

HREFNA SIGURJÓNSDÓTTIR OG  
SIGURÐUR S. SNORRASON

## Þróun atferlis

### INNGANGUR

Atferli einstaklings, dýrs eða manns, er í raun allt það sem hann gerir, hvernig hann hegðar sér. Atferlisfræðingar leitast við að greina og flokka atferli og svara spurningum er lúta að lífeðlisfræði þess og þróun. Feður dýraatferlisfræðinnar eða eþólógiunnar (*ethology*), eins og fræðigreinin var gjarnan nefnd, eru oftast taldir vera þrír, Konrad Lorenz (1903–1989), Karl von Fritz (1886–1982) og Niko Tinbergen (1907–1988). Þeir gerðu garðinn frægan um miðbik síðustu aldar og hlutu Nóbelsverðlaunin fyrir rannsóknir sínar árið 1973. Mun það vera í eina skiptið sem dýrafræðingar hafa fengið þau verðlaun. Þó er óhætt að segja að Charles Darwin sé hinn eini og sanni frumkvöðull á þessu sviði eins og svo mörgum öðrum. Hann lýsti hegðun dýra og túlkaði hana í ljósi aðlögunargildis í sínum þekktustu ritum, *Uppruna tegundanna*<sup>1</sup> (*On the Origin of Species*), *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*<sup>2</sup> og *The Expression of the Emotions in Man and Animals*.<sup>3</sup>

Atferli má flokka á ýmsan hátt, t.d. með tilliti til ætlaðs tilgangs. Þannig tala menn um ýmsa hegðun sem tengist hreyfingu, fæðunámi, búsvæðavali og fari, hvíld, flóttu o.fl. Yfirleitt er gerður greinarmunur á félagshegðun, þ.e. hegðun sem tengist öðrum einstaklingi sömu tegundar, og einstaklingsbundinni hegðun. Félagshegðun má skipta niður í marga flokka. Sem dæmi má nefna atferli tengt æxlun, svo sem biðlun, mökun, samkeppni um maka, umönnun ungvíðis og tjáskipti. Hjá mörgum tegundum er fæðuhegðun, búsvæðaval, far o.fl. háð félagsgerð, og þar koma við sögu þættir eins og skipulag félagshópa, togstreita milli samvinnu og samkeppni, skyldleiki og ættrækni (*kin discrimination*), fórnfýsi og þar fram eftir götunum. Með því að flokka atferli leitast atferlisfræðingar við að gefa tæm-

1 Darwin 1859/2004.

2 Darwin 1871.

3 Darwin 1872.

andi lýsingu á öllu því atferli sem einstaklingar af tiltekinni tegund sýna. Slík lýsing er kölluð hegðunarkort (*ethogram*). Ljóst er að svo til útilokað er að búa til tæmandi hegðunarkort fyrir eina tegund því að einstaklingarnir eru misjafnir og aðstæður aldrei alveg fyrirséðar. Í hverju tilfelli leitast rannsakandi við að hafa hegðunarkort eins nákvæmlega skilgreind og tæmandi og frekast er unnt, m.a. til að svara tilteknum rannsóknarspurningum og til að aðrir rannsakendur geti mælt hegðun á sama hátt.

Frumkvöðlar atferlisfræðinnar gerðu sér vissulega grein fyrir því að hegðun gæti verið mjög sveigjanleg hjá dýrum, þar sem hún væri háð aðstæðum og einstaklingum sem í hlut eiga. Samt æxluðust málin þannig að þeir fjölluðu meira um edlislæga hegðun (*instinct*) sem er tiltölulega fastmótuð (*stereotypic*) og lítt breytileg milli einstaklinga sömu tegundar. Áhugi þeirra beindist fremur að því að skýra mun milli tegunda en breytileika milli einstaklinga sömu tegundar. Líklegt er að erfðir og þroskun edlislægrar hegðunar sé fastmótuð og því tiltölulega auðvelt að rannsaka atferli dýranna á sama hátt og útlitseinkenni. Á þennan hátt getur hegðun oft gefið fullt eins góðar vísbendingar um skyldleika milli tegunda og útlitseinkenni, og í sumum tilfellum betri. Sem dæmi má taka systurtegundir dýra sem líta eins út en hafa ólíka hegðun.<sup>4</sup> Einnig er hægt að setja fram tilgátur um þróun fastmótaðra hegðunarmynstra með því að raða skyldum tegundum upp eftir sameiginlegum einkennum í skyldleikatré.

Önnur ástæða fyrir því að frumkvöðlarnir fjölluðu meira um edlislæga hegðun en sveigjanlega hegðun var sú að þeir voru margir hverjir hópvalsinnar og fjölluðu gjarnan um hegðun eins og hún hefði próast vegna þess að hún hefði nýst hópnum (tegundinni) vel.<sup>5</sup> Um og upp úr 1970 kom fram mikil gagnrýni á þessar hugmyndir og nú er almennt talið að áhrif hópvals séu takmörkuð. Upphaf þessarar gagnrýni má rekja til bókar George C. Williams<sup>6</sup> sem kom út árið 1966. Þar minnir hann dýraatferlisfræðinga á þróunarkenningu Darwins, þar sem einstaklingurinn er í aðalhlutverki, og leggur áherslu á að náttúrulegt val verki fyrst og fremst vegna mismunandi hæfni einstaklinga. Upp úr þessu fóru vísindamenn að einbeita sér meira að breytileika meðal einstaklinga og atferlisfræðingar fóru í auknum mæli að velta fyrir sér aðlögunargildi hegðunarinnar í því ljósi. Reyndar hafði þróunarfræðingurinn William Hamilton (1936–2000)<sup>7</sup> þá þegar fjallað um þróun hegðunar í ljósi gena og einstaklinga og útskýrt

4 Bickford o.fl. 2007.

5 Krebs og Davies 1993: 15. Einnig er rætt um hópaval (*group selection*) í 13. kafla, bls. 347.

6 Williams 1966.

7 Hamilton 1964, sjá Barnard 2004: 83.

þróun fórnfýsi fyrir tilstilli ættingjaval (*kin selection*).<sup>8</sup> John Maynard-Smith (1920–2004) o.fl.<sup>9</sup> fylgdu í kjölfarið og komu fram með hugmyndir um þróun hegðunar sem byggðust á leikjafræði (*game theory*) þar sem hegðun þróast vegna þess að einstaklingar keppa um gæði, og afrakstur hvers og eins er háður því hvað hinir gera.

Árið 1975 kom út stór og merkileg bók eftir Edward O. Wilson, skordýrafræðing við Harvard-háskóla, sem ber heitið *Sociobiology* (Félagslíffræði).<sup>10</sup> Bókin markaði upphafið að uppgangi hinnar nýju dýraatferlisfræði þar sem hegðun dýra, einkum félagshegðun, er skoðuð í ljósi vistfræði og þróunarfræði og áhersla lögð á að atferli sé að einhverju leyti arfbundið. Wilson tók fyrir alla helstu dýrahópa og í síðasta kaflanum fjallaði hann um hegðun manna á sama hátt. Ári seinna kom út bókinn *The Selfish Gene* eftir breska þróunarlíffræðinginn Richard Dawkins. Dawkins<sup>11</sup> lagði áherslu á að það væru í raun genin sem náttúrulegt val snerist um.<sup>12</sup> Genin „lífðu“ áfram en ekki einstaklingarnir, hvað þá hóparnir. Óhætt er að segja að þessi mikla áhersla á aðlögunargildi hegðunar, hafi valdið miklum úlfabýti í vísindasamfélaginu. Margir félagsfræðingar, mannfræðingar, heimspekingar, stjórnmálafræðingar og þróunarlíffræðingar áttu í hatrömmum deilum við Wilson og fylgismenn hans um árabíl.<sup>13</sup> Deilurnar hjöðnuðu smám saman og má segja að félagslíffræðin, sem hefur líka verið kölluð atferlisvistfræði (*behavioural ecology*), sé löngu orðin viðurkennd fræðigrein<sup>14</sup> og innan hennar og nýrrar greinar innan sálfræðinnar (*evolutionary psychology*) eru stundaðar rannsóknir á hegðun manna víða um lönd.

Segja má að á allra síðustu árum hafi aðferðir og nálgun gömlu dýraatferlisfræðinnar aftur komist í tísku.<sup>15</sup> Þá hafa rannsóknir á lífeðlisfræðilegum, frumulíffræðilegum og þroskunarfræðilegum undirstöðum hegðunar aukist mjög, en það má rekja til stórstígra framfara á sviði erfða- og samindalíffræði. Menn gera sér nú æ betri grein fyrir því að skoða megi

8 „kin selection“ er kallað *kynval* af sumum þróunarfræðingum, sbr 1. kafla, bls. 39, en hér er eindregið mælt með því að nota orðið *ættingjaval* sökum hættu á ruglingi við þýðinguna á *sexual selection* sem við viljum að sé kallað *kynval* (það er kallað kynjað val í 1. kafla, bls. 25). Þetta er einnig rætt í inngangi bókarinnar, bls. 13.

9 Maynard-Smith 1972, sjá Barnard 2004: 69.

10 Wilson 1975.

11 Dawkins 1976.

12 Sjá nánari umfjöllun um kenningar Dawkins í 13. kafla, bls. 330.

13 Alcock 2005: 482–485; sjá einnig 13. kafla, bls. 323–325.

14 Segerstrale 2001.

15 Sbr. nýja kennslubók á þessu sviði eftir L.A. Dugatkin (2009).