bezpośrednie uwarunkowania przyczynowe*, w: J. Duszyński, E. J. Godzińska, K. Grykiel, B. Jackowiak, K. A. Kaszycka, M. Ryszkiewicz, *Biologia. Liceum Ogólnokształcące. Zakres rozszerzony. Wydanie II, zmienione*, Wydawnictwo Szkolne PWN, Warszawa 2012a, s. 240–255.
- _____, *Ontogeneza i ewolucja zachowania na poziomie osobniczym i społecznym*, w: J. Duszyński, E. J. Godzińska, K. Grykiel, B. Jackowiak, K. A. Kaszycka, M. Ryszkiewicz, *Biologia. Liceum Ogólnokształcące. Zakres rozszerzony. Wydanie II, zmienione*, Wydawnictwo Szkolne PWN, Warszawa 2012b, s. 256–274.
- _____, *Obituary – Janina Dobrzańska*, *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 2012c, 72, s. I–IV.
- _____, *Human and Ant Social Behavior Should Be Compared in a Very Careful Way to Draw Valid Parallels*, *Behavioral and Brain Sciences*, 2016, 39.
- E. J. Godzińska, J. A. Chmurzyński, *Perspektywy rozwoju etologii owadów i pajęczaków w Polsce na tle osiągnięć minionego czterdziestolecia*, *Wiadomości Entomologiczne*, 1989, 8, s. 113–129.
- E. J. Godzińska, B. Symonowicz, J. Korczyńska, *Polskie Towarzystwo Etologiczne jako platforma jednocząca osoby zainteresowane zachowaniem zwierząt i naukami behawioralnymi*, w: *Towarzystwa naukowe w Polsce: dziedzictwo, kultura, nauka, trwanie*. Tom 1, Z. Kruszewski (red.), PAN Warszawska Drukarnia Naukowa, Warszawa 2013, s. 99–111.
- J. Goodall, *40 years at Gombe*, Stewart, Tabori, and Chang, New York 2000.
- K. Gralec, N. Kuś, W. Solecki, *Metody optogenetyczne w służbie neuronauki i medycyny*, *Ból*, 2014, 15, s. 36–45.
- A. Grębecki, W. Kinastowski, L. Kuźnicki, *Uwagi o ekologii larwy *Molanna angustata* Curtis w związku z jej rozmieszczeniem w jeziorach*, *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 1954a, 2 (XV), s. 191–235.
- _____, *Doniesienie z badań nad ekologią larwy chrzączki *Molanna angustata* Curt.*, *Ekologia Polska*, 1954b, 2, s. 139–145.
- B. R. Herb, F. Wolschin, K. Hansen, M. J. Aryee, B. Langmead, R. Irizarry, G. V. Amdam, A. P. Feinberg, *Reversible Switching between Epigenetic States in Honeybee Behavioral Subcastes*, *Nature Neuroscience*, 2012, 15, s. 1371–1373.
- Z.-Y. Huang, G. E. Robinson, *Regulation of Honey Bee Division of Labor by Colonyage Demography*, *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1996, 39, s. 147–158.

- K. K. Ingram, P. Oefner, D. M. Gordon, *Task-specific Expression of the Foraging Gene in Harvester Ants*, *Molecular Ecology*, 2005, 14, s. 13–18.
- K. K. Ingram, L. Kleeman, S. Peteru, *Differential Regulation of the Foraging Gene Associated with Task Behaviors in Harvester Ants*, *BMC Ecology*, 2011, 11, poz. 19.
- T. Kaleta, *Zachowanie się zwierząt – zarys problematyki*, SGGW, Warszawa 2003.
- _____, *Etologia klasyczna i jej filozoficzne oraz psychologiczne źródła*, *Życie Weterynaryjne*, 2018, 93, s. 532–536.
- E. Knapska, G. Walasek, E. Nikolaev, F. Neuhäusser-Wespy, H. P. Lipp, L. Kaczmarek, T. Werka, *Differential Involvement of the Central Amygdala in Appetitive Versus Aversive Learning*, *Learning & Memory*, 2006, 13, s. 192–200.
- A. Kokocińska, T. Kaleta, *Behawioryzm i behavior – myśl filozoficzna i badania przyrodnicze*, *Kosmos*, 2015, 64, 221–227.
- W. Konopka, *Zwierzęta transgeniczne w neurobiologii*, Materiały Konferencji „Nowe metody w neurobiologii”, 15 grudnia 2004, Warszawa, 2004, s. 21–26.
- J. Konorski, S. Miller, *Sur une forme particulière des réflexes conditionnels*. *Comptes rendus des séances de la Société de biologie et de ses filiales*, 1928, 99, s. 1155–1157.
- J. Konorski, *Conditioned Reflexes and Neuron Organization*, Cambridge University Press, Cambridge 1948.
- _____, *A Review of the Brain Research Carried out in the Department of Neurophysiology of the Nencki Institute of Experimental Biology*, *Acta Biologiae Experimentalis*, 1968, 28, s. 257–289.
- _____, *Integracyjna działalność mózgu*, PWN, Warszawa 1969.
- _____, *Autobiografia*, *Kwartalnik Historii Nauki i Techniki*, 1977, 22, s. 215–250.
- L. Kuźnicki, *Autobiografia. W kręgu nauki*, PWN, Warszawa 2002.
- _____, *Instytut Biologii Doświadczalnej im. Marcelego Nenckiego: historia i terażniejszość. Tom I. 1917–2007*, Instytut Biologii Doświadczalnej im. Marcelego Nenckiego PAN, Warszawa 2008a.
- _____, *Instytut Biologii Doświadczalnej im. Marcelego Nenckiego: historia i terażniejszość. Tom II. Źródła, materiały, opracowania*, Instytut Biologii Doświadczalnej im. Marcelego Nenckiego PAN, Warszawa 2008b.
- _____, *Instytut Biologii Doświadczalnej im. Marcelego Nenckiego: historia i terażniejszość. Tom III. Wspomnienia i refleksje*, Instytut Biologii Doświadczalnej im. Marcelego Nenckiego PAN, Warszawa 2008c.
- A. Lenoir, *Le comportement alimentaire et la division du travail chez la fourmi Lasius Niger*, *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1979, 113, s. 79–314.
- M. M. Lim, Z. Wang, D. E. Olazábal, X. Ren, E. F. Terwilliger, L. J. Young, *Enhanced Partner Preference in a Promiscuous Species by Manipulating the Expression of a Single Gene*, *Nature*, 2004, 429, s. 754–757.
- P. Martin, P. Bateson, *Measuring Behaviour. An Introductory Guide*, Trzecie wydanie, Cambridge University Press, Cambridge 2007.
- P. Monaghan, *Applied Ethology*, *Animal Behaviour*, 1984, 32, s. 908–915.
- C. Lloyd Morgan, *An Introduction to Comparative Psychology*, W. Scott, London 1894.
- D. Münch, G. V. Amdam, F. Wolschin, *Ageing in a Eusocial Insect: Molecular and Physiological Characteristics of Life Span Plasticity in the Honey Bee*, *Functional Ecology*, 2008, s. 407–421.
- T. Perz, *Etologiczne aspekty kształtowania wartości w ujęciu Jerzego Chmurzyńskiego*. Praca doktorska, Uniwersytet Szczeciński, Wydział Humanistyczny, Instytut Filozofii, Szczecin 2016.
- J. Piaget, *Le comportement: moteur de l'évolution*. Gallimard, Paris 1976.
- D. Porter, A. Neuringer, *Music Discrimination by Pigeons*, *Journal of Experimental Psychology*, 1984, 10, s. 138–148.
- A. Puścian, S. Łęski, G. Kasprowicz, M. Winiarski, J. Borowska, T. Nikolaev, P. M. Boguszewski, H.-P. Lipp, E. Knapska, *Eco-HAB as a Fully Automated and Ecologically Relevant Assessment of Social Impairments in Mouse Models of Autism*, *eLife*, 2016, 5.
- C. A. Ristau, *Aspects of the Cognitive Ethology of an Injury-feigning Bird, the Piping Plover*, w: *Cognitive Ethology. The Minds of Other Animals. Essays in Honor of Donald R. Griffin*, Lawrence Erlbaum Associates, C. A. Ristau (red.), Hillsdale, New Jersey, 1991, s. 91–126.

- G. E. Robinson, *Regulation of Division of Labor in Insect Societies*, Annual Review of Entomology, 1992, 37, s. 637–665.
- G. E. Robinson, S. E. Fahrbach, M. L. Winston, *Insect Societies and the Molecular Biology of Social Behavior*, BioEssays, 1997, 19, s. 1099–1108.
- G. E. Robinson, C. M. Grozinger, W. Whitfield, R. E. Page Jr., C. Strambi, A. Strambi, *Colony Integration in Honey Bees: Mechanisms of Behavioral Reversion*, Ethology, 1992, 90, s. 336–348.
- B. Sadowski, J. A. Chmurzyński, *Biologiczne mechanizmy zachowania*, PWN, Warszawa 1989.
- C. N. Slobodchikoff, *Cognition and Communication in Prairie Dogs*, w: *The Cognitive Animal*, M. Beckoff, C. Allen, G. M. Burghardt (red.), A Bradford Book, Cambridge 2002, s. 257–264.
- C. N. Slobodchikoff, J. Kiriazis, C. Fischer, E. Creef, *Semantic Information Distinguishing Individual Predators in the Alarm Calls of Gunnison's Prairie Dogs*, Animal Behaviour, 1991, 42, s. 713–719.
- C. N. Slobodchikoff, A. Paseka, J. L. Verdolin, *Prairie Dog Alarm Calls Encode Labels about Predator Colors*, Animal Cognition, 2009a, 12, s. 435–439.
- C. N. Slobodchikoff, B. S. Perla, J. L. Verdolin, *Prairie Dogs: Communication and Community in an Animal Society*, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 2009b.
- C. T. Snowdon, T. Ziegler, N. J. Schultz-Darken, C. F. Ferris, *Social Odours, Sexual Arousal and Pairbonding in Primates*. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2006, 361, s. 2079–2089.
- F. A. Soto, E. A. Wasserman, *Asymmetrical Interactions in the Perception of Face Identity and Emotional Expression Are Not Unique to the Primate Visual System*, Journal of Vision, 2011, 24.
- C. Stephan, A. Wilkinson, L. Huber, *Have We Met before? Pigeons Recognise Familiar Human Faces*, Avian Biology Research, 2012, 5, s. 75–80.
- M. Thamm, R. Scheiner, *PKG in Honey Bees: Spatial Expression, Amfor Gene Expression, Sucrose Responsiveness, and Division of Labor*, Journal of Comparative Neurology, 2014, 522, s. 1786–1799.
- W. H. Thorpe, *Learning and Instinct in Animals*, Methuen, London 1956.
- _____, *The Origins and Rise of Ethology*, Heinemann, London 1979.
- N. Tinbergen, *On Aims and Methods of Ethology*. Z. Tierpsychol., 1963, 20, s. 410–433.
- _____, *Badania nad instynktem*, PWN, Warszawa 1976.
- J. Tobbach, V. Mommaerts, H. P. Vandersmissen, G. Smaghe, R. Huybrechts, *Age- and Task-dependent Foraging Gene Expression in the Bumblebee Bombus terrestris*, Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 2011, 76, s. 30–42.
- C. W. Whitfield, A. M. Cziko, G. E. Robinson, *Gene Expression Profiles in the Brain Predict Behavior in Individual Honey Bees*, Science, 2003, 302, s. 296–299.
- E. O. Wilson, *Sociobiology. The New Synthesis*, Belknap, Cambridge, Massachusetts 1975.
- B. Żernicki, *Past and Present of the Department of Neurophysiology in the Nencki Institute*, Acta Neurobiologiae Experimentalis, 1994, 54, s. 183–190.

ETHOLOGY AND WHAT NEXT? SOME PHILOSOPHICAL QUESTIONS INFLUENCING THE RESEARCH ON ANIMAL BEHAVIOUR

ABSTRACT

Animal behaviour and its underlying causal factors are investigated by numerous behavioural sciences. Ethology, one of the most important classical behavioural sciences, is concerned with the description and quantification of behaviour and the analysis of a wide spectre of its causal factors. Ethology also lays stress on the importance of comparative behavioural research and field research. Specific behaviour

patterns were considered by classical ethology as elements of hierarchically organised behavioural systems focused on specific functions. The notion of instinct was, however, far from unequivocal and is no more frequently used in behavioural sciences. We also know that information flow between the levels of organization existing in the nervous system and in living systems in general is multidirectional. The assumption that processes running on higher levels of organization can and should be explained solely in terms of processes running on lower levels becomes thus largely groundless. In behavioural sciences reductionism can manifest itself also as the so called law of parsimony adopted during explanations of observed phenomena (Occam's razor, Lloyd Morgan's canon). Since the introduction of Karl Popper's falsifiability criterion to the methodology of scientific research, reductionistic explanations of observed phenomena are, however, less frequently proposed in behavioural sciences. Instead, an approach currently used involves experimental testing of sets of hypotheses proposing alternative explanations of the observed phenomena, not necessarily the simplest ones. Classical ethology was the so called objectivist science of behaviour: its adherents did not deny the existence of subjective phenomena in animals, however, explanations of mechanisms of investigated phenomena in terms of underlying subjective processes were not considered to be sufficient. Presently we may put forward increasingly daring hypotheses concerning subjective experiences of animals thanks to the development of advanced techniques of neuroimaging such as the functional magnetic resonance imaging (fMRI). Behavioural sciences are constantly progressing and their methods become increasingly sophisticated. We can thus hope that philosophy and behavioural sciences will continue during a long time yet to contribute jointly to achieve new insights enriching our knowledge on factors influencing animal and human behaviour.

Keywords: ethology, behavioural sciences, instinct, information flow, reductionism, law of parsimony, falsifiability, subjective processes.

O AUTORCE — prof. dr hab., Pracownia Etologii, Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN, ul. Pasteura 3, 02-093 Warszawa (afiliacja).

E-mail: egodzinska@nencki.gov.pl