

część pacjentów źle reaguje na ten związek – szczepionki z jego zawartością powinny być wycofane z użytku i zastąpione przez ich odpowiedniki z nowej generacji. Jako pacjenci, lub – co ważniejsze – rodzice albo dziadkowie małych pacjentów, mamy prawo domagać się szczepionek bezpiecznych nie tylko pod względem antygenów warunkujących ich swoistość, lecz też środków konserwujących oraz adiuwantów przedłużających ich działanie.

W artykule doktora Jacka Mrukowicza, z którego wymową w pełni się zgadzam, zaniepokoiło mnie sformułowanie „...chorują głównie osoby nieszczepione lub nieprawidłowo zaszczepione”. Nie jestem pracownikiem służby zdrowia, zadam więc naiwne pytanie: co to takiego „niekompletne zaszczepienie”? Jak tego uniknąć?

Moim zdaniem – szczepić się trzeba koniecznie, mamy jednak prawo do rzetelnej informacji na temat szczepionek, mamy też obowiązek zabiegać o ich jakość.

Czy Wszechświat jest odpowiednim miejscem do dyskusji nad zaletami i wadami szczepień ochronnych?

Oczywiście TAK. Pełna nazwa kwartalnika to „Wszechświat. Pismo przyrodnicze”. Adresujemy je zatem do ludzi zainteresowanych naukami przyrodniczymi i szukających informacji podawanych w sposób przystępny, lecz kompetentny. Nie wyklucza to, że autorzy artykułów mają różny stosunek do opisywanych zjawisk. Wśród lekarzy i biologów są osoby przestrzegające przed szczepieniami, są też ich bezkrytyczni entuzjaści, a prawda leży zapewne pośrodku i naszym zadaniem jest wspólne wypracowanie optymalnego stanowiska. Odmawianie prawa publikacji we *Wszechświecie* osobom o poglądach niezgodnych z naszymi byłoby cenzurą.

Prof. zw. dr hab. Barbara Płytycz jest biologiem, twórcą Zakładu Immunobiologii Ewolucyjnej w Instytucie Zoologii Wydziału Biologii i Nauk o Ziemi UJ

POSZUKIWANIE PRZEZ ZWIERZĘTA

(kartka ze słownika etologicznego)

Jerzy Andrzej Chmuryński (Warszawa)

Część I. Wyszukiwanie przez zwierzęta

Nawet przypadkowy obserwator musi zauważyć zwierzęta czegoś poszukujące. Szukają one wody, pokarmu, drapieżcy – ofiar, pasożyty – żywicieli, rozdzielnopłciowe – osobnika przeciwnej płci, rodzice – czasem własnych dzieci, dzieci – rodziców, gniazdowniki – swego gniazda, ptaki wędrowne – zimowiska. Stąd widać, że termin ‘poszukiwanie’ (‘szukanie’) ma wiele znaczeń, a przede wszystkim dwa zupełnie odmienne: (1) ‘wyszukiwanie czegoś [lub kogoś]’: nieznanego miejsca lub obiektu o nieznanym lokalizacji, albo (2) ‘odszukiwanie’ (odnajdywanie) czyli staranie się odnaleźć jakieś znane z doświadczenia miejsce lub obiekt o wiadomym miejscu pobytu. Nie może więc dziwić, że w poszukiwaniach mogą brać udział różne mechanizmy, a zjawiska bywają nieraz złożone.

Wyszukiwanie bywa często efektem zachowania instynktowego w rozumieniu N. Tinbergena (rozbudowanego przez G.P. Baerendsa). Ponieważ współczesne biologiczne nauki behawioralne albo zarzuciły korzystanie z tego terminu, albo – co gorsza – pod wpływem amerykańskiej psychologii porównawczej niefortunnie powróciły niejako do *status quo* z początku XX w., w którym instynkt nie miał jasnego sensu (uznają oni, że jest to zachowanie stereotypowe, charakterystyczne dla danego gatunku, widoczne u zwierzęcia wychowywanego od urodzenia w izolacji i ujawniające się w pełni rozwinięte u zwierząt, które nie miały okazji go ćwiczyć)¹, przypomnijmy pokrótce jego istotne rysy (por. *Wszechświat*, 1950 Nr 7 (1799), ss. 199–203). Jest on mianowicie dziedziczną zdolnością zwierząt i ludzi do wykonywania łańcucha różnych rodzajów zachowania się, napędzanych przez popędy i sterowanych przez

¹ Można się o tym przekonać zarówno z komentarzy do zoologicznych filmów prezentowanych w telewizji, jak i z *Encyclopedia Britannica*...

odpowiednie bodźce zewnętrzne, prowadzących do skutków koniecznych dla przeżycia osobnika lub utrzymania gatunku (a więc – biologicznie celowych). W przeciwieństwie do innych zachowań popędowych, *zachowanie się instynktowe* składa się zawsze z *dwóch etapów*: (1) przygotowawczego, często łańcuchowego, zwanego *fazą apetycyjną* (poszczególne jej składniki nazywamy zachowaniami apetycyjnymi) – i (2) *działania spełniającego*, niejako zaspakajającego potrzebę. Należy dodać, że zrealizowanie każdego ogniwa z łańcucha działań instynktowych redukuje odpowiednią, sterującą nim motywację (w etologii jest ona synonimiczna do popędu). Prócz początkowego zachowania apetycyjnego, stanowiącego pierwsze ogniwo łańcucha fazy apetycyjnej, a które jest czysto popędowe – każde następne zachowanie instynktowe jest *wyzwalane* przez adekwatny zewnętrzny bodziec wyzwalający: bodziec kluczowy (który pełni funkcję sygnałową ubocznie) wzgl. wyzwalacz (który się ukształtował właśnie w celu przekazu informacji), który jest rozpoznawany przez właściwy dla danego poziomu organizacji instynktu mechanizm wyzwalający odbiorcy – co znaczy, że taki bodziec zwiększa prawdopodobieństwo wystąpienia działania instynktowego, którego właściwym źródłem jest przyporządkowany mu ośrodek motywacyjny (popędowy), uczynniający ośrodek sterujący zachowaniem się. (Pod tym względem instynkty nie różnią się od innych popędowych zachowań, jak np. ucieczka przed wrogiem pod wpływem strachu. Natomiast proste reakcje odruchowe są *wywoływane* przez bodźce zewnętrzne, a realizowane przez łuk odruchowy). Zgodnie z lorenzowską tzw. zasadą podwójnej kwantyfikacji – przy silnym pobudzeniu danego ośrodka motywacyjnego zarządzane przezeń działania instynktowe może się pojawić nawet bez właściwego bodźca wyzwalającego, jako tzw. *działanie upustowe* (np. pogoń bardzo głodnego ptaka za nieistniejącym owadem) – co już jest wyłączną właściwością instynktów. Także tylko w zachowaniach instynktowych, w konflikcie motywacji (np. jednoczesnej tendencji do ataku i ucieczki) pojawiać się mogą sztywne wzorce zachowania z innego repertuaru zachowań instynktowych (często pielęgnacji ciała; tak też jest i u ludzi); są to tzw. *działania przerzutowe*. Dlatego też jako *kryteria* instynktu wykorzystuje się co najmniej jeden z faktów:

- 1 czy dane zachowanie jest poprzedzone przez inne o charakterze apetycyjnym, czy też samo w konsekwencji prowadzi do działania spełniającego,
- 2 czy zachowanie to może przejawiać się „w próżni” (*in vacuo*) jako działanie upustowe – i wreszcie
- 3 czy występuje ono jako działanie przerzutowe?

Na tej podstawie wyróżnia się kilka instynktów, jak pokarmowy, pobierania wody i elektrolitów (jonów), oddychania (zauważalny u zwierząt wtórnie wodnych), rozrodczy (wraz z wędrówkami, terytorializmem i budową gniazda), instynkt opieki nad potomstwem, snu i pielęgnacji ciała. Inne formy społecznego życia zwierząt (np. tworzenie stada, wzajemne karmienie się itp.) nie są przez Tinbergena uważane za instynktowe; podobnie etologia (w przeciwieństwie do psychologii) nie uznaje też istnienia „instynktu samozachowawczego”, a ucieczka przed wrogiem, tak jak zachowania się związane z hierarchią biologiczną – choć mają charakter popędowy (są wyzwalane przez bodźce kluczowe!), nie mają jednak charakteru działań instynktowych. Istotną cechą etologicznej teorii instynktu jest to, że nie uważa ona wszystkich zachowań instynktowych za wrodzone, stereotypowe: taki charakter mają tylko sztywne wzorce zachowania działań spełniających i działania „zrytualizowane” odgrywające rolę w porozumiewaniu się zwierząt, np. w zalotach. Natomiast zachowania apetycyjne są mniej lub bardziej podatne na różne rodzaje uczenia się, a zwłaszcza warunkowania instrumentalne, przy czym np. poszukiwanie łupu przez drapieżce może być modyfikowane dzięki myśleniu konkretnemu (to znów w powtarzającej się sytuacji może prowadzić do uczenia się przez wgląd lub na drodze prób i błędów). Jeśli uwzględnić fakt, że w ramach zachowania apeten-

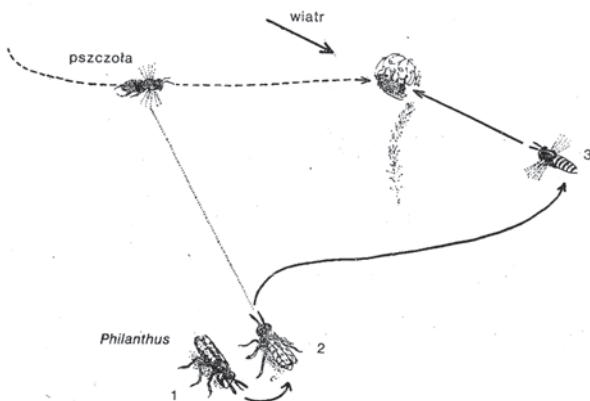


Ryc. 1. Lot zawisający pustulki jako przykład biernego wyszukiwania łupu (wg Heinzel et al. 1972, zmienione).

cyjnego mogą być wykorzystywane różne formy elementarnych rodzajów zachowania się odruchowego (np. kinez lub taksji) – przez podporządkowanie ich popędowi. instynkt może być zatem uznany za kanwę, wokół której osnuwają się różne formy zachowania się i zdolności psychiczne osobnika.

Charakter tak rozumianego zachowania się instynktowego ma oczywiście zarówno wyszukiwanie pokarmu roślinnego, zwierzęcego łupu, wynajdywanie

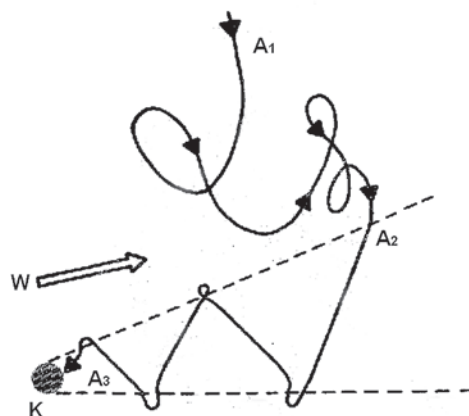
gospodarza przez pasożyta, odpowiedniego miejsca dla złożenia jaj (dotyczy to również parazytoidów), jak wody pitnej, lizawki soli, znajdowanie partnera seksualnego czy miejsca na gniazdo. Wszystkie te działania zaczynają się od popędogo, często chaotycznego „rozglądania się” (przy czym mogą w nim brać udział



Ryc. 2. Etapy zachowania się łowieckiego samicy taszczyzna (*Philanthus triangulum*) wg N. Tinbergena, zmienione. Objasnienia w tekście.

różne zmysły), by każdy następny etap zachowania apetycyjnego uwzględniał inne aspekty i – zwykle – opierał się na innych mechanizmach. Najprostszym przykładem może służyć pustułka (*Falco tinnunculus*), która wybiera w terenie miejsce na czatowanie i tam – w locie zawisającym (Ryc. 1) – czeka na pojawienie się potencjalnego łupu. Przykładu bardziej rozwiniętego zachowania łowieckiego dostarczają ptaki owadożerne, które chodzą i szukają ofiar; podobnie postępują dzięcioły opukujące gałęzie i pnie drzew. Jeszcze bardziej rozwinięte na etapy jest zachowanie łowieckie samicy niewielkiej osy grzebaczowatej, taszczyzna (*Philanthus triangulum*), polującej na pszczoły miodne stanowiące pokarm dla jej larw (Ryc. 3). Zaczyna je zachowanie się apetycyjne (A), którego pierwsze ogniwo A_1 , stanowi nieukierunkowany lot wyszukiwawczy zakończony odwróceniem się siedzącej na ziemi samiczki w kierunku zauważonego lecącego owada, po czym następuje lot równoległy po zawietrznej ze wzrokowym śledzeniem potencjalnego łupu aż do momentu, gdy ten usiądzie na kwiecie (A_3). Wtedy taszczyzn zwraca się natychmiast głową w jego stronę, zajmuje pozycję w odległości ok. 10–15 cm po tej samej stronie i zawisa w powietrzu tak jak mucha z rodziny bzygowatych (*Syrphidae*), po czym odbywa (A_4) poszukiwawczy podlot do pszczoły kierowany węchem (przy owadzie nie pachnącym pszczołą – taszczyzn traci zainteresowanie). Dalsze etapy – należą już do działania spełniającego (C): C_1 – błyskawiczny doskok i pochwycenie pszczoły (atak), po czym następuje (C_2) bezpośrednie

rozpoznanie gatunku łupu – przypuszczalnie dotykowe – i sparaliżowanie łupu żądłem, a następnie (C_3) zanieśenie go w locie do gniazda. Warto przy tym sobie uświadomić szczególne wymagania, jakie stoją przed (niedrapieżnymi) żądłówkami polującymi dla swych larw. Tu wzorując się na R. Minkiewicz można wyróżnić gatunki stenoagryczne (gr. *stenós* ‘wąski’, *ágra* ‘zwierzyna łowna’), których gospodarze polują na przedstawicieli nielicznych, bliskich sobie gatunków (rodzajów), jak nastecznik podróżnik (*Psammochares fuscus*, dawniej zwany *Pompilus viaticus* – a współcześnie jako śwędosz pajęczarz, *Anoplius fuscus*), który łowi wyłącznie pająki z rodzaju pogoniec (*Lycosa*), lub na przedstawicieli jednego gatunku, jak wspomniany już taszczyzn. Podobnie jest z monoi oligofagami (przez ekologów behawioralnych określanych mianem specjalistów pokarmowych). U tych zwierząt mechanizmy wyzwalające dane zachowanie instynktowe jest genetycznie „nastawione” na pewne sygnałowe bodźce wyzwalające: kształt, deseń, spo-

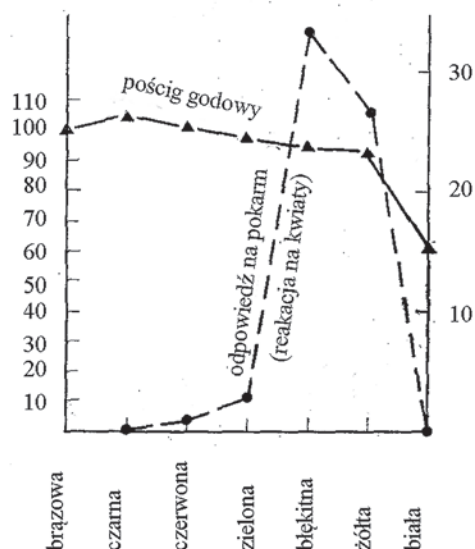


Ryc. 3. Lot wyszukiwawczy żuka gnojowego (*Geotrupes stercorarius*): A_1 – faza bezkierunkowa, A_2 – faza ukierunkowana wonią kału (K) lotem pod wiatr (W) (wg Burkhardta, zmienione).

sób ruchu, woń lub tp. Tak na przykład zapach indolu i skatolu przywabia koprofagi (skatofagi), jak krówki (*Geotrupes spp.*) – Ryc. 3, poświētniki (*Scarabaeus spp.*) i plugi (*Aphodius spp.*).

Analogicznie odbywa się wyszukiwanie osobnika przeciwnej płci, przy czym, jak się wydaje, u niektórych gatunków zwierząt sprawa zaczyna się od wyodrębnienia przedstawiciela własnego gatunku (tak koty wyraźnie więcej zwracają uwagi na inne koty niż na inne ssaki); u innych zaś – jak u wardzanki (*Bembix rostrata*) – samiec reaguje niewielkim podlotem na wszystko „niewielkie”, co przelatuje, a dopiero bardziej zbliża się do owadów właściwie ubarwionych; przeważnie też u żądłówek (np. pszczoł) dużą rolę odgrywają feromony. Przy tym interesujące jest to, co nazwałem hierarchią barw: oto owady wielu

gatunków mają wrodzone preferencje do pewnych barw, „lekceważąc inne – przy czym może być tak, że odmienna jest hierarchia barw w motywacji pokarmowej, a inna przy składaniu jaj (np. na liściach, przez motyle typu *Pieris* i *Vanessa*) albo w motywacji seksualnej (jak u *Eumenis semele*) – Ryc. 4. Ciekawą sytuację odkryłem u wspomnianej wardzanki, która żeruje na fiołkowych lub liliowych kwiatach,



Ryc. 4. Hierarchia barw u ♂ motyla skalnika semele (*Eumenis semele*) w dwóch różnych motywacjach (wg Tinbergen, Meeuse, Boerema i Varos-sieu 1942, zmienione).

a szuka samicy, która normalnie jest w zielonobiałe i czarne paski, to w eksperymentach wołała modele czarno-fiołkowe: tu hierarchia pokarmowa jakby promieniuje na inne sytuacje.

Mniej badano wybór miejsca na gniazdowanie. Prawdopodobnie również odbywa się etapami – podobnie jak opisane przez Tinbergena szukanie i obejmowanie terytorium przez ciernika trójkolczastego (*Gasterosteus aculeatus*). Natomiast zaskakuje niezwykłością odnajdywanie zimowiska przez wędrowne ptaki. Zwrócimy tu tylko uwagę na kilka szczególnych przykładów, gdyż temat jest bardzo obszerny i wchodzi w zakres nawigacji – szczególnie bogato rozwiniętej w tej grupie kręgowców. Przede wszystkim należy zauważyć, iż mamy na uwadze tylko takie przypadki wędrowek „odśrodkowych” (a nie powrotnych), gdy niedoświadczone, młode ptaki same, bez przewodników udają się „w ciepłe kraje”. Tak u niektórych wróblowatych, łuszczaków, sikor i pokrzwerek młode rozpoczynają lot na południe wcześniej niż osobniki dorosłe. Zwykle można doświadczać dość prosto wykazać, w jaką stronę świata ptak ma tendencję się kierować pod wpływem niepokoju migracyjnego. Często dużo trudniejszym zadaniem jest

stwierdzenie, jaki jest mechanizm orientacji; w grę tu może wchodzić położenie słońca na niebie (nie wyłączając jego wysokości i kierunku pozornego ruchu), kierunek dominującego wiatru, czy wykorzystanie pola magnetycznego Ziemi, Ba, nawet brano pod uwagę siłę Coriolisa; podczas przelotu południowego. Roman Wojtusik dopuszczał też percepcję nocą swoistej łuny podczerwieni na południu – co jednak u stałocieplnych ptaków wydaje się nieprawdopodobne. Wiele ptaków migrujących dniem ma wrodzoną wiedzę, jak słońce ma się „zachowywać” na niebie na obszarze docelowym – i lecą dotąd we właściwym kierunku, aż znajdą oczekiwane warunki. Szczególnie interesujące były wyniki badań Sauerów na pokrzewkach piegżach w planetarium w czasie jesienno-migracyjnego niepokoju (Ryc. 5). Okazało się, że podczas wyświetlania im w Niemczech obrazów nocnego nieba z trasy ich przelotów – swym wyborem kierunków początkowo markowały lot w kierunku



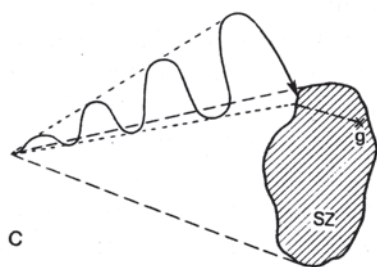
Ryc. 5. Trasa jesiennej wędrowki piegży (*Sylvia curruca*) zrekonstruowana przez Sauerów z doświadczeń w planetarium (wg V.B.Dröschera, zmienione). Objaśnienia w tekście.

Cypru, by po domniemanym skręcie na południe uspokoić się pod niebem Sudanu. Wyraźnie ptaszki te mają genetycznie zakodowany wygląd nocnego nieba z trasy przelotu!

Z wyszukiwaniem znanego terenu mamy do czynienia wówczas, gdy zwierzę filopatryczne, przywiązane do pewnego terenu sobie znanego, zostanie z niego nagle wyrzucone przez jakąś siłę wyższą, jak powódź, huragan czy... eksperymentator. Wtedy ma do dyspozycji trzy strategie: dwie mające cechy wyszukiwania – (1) poszukiwanie przypadkowe lub (2) przeszukiwanie systematyczne – i jedną należącą do odszukiwania, do której przejdziemy na końcu.

Poszukiwanie przypadkowe ma różne warianty. Do nich należą zwłaszcza dwa bardziej znane: (a) poszukiwanie promieniste i (b) rozszerzone poszukiwanie promieniste – to drugie znane raczej teoretycznie (Ryc. 6). Pierwsze – o ile nie zostało udokumentowane

teledetekcją z indywidualnych nadajników przyczepionych do osobników badanego gatunku zwierząt i radiopelengacją – może być przyjęte teoretycznie, gdy wiele osobników badanych, wziętych z gniazd położonych w jednej i tej samej strefie znanej (FA), wypuszczone poza nią startuje w różne strony świata z jednakowym prawdopodobieństwem, wracają niedługo potem, a efektywność takiego poszukiwania dramatycznie zależy od odległości punktu wypuszczenia od granicy strefy znanej (SZ) – zob. Ryc. 7, wykres dolny. Z rysunku górnego widać, że prawdopodobieństwo trafienia przypadkowego na strefę znaną przy locie prostoliniowym wynosi $2\alpha/2\pi$ (kąt 2α jest zaznaczony liniami przerywanymi); na samej



Ryc. 6. Model przypadkowego poszukiwania strefy znanej (SZ), na której znajduje się gniazdo (g), rozszerzonego o rozwijającą się sinusoidę (oryg.).

granicy strefy znanej wynosi $\frac{1}{2}$. Jest ono oczywiście zależne od promienia strefy znanej wokół gniazda (R) i odległości (L), z której zaczyna poszukiwania – mierzonej w jednostkach R, wynosi

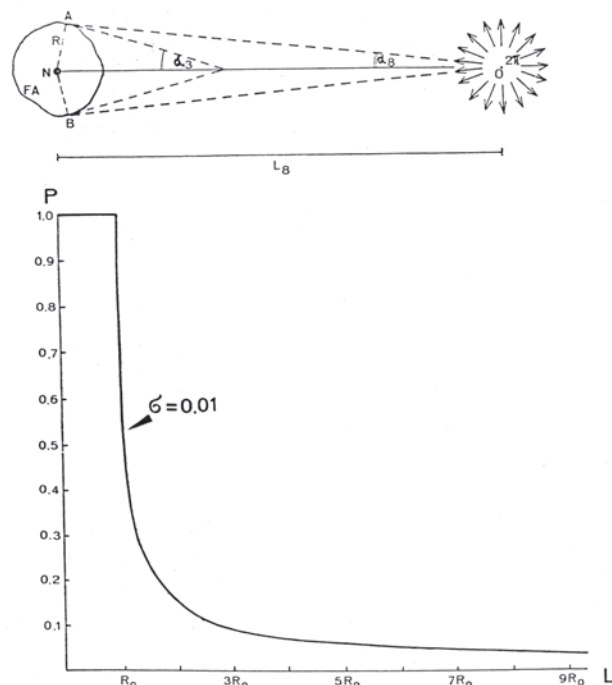
$P = \arcsin \frac{R/L}{\pi}$ lub w mierze kątowej: $\arcsin \frac{R/L}{180^\circ}$; (warto zauważyć, że w większości kalkulatorów wartość $\arcsin$ otrzymuje się za pomocą klawiszów INV sin).

Znaczący to zarazem, że w przy jednakowym promieniu strefy znanej w populacji – proporcja P zwierząt wypuszczonych w punkcie O odległym o L od gniazda /gniazdowiska trafi z powrotem. Ponieważ w praktyce zawsze jest zmienność tych promieni u różnych osobników w populacji, zatem trzeba szacować ich odchylenie standardowe (na dolnym wykresie, na Ryc. 7 przedstawiono krzywą dla $\sigma = 0,01$; dla pojedynczego osobnika jest to funkcja nieciągła: w obrębie R_0 wynosi 1, by w odległości R_0 równać się $\frac{1}{2}$, dalej spadając do zera).

Wzór ten, po przekształceniu, może mieć ciekawe i ważne zastosowanie – nawet praktyczne. W oparciu o bardzo dokładnie przeprowadzoną pracę T. Uchidy i M. Kuwabary (1961) nad powrotem robotnic pszczoły miodnej do ula, nabrałem przekonania, że znaczna ich część posługuje się omawianą strategią powrotu. Ze wzoru

$$R_0 = L \sin(P \cdot 180^\circ), \text{ a w mierze łukowej } L \sin(P \cdot \frac{\pi}{2}).$$

obliczyłem więc ich średni promień strefy znanej, który w 1943 r. wyniósł $1,14 \pm 1,14$ km, a w 1945 r. $1,18 \pm 0,35$ km. Jak widać model ten pozwala na dość wiarygodne szacowanie różnic średniego promienia strefy znanej (R) oblatywanej przez pszczoły zbieraczki z danego ula w różnych warunkach. Wraz z moim przyjacielem, wybitnym statystykiem, Ro-



Ryc. 7. Schemat przypadkowego poszukiwania promienistego owada wypuszczonego w punkcie odległym o L_B od norki (n), poza strefą znaną (FA) o promieniu R (oryg.). Dalsze objaśnienia w tekście.

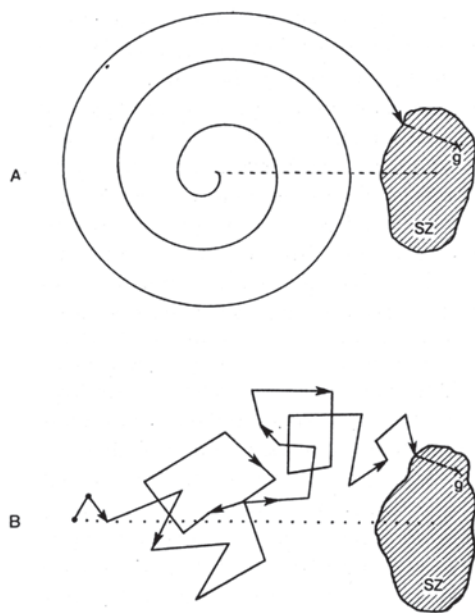
bertem Bartoszyńskim, opracowaliśmy komputerowy program „OSY” pozwalający z danych proporcji powrotów z różnych odległości obliczać te wartości (mogę go udostępnić zainteresowanym).

Przeszukiwanie systematyczne może również zachodzić dwoma sposobami (w pewnych okolicznościach mają one charakter poszukiwania przypadkowego) – Ryc. 8.

Jeden sposób, to przeszukiwanie terenu po spiralnej trasie. Jeśli weźmiemy pod uwagę spiralę Archimedeusza, tzn. toru ruchu odpowiadającego płaskiej krzywej zakreślonej przez zwierzę odsuwające się równomiernie ze stałą prędkością od stałego punktu początkowego, podczas gdy wektor promienisty (r) obraca się wokół tegoż stałego punktu ze stałą prędkością kątową, to równanie spirali Archimedeusza jest $r = a\theta$, gdzie a jest *constans*, r jest długością promienia mierzonym z punktu wyjścia θ , zaś θ jest kątową pozycją (liczbą obrotów) we współrzędnych biegunowych. Długość linii spiralnej (S) rośnie wraz z kwadratem oddalenia się (L) od punktu wyjścia i jest odwrotnie proporcjonalna do skoku spirali a;

gdy długość linii jednego obrotu rośnie liniowo z jego promieniem (r), średnia długość obrotu spirali

$$S_{\text{obr}} = 2 \pi (L / 2) = \pi L;$$



Ryc. 8. Dwie strategie szukania systematycznego strefy znanej (SZ): A – spiralne, B – „ruchami Browna” (oryg.). Objasnienia w tekście.

liczba obrotów wynosi ok. L/a ,
wobec czego całkowita długość (S) spirali wynosi
około $S = \pi L/a$.

Z Ryc. 8A widać, że przeszukiwanie spiralne musi doprowadzić do znalezienia strefy znanej tylko pod warunkiem, że jej promień nie będzie mniejszy od skoku spirali a ; w przeciwnym razie umożliwia ono przypadkowe trafienie na strefę znaną. Ponieważ ruch po spirali jest bardzo nieekonomiczny (S dramatycznie rośnie wraz z obrotami), zwierzę może zaniechać dalszego szukania. Zatem ta strategia, jak i następna, przeszukiwanie terenu „ruchami Browna”, daje najlepsze rezultaty na ograniczonym terenie, np. na wyspie na tyle niedużej, że motywacja zwierzęcia do szukania gniazda nie wygaśnie przed jego odnalezieniem.

Wreszcie ptaki dysponujące zdolnością do prawdziwej nawigacji astronomicznej, o których była mowa przy okazji badań Sauerów, mogą używać tych samych metod do odnajdywania gniazda po wywiezieniu z niego. „Po prostu” – one wszędzie dysponują możliwością orientacji przestrzennej, znając parametry zjawisk niebieskich (np. położenia słońca na niebie w miejscu gniazdowiska) i umiając wyprowadzić stąd kierunek i odległość, które trzeba pokonać. Oczywiście nie chcę powiedzieć, że jest to proste, a nawet, że w pełni tę zdolność rozumiemy, ale że mamy podstawy uważać, że tak postępują.

Odszukiwanie miejsca, łupu lub tp. w obrębie strefy znanej albo tzw. pola orientacji zostanie omówione w drugiej części artykułu.

Część II. Odnajdywanie przez zwierzęta.

Zwierzęta większości gatunków żyją w świecie sobie znanym – w przeciwieństwie do zwierząt planktonowych i stanowiących aeroplankton, zapewne także mieszkańców toni wodnej (pelagialu) oraz pierwotniaków (które już od dość dawna wyodrębniane są w osobne królestwo i nie należą do świata zwierząt).

Cóż to znaczy „znany świat”? Chodzi przede wszystkim o takie elementy świata otaczającego, których zwierzę już doświadczyło i pamięta je gorzej lub lepiej. Znajomość zakłada więc naukę i pamięć – przede wszystkim topograficzną, choć niektórzy ludzie i zwierzęta niektórych gatunków „znają się” też na niebie – dziennym lub nocnym, a niekiedy nawet na obu. W świecie zwierząt może też zachodzić przedustawna, wrodzona „znajomość” pewnych elementów świata, czym górują one nad człowiekiem. Tak np. pszczoła miodna kierując się tzw. kompasem

słonecznym może przez cały dzień odwiedzać źródło pożytku i zanosić wziętek do ula mimo, że rano słońce świeciło na wschodzie, w południe – na południu, a wieczorem na zachodzie. Co więcej, wykazano doświadczalnie, że pszczoła „wie”, że nocą Słońce¹ przechodzi dalej pod północnym horyzontem ku wschodowi! Małeńki skorupiak, zmieraczek plażowy (*Talitrus saltator*) wykazuje nocą kompasową orientację według księżyca – a kto z nie-astronomów umie powiedzieć, jak Księżyc „zachowuje się” w czasie tej doby? (Czyż czasem nie widzi się rysunków, na których księżyc jest zwrócony rogami do słońca?)

Nabyta znajomość otoczenia zaczyna się z przyjściem na świat osobnika – bardzo często dzięki tzw. wpajaniu topograficznemu. A wpajanie (ang. *imprinting*) jest szczególnym rodzajem bardzo szybko zachodzącego, nieodwracalnego uczenia się, w którym osobnik zapamiętuje cechy i nawiązuje więzi emocjonalne z przedmiotem wpajania, którym

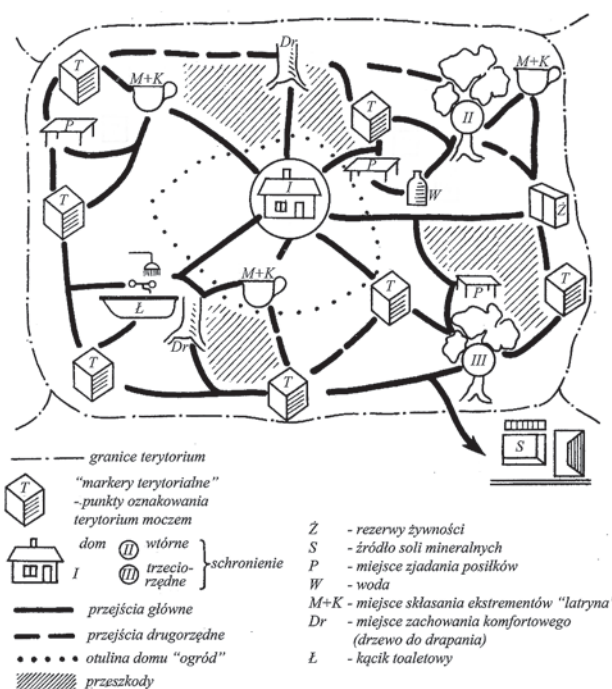
¹ Słońce i Księżyc jako ciała niebieskie piszę z dużej litery, zaś jako zjawiska na niebie – małą.

tutaj jest topografia środowiska życia, wygląd ojczy-
stego terenu. Na wpajaniu opiera się przywiązanie do
niego u gatunków zwierząt filopatrycznych – tzw. fi-
lopatryczność (przywiązanie do miejsca, niem. *Orts-
gebundtheit*), wyrażające się w „wierności” dla niego
(niem. *Ortsstreue*). Obserwuje się to zwłaszcza u ga-
tunków zwierząt mających mieszkania, z reguły oto-
czone ‘strefą mieszkalną’ (ang. *home range*; ekologdy
behawioralni nazywają ją ‘arealem osobniczym’) – za-
równo terytorialnych, jak i nie – np. u wielu gnieźdzą-
cych się owadów. (Terytorium albo rewirem nazywa
się każdą strefę bronioną; niebronioną – taka nazwa
nie przysługuje). Filopatryczność obserwuje się także
u gatunków zwierząt niemających mieszkań, np. u ko-
pytnych jak sarny czy jelenie. Wilcza wataha wymaga
arealu o powierzchni 90–350 km², a tereny łowieckie
samca rysia obejmują w zależności od produktywności
łowiska od 20 do 350 km² (a więc koła o promieniu
10,5-kilometrowym). Wierność miejscu może się prze-
jawiać nie tylko w odniesieniu do strefy mieszkalnej,
ale też do takich znanych miejsc – jak wypoczynko-
we, czasowe legowiska, wodopój, teren łowiecki lub
ulubione żerowisko, kąpielisko (wodne, słoneczne czy
piaskowe), kąci toaletowe, czy refugia (wtedy więz
wytwarza się pod wpływem warunkowania i zapewne
jest bliższa przyzwyczajeniu). Te składniki środowi-
ska życia zwierzęcia – wraz z drogami – wchodzi
w skład tzw. systematu przestrzenno-czasowego, czyli
zbioru punktów w przestrzeni, w których osobnik
w określonym czasie wykonuje określone działania
(wliczając w nie naturalnie i odpoczynek, i sen). Do
powszechnie znanych zwierząt o rozwiniętym syste-
macie przestrzenno-czasowym i uporządkowanej, bro-
nionej strefie mieszkalnej (a więc stanowiącej teryto-
rium) należy kot domowy (Ryc. 1; por. *Wszechświat*
1968 Nr 3 (1996) ss. 73–76).

Z wyjątkiem zwierząt przytwardzonych do pod-
łoża (*epizoa*) – te ruchliwe muszą się przemieszczać
czynnie między elementami swego świata otaczają-
cego, a to wymaga ich zdolności do orientacji prze-
strzennej drugorzędowej i nawigacji. Przez tę orien-
tację rozumie się zdolność lub fakt skierowania ruchu
lokomocyjnego organizmu względem wewnętrznych
lub/i zewnętrznych bodźców mające na celu odnaj-
dywanie i rozpoznawanie miejsca. Natomiast nawi-
gacją u zwierząt nazywamy proces ustalania prze-
biegu (kursu) ruchu lokomocyjnego, zwłaszcza jego
kierunku i – albo długości trasy – albo też określenia,
gdzie ową lokomocję należy przerwać, gdy cel został
osiągnięty.

Najwcześniej zaczęto badać zdolność powrotu
zwierząt do gniazda (ang. *homing*) – i to u owadów,
w czym szczególnie zasłużył się wybitny francuski

entomolog Jean-Henri Fabre (1823–1915); nieco
później zajęto się ptakami. Jeszcze wcześniej zaczę-
to badać sposób orientacji w przestrzeni u nietoperzy
owadożernych: Pierwszym był Lazzaro Spallanzani,
który w doświadczeniach z 1793 i 1794 kazał latać
oślepionym nietoperzom pośród porozciąganych nici –
i tak stwierdził, że nie kierują się wzrokiem.

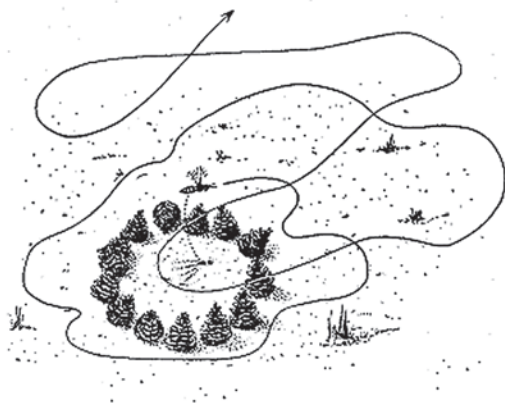


Ryc. 1. Dobrze rozwinięta strefa mieszkalna wiejskiego kota domowe-
go. Zauważ, że kot ma tendencję do chodzenia tylko po swoich drogach,
a nie po bezdrożach! (wg A. Urbańczyka, zmienione).

Pierwsi badacze powrotu do gniazda ptaków roz-
różnili dwa etapy orientacji przestrzennej: orientację
daleką (ang. *distant orientation*, niem. *Fernorientie-
rung*) i orientację bliską (ang. *proximate orientation*,
niem. *Nahorientierung*), w której ptak kieruje się
do gniazda pod wpływem bodźców dochodzących
bezpośrednio z niego. Mechanizm orientacji dale-
kiej ptaków jest wciąż wzbogacany w wyniku no-
wych badań. W ogólnej nawigacji ptaków okazuje
się ciągle bardzo tajemnicza, tak że zainteresowane-
go tym tematem polskiego czytelnika muszą odesłać
do szerszego (choć też niezbyt obszernego) tekstu
D.R. Griffina: *Wędrowki ptaków* [„Nowości Nauki
i Techniki”]. Warszawa 1967. Jest on niestety moc-
no nieaktualny: nie ma w nim jeszcze mowy o roli
węchu w rozpoznawaniu terenów, nad którymi ptak
przelatuje. Z braku miejsca pomijam też nawigację
migrujących ryb i żółwi – jak *Chelone mydas*.

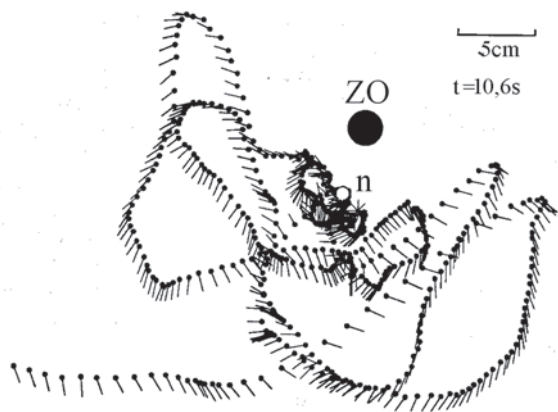
Zajmę się prostszą orientacją mających gniaz-
da owadów, jak żądłowki (*Hymenoptera-Aculeata*)
latające: osy grzebaczowate (*Sphegidae s. Sphecidae*),
nastecznikowate (*Pompilidae vel Psammocharidae*),

osy społeczne (*Vespidae*), pszczoły (*Apidae*), a wśród nich trzmiele (*Bombinae*), czy lub chodzące, jak mrówki (*Formicidae*). Jest ona w dużej mierze nieźle poznana. Omówię to na przykładzie przedstawicieli grzebaczowatych (które będę określał potocznie, choć nie w pełni poprawnym mianem ‘os’) – i mrówek.



Ryc. 2. Lot orientacyjny taszczyzna zapamiętującego wieniec szyszek ułożony przez N. Tinbergena wokół wejścia do norki, gdy osa była wewnątrz niej; zmienione.

Po wynalezieniu miejsca na gniazdo (zob. 1. część artykułu) osa je buduje we właściwy swemu gatunkowi sposób (zob. wciąż niedoścignione opracowanie w jęz. francuskim warszawskiego etologa, Romualda Minkiewicza o gniazdach i zwierzynie łownej grzebaczowatych w Polsce: *Polsk. Pismo Ent.*, 10, 1931, z. 3-4, 11, 1932, z. 1-4, 12, 1933, z. 1-4). Osmyki (*Cerceris sp. sp.*), badany przez N. Tinbergena taszczyzn (*Philanthus triangulum*) i mój ulubiony obiekt



Ryc. 3. Lot orientacyjny typu OSP osmyka (*Cerceris sp.*) przed norką (n), za którą umieszczono znak orientacyjny (ZO) (wg J. Zeila, zmienione).

badan, wardzanka (*Bembix rostrata*), kopią norki w piaszczystej glebie. Wszystkie należą do owadów nektarozernych, których samiczki aprowidują norki upolowanymi i sparaliżowanymi przez ukłucie żądłem owadami – osmyk pszczeli (*Cerceris rybyensis*) samotnymi pszczołami, osmyk okazały (*Cerceris*

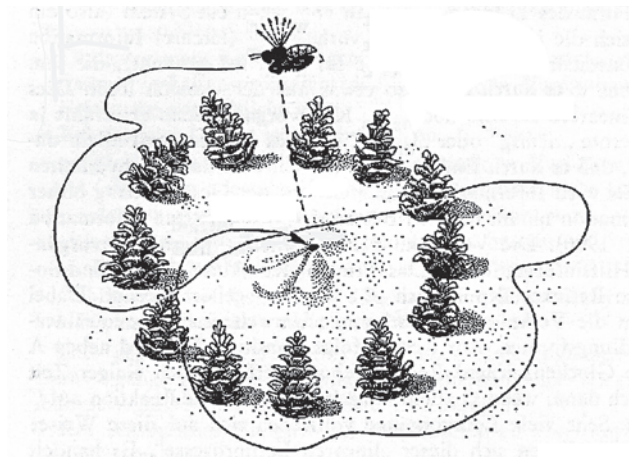
arenaria) ryjkowcami, taszczyzn pszczołami (na ogół miodnymi), wardzanka muchami. Podczas kopania owad od czasu do czasu niewysoko podlatuje w prostym locie orientacyjnym, co mu pozwala na zapamiętanie sytuacji przy samej norce. Jednak lecąc na żerowanie czy polowanie owad stanie przed koniecznością znania szerszego obszaru terenu. Dlatego wtedy wykonuje bardziej rozwinięty lot orientacyjny (po ang. często *locality study*). Przy norkach w ziemi lot orientacyjny często polega na rozwijaniu coraz to wyższej spirali (u osmyków, u taszczyzn – Ryc. 2), choć może też być przyglądanie się od jednej strony (Ryc. 3). Gdy wejście do gniazda jest z boku, jak do barci czy ula, lot orientacyjny w formie rozwiniętej (pierwszy lub późniejszy, tzw. reorientacyjny) zawsze zawiera fazę, w której owad odwraca się głową do gniazda (wylotku ula) i przygląda się mu (Ryc. 4), dlatego bywa zwany – odwróć się i patrz (OSP; ang. *turn back and look*, *TBL*)), a dopiero po którymś razie odlot przybiera mniej lub bardziej prostoliniową postać, bez odwracania się i krzywych orientacyjnych. Nieco podobne do tych lotów są odbywane pieszo przez mrówki krzywe orientacyjne.



Ryc. 4. Wylot trzmiecia z gniazda skrzynkowego z elementem OSP – widok z góry (wg W. Wagnera, zmienione).

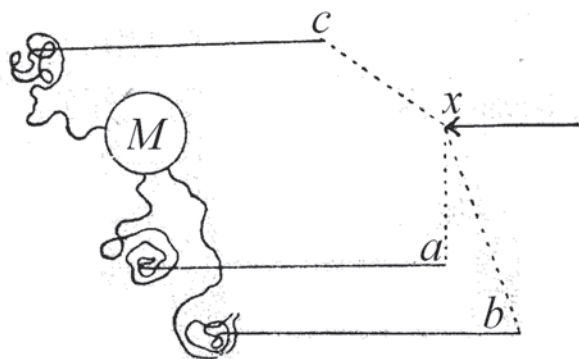
Niejaką odwrotny charakter (tyle, że bez odwracania się) ma zachodzący przy powrocie do gniazda lot rozpoznawczy (Ryc. 5). Również – początkowo trwający długo i rozwinięty – z czasem redukuje się do prostego dolotu. Wykonując doświadczenia – tak jak to przedstawione na Ryc. 2 i 5 z umieszczonym wokół norki wieńcem szyszek – można się było dowiedzieć wielu rzeczy. A więc – że najlepiej takich zmian dokonywać, gdy gospodyni jest w norce; bo wtedy prowokuje się ją do rozwiniętego lotu orientacyjnego. Gdy wszakże osa „wyskoczy” szybko, trzeba szyszki zabrać i w podobny sposób je ułożyć na nowo. Niemniej takie zakłócenie – nawet po zabraniu

szyszek – spowoduje powracającą do rozwiniętego lotu rozpoznawczego. Wardzanka, która przeciwnie niż osmyki i taszczyń, odlatując dokładnie zamyka i zamaskowuje wejście do norki piaskiem, zarówno zakopując norkę, jak i odkopując ją co jakiś czas robi niewysokie (do 5 cm) podloty – czasem połączone z oblotem najbliższej okolicy (np. wieńca lub poszczególnych szyszek).



Ryc. 5. Lot rozpoznawczy powracającego do norki taszczyń z łupem (wg N. Tinbergena, zmienione).

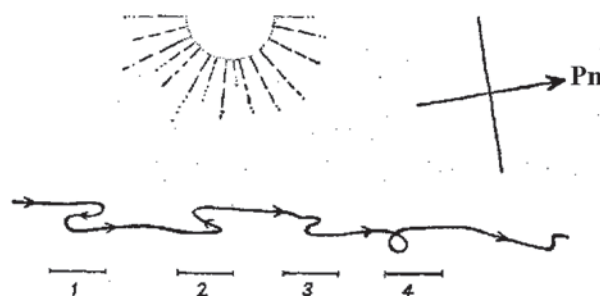
Charles Henry Turner opisał w 1907 roku analogon lotu rozpoznawczego u mrówek, w postaci chodu o kształcie nieregularnej spirali, służącego do odnalezienia po powrocie wejścia do gniazda lub opuszczonego obiektu (np. źródła pokarmu). Te, tak zwane następnie ‘krzywe Turnera’, są szczególnie widoczne, gdy nastąpi zakłócenie orientacji wracającej mrówki – jak w przedstawionym na Rys. 6 doświadczeniu francuskiego myrmekologa, Victora Cornetza (1914).



Ryc. 6. Powracająca do mrowiska (M) mrówka zostaje pochwycona w punkcie x i przeniesiona do a, b lub c. Odległość tych punktów do końca odcinków prostoliniowych jest ta sama – równa drodze $x - M$. Później zdezorientowane mrówki zataczają poszukiwawcze ‘krzywe Turnera’. (wg Cornetza 1914; zmienione).

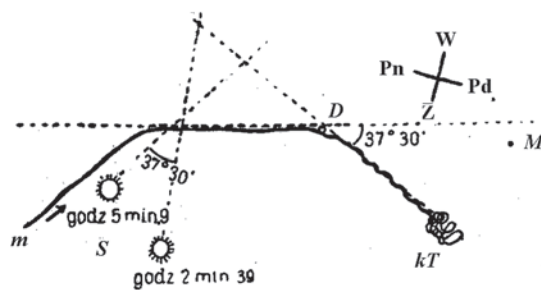
Przenosząc w inne miejsca osobniki pustynnego rodzaju *Cataglyphis* powracające prostoliniowo do

mrowiska, wykazał, że idą one w tym samym kierunku na tak samo długiej trasie, by nie znajdując wejścia do mrowiska zaczynać poszukiwania zataczając krzywe Turnera. Felix Santschi wykazał (1911) w doświadczeniu z lustrem, że *Cataglyphis* na prostoliniowym odcinku drogi orientuje się według położenia słońca na niebie (Rys. 7). Okazało się przy tym, że podobnie jak pszczoły, „wkalkulowuje” jego pozorny ruch w ciągu doby. To samo później odkrył u mrówki rudnicy (*Formica rufa*) Rudolf Jander.



Ryc. 7. Eksperyment F. Santschiego (1911) z powracającą do gniazda mrówką. W miejscach 1, 2, 3 i 4 zasłaniano promienie słoneczne, rzucając jednocześnie z przeciwnej strony ich odbicie w lustrze (zmienione).

W przeciwieństwie do nich – inne mrówki – wzrokowce podczas prostoliniowej drogi są wierne azymutowi (niem. *winkeltrue*). Do takich należy hurtnica pospolita czy czerniec (*Lasius niger*). Stwierdził to Rudolf Brun (1914), gdy przetrzymał w ciemności jedną robotnicę od godziny 16.00 do 17.30 – kiedy to Słońce przesunęło się po łuku równym $22,5^\circ$. Po uwolnieniu mrówka poruszała się pod takim kątem do Słońca, pod jakim postępowała poprzednio – i w rezultacie zboczyła ze swej początkowej, właściwej drogi o taki sam kąt $22,5^\circ$, o jaki w tym czasie przesunęło się Słońce (Rys. 8).



Ryc. 8. Eksperyment Bruna (1914). S – słońce, m – kierunek drogi powracającej do mrowiska (M), D – miejsce, w którym mrówka została zamknięta w ciemnym pudełku, kT – krzywe Turnera (zmienione).

W opisywanych przypadkach nawigacja podczas orientacji dalekiej owadów ma charakter tzw. nawigacji zliczeniowej (ang. *dead reckoning*), wykorzystującej jako składową kierunkową tzw. astrotaksję

(gdy uwzględnia pozorny ruch słońca na niebie), albo menotaksję (reakcję kompasową) – jak w doświadczeniu Bruna. Drugim składnikiem jest orientacja odległościowa.



Ryc. 9. Fenomen palca – doświadczenie Ch. de Bonneta (zmienione).

Inne badania ukazały większą różnorodność orientacji w świecie mrówek. I tak już w XVIII w. szwajcarski przyrodnik i filozof, Charles de Bonnet (1720–1793) stwierdził u innych mrówek, kierujących się przede wszystkim powonieniem (należy do nich m.in. kartoniarka czarna s. kartonówka zwyczajna, *Lasius fuliginosus*), tzw. fenomen palca: gdy przeciągnął palcem po ziemi w poprzek mrówczej drogi, owady te, które poprzednio szły tą drogą bez żadnych wahań, raptem zatrzymywały się przed ledwo widocznym śladem palca. Wobec tego, że ruch mrówek na drodze odbywa się w obu kierunkach, wkrótce po obu stronach tej niewidzialnej granicy powstały skupienia tych owadów (Ryc. 9). Tak orientacja węchowa, jak i wzrokowa, obserwowalna podczas krzywych Turnera, jest przejawem najprostszej nawigacji terestrycznej (ang. *piloting*). U niektórych gatunków latających żądłówek, jak osmyki, osy i pszczoły zachodzi ona w końcowej fazie odnajdywania gniazda, w orientacji bliskiej. Na dalszych trasach, odbywanych często (np. do tego samego źródła wiatku) zwykle bywa u nich zastąpiona przez nawigację zliczeniową. Pozwala ona na lot na wyższym pułapie (np. ok. 3 m), podczas którego owad nie dostrzega drobnych szczegółów podłoża.

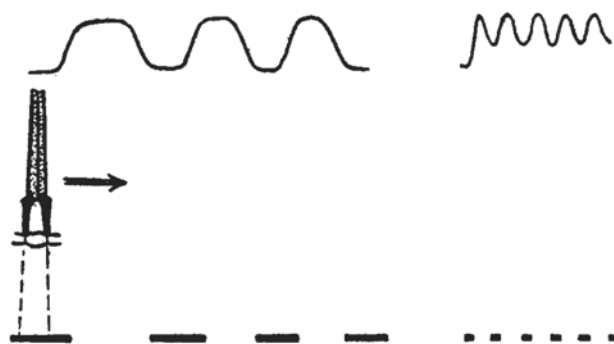
Inaczej jest u wardzanki. Ta przez cały czas leci niewysoko – poniżej 1 m, najczęściej na wysokości czubków kłosów kostrzewy owczej (*Festuca ovina*), dochodzących do 60 cm wysokości i górujących nad szczotliwą siwą (*Corynephorus s. Weingaertneria canescens*), do 30 cm – traw dominujących w jej siedliskach. Najchętniej lata nad ścieżkami i łysinkami wśród roślin na dużych polanach sąsiadujących z borami suchymi i świeżymi, gdzie łatwo znaleźć macierzankę (*Thymus serpyllum*), świerzbnicę (*Knautia arvensis*) i jasioniec (*Jasione montana*), a w sierpniu czasem zdarzają się nawet kwiaty wrzosu (*Calluna vulgaris*), których niebieskie i liliowe kwiaty stanowią ulubione źródło nektaru, zaś baldaszkowate (*Umbelliferae*) dostarczają pod dostatkiem much do zaopatrywania głodnej larwy.

Warto tu sobie uświadomić zależności między pułapem lotu owada i właściwościami jego wzroku. Żeby jego oko złożone rozróżniło dwa punkty położone bardzo blisko siebie, musi mieć dużą zdolność rozdzielczą (ang. *resolving power*, niem. *Auflösungsvermögen*, θ , czyli kąt minimalny ($\alpha_{\min}$), pod którym oko jeszcze rozróżnia dwa punkty bardzo mało oddalone od siebie: $\theta = \alpha_{\min}$. Ta zdolność rozdzielcza oka (*oculus*) zależy od (1°) wielkości oka (a więc i liczby elementów receptorowych); zależy też od (2°) kąтового zagęszczenia ommatiów, n :

$$n = \frac{\alpha}{\theta}$$

(gdzie α jest kątem widzenia obejmowanym przez n ommatidiów) – wynosi mianowicie: $\theta = 2\varphi$,

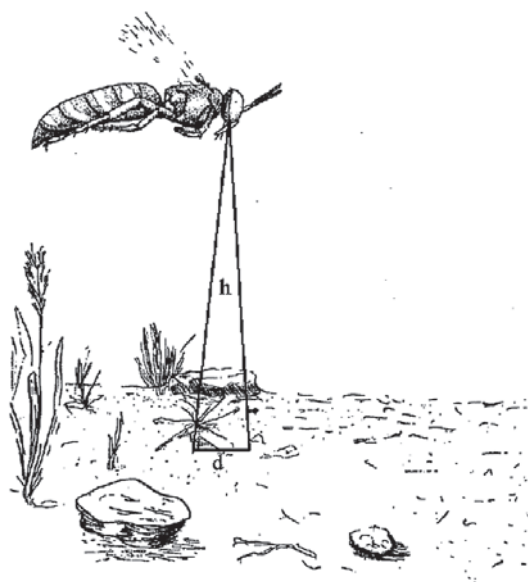
(gdzie φ stanowi kąt dywergencji sąsiednich ommatidiów), co oznacza, że jedno niepodrażnione ommatidium musi leżeć między oboma pobudzonymi. Upraszczając, można powiedzieć, że – jeśli oko ma w danym miejscu jednorodną budowę – kąty dywergencji ommatidiów (φ) równają się też aperturom kątowym – ‘kątom rozwarcia’ (niem. *Öffnungswinkel*) ommatidiów (ψ), a więc $\theta = 2\psi$. Zatem w oczach złożonych większą zdolność rozdzielczą daje a) mniejsza średnica (apertura kątowa, ψ) ommatidiów i b) mniejsza ich dywergencja (φ).



Ryc. 10. Wykres ilustrujący efekt migotania dwu różnych paskowych wzorców leżących na ziemi – widzianych przez ommatidium lecącego nad nią owada z lewej do prawej (wg J.D. Carthy'ego; zmienione).

Drugą ważną sprawą jest tzw. krytyczna częstotliwość migotania, v_{kryt} (ang. *critical flicker frequency*; rzadziej: *[flicker] fusion frequency*), *cff*, niem. *[Flimmer-]Verschmelzungsfrequenz*) czyli maksymalna częstotliwość regularnie padających na tę samą część siatkówki (lub ommatidium) migających błysków świetlnych lub obrazów (np. kadrów filmowych), które jeszcze są rozróżniane jako pojedyncze, następujące po sobie, albo – przeciwnie – najniższa częstota takich mignięć, przy której układ wzrokowy już nie

rozróżnia poszczególnych impulsów, a odbiera je jako obraz ciągły.



Ryc. 11. Wardzanka unosząca się nad gniazdem (oryg.).

Lecący nad ziemią owad na ogół „chce” widzieć, nad czym przelatuje (por. Ryc. 10.). W tym celu musi on dopasować pułap lotu ($h_{\min}$), wielkość ($d_{\min}$, tzw. *minimum separabile*) dostrzeganych szczegółów podłoża i prędkość lotu ($v_{\max}$) do krytycznej częstotliwości migotania (v_{kryt}) swych oczu. Ilustruje to Ryc. 11.

Odpowiednia zależność wynosi

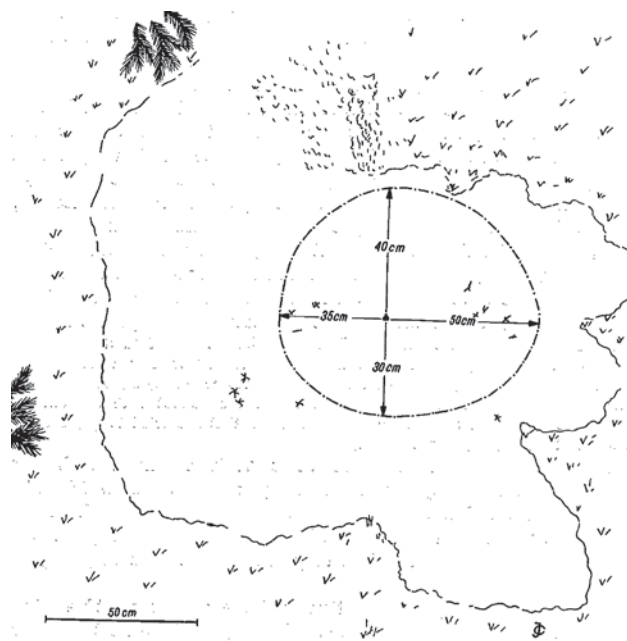
$$v_{\max} = v_{\text{kryt}} \times d_{\min},$$

przy czym $d_{\min} = h_{\min} \times \tan \theta$;

z tych równań, znając dane dla gatunku [i osobnika] wartości θ i v_{kryt} można obliczyć interesujące nas wartości $v_{\max}$ dla danych h . Przykładowo, dla wardzanki, *Bembix rostrata* (na Rys. 11): $\theta = 4^\circ$ ku dołowi, a $v_{\text{kryt}} = 165/\text{s}$, co na pułapie $h = 39$ cm pozwala na bezpieczną prędkość lotu $v_{\max} = 4,5$ m/s, a znów na $h = 15$ cm daje $v_{\max} = 1,7$ m/s (badania własne). Przy detalach d większych od $d_{\min}$, częstość migotania się zmniejsza przy danym pułapie h (zob. Ryc. 10) – wobec czego możliwa jest większa prędkość lotu $v_{\max}$.

Mimo, że powrót wardzanki do gniazda opiera się głównie na nawigacji terestrycznej, udało mi się wyróżnić kilka etapów na podstawie wyraźnych różnic w zachowaniu się, a także w mechanizmach odszukiwania. Pierwszy etap, orientacji dalekiej

odznacza się szybszym lotem na stosunkowo wysokim pułapie (0,5–0,7 m); owad rozgląda się za znanymi sobie krzewami i większymi kępami, kamieniami itp. Zapewne Kompas słoneczny też odgrywa tu rolę. W efekcie osa dociera do pola orientacji bliskiej. O ile pole orientacji dalekiej miewa promień w granicach 0,8–1,8 km i więcej, pole orientacji bliskiej jest ok. 1000 razy mniejsze (Ryc. 12). W jego obrębie zawiera się pole orientacji najbliższej – poznawane



Ryc. 12. Pole orientacji bliskiej samicy B_{221} wardzanki (*Bembix rostrata*) po usunięciu dość licznych naturalnych znaków orientacyjnych w promieniu ok. 60 cm od norki (punkt na przecięciu współrzędnych); przedtem pole to było mniejsze (oryg.). W tym polu osa szuka wejścia do gniazda.

po trawach, kamieniach, szyszkach – w którym owad odnajduje zamaskowane piaskiem wejście do norki – dotykowo i powonieniem. A jednak i tu owad nie poprzestaje na danych terestrycznych. Gdy obracałem w poziomie gałązkę leżącą przy norcie wardzanki – do czasu zachowywała stały kąt względem niej, by wreszcie przywrócić kierunek „kompasowy” względem płaszczyzny polaryzacji światła z błękitu nieba. Dopiero potem następuje etap – rozpoznania gniazda, po jego wewnętrznej architektonice. Grzebaczowate, które jak piaskówka (*Ammophila*) zostawiają łup przy gnieździe – po inspekcji odnajdują go w oparciu o obraz poszukiwawczy (tak jak to czyni pies myśliwski).