



1

Opća etologija

Ž. Pavičić, M. Ostović i J. Aladrović

1.1. Uvod

Etologija (grč. *ethos* – običaj, narav, karakter; *logos* – znanost) je znanost koja se bavi proučavanjem ponašanja životinja.

Ponašanje podrazumijeva sve uočljive aktivnosti životinje, uključujući i fazu mirovanja, a posljedica je djelovanja podražaja iz životne sredine (vanjski podražaji) i/ili podražaja koji potječu iz samog organizma (unutarnji podražaji). Pokazatelj je zdravlja i dobrobiti životinja.

Etologija se dijeli na osnovnu (proučava ponašanje primitivnih i divljih životinja u njihovu prirodnom okolišu) i primijenjenu (bavi se ponašanjem domaćih i divljih životinja u okolišu koji im je namijenio čovjek).

Promatranje ponašanja životinja seže daleko u prošlost (špiljski crteži životinja stari više od 30 000 godina) i bilo je presudno za opstanak tadašnjeg čovjeka (hvatanje plijena) i udomaćivanje životinja. Sistematičnija zapažanja i ideje o ponašanju životinja prvi put opisuje Aristotel (384.–322. pr. Kr.). Od 17. stoljeća do danas mnogi su znanstvenici proučavali ponašanje životinja: John Ray (1627.–1705.), Charles Georges Le Roy (1723.–1789.) Douglas Alexander Spalding (1841.–1877.), Charles Darwin (1809.–1882.), John Broadus Watson (1878.–1958.) i drugi, a začetnicima suvremene etologije, početkom 30-ih godina 20. stoljeća, smatraju se Konrad Lorenz (1903.–1989.) i Nikolaas Tinbergen (1907.–1988.). Lorenz je postavio temelje etologije, pri čemu je razvio prvu suvislu teoriju instinktivnog ponašanja životinja. Tinbergen je bio pionir eksperimentalne etologije i na osnovi njegova istraživačkog programa proizašla su tzv. Tinbergenova četiri pitanja. Ona se odnose na uzrok i funkciju ponašanja te kako se ono razvija tijekom ontogeneze i filogeneze. Tinbergenovim programom nisu bila obuhvaćena pitanja u vezi s opažanjima, učenjem i osjećajima životinja. No razvojem novih metoda u etologiji počinju se istraživati i ovi aspekti ponašanja pa se početkom 70-ih godina prošlog stoljeća razvija nova grana etologije poznata kao kognitivna (spoznajna) etologija.

Razumijevanje ponašanja životinja od osobite je važnosti za veterinarsku medicinu jer nas ono upućuje na stupanj njihove prilagodbe uvjetima uzgoja, odnosno na zdravlje i dobrobit životinja. Osim veterinarske medicine, etologija ima svoju primjenu i u ostalim područjima u kojima su životinje predmet iskorištavanja (agronomija, humana medicina, animalne znanosti i dr.).

1.2. Spoznaja životinja

Spoznaja označava proces razmišljanja ili mentalnu reorganizaciju informacija, a kod životinja, među ostalim, ovisi i o selekciji. Tako je umjetna selekcija životinja na željene karakteristike potpuno potisnula prirodnu, što se odrazilo i na sposobnost spoznaje domaćih životinja. Uvriježeno je mišljenje da je udomaćivanje prouzročilo smanjenje sposobnosti spoznaje životinja, iako određeni primjeri upućuju na suprotno, npr. sposobnost rješavanja problema kod psa i njegova izvornog pretka vuka. Novijim je istraživanjima utvrđeno da su psi u pogledu rješavanja problema manje sposobni od vukova, ali samo u slučajevima kada se testiraju bez prisutnosti vlasnika. Razlog je tomu što je sposobnost spoznaje kod pasa razvijena u odnosu na društvenu vezu s njihovim vlasnicima.

Životinje koje razumiju što se događa u njihovu okolišu i koje mogu predvidjeti događaje, bolje su prilagođene uvjetima života tako što se ponašanjem prilagođavaju svakoj situaciji. Takvo ponašanje povećava vjerojatnost preživljavanja i njihovih potomaka. Zato je prirodna selekcija divljim životinjama omogućila moć spoznaje.

Osjećaji (emocije) jesu stanja poput sreće, tuge, straha i anksioznosti. Razumijevanje tih stanja presudno je za bolje razumijevanje dobrobiti životinja. Ljudi doživljavaju osjećaje svjesno, ali se ne može sigurnošću tvrditi da to čine i životinje. Ipak, osjećaji su kod životinja povezani s ponašanjem i fiziološkim promjenama (npr. iskakanje iz kaveza – ubrzan rad srca), kojima se možemo koristiti kao pokazateljima njihovih osjećajnih stanja. Problem je u tome da ovi pokazatelji ne mogu uvijek pouzdano odražavati je li osjećaj pozitivan ili negativan. Osim toga, često su vrsno specifični i stoga ih je teško uopćiti na sve vrste.

Spoznajne sposobnosti životinja imaju izravan utjecaj na njihovu dobrobit. Primjerice, štetno ponašanje poput kljućanja perja pilići lakše usvajaju promatrajući druge. Može li se, samo razumijevajući mehanizme društvenog učenja u velikim jatima, smanjiti postotak prijenosa nepoželjnih ponašanja? S druge strane, smatra se da životinje ne mogu učiniti razuman ili promišljen izbor jer su nesposobne odmjeriti posljedice ponašanja. Buduća istraživanja spoznaje kod životinja trebala bi pomoći pri odgovoru na ovu tvrdnju.

Konačno, spoznajne sposobnosti koje domaće životinje posjeduju bitne su u situacijama u kojima bi mo-

gle patiti (npr. držanje u strogo ograničenom, osiromašenom okolišu). Iako ne postoji uvjerljiv razlog zašto bi složeno učenje ili već opisane spoznajne sposobnosti trebale biti popraćene subjektivnim iskustvima ili sviješću, općenito se smatra da je kod životinja svijest moguća, pa čak i vjerojatna. Ako je tako, onda kod životinje koja se prisjeća prošloga stresnog događaja može biti narušena dobrobit nekoliko dana ili tjedana nakon završetka događaja. Čak je moguće da životinje imaju prirodene mentalne prikaze stvari, s kojima se nikada nisu susrele, tako da društveno izoliranim životinjama može nedostajati društvo drugih jedinki iako se drže pojedinačno čitav život.

1.3. Motivacija životinja

Razumijevanje motivacije životinja bitno je za sva istraživanja njihova ponašanja. Motivacija je snaga koja djeluje iz samog organizma s ciljem izražavanja određenog ponašanja (npr. motivi mogu biti glad i žeđ, strah, porivi za parenjem, gradnjom gnijezda). Motivacija ne uključuje naučene, tj. stečene oblike ponašanja, već urođene reakcije koje mogu biti izmijenjene/usmjerene unutarnjim (hormonski status životinje) ili vanjskim podražajima (toplina, trajanje i jakost osvjetljenosti, društveni čimbenici), odnosno njihovim interakcijama. Pritom prirodno ponašanje obilježavaju tri faze: nagonsko ponašanje vezano uz traženje određenog cilja (hrane, vode, partnera), početak ponašajnih aktivnosti s obzirom na pronađeni cilj – konzumacijski čin (hranjenje, napajanje, parenje) i faza smirivanja nakon završetka aktivnosti.

Postoje brojni teoretski modeli koji objašnjavaju utjecaj unutarnjih i vanjskih podražaja na izražavanje određenog oblika ponašanja. Lorenz je 1950. godine oblikovao tzv. psihohidraulični model, a temelji se na usporedbi kontrole ponašanja životinja sa spremnikom vode koja se može ispuštati pomoću ventila. U spremnik neprestano ulazi voda, što predstavlja povećanje razine unutarnjih podražaja kada se određena aktivnost ne izvodi. Do ispuštanja vode preko ventila dolazi kada njezina razina dosegne kritični prag, zbog nakupljene vode u spremniku (što predstavlja jačanje intenziteta unutarnjih podražaja) i jačine povlačenja ventila (što predstavlja utjecaj vanjskih podražaja). Dakle, životinja će izraziti pojedino ponašanje kada u organizmu nakupi dovoljno motivacijske energije.

Lorenzov model motivacije ima više nedostataka jer, primjerice, ne precizira što se točno nagomilava kao energija u organizmu, ne objašnjava što se događa s motivacijskom energijom kada se izrazi određeni oblik ponašanja i dr. No, dobro objašnjava kako unutarnji i vanjski podražaji djeluju zajedno pri izražavanju motivacije i redosljed pojave ponašajnih odgovora. Uz to, prikazuje i kako se ponašanje mijenja s povećavanjem motivacije, uključujući njegovo trajanje, učestalost i oblike.

U isto vrijeme, E. Von Holst i H. Mittelstaedt sa suradnicima razvijaju tzv. Sollwert-Istwert model. On prikazuje motivacijski sustav kao termostat; uzrokuje aktivnosti koje dovode stanje životinje (Istwert – kakav je svijet) bliže krajnjoj željenoj točki (Sollwert – kakav bi svijet trebao biti). Ovaj model, za razliku od pret hodnoga, naglašava kako motivacija može biti izrazito niska ako krajnja točka aktivnosti već postoji. Njihova sličnost je u tome da oba prikazuju kako negativna povratna sprema može biti ključno sredstvo kontrole ponašanja.

Za etologe postoje četiri glavna razloga za razumijevanje motivacije. Prvi je razlog vezan uz dobrobit životinja i proizlazi iz povezanosti motivacije i osjećaja. Ako se osjećaji definiraju kao stanja životinja izazvana nagradom ili kaznom, motivacija je stanje pri kojemu se traži nagrada ili izbjegava kazna. Uzimajući u obzir te definicije, pozitivni i negativni osjećaji imaju važnu ulogu u motivaciji ponašanja. Smatra se da je dobrobit životinje ugrožena kada ne može izraziti ponašanje za koje je izrazito motivirana (npr. gradnja gnijezda kod krmača). Kada se životinjama omogući izražavanje takvih ponašanja, one su visokomotivirane. Tako će, dakle, gravidne krmače graditi gnijezdo kao što to čine i kokoši. Razlog ispitivanja motivacije kod domaćih životinja je i lakše razumijevanje razvoja nenormalnih oblika ponašanja, poput stereotipija. One se pojavljuju kod životinja u zatočeništvu, a nastaju iz pokušaja izražavanja visokomotivirajućeg normalnog ponašanja. U mnogim slučajevima, životinje nisu u mogućnosti izraziti normalno ponašanje, što potiče pojavu stereotipija. Treći se razlog ponovno odnosi na vezu između motivacije i osjećaja, s time što razumijevanje motivacije može olakšati postupanje sa životinjom tijekom izražavanja željenog ponašanja. Tako, primjerice, pri odabiru nagrade kojom se nagrađuje izvođenje određene radnje, treba uzeti u obzir da je to djelotvorno sredstvo samo ako je životinja motivirana da je dobije. Stoga će

nagrada u obliku hrane bez okusa ili sitost životinje priječiti trening. No, ukusna poslastica ili prethodno uskraćivanje hrane može pomoći pri motiviranosti životinja za učenjem. Četvrti je razlog sličan prethodnima u tome da nam procjena kombinacije unutar-njih i vanjskih podražaja, pri motiviranju životinja na određeno ponašanje, može pomoći da ih "uvjerimo" da se ponašaju onako kako mi to želimo. Danas je, primjerice, poznato zajedničko djelovanje endokrinog sustava ovce i mirisa janjeta, što stvara motivaciju za majčinskom brigom. Upravo se ta informacija može upotrijebiti pri manipulaciji majki ovaca prilikom prihvaćanja tuđeg janjeta.

1.4. Etogram

Etogram je opis svih obilježja ponašanja životinje u nekom vremenu, uključujući i glasanje. Predstavlja uočljive aktivnosti životinja kroz određene događaje i stanja. Događaj je kratko (npr. pomicanje dijela tijela, glasanje), a stanje dulje trajanje neke aktivnosti (npr. spavanje, odmaranje). Događaj se, zbog kratke aktivnosti, teško mjeri u vremenskom trajanju, odnosno postotku vremena koji zauzima u ukupnim aktivnostima. Stanje traje dovoljno dugo da se može mjeriti njegovo trajanje i učestalost (npr. u razdoblju od 24 sata).

Etogrami velikih životinja dijele se prema K. Zeebu u devet tzv. funkcionalnih krugova (hranjenje, odmor, kretanje, izlučivanje – mokrenje i defeciranje, reprodukcija, društvo, prostorna struktura, izbjegavanje neprijatelja i udobnost). Funkcionalni krugovi zapravo su zbroj načina ponašanja životinja koji se s ljudskog

gledišta pripisuju pojedinim tjelesnim funkcijama (tablica 1).

U opisu i tumačenju ponašanja životinja rabe se tri metode:

1. Deskriptivni, opisni, empirijski ili strukturni etogram – opisuje sve motoričke aktivnosti životinje. Pritom treba uzeti u obzir vrstu, oblik, jačinu i trajanje motoričkih aktivnosti. Dakle, nije dovoljno reći da, primjerice, svinja nalazi hranu rovanjem, već je potrebno opisati kako ruje (položaj dijelova tijela), koliko dugo joj je potrebno da pronade i pojede hranu (npr. korijen) i koliko vremena provede rujući u potrazi za hranom.
2. Funkcionalni ili posljedični etogram – opisuje čemu određeno ponašanje služi i kakve posljedice ima za samu životinju te druge jedinice u njezinu životnom okruženju.
3. Vezani etogram – opisuje se prostorni odnos jedne prema drugim životinjama, predmetu ili pojavi u njezinu okolišu. Pri izradi ovog etograma uzima se u obzir gdje se životinja nalazi (prostor, stanište) te kada i prema kojim jedinkama (predmetima) pokazuje određeno ponašanje.

U većini slučajeva, a posebice pri prvom opisivanju ponašanja životinja, rabi se deskriptivni etogram. Pritom se opisuje što životinja radi (npr. stoji, leži, kreće se u potrazi za hranom i dr.), trajanje svakog ponašanja i udio vremena koji otpada na pojedine aktivnosti u ukupno promatranom razdoblju. Također se uzima u obzir i redoslijed svih aktivnosti tijekom promatranja.

Na kraju izrade etogram je potrebno analizirati te od zabilježenih događaja i stanja načiniti vjerojatne po-

Tablica 1. Antropogeno oblikovani odnosi između funkcionalnih krugova i područja prema Zeebu

Funkcionalni krug	Funkcionalno područje
Hranidba	Hranilište
Odmor	Odmorište
Kretanje	Pomicanje
Izlučivanje (eliminacija)	Gnojište
Reprodukcija	Spolno
Društveni	Skupina
Prostorna struktura	Klima
Izbjegavanje neprijatelja	Proizvodnja
Udobnost	Zdravlje

Izvor: Pavičić (2005). Objavljeno s dopuštenjem.

našajne jedinice, oblike, sustave i strategije ponašanja. Oblici ponašanja jesu organizirani dijelovi ponašajnih aktivnosti ili jedinica koje se zbivaju prema određenom redoslijedu i pravilima karakterističnim za vrstu i kategoriju životinje, a imaju specifičan cilj i funkciju. Pod sustavom ponašanja podrazumijeva se skupina međusobno povezanih ponašajnih oblika s istim ciljem i funkcijom. Način izražavanja određenog ponašajnog oblika ili sustava naziva se ponašajna strategija (npr. način na koji životinja dolazi do hrane).

Istraživači ponašanja životinja trebaju u konačnici utvrditi i funkciju određenog ponašanja. Razlike u ponašanju između životinja posljedica su različitih načina kojima kontroliraju uvjete života, pri čemu treba uzeti u obzir podražaje iz okoliša. U tom smislu većinom se izrađuju radni etogrami, tako da se promatra i opisuje ponašanje životinje u odnosu na određeni podražaj. Tijekom izrade radnog etograma, pogotovo ako se prati trajanje određene aktivnosti, uputno je podatke prikazati pomoću grafikona. Na taj je način moguće pregledno prezentirati postotni udio određene aktivnosti u odnosu na ukupnu aktivnost u promatranom razdoblju. To su najčešće dnevne aktivnosti (tijekom 24 sata), a uključuju sva aktivna i pasivna stanja životinje, stanje mirovanja i kretanje životinja, pri čemu mirovanje podrazumijeva ležanje, stajanje, odmor i san. Na osnovi toga nije moguće u etogramu prikazati da životinja ništa ne radi.

1.4.1. Promatranje ponašanja životinja

Promatranje ponašanja obuhvaća sve ljudima primjetne kretnje i položaje i sve privremene promjene na životinji koje se mogu dokazati. Sposobnost zapažanja tijekom istraživanja ima određene granice. Tako trenutačno dojmovi ostvareni osjetom mirisa, okusa i dodira nisu obuhvaćeni promatranjem ponašanja, iako je poznato da upravo kemijski osjeti imaju važnu ulogu u ponašanju mnogih životinjskih vrsta.

Ponašanje životinje ovisi o uvjetima u kojima se nalazi. Stoga se ono prema svrsi istraživanja treba raščlaniti na odgovarajuće komponente ili dijelove koje je moguće definirati (tzv. obrasce ponašanja). Ovi elementi, koji zajedno tvore ponašanje neke životinje, moraju biti prepoznatljivi. Primjerice, bik obara glavu pri promatranju nekog predmeta na tlu, ali isto tako i u slučaju prijetnje upućene nekom članu stada. No, prijetnja obuhvaća i druge elemente, primjerice, određen položaj uški, usmjerenost prema članu stada kojemu

je prijetnja upućena, kretnje i položaje trupa, nogu i dr. Prijetnja, dakle, uključuje više dijelova složenih u cjelinu.

Cilj je svakog promatranja ponašanja pružiti što više informacija o načinima njegova izražavanja, što uključuje vizualno i audiovizualno promatranje (pomoću osjetila i/ili određenih uređaja). Životinje bi trebalo promatrati tijekom 24 sata, pri čemu one ne bi smjele biti svjesne da ih se promatra. Na taj se način dobiva kontinuiran niz prikaza podražaja i iz njih proizašlih reakcija. No, takav se pristup rijetko primjenjuje jer zahtijeva posebnu pripremu, veći broj ljudi i tehnike te znatna financijska ulaganja. Stoga se više primjenjuje promatranje određenog vremenskog isječka, obično za vrijeme dnevne aktivnosti životinja. Ipak, treba uzeti u obzir činjenicu da takvo promatranje nije stvaran odraz cjelokupne aktivnosti životinje, već ograničenog reda prikazivanja koje ne može poslužiti za određivanje točnog dnevnog ritma neke životinje. Stoga se najčešće primjenjuje pri istraživanju pojedinih oblika ponašanja poput ponašanja pri hranjenju, odnosa majke i mladunčadi, odnosno oblika ponašanja koji prevladavaju za vrijeme dnevne aktivnosti životinja.

Radi lakšeg bilježenja i pohrane podataka danas se koriste različiti audiovizualni uređaji. Ti se uređaji primjenjuju pri dokumentiranju složenih zbivanja koja brzo teku, poput lijeganja ili ustajanja životinja. Ponovljenim prikazivanjem snimaka dotično se zbivanje može razložiti na pojedinačne elemente te se prostorno i vremenski kvantificirati. Upotrebom vremenskog prekidača moguće je snimanje podesiti na intervale i tako smanjiti troškove istraživanja ponašanja životinja tom metodom. Bilježenje akustičnih zbivanja pruža nam vremenski točno određene podatke o tijeku određene vrste zvučnog izražavanja. Naime, pri društvenom i spolnom ponašanju važna uloga pripada komunikaciji među životinjama glasanjem. Tako se, primjerice, kod mnogih sisavaca aktivnost njege legla od strane majke mjerodavno određuje preko zvučnih signala mladunčadi. Isto tako, na ponašanje ženskih životinja u spolnom žaru odlučujući utjecaj može imati tipično glasanje mužjaka (npr. krmača – nerast). Uspješno zvučno snimanje obavlja se u određenom, što je više moguće, zvučno izoliranom prostoru.

Za dobivanje fizioloških podataka, u svrhu dopune etoloških istraživanja, primjenjuje se telemetrija (mjerenje temperature tijela, učestalost rada srca i disanja itd.). Odašiljači su vrlo maleni i mogu se implantirati

pomoću silikonskih sredstava koja ne škode tkivu ili se pak učvrstite na tijelo s vanjske strane životinje. Osim toga, pri prosudbi pojedinih etoloških istraživanja rabe se i biokemijski pokazatelji, odnosno praćenje hormonskih i enzimskih pokazatelja.

Treba naglasiti da iskusan etolog može samo na osnovi promatranja životinja i bilježenja podataka u tablice postići jednako dobre rezultate u traženju odgovora i rješenja na postavljena pitanja kao i da raspolaze suvremenom tehnologijom u svrhu prosuđivanja ponašanja pojedinih vrsta životinja. U prilog tome govori činjenica da su prva etološka istraživanja započela u vrijeme kada nije bilo suvremenih pomagala i pritom dala određena otkrića koja su bila temelj za razvoj etologije.

1.5. Komunikacija među životinjama

Razvojem etologije kao znanosti mijenjala se i definicija kojom bi se precizno pojasnilo što obuhvaća pojam "komunikacija među životinjama". Naime, proučavanjem ponašanja životinja, što nužno uključuje i njihovu komunikaciju, uvidjelo se da se radi o iznimno složenom procesu izmjene informacija. Pritom postoje brojni motivi za slanje informacija, načini na koje se one odašilju i načini na koji će ih primatelj protumačiti i prema njima eventualno djelovati.

Općenito, smatra se da je komunikaciju među životinjama oblikovala prirodna selekcija kako bi im se povećala šansa za preživljavanje i reprodukciju. Primjerice, različite vrste životinja, nađu li se u istoj situaciji (npr. trpe bol), različito reaguju. Tek oprasena prasid koju prignječi krmača, glasovnim signaliziranjem bola privlači pažnju majke da ustane, dok se ozlijeđeno tele ne glasa kako ne bi upozorilo grabežljivca na svoju slabost. Iako sposobnost učinkovite komunikacije s pripadnicima iste ili druge vrste ima iznimnu ulogu u preživljavanju, izmjena znakova između pošiljatelja i primatelja ne donosi uvijek obostranu korist. Primjerice, ženke jednog roda krijesnice (*Photuris fireflies*) oponašaju i odašilju svjetlosne signale drugog roda (*Photinus fireflies*) kako bi privukle mužjaka tog roda i potom ga pojele. S druge strane, obostrano korisna komunikacija odvija se između ženke i mužjaka gušatog tetrijeba (*Centrocercus urophasianus*) koji se tijekom sezone parenja kočoperno glasa trošeći pritom mno-

go energije. Ženka procjenjuje intenzitet kočoperenja i predanosti glasanju te prema tome izabire najkvalitetnijeg mužjaka.

Postoje neke osnovne skupine komunikacijskih znakova te brojne varijacije njihovih funkcija. Svi do sada poznati načini komunikacije među životinjama mogu se svrstati u nekoliko osnovnih kategorija: vizualni, auditorni (glasovni), taktilni, kemijski i komunikacija elektrorepcijom. Elektrorepcija se rijetko opaža kod kopnenih životinja (pčele, žohari i dugokljuni jež), a, prije svega, razvijena je kod životinja koje žive u vodi i vodozemaca. Znakovi koje životinje izmjenjuju uglavnom kao svrhu imaju informacije o dostupnosti hrane ili njezinoj kakvoći, upozoravaju na prisutnost grabežljivca i upućuju na vlastito reprodukcijsko, fizičko ili pak emocionalno stanje.

Vizualni znakovi posebice su bitni kod životinja aktivnih danju i kod životinja koje obitavaju na relativno maloj udaljenosti. Vizualna signalizacija pokretima tijela vrlo je promjenjiva i neprestano se prilagođava situaciji i stanju u kojemu se pošiljatelj nalazi, dok je nepromjenjiva boja perja, primjerice, statični vizualni znak koji daje postojeane informacije o vrsti, spolu ili identitetu jedinke. Tako su, primjerice, kod nekih vrsta ptica važna obilježja glave i vrata, i za društveno ponašanje i za komunikaciju. Kod purana bradavičaste izrasline na glavi i vratu povećavaju se prilikom udvaranja i pokazivanja agresije. Neke ptice, primjerice, mužjak crvenokrilo kosa (*Agelaius phoeniceus*), neprestano intenzivno crveno obojenim perjem upozorava mogućeg uljeza da je određeno područje zauzeto. Kod nekih se pak vrsta, u istu svrhu, određeni vizualni znakovi očituju tek povremeno, prema potrebi. Primjerice, mužjak malog guštera zelene anole (*Anolis carolinensis*) povremenim trzanjem glave i širenjem intenzivno obojenog područja vrata, nalik na krestu, upozorava na svoju dominaciju nekim područjem, ali na isti način i privlači ženku.

Neke životinje u prijetećoj situaciji položajem tijela, kretnjama, promjenama boje ili veličine tijela nastoje zaplašiti suparnika. Moćan i zastrašujući izgled kojim nastoji zaplašiti suparnika kraljevska kobra (*Ophiophagus hannah*) postiže proširenjem "rebara" iza glave. Govedo, primjerice, agresiju i spremnost da napadne pokazuje spuštanjem glave kako bi se istaknuli rogovi, što prethodi guranju ili udaranju glave druge jedinke.

Pri spolnom ponašanju brojnih vrsta životinja, upravo vizualni znakovi imaju neprocjenjivu važnost u pri-

vlačenju jedinke suprotnog spola; krijesnice svjetlošću privlače suprotni spol; u ritualu udvaranja paunovi šire lepezasto repno perje; nojevi u istom ritualu teatralno šire krila. Kako bi privukle pozornost pastuha, kobile u estrusu blago do gotovo vertikalno podižu rep, otvaraju i zatvaraju stidne usne ("bliskanje stidnicom") i pokazuju klitoris, a karakterističan stav, sličan onomu dok mokre (blago savijeni ekstremiteti i spuštена zdjelica), predstavlja vizualni poticaj pastuhu za parenje.

Također, vizualni znakovi komunikacije bitni su i tijekom procesa učenja. Primjerice, kvočke privlače pozornost pilića na hranu pozivima i ključanjem po tlu, a to se ponašanje intenzivira ako naiđu na kvalitetniju hranu na koju žele skrenuti pozornost, ili su im pilići udaljeni, ili pak očituju zabunu prema predmetima koje ključaju.

Mnoge životinje komuniciraju i glasovno. Zvuk je iznimno prilagodljiv uvjetima okoliša. Zvukovni se znakovi razlikuju u amplitudi, trajanju i frekvenciji. Sve te karakteristike zvuka utječu na mogućnost njegova širenja u okoliš i na sposobnost primatelja da odredi položaj pošiljatelja. Primjerice, većina peradi ima vrlo širok repertoar glasanja (osim nojeva i mošusnih pataka), a posebice se intenzivno glasaju mužjaci peradi kada brane svoj teritorij. Naime, takvo glasanje se čuje vrlo daleko i upozorava mužjake iz drugih područja da se ne približavaju, čime se unaprijed izbjegava izravan sukob.

Osobito specifičan način komunikacije imaju, primjerice, šišmiši i kitovi koji ispuštaju visokofrekventni zvuk kojim otkrivaju i lokaliziraju plijen. Nakon emisije zvuka, "obrađuju" jeku i dobivaju uvid u strukturu okoliša te precizan položaj plijena. Također, mužjaci kitova "pjesmom" nastoje vabiti ženku, vuk zavijanjem nastoji okupiti ostale vukove u čopor, a slon proizvodi dalekočujan zvuk surlom. Kraljevska kobra suparnika, uz širenje "rebara" iza glave, dodatno zastrašuje ispuštanjem zvukova frekvencije 600 Hz koji nalikuju režanju bijesnog psa. Utvrđeno je da se svi pripadnici iste vrste ne koriste nužno istim repertoarom glasovnih znakova, već on ovisi o području s kojega određena životinja potječe. Općenito, među pripadnicima iste vrste postoje "dijalekti" i životinje koje obitavaju na područjima koja graniče s drugima, osim svog koriste i repertoar glasovnih znakova životinja s tog drugog područja. Važna je i komunikacija među pripadnicima različitih vrsta. Madagaskarska tankorepa iguana (*Oplurus cuvieri*) ima vrlo razvijene uši iako s pripadnicima iste vrste ne ko-

municira glasovno, međutim bitno se oslanja na upozoravajuće glasovne signale madagaskarske rajske ptice (*Terpsihone mutata*), jer ih ugrožava isti grabežljivac. Također, neka se životinja u istoj situaciji (npr. prijetnja grabežljivca) različito glasa ovisno o tome o kojemu se grabežljivcu radi i o tome komu upućuje upozorenje. Primijećeno je da se, recimo, pijetlovi različito glasaju, ovisno o tome upozoravaju li na grabežljivca sa tla ili iz zraka, a njihovo glasanje ovisi i o tome upozoravaju li poznate ženke ili pak nastoje impresionirati nove. Koliko je do sada poznato, svinje koriste dvadesetak oblika glasanja koji međusobno variraju u frekvenciji, amplitudi, hrapavosti i modulaciji. Najbolje je proučeno roktanje krmača tijekom razdoblja dojenja te "pozivi u pomoć" prasadi koja je izolirana ili ih je krmača prikliještila.

U današnje vrijeme, međutim, na glasovnu komunikaciju brojnih životinjskih vrsta znatno utječe buka. Primjerice, intenziviranje pomorskog prometa, istraživanja u svrhu eksploatacije nafte i plina iz podmorja, znanstvena istraživanja i uporaba vojnih sonara i komunikacijskih uređaja u posljednjih su šezdesetak godina iznimno negativno utjecali na glasovnu komunikaciju kitova u oceanima. Buka im oštećuje sluh i tkiva, uzrokuje unutarnja krvarenja i uginuće (dovodi i do nasukavanja). Istraživanja su pokazala da i ptice pjevice pate zbog buke u okolišu. Neke su pjevice, upravo stoga, modificirale stil pjeva, koji je postao glasniji i oštiji kako bi nadglasao buku. No, u tom je procesu osiromašen stil pjeva, koji više nije toliko dopadljiv i privlačan pripadnicima suprotnog spola.

Brojne životinje imaju iznimno razvijen osjet njuha. Razumljivo je, stoga, da se njime koriste u prepoznavanju određenih mirisnih, odnosno kemijskih znakova kojima se prenose informacije o zaposjednutosti određenog područja ili pak reprodukcijom stanju. Životinja odašilje takve znakove na određenim mjestima i oni služe kao markeri još dugo nakon što su položeni. Kemijski se znakovi, dakle, mnogo sporije šire okolišem, odnosno na veće udaljenosti, ali i sporije nestaju iz okoliša. No, mogu se širiti i na velike udaljenosti. Kod nekih je vrsta sisavaca razvijen vomeronazalni organ koji se nalazi na bazi nosne šupljine, a ima svrhu otkrivanja mirisnih znakova (npr. konji – pastuh tako otkriva kobilu koja se tjera).

Mačke se pri procjeni društvenog i fizičkog okoliša intenzivno oslanjaju na mirise. Svoje područje dugotrajno obilježavaju mokraćom, fecesom i izlučevinama

obraznih žlijezda. Mravi ostavljaju feromonske tragove kako bi ih ostali pripadnici iste vrste mogli slijediti, a tvorovi ispuštaju smrad kako bi odvratili grabežljivca. Svinje u stresu, primjerice, otpuštaju u mokraću tvari specifičnog mirisa, što druge jedinke prepoznaju kao znak koji upozorava na neku opasnost.

Taktilni su znakovi iznimno važni prilikom uspostavljanja i održavanja odnosa, prije svega, među životinjama koje žive u skupini. Uočeno je da čimpanze znaju timariti druge jedinke u zamjenu za hranu. Prijateljsko ponašanje goveda očituje se u međusobnoj njezi ili lizanjem, među odraslim jedinkama često usmjerenim na područje vrata. Kuja, primjerice, taktilno komunicira s mladunčeta ližući ga, čime uspostavlja prisnije veze s njime, čisti ga i ujedno potiče njegov razvoj. Majmuni babuni dodirima pokazuju privrženost, ali i timare jedni druge, dok konji udaranjem jedni drugih stražnjim nogama nastoje uspostaviti dominaciju. Prasad tijekom sisanja dodirima komunicira s krmačom, pri čemu se glad kod prasadi očituje trajanjem i intenzitetom masiranja sisa, što onda potiče izlučivanje mlijeka. Suradnja među mačkama unutar jedne skupine očituje se dvama specifičnim ponašanjima – uzajamnim trljanjem i uzajamnom njegom. Mačke uzajamnom njegom pokazuju i dominaciju, jer ako primatelj takvu njegu izbjegava, dolazi do agresije kod jedinke koja je pruža.

U većini primjera kako životinje komuniciraju navedene su kopnene životinje, međutim kada se govori o životinjama koje obitavaju u vodi, tada pojam komunikacije uključuje još jedan sasvim specifičan način – elektrorepciju. To je sposobnost živih bića da primaju prirodne električne impulse. Elektrorepcija služi za lokaliziranje (otkrivanje objekata) i komunikaciju. Primjerice, nekoliko vrsta riba iz porodice *Mormyridae* (popularno riba-slon) proizvode vrsno specifične elektromagnetske impulse koje, prije svega, koriste za lokaliziranje grabežljivaca, ali i prilikom traženja partnera.

Osnovne nabrojene skupine komunikacijskih znakova, kao i njihova kombinacija imaju, dakle, brojne funkcije. Uspješnost reprodukcije tako ovisi o sposobnosti jedinke da pronađe jedinku odgovarajuće vrste i spola te procijeni njezinu kvalitetu. Komunikacijskim znakovima upozorava se, primjerice, na pravo na neko područje ili ženku, čime se unaprijed izbjegava izravan sukob. Prepoznavanje mladunčadi na osnovi kombinacije komunikacijskih znakova osigurava njihovo preživljavanje. Pravodobno upozorenje na prisutnost

i vrstu grabežljivca omogućuje traženje prikladnog zaklona. Također, kombinacija komunikacijskih znakova omogućuje uspostavljanje i održavanje hijerarhijskog poretka u skupinama.

Istraživanje komunikacije među životinjama intenziviralo se razvojem suvremene tehnologije, koja je omogućila trajno bilježenje pokreta i komunikacijskih znakova životinja te njihovo naknadno izučavanje i analizu. U složenom znanstvenom međudisciplinarnom pristupu u proučavanju ponašanja životinja, pa tako i njihovih komunikacijskih znakova, sve važniju ulogu imaju neurobiologija, evolucijska biologija, fizika, kemija i matematika.

1.6. Oblici ponašanja životinja

Ponašanje pojedine vrste životinja je specifično, genetski određeno. Svi se oblici ponašanja na osnovi udjela nasljedne komponente dijele na prirodene i stečene. Prema sudjelovanju životinja u određenim oblicima ponašanja, ono se može izražavati pojedinačno i/ili u skupini. Pojedinačno ponašanje obilježava svaku jedinku, pri čemu životinja može, ali i ne mora pripadati manjoj ili većoj zajednici iste ili različitih vrsta. Tako, primjerice, ako su uvjeti okoliša takvi da ne trpe konkurenciju u pogledu hrane, bit će izraženi individualni oblici ponašanja. Ponašanje u skupini također je određeno uvjetima životne sredine i u prirodi postoji na onim staništima na kojima samački život ne omogućuje preživljavanje. Sličan je primjer držanje farmskih životinja, jer žive u zajednicama sa strogo definiranim društvenim poretom.

1.6.1. Prirodno ponašanje

Životinje mogu izraziti složeno i naizgled ciljano ponašanje bez prethodne mogućnosti učenja. Tako ptice grade gnijezdo i migriraju, čak i ako su odrasle bez kontakta s ostalim članovima iste vrste. Svaka jedinka nasljeđuje određene oblike, odnosno prirodene ili instinktivne oblike ponašanja.

Mehanizmi pomoću kojih geni predisponiraju životinje na određeno ponašanje još uvijek nisu u potpunosti istraženi, osobito u kralježnjaka. Stoga je identifikiranje funkcije gena u ponašanju životinja sve aktualnije područje istraživanja, osobito uz brz razvoj genetike.

Instinkt je niz refleksa koji se može, ali i ne mora odvijati po strogom redosljedu. Instinktivne kretnje i

radnje su, doduše, prirodene, međutim podvrgnute su zajedno s organizmom životinje postupku sazrijevanja. Tako se znakovi spolnog ponašanja (npr. skok), kao i začeci spolnih žlijezda, nalaze i kod nekoliko tjedana stare prasadi, odnosno u vremenu kada još ne proizvode sperm. S druge strane, razvojem mladunčadi dolazi do smanjenja nagona za sisanjem.

Instinkti se, u pravilu, smatraju strogo autonomni i ne mogu se poništiti drugim okidačem. Što je životinja manje udomaćena, to je instinkt izraženiji. Prirođeni okidač može biti optičke, akustične, olfaktorne i motoričke prirode. Djeluje tako da životinja na pojedini okidač reagira određenom radnjom, koja je smisljena u cilju održanja vrste. Takav se sustav u cijelosti naziva prirodjenim okidačkim mehanizmom. Inače, okidački se mehanizmi dijele na prirodene, stečene i prirodno-stečene.

Laici vrlo često zamjenjuju intuitivnost s instinktivnošću. Intuitivna radnja nastaje podsvjesno. Nasuprot tomu, instinkt je endogeno uvjetovan, a izazvan je egzogenim podražajima. Intenzitet neke aktivnosti ovisi o snazi motivacije, od neznatne kretnje namjere (ova nasuprot stečenom ponašanju ne posjeduje iskustveni dio) sve do potpunih instinktivnih radnji. Ne pojavi li se prikladan pobuđivač podražaja, tada nastupaju aktivnosti na zamjenskom objektu, kao i radnje uprazno (stereotipije). Tako je, primjerice, stereotipija kod konja tkanje, a očituje se kao posljedica jedne instinktivne radnje.

Izražajne su kretnje prirodjeni tjelesni znakovi (signali) nastali tijekom filogeneze. Istoznačni pojmovi u humanoj psihologiji jesu gestikulacija i mimika. Kod životinja se tu posebno misli na držanje repa. Prepoznavanje takvih kretnji bitno je za držatelja životinje, jer se između pobuđivanja životinje i njezine instinktivne radnje može, u pravilu, predvidjeti cijeli niz znakova.

Jedan je od najpoznatijih prirodnih oblika ponašanja životinja spolna predigra, a sastoji se od ritualiziranih instinktivnih radnji koje su podrijetlom od različitih oblika ponašanja.

1.6.2. Stečeno ponašanje

Stečeni (naučeni) oblici ponašanja nastaju iskustvom životinje. Naime, život i opstanak životinje u određenom okolišu uvjetovan je izražavanjem oblika ponašanja stečenih prethodnim iskustvom. Učenje ovisi o mogućnosti pamćenja, a predstavlja kapacitet mozga

životinje da određene informacije zadrži stanovito vrijeme u obliku tzv. zapisa i da na istu informaciju odgovara istom reakcijom. Pamćenje se oblikuje kroz dvije odvojene faze, a to su: kratkotrajno i dugotrajno pamćenje.

Učenje i pamćenje vrlo su važni za životinje. Kada promatramo domaće životinje, npr. krave, za njih je nužno naučiti kamo treba ići na mužnju, koja je krava ispred nje te gdje se nalazi hrana. Svinje na farmama moraju naučiti kako rukovati automatskim hranilicama i pojilicama. Mnoge se životinje boje veterinarima koje prepoznaju po njihovoj odjeći i opremi, zbog ranih neugodnih iskustava. Opća funkcija učenja jest prilagodba okolišu radi preživljavanja.

Habituacija je posljedica učenja i iskustva životinje o nebitnim pojavama i stvarima u njezinu okolišu. Tako će, primjerice, učinak postavljenog strašila za plašenje ptica na zasijanoj njivi trajati samo nekoliko dana. Ptice vrlo brzo shvaćaju da je strašilo, kao novi podražaj, bezopasno i nebitno, pa ga brzo počinju ignorirati. Dakle, habituacija je proces pri kojemu ponavljanje ili stalna prisutnost neprikladnog i nebitnog podražaja smanjuje vjerojatnost pojave odgovarajuće reakcije životinja na taj podražaj. Pojavljuje se samo u slučaju kada su podražaji za životinju bezopasni.

Senzibilizacija je proces suprotan habituaciji. Definiira se kao ponovna istovjetna ponašajna reakcija na isti podražaj. Životinja odreagira na novi podražaj tako da zapamti i podražaj i reakciju kojom je odreagirala i posljedicu te reakcije. Svaki sljedeći put životinja odgovara na taj podražaj istom reakcijom (npr. ponašanje životinja na farmama pri davanju hrane).

Asocijativno (povezano) učenje je proces tijekom kojega životinja stvara vezu, tj. asocijaciju između podražaja i ponašajnog odgovora. Dvije su vrste asocijativnog učenja: klasično i instrumentalno. Klasično se svodi na povezivanje redoslijeda događaja koje životinja ne može kontrolirati. Tako, primjerice, kada životinja ugleda hranu, odgovara pojačanom salivacijom koja prethodi uzimanju hrane. No, ako životinja nauči da poslije svjetlosnog ili zvučnog signala uslijedi hranjenje, tada će izraziti iste ponašajne oblike kao i da je ugledala hranu (pojačana salivacija). Instrumentalno ili operantno učenje (dresura) zasniva se na povezivanju događaja nad kojima životinja može uspostaviti kontrolu. Životinja nauči da će pri određenom obliku ponašanja biti nagrađena (npr. hrana) ili kažnjena (npr. udarac), što je povezano s učenjem na osnovi dobrog,

odnosno lošeg iskustva. Nagrađivanje je za životinju ugodan emocionalni događaj, ali je ono samo po sebi i relativno nasilnog karaktera. Životinja se, naime, nagradom primorava da obavi određenu aktivnost, odnosno izrazi određeno ponašanje. Kažnjavanje je za životinju neugodno iskustvo, pri čemu ona pamti i izražava niz aktivnosti radi njegova izbjegavanja. Tako, primjerice, životinje pamte da približavanje električnoj ogradi izaziva neugodne osjećaje (elektrošok) i zbog toga izbjegavaju približavanje takvim ogradama.

Utisnuto pamćenje ili utisnuće (engl. *imprinting*) proces je učenja koji se odvija u ranim stadijima života. Tako, primjerice, mladunčad nauči slijediti svoje roditelje i kada je spolno zrela, pari se samo s pripadnicima iste vrste. Dakle, životinjama se usađuje trajna asocijacija prema pripadnicima iste vrste, jer mladu životinju, u pravilu, odgaja ista vrsta. No, mogu se pojaviti i utisnuća na pripadnike druge vrste (npr. mladih pataka na čovjeka odgajatelja), što treba smatrati pogrešnim oblicima utisnuća.

Igra je kod životinja jedan od načina stjecanja korisnih iskustava. Životinja igrom stječe iskustva s obzirom na životnu sredinu, ali i druge životinje koje sudjeluju u igri. Zapažanja i iskustva koja životinja stekne u igri jesu tzv. latentni oblik učenja. Takvim oblicima učenja životinja pospešuje pamćenje, a time i sposobnost snalaženja u okolišu.

1.6.3. Interakcijsko ponašanje

Interakcijsko ponašanje životinja uključuje društveno ponašanje, borbeno ponašanje, ponašanje pri bijegu te igru i istraživačko ponašanje.

Društveno ponašanje

Životinje obično žive u stabilnim skupinama (stada, krda, čopori, jata, porodice i dr.). Život u skupini i stvaranje društvenih veza pomaže im u obrani staništa od grabežljivaca, učinkovitijem otkrivanju hrane i međusobnom učenju. No, društveni život ima i niz nedostataka, kao što su borba za hranu i prostor, borbe u sezoni parenja, ali i rizik od lakšeg širenja bolesti (npr. zaraznih).

Životinje mogu živjeti zajedno u skupini, ali bez stvaranja društvenih veza. Te se skupine oblikuju pod utjecajem čimbenika životnog okoliša. Primjer je ekonomsko dvorište u kojemu živi više vrsta životinja. Čimbenik koji ove životinje drži na okupu jest granica dvorišta (ograda), pri čemu mogu zajednički koristiti

nastambu za smještaj, izvor vode za napajanje, pašne površine i sl.

Razlikuje se nekoliko tipova društvenog udruživanja životinja:

1. diferencirani tip – društveno udruživanje kod određenih vrsta kukaca (npr. pčelinja zajednica) u kojoj postoji stroga podjela rada (matica, trut, radilice, njegovateljice i dr.);
2. integrirani tip – društvena veza između manjeg ili većeg broja jedinki:
 - a) roditelji i potomstvo
 - b) udruživanje spolova
 - c) udruživanje na temelju zajedničkih interesa (kooperativan lov, zajednička ispaša radi zaštite od grabežljivaca i dr.).

Među jedinkama unutar skupine vlada jasno definirana društvena hijerarhija koja se temelji na dominantnosti. To znači da uvijek postoji jedna životinja koja se u skupini ističe svojim fenotipskim (vanjština) i ponašajnim karakteristikama te predstavlja vođu skupine. Njoj su podređene ostale životinje u skupini. Dominantna je životinja u prednosti nad ostalim jedinkama pri zadovoljavanju svojih životnih potreba, parenju, iskorištavanju hrane, vode, skloništa i dr.

Društvenu hijerarhiju u organiziranoj skupini nazivamo "poredak ključanja" jer je po prvi put ustanovljena u jatima pilića. Hijerarhijski odnosi u jednoj skupini životinja mogu biti linearni, gdje se najviše rangirana životinja naziva alfa, a zatim slijede beta, gama i sve ostale životinje koje zauzimaju niža hijerarhijska mjesta. Alfa-životinja uvijek opominje životinje niže na hijerarhijskoj ljestvici, a kako je do nje prva beta-životinja, ostvarivat će interakcije najčešće s njom, a gotovo nikada s najpodređenijom životinjom u skupini. Hijerarhijski poredak koji se jednom uspostavi borbom među jedinkama pamte sve životinje u skupini. Do fizičkih obračuna unutar skupine u kojoj je uspostavljena stabilna društvena hijerarhija više ne dolazi, osim u slučajevima kada se ona poremeti, primjerice ljudskom aktivnošću.

Dominantnost u skupini ne mora se isključivo steći fizičkim borbama, već specifičnim glasanjem, odnosno pozivom drugim životinjama da se postave u podređen položaj. Stanje dominantnosti i podređenosti mijenja se s dobi životinje i pojavom spolne zrelosti.

Odvajanje životinja iz skupine ugrožava njihovu društvenu pripadnost, zbog čega postaju uznemirene i