KOSMOS
PROBLEMY NAUK BIOLOGICZNYCH

**Tom 71** **2022**
**Numer 2** **(335)**
**Strony** **59-91**

Polskie Towarzystwo Przyrodników im. Kopernika

PATRYCJA POPIEL i LESZEK RYCHLIK

*Zakład Zoologii Systematycznej*
*Wydział Biologii*
*Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu*
*Uniwersytetu Poznańskiego 6, 61-614 Poznań*
*E-mail: patpop5@st.amu.edu.pl*
*leszek.rychlik@amu.edu.pl*

# ZRÓŻNICOWANIE SPOSOBÓW POROZUMIEWANIA SIĘ SSAKÓW

1. WSTĘP . . . 60
1.1. Pojęcie komunikacji . . . 60
1.2. Funkcje porozumiewania się zwierząt . . . 60
1.3. Czynniki wpływające na komunikację . . . 60
1.4. Narządy zmysłów ssaków a sposoby porozumiewania się . . . 61
2. KOMUNIKACJA WIZUALNA . . . 62
2.1. Informacje przekazywane za pomocą morfologii ciała . . . 62
2.1.1. Nocny tryb życia a komunikacja wizualna . . . 62
2.1.2. Komunikacja wewnątrzgatunkowa . . . 63
2.1.3. Atrakcyjność i status społeczny . . . 64
2.1.4. Komunikacja międzygatunkowa – ubarwienie ostrzegawcze . . . 65
2.2. Znaczenie mowy ciała u ssaków . . . 66
2.2.1. Hierarchia społeczna . . . 66
2.2.2. Zaloty . . . 67
2.2.3. Zabawa . . . 68
2.2.4. Komunikacja gestami u naczelnych i próby porozumiewania się ludzi i zwierząt . . . 68
3. KOMUNIKACJA DŹWIĘKOWA . . . 68
3.1. Produkcja głosów u ssaków . . . 69
3.1.1. Komunikacja infradźwiękami . . . 69
3.1.2. Mechanizm emisji i odbioru ultradźwięków . . . 69
3.2. Konteksty wokalizacji ssaków . . . 71
3.2.1. Efekt publiczności i podsłuchiwanie . . . 71
3.2.2. Terytorializm i obrona . . . 71
3.2.3. Alarmowanie o zagrożeniu . . . 72
3.2.4. Rozpoznawanie osobników w grupach społecznych . . . 72
3.2.5. Zaloty i kopulacja . . . 73
3.3. Komunikacja niewokalna . . . 73
4. KOMUNIKACJA ZAPACHOWA (SEMIOCHEMICZNA) . . . 74
4.1. Substancje zapachowe produkowane przez ssaki . . . 74
4.1.1. Substancje zapachowe o działaniu międzygatunkowym . . . 75
4.1.2. Substancje zapachowe o działaniu wewnątrzgatunkowym . . . 75
4.1.3. Rola narządu Jacobsona i zwoju Grueneberga . . . 76
4.2. Znakowanie zapachem . . . 77
4.2.1. Znakowanie moczem i kałem . . . 77
4.2.2. Znakowanie wydzielinami gruczołów zapachowych . . . 78
5. KOMUNIKACJA DOTYKOWA . . . 79
5.1. Wyspecjalizowane narządy dotyku . . . 79
5.2. Komunikacja sejsmiczna . . . 80
5.3. Znaczenie dotyku w zwierzęcych społecznościach . . . 81
5.3.1. Wzajemna pielęgnacja . . . 82
5.3.2. Zabawa i zachowania agonistyczne . . . 83
6. PODSUMOWANIE . . . 83
7. LITERATURA . . . 85

**Słowa kluczowe:** behawior socjalny, interakcje wewnątrz- i międzygatunkowe, komunikacja, maskowanie sygnału, narządy zmysłów, ssaki

# 1. WSTĘP

## 1.1. POJĘCIE KOMUNIKACJI

W ujęciu biologicznym trudno jest jednoznacznie zdefiniować pojęcie komunikacji zwierząt. Przyjęło się jednak, że jest to interakcja, w której biorą udział przynajmniej dwa osobniki: wysyłający sygnał nadawca i przyjmujący go odbiorca. Taka relacja ma na celu wywołanie pożądanej przez nadawcę reakcji u odbiorcy (BRADBURY i VEHRENCAMP 1998, FICHTEL i MANSER 2010). Sygnał jest z kolei celowo wykonywaną aktywnością albo informacją zawartą w morfologii ciała lub produkowanej substancji (np. zapachowej), która wpływa na zachowanie drugiego zwierzęcia biorącego udział w wymianie informacji (MAYNARD SMITH i HARPER 2003, FICHTEL i MANSER 2010). W takim rozumieniu komunikacji pozostaje jednak pytanie, czy o procesie porozumiewania się możemy mówić wyłącznie wtedy, gdy zarówno nadawca, jak i odbiorca biorą czynny udział w wymianie informacji. Z tego powodu MAYNARD SMITH i HARPER (2003) posługują się dodatkowo pojęciem „wskazówki", przez które rozumieją wszystkie informacje mimowolnie wysyłane przez zwierzęta w trakcie codziennych czynności życiowych, a które mogą wpłynąć na zachowanie osobników odbierających tę informację. Wskazówką jest także komunikat skierowany do konkretnego osobnika, który zostanie podsłuchany lub podpatrzony i wykorzystany przez zwierzę niebiorące czynnego udziału w interakcji. W porozumiewaniu się zwierząt możemy zatem mówić o komunikacji ukierunkowanej, której funkcją jest wywołanie pożądanej reakcji u określonego osobnika lub grupy osobników oraz o komunikacji nieukierunkowanej, w której odbiorca może czerpać zysk z odebrania wskazówki mimowolnie wysłanej przez nadawcę. Ukierunkowana i nieukierunkowana wymiana informacji u zwierząt może odbywać się wewnątrzgatunkowo, ale również międzygatunkowo (MCCOMB i REBY 2009). U ssaków wyróżniamy cztery główne typy komunikacji: wizualną, dźwiękową, zapachową i dotykową (DUDZINSKI i współaut. 2009).

## 1.2. FUNKCJE POROZUMIEWANIA SIĘ ZWIERZĄT

Umiejętność wysyłania precyzyjnych sygnałów i odbierania docierających do odbiorców informacji jest podstawą prawidłowego funkcjonowania zwierzęcia w grupie społecznej i w ekosystemie. Komunikacja odgrywa kluczową rolę u ssaków społecznych, bowiem pozwala zachować stabilność i dyscyplinę wewnątrz stada lub grupy rodzinnej, pomaga w indywidualnym rozpoznawaniu się, skoordynowanym przemieszczaniu się i zdobywaniu pokarmu (FICHTEL i MANSER 2010). Dzięki niej zwierzęta zdobywają wiedzę ułatwiającą im unikać konfliktów, nawiązywać relacje z osobnikami zdolnymi do reprodukcji, zachować kontakt między członkami grupy, komunikować swoje emocje i odpowiednio zachować się w momencie zagrożenia (EISENBERG i KLEIMAN 1972, FICHTEL i MANSER 2010, RANDALL 2010). Funkcja komunikacji dla nadawcy i odbiorcy nie zawsze musi być jednak tożsama. Dzieje się tak przede wszystkim w komunikacji nieukierunkowanej, gdy nadawca wysyła mimowolną wskazówkę – świadczącą często o jego słabości wynikającej z aktualnego położenia, stanu emocjonalnego lub sytuacji zdrowotnej – a osobniki odczytujące tę informację mogą użyć jej dla własnej korzyści. Taka sytuacja najczęściej ma miejsce w relacji drapieżnik-ofiara, ale może też zachodzić wewnątrz grupy społecznej (FICHTEL i MANSER 2010, WEMER 2020). Nierzadko zdarzają się jednak sytuacje, w których komunikacja między zwierzętami różnych gatunków jest ukierunkowana, a wysłany przez nadawcę sygnał ma być ostrzeżeniem lub próbą oszukania odbiorcy (TIBBETTS i DALE 2007, MCCOMB i REBY 2009, RANDALL 2010).

## 1.3. CZYNNIKI WPŁYWAJĄCE NA KOMUNIKACJĘ

Na jakość i skuteczność porozumiewania się ssaków mają wpływ czynniki środowiskowe oraz czynniki związane z trybem życia i zwyczajami zwierząt wchodzących w interakcje (DUDZINSKI i współaut. 2009, FICHTEL i MANSER 2010). Ssaki żyją w bardzo zróżnicowanych siedliskach. Można je bowiem spotkać w wodzie, na lądzie, pod ziemią, nad ziemią (tj. na drzewach lub w powietrzu), na otwartym terenie oraz wśród gęstej roślinności (FELDHAMER i współaut. 1999, BŁASZAK 2020). Każde z tych środowisk wpływa ograniczająco na pewne sposoby komunikacji i determinuje rozwój innych, które są bardziej przystosowane do panujących warunków.

Środowisko wodne nie sprzyja ssakom w komunikacji wzrokowej z uwagi na nieustanny ruch wody, ciemność panującą na większych głębokościach czy zakwit planktonu przy powierzchni (DUDZINSKI i współaut. 2009). Niemożliwe jest również wykorzystanie węchu jako sposobu komunikacji ssaków morskich. Z tego powodu zwierzęta te porozumiewają się głównie za pomocą dotyku oraz specyficznych wokalizacji, które wyewoluowały w kierunku transmisji na duże odległości oraz przeciwdziałaniu maskowaniu przez hałas pochodzenia fizycznego (ruch wody), biologicznego (odgłosy innych zwierząt) i antropogenicznego (transport wodny, wydobywanie surowców, operacje wojskowe) (ERBE i współaut. 2016).

Środowisko lądowe tylko z pozoru nie ogranicza wszystkich czterech rodzajów komunikacji ssaków. Bez względu na stopień zadrzewienia terenu, zwierzęta żyjące na powierzchni

lądu spotykają się z problemem hałasu abiotycznego, związanego z wiatrem, szumem płynącej w pobliżu wody oraz hałasu biotycznego, czyli wszystkimi dźwiękami wydawanymi przez inne zwierzęta zamieszkujące dany obszar (Brumm i współaut. 2004). Hałas wpływa tłumiąco na wokalizacje wydawane przez ssaki i ogranicza tym samym komunikację wokalną lub determinuje osobniki do tworzenia i odbierania wyspecjalizowanych nawoływań (Hotchkin i Parks 2013, Charlton i współaut. 2019). Ta determinacja ma szczególne znaczenie dla ssaków społecznych, żyjących wśród gęstej roślinności, gdzie widoczność innych osobników jest utrudniona przez korony drzew (Brumm i współaut. 2004). Z problemem tym za to nie muszą zmagać się ssaki zasiedlające tereny otwarte, takie jak sawanny, stepy czy pustynie. W tych siedliskach informacje dźwiękowe i wizualne nie są tłumione przez wysoką roślinność lub inne przeszkody i mogą rozchodzić się na duże odległości. Sprawnie funkcjonuje tam też długodystansowe porozumiewanie się za pomocą wibracji podłoża (Wemer 2020).

Do szczególnych dostosowań w systemach komunikacyjnych ssaków zmusza środowisko podziemne. Nieustannie panująca tam ciemność i życie w ciasnych, wykopanych przez siebie tunelach, doprowadziły do niemalże całkowitego zaniku wzroku i słuchu u bytujących tam ssaków z rodzin golcowate (Heterocephalidae) i kretowate (Talpidae) (Feldhamer i współaut. 1999). Zwierzęta te w komunikacji wykorzystują najczęściej sygnały dotykowe, w tym drgania sejsmiczne (Nevo i współaut. 1991).

Nie bez znaczenia w procesie porozumiewania się pozostają też zwyczaje ssaków: ich tryb życia i liczba osobników biorących czynny lub bierny udział w interakcji. Zwierzęta aktywne za dnia napotykają mało ograniczeń w komunikacji, wynikających z właściwości środowiska ich życia (Brumm i współaut. 2004). Natomiast zwierzęta nocne zostały zmuszone do ograniczenia przekazywania informacji za pomocą sygnałów wizualnych na rzecz komunikacji zapachowej i dźwiękowej, głównie komunikacji za pomocą ultradźwięków, powszechnej w rzędzie nietoperzy (Chiroptera) (Janiszewski 1988, Sadowski 2012, Chaverri i współaut. 2018). Dodatkowo, u ssaków społecznych porozumiewanie się za pomocą sygnałów wokalnych jest modyfikowane w obecności tzw. publiczności, czyli osobników biernie przysłuchujących się wymianie informacji między nadawcą a odbiorcą (Fichtel i Manser 2010).

### 1.4. NARZĄDY ZMYSŁÓW SSAKÓW A SPOSOBY POROZUMIEWANIA SIĘ

Aby rozpocząć rozważania na temat poszczególnych rodzajów porozumiewania się ssaków, należy wspomnieć o kanałach umożliwiających odbieranie i rozpoznawanie informacji pochodzących z otoczenia. Tymi kanałami są narządy zmysłów. U ssaków, jak i innych kręgowców, wyróżnić można 4 zmysły, które biorą udział w komunikacji: wzrok, słuch, węch i dotyk.

Zawarte w siatkówce oka czopki i pręciki umożliwiają rejestrację ruchów i obserwację wyglądu innych osobników. Umiejętność prawidłowego odebrania informacji zawartych w mowie ciała (w tym: w dystansie, przemieszczaniu się, sposobie zachowania) i morfologii ssaków pozwala uniknąć konfliktów, dostarcza informacji o stanie emocjonalnym osobnika wchodzącego w interakcję oraz umożliwia rejestrację cech atrakcyjnych dla płci przeciwnej. Funkcją pręcików jest zbieranie i sumowanie kwantów światła, dlatego są rozwinięte szczególnie u ssaków prowadzących nocny tryb życia, natomiast czopki reagują na światło jasne i są odpowiedzialne za widzenie barw, toteż dominują nad pręcikami u ssaków aktywnych za dnia (Janiszewski 1988, Błaszak 2020).

Za zmysł słuchu ssaków odpowiedzialne jest ucho, a w nim błędnik błoniasty, który zawiera receptory fal dźwiękowych. Komunikacja dźwiękowa jest jedną z dominujących form wymiany informacji w tej gromadzie zwierząt, bowiem mogą posłużyć się nią w sytuacjach, w których czynniki środowiskowe w dużym stopniu uniemożliwiają wykorzystanie innych sposobów porozumiewania się np. w wodzie, w ciemności, na terenach o gęstej roślinności (Dudzinski i współaut. 2009, McComb i Reby 2009). Ssaki wykształciły umiejętność wysyłania i odbierania dźwięków o różnej, specyficznej dla danego rzędu, rodziny lub gatunku częstotliwości. Charakterystycznym typem komunikacji dźwiękowej opanowanym przez niektóre ssaki i opartym na wytworzeniu oraz odebraniu sygnału o wysokiej częstotliwości (powyżej 20 000 Hz) jest komunikacja ultradźwiękowa. Ten typ komunikacji wokalnej jest możliwy dzięki specyficznej budowie układu słuchowego, nastawionego na odbiór fal w wysokim zakresie częstotliwości (Sadowski 2012).

Zmysł węchu odgrywa kluczową rolę w komunikacji zapachowej ssaków. Umożliwia bowiem nawiązywanie relacji z innymi osobnikami i ich późniejsze rozpoznawanie (Doty 1986). Substancje, które są odpowiedzialne za utrzymywanie bliskich stosunków między zwierzętami to atraktanty, w tym feromony. Za odstraszanie i zniechęcanie do kontaktu odpowiadają z kolei repelenty – ich funkcją jest ochrona osobników przed niebezpieczeństwem (Sadowski 2012). Narządem węchu jest jama nosowa, która u ssaków wykazuje szczególne zaawansowanie pod względem budowy i funk-

cji. W jej skład wchodzą liczne receptory węchowe, które budują też narząd Jacobsona występujący u niektórych ssaków. Organ ten odpowiada za rozpoznawanie informacji zawartych w feromonach (EISENBERG i KLEIMAN 1972, SADOWSKI 2012).

Za komunikację dotykową odpowiedzialny jest zmysł dotyku. Całe ciało ssaków pokryte jest licznymi mechanoreceptorami, jednak najwięcej można ich znaleźć na tych obszarach, które najczęściej kontaktują się ze środowiskiem, np. u naczelnych (Primates) będą to opuszki palców i wargi, natomiast u ssaków nieposiadających chwytnych kończyn najbardziej wrażliwe na bezpośredni kontakt będą okolice pyska (JANISZEWSKI 1988). W tej okolicy u większości ssaków wyrastają także wyspecjalizowane włosy ułatwiające odbiór informacji zawartych w dotyku, czyli wibrysy (JANISZEWSKI 1988, CATANIA 2011, MIERSCH i współaut. 2011). Szerokie rozmieszczenie mechanoreceptorów w ciele ssaków sprawia również, że zwierzęta te są zdolne do odbierania bodźców dotykowych pochodzących z wibracji (RANDALL 2010).

## 2. KOMUNIKACJA WIZUALNA

Porozumiewanie się ssaków za pomocą sygnałów i wskazówek wizualnych opiera się na umiejętności prezentowania określonej postawy ciała lub jakiejś jego charakterystycznej części i interpretacji tych informacji przez osobniki odbierające bodźce wzrokowe (DUDZINSKI i współaut. 2009). Wadą porozumiewania się za pomocą gestów i morfologii ciała jest ograniczona możliwość wykorzystywania tego typu komunikacji przez zwierzęta nocne i prowadzące podziemny tryb życia (PODUSCHKA 1977).

### 2.1. INFORMACJE PRZEKAZYWANE ZA POMOCĄ MORFOLOGII CIAŁA

Cechy morfologiczne ssaków, które są przydatne w pozyskiwaniu informacji o danym osobniku przez inne zwierzęta, same w sobie można określić jako wskazówki. Są to bowiem komunikaty wysyłane niezależnie od nadawcy, uwarunkowane genetycznie i dopiero sposób ich prezentowania lub akcentowania w kontakcie z innymi osobnikami można nazwać sygnałem.

Informacje zawarte w morfologii ssaków są przekazywane przez charakterystyczny wygląd jakiejś części ciała (np. wielkość i kształt poroża) lub ubarwienie (CARO 2009). W porównaniu do innych kręgowców ubarwienie ssaków jest jednak mniej kolorowe, jaskrawe i zmienne. Fizycznym wyjaśnieniem tego jest fakt, że we włosach odkładają się tylko dwa barwniki (eumelanina i feomelanina), co bardzo ogranicza możliwość większego zróżnicowania ubarwienia futra. Ponadto umiejscowienie barwników we włosach (a nie w skórze) uniemożliwia ssakom szybką zmianę koloru, w przeciwieństwie do wielu gadów czy ryb (CARO 2013). Jeśli chodzi o wyjaśnienie ewolucyjne, to wpływ mogło mieć tu kilka aspektów:

(1) wiele ssaków jest aktywnych w nocy, kiedy słabe oświetlenie nie sprzyja komunikacji wizualnej (chociaż jej nie wyklucza – patrz niżej);

(2) większość ssaków ma zdolność widzenia dichromatycznego (dwubarwnego), co może zmniejszać znaczenie ubarwienia w komunikacji. Dichromatyzm polega bowiem na obecności tylko dwóch rodzajów czopków w siatkówce oka i związaną z nią niezdolnością rejestrowania koloru czerwonego i zielonego. Przy czym uważa się, że ssaki były początkowo trichromatyczne (jak ich gadzi przodkowie), ale w toku ewolucji stały się dichromatyczne, gdy przeszły na nocny tryb życia (CARO i MALLARINO 2020);

(3) za główną siłę ewolucyjną decydującą o ubarwieniu futra lub skóry ssaków uważa się potrzebę wpasowywanie się w tło (ang. background matching) i maskowania swojego cienia (ang. self-shadow concealment) w celu ukrywanie się przed drapieżnikami lub ofiarami, a dopiero w dalszej kolejności takimi siłami są potrzeba komunikacji i względy fizjologiczne (CARO 2013, CARO i MALLARINO 2020). Tym niemniej, wiele gatunków ssaków należących do różnych rzędów ma kontrastowe lub barwne plamy i wzory na futrze lub skórze, a nieduża grupa gatunków ma nawet ubarwienie ostrzegawcze (aposematyczne), i takie ubarwienie wykorzystywane jest w komunikacji wewnątrz- i międzygatunkowej (CARO 2013, HOWELL i współaut. 2021).

#### 2.1.1. NOCNY TRYB ŻYCIA A KOMUNIKACJA WIZUALNA

Okazuje się, że sygnalizacja wizualna jest szerzej niż wcześniej sądzono wykorzystywana przez nocne ssaki. Wiele gatunków nocnych ma achromatyczne (pozbawione pigmentu) plamy białego futra, które najczęściej sąsiadują z silnie kontrastującymi czarnymi plamami lub ciemnym tłem. Takie ubarwienie jest dobrze widoczne nawet przy słabym świetle księżyca, a także przy zachodzącym lub wschodzącym słońcu (PENTERIANI i DELGADO 2017). Z drugiej strony, w postrzeganiu takich przeciwstawnych, czarno-białych sygnałów pomaga zdolność widzenia dichromatycznego, cechująca większość ssaków (SURRIDGE i współaut. 2003). Takie kontrastowe plamy, najczęściej na głowie, stwierdzono u 36 gatunków średniej wielkości drapieżników z czterech rodzin: Mustelidae (np. u borsuka europejskiego *Meles meles*, borsucznika amerykańskiego *Taxidea taxus*, perewiastki marmurkowej *Vormela peregusna*), Procyonidae (np. u szopa pracza *Procyon lotor*), Canidae (np. u jenota azjatyckiego *Nyctereutes*

*procyonoides*) i Viverridae (np. u cywety afrykańskiej *Civettictis civetta*), a także u kukangów *Nycticebus* spp. – małpiatek należących do rodziny Lorisidae (Penteriani i Delgado 2017). Ornamentom tym przypisuje się funkcję ubarwienia ostrzegawczego (patrz niżej). Ale podobne, kontrastowe wzory mają różne gatunki małych nocnych ssaków (np. torbacz dziuplówka pióroogonowa *Distoechurus pennatus*, gryzoń żołędnica europejska *Eliomys quercinus*, lemur widłogłówka dwupręga *Phaner furcifer* i małpy ponocnice *Aotus* spp.) i w tym wypadku wiąże się je z takimi funkcjami, jak sygnalizowanie dominacji lub kondycji i rozpoznawanie się (Penteriani i Delgado 2017).

Kolejną ciekawą i unikatową zdolnością małych nocnych ssaków jest widzenie w ultrafiolecie. Przy czym wrażliwość na światło ultrafioletowe może stanowić dodatkową adaptację do komunikacji po zmierzchu, gdyż biało-czarne plamy na futrze szczególnie dobrze kontrastują w tej części widma (Penteriani i Delgado 2017). Co więcej, u szeregu ssaków wykazano zdolność do biofluorescencji, tzn. ich futro oświetlone światłem ultrafioletowym wykazuje fluoryzujące plamy i wzory (głównie na głowie, szyi, piersiach i brzuchu). Biofluorescencję sierści wykryto u dziobaka australijskiego *Ornithorhynchus anatinus* (należącego do stekowców), oposów (torbaczy z rodziny Didelphidae), jeża europejskiego *Erinaceus europaeus*, assapanów (północnoamerykańskich wiewiórek latających z rodzaju *Glaucomys*), postrzałek (gryzoni z rodziny Pedetidae) oraz u kilku gatunków gofferów z rodzajów *Cratogeomys*, *Geomys* i *Thomomys* (gryzoni z rodziny Geomyidae przystosowanych do życia podziemnego) (Kohler i współaut. 2019, Anich i współaut. 2021, Olson i współaut. 2021, Pynne i współaut. 2021). Obecność biofluorescencji u stekowców i torbaczy sugeruje, że jest to pierwotna cecha wczesnych ssaków zachowana u późniejszych form, a brak fluorescencji u dziennych gatunków (np. u wiewiórek z rodzaju *Sciurus*) sugeruje, że jest przystosowaniem do funkcjonowania w warunkach słabego oświetlenia, tj. o zmierzchu, w nocy lub w podziemnych korytarzach. Jeśli chodzi o funkcje, to przyjmuje się, że biofluorescencja gra rolę w komunikacji wewnątrzgatunkowej, tj. ułatwia rozpoznawanie własnego gatunku lub ustalanie terytoriów (Pynne i współaut. 2021). Plamy na brzuchu niektórych gryzoni (a także ich świeży mocz), które odbijają promienie UV, mogą sygnalizować status społeczny (Caro 2013). Sugeruje się też, że biofluorescencja może zmniejszać ryzyko drapieżnictwa (ze strony węży i sów), umożliwiając zdolnym do niej ssakom wtapianie się w otaczające tło (Kohler i współaut. 2019, Olson i współaut. 2021).

### 2.1.2. KOMUNIKACJA WEWNĄTRZGATUNKOWA

Sygnały wizualne pomagają w rozpoznawaniu swojego gatunku (co może wspomagać izolację rozrodczą) i w komunikacji między różnymi osobnikami: rywalami w hierarchii społecznej, partnerami do rozrodu lub członkami rodziny. Wśród gryzoni wiele gatunków wiewiórek (Sciuridae) ma czarno-białe pasy na bokach ciała (np. burunduk syberyjski *Eutamias sibiricus* i wiele pręgowców z rodzaju (*Neo*)*Tamias*) lub paski na głowie przechodzące przez oczy (np. pręgowiec malutki *Tamias minimus*), inne mają podłużne paski lub poprzeczne prążki na ogonie. Wśród drapieżnych gatunki leśne mają białe plamy na zewnętrznej/tylnej stronie małżowin usznych (np. niektóre koty) lub obrączkowane ogony (np. szopy i ostronosy należące do szopowatych Procyonidae). Przyjmuje się, że wzory te służą komunikacji wewnątrzgatunkowej (Caro 2013), na przykład ułatwiają skoordynowane żerowanie i przemieszczanie się grup ostronosów w gęstym podszycie lasu. Złożone wzory barwne na głowie i twarzy wielu naczelnych (a także zróżnicowane gatunkowo wąsy, brody, bokobrody, czuby, grzywy itp.) mogą sygnalizować tożsamość gatunku i pomagać uniknąć hybrydyzacji z sympatrycznymi gatunkami z tego samego rodzaju, np. wśród pazurkowcowatych (Callitrichidae) (Caro i Mallarino 2020).

Jedną z podstawowych funkcji porozumiewania się ssaków za pomocą różnic w morfologii ciała, głównie jego przednich części i okolic głowy, jest indywidualne rozpoznawanie poszczególnych osobników, mające istotne znaczenie zwłaszcza u zwierząt żyjących w dużych grupach społecznych (Tibbetts i Dale 2007). Umiejętność odróżniania członków społeczności jest podstawą do rozpoczęcia efektywnej komunikacji. Zdolność do analizy charakterystycznych cech budowy lub ubarwienia głowy nie jest powszechna u ssaków. Predyspozycje do przetwarzania obrazu twarzy wykazano m.in. u owiec domowych (*Ovis aries*), które rozpoznają nie tylko osobniki należące do stada, ale także zwierzęta innych gatunków, np. ludzi (Knolle i współaut. 2017). Specjalizacja mózgu w kierunku rozpoznawania twarzy ludzkich i małpich wykształciła się także u makaków rezusów (*Macaca mulatta*) (Pascalis i Bachevalier 1998). Choć u innych gatunków nie wykazano umiejętności precyzyjnego rozpoznawania twarzy osobników, to wiele ssaków potrafi odróżniać członków grupy społecznej na podstawie specyficznych dla jednostki wzorów barwnych na sierści lub skórze (Tibbetts i Dale 2007, Dudzinski i współaut. 2009).

Wyraźne i indywidualnie zróżnicowane wzory i plamy na skórze waleni (Cetacea) i futrze płetwonogich (Pinnipedia) występują u gatunków żyjących w dużych grupach społecznych.

Sugeruje to wykorzystanie tych wzorów w komunikacji wewnątrzgatunkowej (CARO 2013), w tym zapewne w indywidualnym rozpoznawaniu się osobników. Z kolei fakt, że samce i samice wielu ssaków są ubarwione odmiennie, silnie sugeruje, że komunikacja wizualna gra u nich ważną rolę w doborze płciowym. Tak jest u niektórych płetwonogich, wielu wołowatych (Bovidae), gibbonów (Hylobatidae) i innych naczelnych, u których samce są zwykle ciemniej ubarwione (CARO 2013, CARO i MALLARINO 2020).

Do wewnątrzgatunkowych sygnałów wizualnych należą też zmiany ubarwienia zachodzące wraz z wiekiem, bo informują właśnie o wieku danego osobnika. Na przykład szereg świniowatych (Suidae), kotowatych (Felidae) i parzystokopytnych (Artiodactyla) rodzi się z plamistą lub prążkowaną sierścią, która staje się jednolita, gdy osobniki uzyskają określony wiek, tracąc jednocześnie status osobników młodocianych (CARO i MALLARINO 2020).

#### 2.1.3. ATRAKCYJNOŚĆ I STATUS SPOŁECZNY

Cechą wielu naczelnych (Primates), mającą wpływ na jakość komunikacji wizualnej, jest trichromatyzm, czyli zjawisko obecności trzech rodzajów czopków w siatkówce oka, które rejestrują fale o różnej długości i tym samym umożliwiają widzenie dużo szerszej gamy kolorów niż u ssaków dichromatycznych (JANISZEWSKI 1988, KAMILAR i współaut. 2012). Trichromatyzm jest cechą powszechną dla małp wąskonosych (Catarrhini), dzięki czemu wszystkie mają zdolność rozróżniania barw o długich falach (tj. czerwieni, pomarańczy, żółci, zieleni). Natomiast wśród małp szerokonosych (Platyrrhini) widzenie kolorów nie jest tak jednolite, bowiem tylko samice heterozygotyczne mają trichromatyczne widzenie, a wszystkie samce i homozygotyczne samice mają zdolność widzenia dichromatycznego, czyli są daltonistami względem kolorów czerwonego i zielonego (MOREIRA i współaut. 2019). Zapewne z tego powodu wiele gatunków małp szerokonosych ma proporcjonalnie mniejszą powierzchnię odsłoniętej skóry twarzy (na której występują barwne wzory) niż małpy wąskonose. Jednak naga skóra twarzy w kolorze czerwonym lub z kontrastowymi wzorami, a także jaskrawe zabarwienie narządów płciowych i ich okolic, są częste zarówno wśród małp wąskonosych, jak i szerokonosych. Dlatego przyjmuje się, że te sygnały barwne są zaangażowane w komunikację socjalną i rozrodczą u przedstawicieli obu tych grup (nadrodzin) małp (MOREIRA i współaut. 2019).

Ustalono, że szereg naczelnych wykorzystuje barwne plamy na sierści i skórze jako oznaki zdrowia/kondycji, statusu socjalnego (dominacji) lub gotowości rozrodczej (WAITT i współaut. 2003, CARO 2013, MOREIRA i współaut. 2019). Jak dotąd częściej obserwowano to u małp wąskonosych (np. z rodzajów *Macaca*, *Mandrillus*, *Papio*, *Cercocebus*, *Gorilla* i *Pan*) niż u szerokonosych (np. *Ateles*, *Cacajao*, *Callithrix*) (DIXSON 2015, MOREIRA i współaut. 2019). Czerwone obrzęki skóry okolicy dróg rodnych samic z tych rodzajów pojawiają się w wyniku zwiększonego przepływu krwi podczas dni płodnych i stanowią dla samców wskazówkę, że samica jest gotowa do kopulacji (CARO 2013, DIXSON 2015). Samice dżelad brunatnych (*Theropithecus gelada*), mandryli barwnolicych (*Mandrillus sphinx*) i makaków japońskich (*Macaca fuscata*) wykorzystują zdolność widzenia trichromatycznego do oceny atrakcyjności samców i na partnerów wybierają tych, którzy cechują się bardziej czerwonymi twarzami (WAITT i współaut. 2003) lub klatką piersiową (BERGMAN i współaut. 2009). Skłonność samic do wyboru samców o barwnych elementach na ciele świadczy o tym, że są to oznaki jakości i gwarancji sukcesu reprodukcyjnego (WAITT i współaut. 2003). Występowanie wyrazistych plam ma znaczenie u naczelnych żyjących w bardzo dużych grupach, np. u mandryli. Ten gatunek tworzy hordy złożone z wielu haremów. W skład jednego haremu wchodzi kilkadziesiąt osobników, natomiast po złączeniu powstają społeczności złożone z około 600 członków (ABERNETHY i współaut. 2002). Taki system społeczny spowodował brak stabilności w stadzie – konieczne było zatem wykształcenie uniwersalnych wzorców statusu i zdolności reprodukcyjnej, które będą łatwe do interpretacji przez osobniki pochodzące z różnych haremów (SETCHELL i współaut. 2009). Sierść na grzbiecie dominujących samców goryli górskich (*Gorilla beringei*) jaśnieje do popielatej czy wręcz srebrzystej (CARO i MALLARINO 2020).

Oznaki jakości samców w postaci różnic morfologicznych poszczególnych osobników należących do danej kolonii pojawiają się także u zwierząt, które posiadają jedynie zdolność widzenia dichromatycznego, np. u niektórych ssaków morskich z rzędu waleni (Cetacea), takich jak morświny białopłetwe (*Phocoenoides dalli*), delfinki długoszczękie (*Stenella longirostris*) i narwale jednozębne (*Monodon monoceros*). Ssaki należące do tych gatunków wysyłają wskazówki wizualne zarówno poprzez barwne elementy na ciele, jak i charakterystyczną budowę płetw lub zębów, na podstawie których samice wybierają samców do kopulacji (DUDZINSKI i współaut. 2009). U lwów afrykańskich (*Panthera leo*), które cechują się znacznym dymorfizmem płciowym, ciemniejsza grzywa samców oznacza, że jej posiadacz jest dobrze odżywiony i ma wysoki poziom testosteronu we krwi. Te informacje wpływają z kolei na status

społeczny lwa i na wzrost zainteresowania ze strony samic (West i Packer 2002). U dominujących samców kudu wielkiego (*Tragelaphus strepsiceros*) kolor sierści zmienia się z szarego na ciemnoniebieski czy prawie czarny (Caro i Mallarino 2020).

#### 2.1.4. KOMUNIKACJA MIĘDZYGATUNKOWA – UBARWIENIE OSTRZEGAWCZE

Według Howella i współaut. (2021) trzy typy ubarwienia głowy (sąsiadujące bloki czerni i bieli, czarno-białe paski i złożone czarno-białe wzory) i przynajmniej cztery typy ubarwienia tułowia (drobne czarno-białe plamy tworzące ubarwienie typu „sól i pieprz", podłużne czarno-białe pasy, biały/jasny grzbiet i czarny/ciemny brzuch, oraz nieregularne bloki czerni i bieli), występujące u przedstawicieli co najmniej dziesięciu rzędów ssaków (Afrosoricida, Carnivora, Cetartiodactyla, Didelphimorphia, Diprotodontia, Eulipotyphla, Monotremata, Pilosa, Primates i Rodentia), pełnią funkcję ubarwienia aposematycznego (czyli ostrzegawczego). Za pomocą takiego ubarwienia ssaki sygnalizują potencjalnym drapieżnikom trzy typy mechanizmów obronnych: (1) morfologiczne (np. posiadanie kolców, rogów lub dużych rozmiarów ciała, (2) behawioralne, np. przejawianie wojowniczości w obronie, zdolność skutecznej ucieczki i (3) fizjologiczne, np. wydzielanie cuchnących i drażniących substancji z gruczołów około-odbytowych, produkowanie lub gromadzenie jadów i toksyn, produkowanie związków niesmacznych lub niestrawnych dla drapieżników (Howell i współaut. 2021).

Przykładem mechanizmu pierwszego typu jest kontrastowe ubarwienie kolców, które zwykle pokryte są czarnymi i białymi (lub ciemnymi i jasnymi) paskami. W wyniku tego ciało kolczastych ssaków przyjmuje ubarwienie zwane „sól i pieprz". Co ciekawe, tego typu ubarwienie wyewoluowało niezależnie u kolczastych przedstawicieli różnych rzędów ssaków: u kolczatek (należących do stekowców Monotremata), jeżokreta kłującego (afrosorkowce Afrosoricida), jeżozwierzy (gryzonie Rodentia) i jeży (owadożery Eulipotyphla) (Howell i współaut. 2021). Takie ubarwienie ciała oglądane z bliskiej odległości zwraca uwagę potencjalnych drapieżników na ostre zakończenie kolców i tym samym wzmacnia mechanizm obronny (Mori i współaut. 2014). Przy czym „reklamowanie" kolców kontrastowym zabarwieniem dotyczy raczej gatunków większych, ponieważ stosunkowo delikatne kolce mniejszych gatunków nie odstraszają drapieżników tak skutecznie, jak kolce większe, mocniejsze (Stankowich i Stensrud 2019). Z drugiej strony, ssaki z czarno-białymi kontrastującymi wzorami na futrze są też zwykle większe niż inne pokrewne gatunki danej grupy taksonomicznej. Dlatego przyjmuje się, że takie ubarwienie odstrasza lub przynajmniej zniechęca drapieżniki, gdyż większe gatunki ofiar są trudniejsze do upolowania. Sporo przedstawicieli parzystokopytnych Artiodactyla (zaliczanych obecnie do Cetartiodactyla) ma kontrastowe wzory na głowie i czasem też czarne pasy na bokach ciała, a jednoczenie ostre i/lub potężne rogi, którymi mogą się bronić (mają także zdolność do szybkiej ucieczki) (Howell i współaut. 2021).

Przykładem ostrzegania przed obroną drugiego typu (behawioralną) są rzucające się w oczy, kontrastowe pasy na głowach drapieżników żyjących w norach (np. borsuka europejskiego *i* borsucznika amerykańskiego), które ostrzegają drapieżniki chcące wtargnąć do nory przed zaciekłą obroną (Stankowich i współaut. 2011). Również mniejsze gatunki z rodziny łasicowatych (Mustelidae), jak tchórze (*Mustela* spp.), a nawet całkiem małe gryzonie, jak lemingi norweskie (*Lemmus lemmus*) i chomiki (rodzaje *Cricetus* i *Mesocricetus*) swoim kontrastowym ubarwieniem sygnalizują wojowniczość i wykazano, że w razie zagrożenia przejawiają one taką agresję, że skutecznie odstraszają drapieżniki (Andersson 2015, Tissier i współaut. 2019). O gatunkach takich jak lotopałanka karłowata (*Petaurus breviceps*) przypuszczano, że swoim czarno-białym ubarwieniem głowy i czarnym pasem wzdłuż grzbietu sygnalizuje potencjalnym drapieżnikom swoją skuteczną obronę behawioralną, tj. szybką ucieczkę dzięki zdolności do szybowania. Choć jeszcze kilka innych gatunków zdolnych do szybowania ma kontrastowe wzory ubarwienia, to jednak cecha ta nie występuje wystarczająco często u szybujących ssaków, by uznać, że takie ubarwienie sygnalizuje obronę poprzez szybowanie (Howell i współaut. 2021). Natomiast ratel miodożerny (*Mellivora capensis*) i grizony (*Galictis* spp.), należące do łasicowatych, swoim tzw. odwrotnym cieniowaniem (czyli czarnym spodem ciała i białym wierzchem) sygnalizują dwa mechanizmy obronne: behawioralny – wojowniczość oraz fizjologiczny – wytwarzanie odstraszającej wydzieliny w około-odbytowych gruczołach zapachowych (Howell i współaut. 2021).

Jeśli chodzi o ten trzeci typ mechanizmów obronnych, to najlepiej znane są właśnie przykłady sygnalizowania (poprzez czarno-białe wzory na sierści) obrony fizjologicznej za pomocą szkodliwych wydzielin z gruczołów około-odbytowych u drapieżników z rodzin wiwerowatych (Viverridae) i łasicowatych (Stankowich i współaut. 2011, Fisher i Stankowich 2018, Howell i współaut. 2021). Na przykład wykazano eksperymentalnie, że lądowe drapieżniki unikają skunksów zwyczajnych (*Mephitis mephitis*) na podstawie samego ich ubarwienia

i kształtu (FISHER i STANKOWICH 2018). Natomiast kontrastowe maski na głowie kukangów (*Nycticebus* spp.) ostrzegają wrogów przed ich jadowitymi ukąszeniami (NEKARIS i współaut. 2019). Z kolei gryzoń grzywak afrykański (*Lophiomys imhausi*) kontrastowymi pręgami wzdłuż boków ciała ostrzega przed toksyną znajdującą się w jego sierści. Grzywaki żują korę drzewa *Acokanthera*, zawierająca silnie toksyczną ouabainę (używaną np. przez afrykańskich myśliwych do zatruwania strzał), a następnie nakładają toksyczną ślinę na wyspecjalizowane (porowate) włosy na bokach swojego ciała. Dodatkowo stroszą te włosy, gdy są niepokojone przez drapieżniki (KINGDON i współaut. 2012).

Dodać jeszcze należy, że takie kontrastowe, czarno-białe ubarwienie ostrzegawcze jest dobrze widocznym sygnałem z bliskiej i średniej odległości zarówno dla dichromatycznych ssaków drapieżnych, jak i trichromatycznych ptaków drapieżnych (HOWELL i współaut. 2021).

### 2.2. ZNACZENIE MOWY CIAŁA U SSAKÓW

Niektóre ssaki prezentują część ciała, na której znajdują się ornamenty i kierunkują tę informację do odbiorcy, aby wywołać u niego pożądaną reakcję. Takie sygnały zwierzęta mogą przekazywać za pomocą postawy ciała, gestykulacji lub mimiki twarzy[1]. Szczególną formą komunikacji wzrokowej jest podążanie za spojrzeniem (ang. gaze-following), które polega na tym, że dane zwierzę obserwuje skierowanie głowy i oczu u innych osobników i samo zwraca uwagę w tym kierunku, czyli używa zaobserwowanego spojrzenia jako deiktycznej (tzn. wskazującej) informacji o położeniu jakiegoś ważnego obiektu lub zdarzenia (SHEPHERD 2010). Podążanie za wzrokiem najlepiej rozwinięte jest u naczelnych (w tym małp koczkodanowatych, małp człekokształtnych i ludzi), ale stwierdzono je też u innych ssaków społecznych (psów, wilków, delfinów fok, kóz) i niektórych ptaków (np. krukowatych) (SHEPHERD 2010, RANGE i VIRÁNYI 2011). Wyróżnia się dwa typy tej komunikacji: podążanie za spojrzeniem innego osobnika w odległą przestrzeń i podążanie za wzrokiem innego osobnika wokół bariery wizualnej. Ten drugi typ (zwany też geometrycznym) obejmuje zwykle zmianę pozycji, aby zobaczyć co jest za barierą. Nie wszystkie gatunki zdolne są do obu typów podążania, a wśród badaczy nie ma jednomyślności, który z typów świadczy o wyższych zdolnościach kognitywnych. Ustalono jednak, że w porównaniu do ludzi, koczkodanowate i małpy człekokształtne zwracają większą uwagę na kierunek głowy niż na oczy (SHEPHERD 2010), a wilki podążają zarówno za spojrzeniem innych wilków, jak i ludzi, co sugeruje wykorzystywanie tego typu wskazówek w komunikacji międzygatunkowej (RANGE i VIRÁNYI 2011).

Ukierunkowaną demonstrację informacji zawartej w budowie i morfologii ciała stosują niektóre parzystokopytne, np. mulaki białoogonowe (*Odocoileus virginianus*), które w sytuacji zagrożenia podnoszą ogon, odsłaniając tym samym jego białą, kontrastową w stosunku do brązowego umaszczenia jelenia, spodnią część. Taki sygnał jest ostrzeżeniem dla członków stada i informuje ich o zbliżającym się drapieżniku (HIRTH i MCCULLOUGH 1977). Komunikat o niebezpieczeństwie przekazany drogą wizualną ma przewagę nad występującymi zazwyczaj u zwierząt głosami alarmowymi, ponieważ jest bardziej dyskretny i trudniejszy do zinterpretowania przez przeciwnika oddalonego od stada.

Przykład mulaka białoogonowego obrazuje, że ssaki używają mowy ciała do kontaktów z członkami grupy, w której żyją. Zazwyczaj jest ona wykorzystywana jako kanał do budowania więzi wewnątrz stada i utrzymywania jego prawidłowej organizacji. Ale nie są to tylko sygnały przyjazne lub kooperatywne. Na przykład nietoperz karolia okularowa (*Carollia perspicillata*) mową ciała sygnalizuje swoje agresywne nastawienie do innych osobników, tj. trzęsie skrzydłami i wysuwa język (CHAVERRI i współaut. 2018). Sytuacje społeczne, w których główną rolę odgrywa odpowiednia postawa ciała, gestykulacja lub mimika twarzy, to tworzenie hierarchii, zaloty i zabawa.

#### 2.2.1. HIERARCHIA SPOŁECZNA

Hierarchia społeczna to zjawisko dominowania niektórych osobników nad innymi, ułatwiające funkcjonowanie grupy społecznej w taki sposób, że zmniejsza ryzyko agresji wewnątrzgatunkowej i pozytywnie wpływa na rozrodczość oraz funkcjonowanie układu endokrynologicznego (SADOWSKI 2012). Dominacja u ssaków w kontekście wizualnym objawia się pokazem siły i wielkości, który nie ma stanowić wyzwania do walki, a jedynie być komunikatem świadczącym o wyższości dominanta nad osobnikiem uległym (WALTHER 1984). Uległość jest zatem przeciwieństwem dominacji i polega na okazaniu bezbronności i niechęci do walki o pozycję (SCHENKEL 1967, WALTHER 1984). Według BRADSHAWA i współaut. (2009) dominacja i uległość nie są jednak cechami charakteru zwierząt, lecz terminy te odnoszą się do konkretnych sytuacji i zależą od aktualnego stanu zdrowia i wieku osobnika oraz okoliczności (np. zmiana grupy społecznej, polowanie). Dlatego autorzy ci odrzucają pojęcie dominacji przy opisywaniu relacji u psów i wilków. Jednak kilka nowszych i niezależnych badań potwier-

[1] np. u kota domowego, https://www.grasslakeanimalhospital.com/sites/site-4886/documents/Cat%20Mood%20Charts.pdf

dziło zasadność koncepcji dominacji u psów domowych, w tym tak zwanej „dominacji formalnej" (CAFAZZO i współaut. 2010, VAN DER BORG i współaut. 2012, SCHILDER i współaut. 2014). Dominacja formalna wyrażona jest niezależnymi od kontekstu jednokierunkowymi sygnałami statusu formalnego (np. uległości). Ten aspekt dominacji był ignorowany we wcześniejszych badaniach psowatych, podczas gdy na przykład u naczelnych jest uznany za najważniejszy wyraz statusu w hierarchii społecznej (SCHILDER i współaut. 2014). Do sygnałów formalnej dominacji i uległości u wilka zalicza się niską lub wysoką postawę ciała, lizanie pyska, odpowiednią pozycję ogona i tzw. bierną uległość. Sygnały formalnej dominacji i uległości u psa to: wspinanie się, lizanie pyska, gryzienie pyska, niska postawa ciała, niskie machanie ogonem i ogólnie uległe zachowanie. Przy czym za najbardziej wiarygodny wskaźnik statusu u psów i wilków uważa się pozycję ogona (SCHILDER i współaut. 2014).

Ssaki poruszające się na czterech kończynach wysyłają członkom stada sygnały informujące o swojej wyższości za pomocą postawy ciała. Ich sylwetka jest wyprostowana, głowa i ogon uniesione, a zwierzę sprawia tym samym wrażenie większego – taką formę dominacji zaobserwowano u większości ssaków kopytnych, które dodatkowo ustawiają się bokiem do podporządkowanego osobnika (WALTHER 1984) oraz u drapieżnych z rodziny psowatych, które ustawiają się w pozycji frontalnej (FOX i COHEN 1977). Wizualna prezentacja uległości przejawia się przykurczoną postawą ciała: ogon jest podkulony, nogi zgięte, głowa spuszczona, a uszy położone po sobie (WALTHER 1984). Strategia uległych osobników często przypomina zachowania młodych względem matki, zwłaszcza w przypadku psowatych, które kładą się na boku, odsłaniając tym samym wrażliwe części ciała, okazując bezbronność (SCHENKEL 1967). U ssaków, o aktualnym stanie emocjonalnym informuje też mimika: osobniki będące w stresie lub okazujące niższość cofają kąciki ust i przymykają oczy, a osobniki dominujące obnażają zęby (FOX i COHEN 1977, KLINGEL 1977) (Ryc. 1). Podobna sytuacja występuje u waleni, które w oznace wyższości otwierają pysk, prezentując osobnikowi uległemu zęby (CALDWELL i CALDWELL 1977). Nawet u myszy laboratoryjnych wyróżniono przynajmniej pięć min (wyrazów twarzy) w odpowiedzi na narastający ból, różniących się zaciskaniem oczu, wybrzuszenie (wydymaniem) nosa i policzków oraz zmianami w położeniu uszu i wibrysów (LANGFORD i współaut. 2010).

Sygnalizacja mimiczna, która dominuje w komunikacji wizualnej naczelnych, obejmuje wyrażanie emocji, naśladowanie ruchów mimicznych i interakcje wzrokowe. Mogą jej towarzyszyć sygnały dotykowe (np. podczas pocałunków), ale zwykle używana jest z dystansu. Natomiast u gryzoni sygnalizacja mimiczna wręcz wymaga bliskiego kontaktu między zwierzętami, gdyż zwykle obejmuje interakcje dotykowe przez wysoce ruchliwe wibrysy. Mówi się nawet, że gryzonie używają wibrysów do wyrażenia swojej mimiki. Interakcjom tym towarzyszyć mogą inne sygnały wizualne (np. poruszanie uszami), sygnały zapachowe (feromony z gruczołów policzkowych) czy nawet smakowe, a są one zaangażowane w zachowania agresywne i przekazywanie preferencji pokarmowych (BRECHT i FREIWALD 2012). Widok części twarzowej eusocjalnych golców piaskowych (*Heterocephalus glaber*) zdominowany jest przez wydatne siekacze, toteż wykorzystują one mimikę w interakcjach agresywnych (BRECHT i FREIWALD 2012).



Ryc. 1. Wizualne oznaki uległości i dominacji u psowatych (fot. P. Popiel).

#### 2.2.2. ZALOTY

Znacznie bardziej zróżnicowane i zależne od rzędu są pokazy wizualne związane z zalotami. Samice okazują swoją gotowość do kopulacji w różnorodny sposób, jednak zwykle zachowania te obejmują prezentację narządów rozrodczych. Niektóre tenrekowate (Tenrecidae) wyginają tułów do dołu, eksponując krocze (PODUSCHKA 1977), klacze koniowatych (Equidae) szeroko rozstawiają nogi i podnoszą ogon w oczekiwaniu na partnera (KLINGEL 1977), a samice waleni ustawiają się przed osobnikiem męskim stroną brzuszną zwróconą do góry (CALDWELL i CALDWELL 1977). Sygnały wizualne nadawane przez samce w czasie zalotów obejmują próby zaimponowania potencjalnym partnerkom. W tym celu akcentują swoje ornamenty, np. ssaki kopytne najczęściej wysoko podnoszą głowę, prezentując rogi lub poroże (WALTHER 1984), walenie demonstrują sprawność fizyczną za pomocą indywidualnych pokazów (DUDZINSKI i współaut. 2009), ssaki drapieżne (Carnivora) udowadniają siłę i pozycję społeczną w trakcie wyczerpujących pogoni za

innymi samcami lub samicą, z którą chcą kopulować (PRUITT i BURGHARDT 1977), a samce nietoperzy wykonują loty tokowe, zawisanie lub drżenie skrzydłami, przy czym ruchy te mogą również pomagać w rozprzestrzenianiu feromonów (CHAVERRI i współaut. 2018).

#### 2.2.3. ZABAWA

U ssaków społecznych komunikaty wizualne są wykorzystywane wśród młodych osobników jako zachęta do zabawy. Ta forma aktywności ma duże znaczenie dla dojrzewającego zwierzęcia, ponieważ pogłębia więź społeczną oraz pozwala na budowanie siły i pozycji w stadzie, a u ssaków żyjących samotnie doskonali zachowania przydatne w polowaniu i walkach wewnątrzgatunkowych, przygotowując tym samym potomstwo na dorosłe życie (BLANK i YANG 2012). Zwierzęta z rzędu drapieżnych, takie jak psowate lub łasicowate, przed przystąpieniem do zabawy wykonują ruchy przypominające taniec wokół drugiego osobnika (BEKOFF 1974, PRUITT i BURGHARDT 1977). Bardzo częstym sygnałem jest też położenie przednich łap na ziemi z równoczesnym uniesieniem zadu i powolnym machaniem ogonem (BEKOFF 1974). Zabawa ssaków kopytnych często polega na wspólnym galopowaniu i wierzganiu (BLANK i YANG 2012), co jest przydatne dla prawidłowego rozwoju reakcji ucieczki i obrony przed drapieżnikiem.

#### 2.2.4. KOMUNIKACJA GESTAMI U NACZELNYCH I PRÓBY POROZUMIEWANIA SIĘ LUDZI I ZWIERZĄT

Komunikacja wizualna u naczelnych jest trudna do jednoznacznego zdefiniowania i wyodrębnienia funkcji poszczególnych gestów. Ssaki z tego rzędu cechują się bowiem dużą indywidualizacją i elastycznością mowy ciała – osobniki żyjące w jednej grupie społecznej uczą się i następnie używają gestów, które w innej populacji nie są w ogóle używane lub służą do wyrażenia innego komunikatu (MAESTRIPIERI 2005). Ponadto, mimika twarzy naczelnych często jest skorelowana z określonym typem wokalizacji i nie stanowi samodzielnego komunikatu (GHAZANFAR 2013). Wiadomo jednak, że orangutany (*Pongo*) i szympansy (*Pan*) jako zachętę do zabawy stosują wyraz twarzy przypominający szeroki uśmiech, który informuje inne osobniki, że ta interakcja ma charakter pokojowy i towarzyski (ARBIB i współaut. 2008). Powtarzalnym gestem wśród szympansów jest także wyciąganie ręki w kierunku jedzenia spożywanego przez innych członków stada i jest to prośba o podzielenie się posiłkiem, stosowana zazwyczaj przez potomstwo względem dorosłych (PIKA i współaut. 2005).

Zdolność naczelnych do sprawnego uczenia się nowych gestów oraz ich skłonność do naśladowania czynności wykonywanych przez inne osobniki i ludzkich opiekunów wykorzystano do prób nawiązania komunikacji między ludźmi a małpami człekokształtnymi. Na przestrzeni ostatnich dekad podjęto wiele eksperymentów, w trakcie których uczono naczelne języka migowego lub posługiwania się graficznymi symbolami w celu wyrażenia swojej opinii na dany temat (ARBIB i współaut. 2008). Pierwsze takie badanie, które zakończyło się sukcesem, przeprowadzili Allen i Beatrice Gardner (GARDNER i GARDNER 1969). Przez 22 miesiące uczyli oni szympansicę o imieniu Washoe amerykańskiego języka migowego i pod koniec eksperymentu samica potrafiła używać ponad 30 znaków[2]. Podobne próby zostały podjęte przez PREMACKA (1976) i RUMBAUGH (1977), którzy uczyli samice szympansów porozumiewania się za pomocą znaków graficznych wyemitowanych na ekranie komputera lub w postaci plastikowych tabliczek, oraz przez PATTERSON (1978), która nauczyła gorylicę Koko rozbudowanego języka migowego[3].

Mniej efektywne próby podjęto również w kierunku nawiązania komunikacji z delfinami (Delphinidae), które rozpoznają wyuczone gesty opiekunów (SHYAN i HERMAN 1987). Zdolność do interpretacji ludzkich komunikatów wizualnych rozwinęła się także u zwierząt żyjących w bliskim kontakcie z człowiekiem, m.in. u psów (*Canis familiaris*) (KAMINSKI i NITZSCHNER 2013) i koni (*Equus caballus*) (BRANDT 2004).

## 3. KOMUNIKACJA DŹWIĘKOWA

Porozumiewanie się za pomocą dźwięków jest bardziej powszechne u ssaków niż komunikacja wizualna. Sygnały i wskazówki dźwiękowe mogą być z powodzeniem odbierane przez zwierzęta znajdujące się w dużej odległości od nadawcy, a także przez ssaki nocne, morskie i żyjące w środowisku o słabej widoczności (FICHTEL i MANSER 2010). Wadą komunikacji z wykorzystaniem dźwięków jest ich jawność i ryzyko maskowania przez hałas (BRUMM i współaut. 2004). Maskowanie sygnału to zjawisko, w którym zdolność zwierzęcia do wykrycia danego dźwięku jest utrudniona przez dźwięk obcego pochodzenia (szum). Ssaki przeciwdziałają temu zjawisku modyfikując wokalizacje pod kątem głośności, częstotliwości i powtarzalności, w zależności od warunków akustycznych panujących w środowisku. Taki sposób radzenia sobie z szumem środowiska

[2] https://www.psychologytoday.com/us/blog/the-origin-words/201910/why-chimpanzees-cant-learn-language-1
[3] https://thediscoveryofinterestingthings.wordpress.com/2012/07/14/koko-says-me-fine-animal-gorilla-you-penny-teaching-primates-to-/

nazwano efektem Lombarda (Hotchkin i Parks 2013, Erbe i współaut. 2016). Komunikację wokalną można również podzielić na ukierunkowaną, gdy nadawca wysyła sygnał do członków stada lub do określonego osobnika, oraz na komunikację nieukierunkowaną, kiedy informacja przekazana odbiorcy zostaje podsłuchana i wykorzystana jako wskazówka przez niezaangażowanego w komunikację członka stada, osobnika spoza stada lub zwierzę innego gatunku (Fichtel i Manser 2010). Ponadto dźwięki niezwiązane z wokalizacjami, takie jak trzask gałęzi podczas poruszania się, również mogą być potraktowane jako wskazówki dla innych ssaków, informujące o lokalizacji zwierzęcia i prędkości z jaką się przemieszcza.

### 3.1. PRODUKCJA GŁOSÓW U SSAKÓW

Zróżnicowanie wokalizacji produkowanych przez ssaki wynika z anatomicznych przystosowań aparatu głosowego. Aparat głosowy zbudowany jest z tchawicy, krtani i jam układu oddechowego znajdujących się powyżej gardła (Fitch 2006). Modyfikacje wielkości i stopnia skomplikowania budowy krtani wpływają na wysokość dźwięku: im bardziej rozbudowana krtań, tym niższy będzie produkowany przez zwierzę odgłos. Ta zależność jest szczególnie widoczna w obrębie rodziny kotowatych (Felidae), wśród których tylko nieliczne gatunki mają krtań umożliwiającą ryczenie (Hast 1989). Zauważalna jest też ogólna tendencja do wydawania wyższych dźwięków przez rzędy mniejszych ssaków posiadających mniejszą krtań, stąd nietoperze (Chiroptera), ryjówko-kształtne (Soricomorpha) i gryzonie (Rodentia) są zdolne do produkcji ultradźwięków, a słonie (Elephantidae) i walenie wytwarzają infradźwięki. Niektóre ssaki przeciwdziałają tej zależności i mimo braku anatomicznego przystosowania aparatu głosowego do produkcji dźwięków o wysokich lub niskich częstotliwościach, potrafią dopasowywać położenie krtani w zależności od dźwięku, który chcą wydawać. Robią tak m.in. jelenie szlachetne (*Cervus elaphus*) podczas rykowiska, gdy odginają głowę do tyłu, wydając przy tym głęboki dźwięk (Ladich i Winkler 2017). Mechanizm działania tej czynności polega na cofnięciu krtani w kierunku mostka i wydłużeniu w ten sposób aparatu głosowego. Podobne zdolności mają koale (*Phascolarctos cinereus*), które mimo niewielkich rozmiarów wydają dźwięki o niskich częstotliwościach (ryki), a umożliwiają im to wydłużone fałdy głosowe (Charlton i współaut. 2013, Taylor i współaut. 2016). Mimo że samice koali potrafią ryczeć, robią to zdecydowanie rzadziej niż samce, co sugeruje, że wokalizacje o niskich częstotliwościach są wykorzystywane jako wskaźniki jakości samców tego gatunku (Charlton i współaut. 2013). Z kolei walenie, mimo dużych rozmiarów ciała i dużej krtani, rozwinęły umiejętność porozumiewania się za pomocą ultradźwięków dzięki specyficznym narządom znajdującym się w ich czole (Au i współaut. 2006).

#### 3.1.1. KOMUNIKACJA INFRADŹWIĘKAMI

Komunikacja infradźwiękami polega na produkcji i odbiorze głosów o częstotliwości poniżej 20 Hz. Takie wokalizacje umożliwiają wymianę informacji na duże odległości. Za pomocą infradźwięków słonie są w stanie porozumiewać się z odległości kilku kilometrów, a walenie słyszą infradźwiękowe wokalizacje osobników oddalonych o kilkadziesiąt kilometrów (Fitch 2006, Ladich i Winkler 2017). Słonie (zarówno z rodzaju *Loxodonta*, jak i *Elephas*), wydają burczenia czy dudnienia (ang. rumbles) o częstotliwości od 10 do 35 Hz, przy czym są to jedne z najgłośniejszych dźwięków zwierząt lądowych, osiągające do 117 dB przy pomiarze z odległości 1 m (De Silva 2010, Narins i współaut. 2016). Te burczenia mają bardzo dużą zmienność strukturalną i wydawane są w bardzo rozmaitych kontekstach, zarówno w komunikacji bliskiej w obrębie danej grupy, jak i dalekosiężnej między grupami (Poole 2011). Są więc wielofunkcyjne, a do tego różnią się osobniczo oraz zmieniają się z wiekiem słonia, przez co umożliwiają indywidualnie rozpoznawanie się osobników (Stoeger i współaut. 2014). Stoeger i współaut. (2012) wykazali, że słonie afrykańskie emitują burczenie albo przez trąbę/nos albo przez pysk w zależności od kontekstu społecznego. Burczenie przez nos dominowało podczas komunikacji na duże odległości, natomiast burczenie przez pysk występowało głównie podczas kontaktów społecznych z bliskiej odległości.

Przyjmuje się, że również najprymitywniejszy z żyjących gryzoni, sewel górski (*Aplodontia rufa*) porozumiewa się za pomocą infradźwięków, gdyż ponad jedna trzecia neuronów jego jądra ślimakowego grzbietowego (tworzącego tzw. guzek słuchowy) reaguje na częstotliwości infradźwiękowe poniżej 10 Hz (Narins i współaut. 2016). Wiele dużych ssaków (np. nosorożce, lwy, hipopotamy, żyrafy) wydaje dźwięki o bardzo niskiej częstotliwości, ale nie uznaje się tego za komunikację infradźwiękową, gdyż częstotliwość tych głosów nie spada poniżej 20 Hz (Narins i współaut. 2016).

#### 3.1.2. MECHANIZM EMISJI I ODBIORU ULTRADŹWIĘKÓW

Porozumiewanie się za pomocą ultradźwięków polega na wymianie informacji przekazywanych za pomocą dźwięków o wysokiej częstotliwości (Janiszewski 1988). Ssaki wyróżniają się na tle innych kręgowców zakresem częstotliwości słyszalnych, który jest u nich znacznie

szerszy i sprawia, że duża część ssaków (koty, konie, gryzonie, nietoperze, walenie) jest zdolna do odbierania ultradźwięków, choć nie wszystkie zwierzęta z tej gromady potrafią je wydawać (LADICH i WINKLER 2017, KRUGER i współaut. 2021). Komunikaty ultradźwiękowe szybciej ulegają degradacji w powietrzu co sprawia, że w komunikacji na duże odległości mogą być wykorzystywane z mniejszym powodzeniem niż infradźwięki. Jednak adaptacja do wysyłania i odbierania wokalizacji o wysokich częstotliwościach pozwala na lepszą lokalizację dźwięku w gęstych lasach o słabej widoczności i przeciwdziała maskowaniu sygnału przez hałas środowiska, ponieważ większość odgłosów, które mogłyby pogorszyć jakość komunikacji znajduje się w zakresie znacznie niższych częstotliwości (SADOWSKI 2012, CHARLTON i współaut. 2019). Z komunikacji ultradźwiękowej korzystają małe ssaki, takie jak owadożery (Eulipotyphla) (PODUSCHKA 1977), gryzonie (EISENBERG i KLEIMAN 1977) i nietoperze, ale również największe ssaki występujące na Ziemi, czyli walenie (JANISZEWSKI 1988). Choć u niektórych grup zwierząt, zwłaszcza owadów stanowiących pożywienie dla owadożerów i nietoperzy, wyewoluowała zdolność do rejestrowania ultradźwięków, to wykorzystywanie tej drogi komunikacji jest korzystne dla ssaków, ponieważ niewiele konkurentów pokarmowych potrafi odbierać fale o tak wysokich częstotliwościach (JANISZEWSKI 1988, SADOWSKI 2012).

U nietoperzy z podrzędu mroczkokształtnych (Vespertilioniformes; dawnego podrzędu Microchiroptera) przystosowania anatomiczne do komunikacji ultradźwiękowej obejmują specyficzną budowę fałdów głosowych, które tworzą bardzo cienkie struktury przypominające kształtem i działaniem membrany bębna (SUTHERS i FATTU 1973). Podczas wydychania powietrza fałdy drgają i emitują w ten sposób dźwięki o wysokiej częstotliwości (SUTHERS 2004). W odbieraniu sygnałów ultradźwiękowych pomagają układy rezonatorowe ślimaka i kora słuchowa – organy te wyspecjalizowały się w identyfikacji wąskiego pasma wysokich częstotliwości wokalizacji nietoperzy (SADOWSKI 2012).

Nietoperze wykorzystują do komunikacji dwa rodzaje ultradźwięków: głosy echolokacyjne i głosy społeczne (CHAVERRI i współaut. 2018, RUSSO i współaut. 2018). Głosy echolokacyjne są używana przede wszystkim do nawigacji oraz do lokalizacji ofiar i innych celów, ale sygnały te mogą również dostarczać informacji o czynnościach wykonywanych przez inne nietoperze (np. żerowanie), ich płci lub wieku (JONES i SIEMERS 2011, FINGER i współaut. 2017). Na przykład nietoperz lecący w grupie zmienia częstotliwość ultradźwięków echolokacyjnych, aby skuteczniej komunikować swoją pozycję innym osobnikom i tym samym zmniejszać ryzyko kolizji w locie. Natomiast głosy społeczne przekazują komunikaty pozwalające na rozpoznanie i lokalizację osobników własnego gatunków i członków grupy (w tym swoich młodych), rozpoznanie płci, wieku i wielkości osobników, ich agresywnego nastawienia, statusu społecznego i stanu hormonalnego. Głosy społeczne umożliwiają też rozpoznawanie i wabienie partnerów seksualnych, sygnalizowanie terytorialności, a nawet odstraszanie konkurentów pokarmowych i drapieżników (CHAVERRI i współaut. 2018). Dźwięki mogą być przesyłane na duże i na bardzo krótkie odległości, oraz w różnych warunkach oświetleniowych, w tym w całkowitej ciemności. Głosy echolokacyjne są zwykle krótsze i o większej częstotliwość niż głosy społeczne, przez co są szybko tłumione. Toteż zastosowanie echolokacji do komunikacji ogranicza się do interakcji krótkiego zasięgu. Ponadto, głosy echolokacyjne mają stosunkowo proste formy, co ogranicza ilość informacji, które mogą być zakodowane (FINGER i współaut. 2017, BOHN i GILLAM 2018). Natomiast zaletą echolokacji jest to, że prawie nie potrzeba energii do emisji tych głosów podczas lotu oraz że dzięki wysokiej częstotliwości nie są wykrywane przez większość drapieżników i są maskowane przez różne dźwięki o niskiej częstotliwości obecne w naturze. Z kolei głosy społeczne mają niższą częstotliwość i zwykle składają się z sekwencji wielu sylab, więc mogą być przesyłane na większe odległości, a ich złożona struktura pozwala na zakodowanie większej ilości informacji, w tym unikatowych cech indywidualnych. Dzięki temu idealnie nadają się do indywidualnego rozpoznawania w dużych koloniach lub reklamowania się podczas zalotów, ale są zwykle słyszalne dla drapieżników, co może stanowić zagrożenie dla nietoperzy. Można jeszcze dodać, że echolokacja częściej może być wykorzystywana jako niezamierzona wskazówka, dostarczająca informacji podsłuchującym osobnikom, a głosy społeczne są głównie produkowanymi aktywnie sygnałami w celu przekazywania informacji adresatom (CHAVERRI i współaut. 2018).

Mechanizm rozchodzenia się fali dźwiękowej w środowisku wodnym znacznie różni się od analogicznej sytuacji zachodzącej w powietrzu. Woda ma większą gęstość niż powietrze, dlatego dźwięk rozprzestrzenia się w niej szybciej i na większe odległości. Dzięki temu walenie z powodzeniem mogą używać ultradźwięki do komunikacji długodystansowej szczególnie, że wykorzystanie tej drogi porozumiewania się przeciwdziała problemowi maskowania sygnału przez hałas środowiska (ERBE i współaut. 2018). Walenie wykształciły dodatkowe adaptacje do emitowania i odbierania

dźwięków o wysokiej częstotliwości (Mercado i Frazer 1999, Ladich i Winkler 2017). W powstawaniu tych wokalizacji bierze udział jama nosowa o specyficznej dla tego rzędu ssaków budowie oraz zlokalizowany w czole melon, czyli struktura zbudowana z tłuszczu, do której kierowany jest dźwięk powstały w jamie nosowej (Jones 2005). Częścią jamy nosowej, w której powstaje dźwięk, są usta foniczne. Funkcją melonu jest odpowiednie nakierowanie dźwięku i przeciwdziałanie oporowi wody. Za odbieranie ultradźwięków odpowiada żuchwa waleni (Lubis 2016).

### 3.2. KONTEKSTY WOKALIZACJI SSAKÓW

Komunikaty wokalne są znacznie bardziej zróżnicowane niż informacje przekazywane za pomocą gestów lub morfologii, ponieważ ssaki wykształciły różne anatomiczne adaptacje aparatu głosowego, a wysokość i natężenie dźwięku są zależne od sytuacji zdrowotnej lub emocjonalnej, w której znajduje się nawołujące zwierzę (McComb i Reby 2009, Briefer 2012). Emocja to krótka, intensywna reakcja na zdarzenie, która objawia się zmianami fizjologicznymi w organizmie, mającymi na celu właściwe ustosunkowanie się osobnika do sytuacji. W zależności od rodzaju emocji (pozytywne, np. radość, lub negatywne, np. strach), wydawany dźwięk będzie różnił się strukturą, a schemat tej struktury wokalnej jest zbliżony u prawie wszystkich ssaków (Briefer 2012), co opisano w podrozdziałach „Terytorializm i obrona" i „Alarmowanie o zagrożeniu". Ponadto, zwiększenie siły emitowanego dźwięku umożliwia utrzymanie kontaktu między osobnikami znacznie oddalonymi od siebie i nieznajdującymi się w zasięgu swojego wzroku (Titze i Palaparthi 2018). Zróżnicowanie emitowanych przez ssaki głosów – nawet w obrębie jednego gatunku – jest tak duże, że nie sposób byłoby szczegółowo scharakteryzować strukturę wszystkich wytwarzanych przez nie dźwięków (Dudzinski i współaut. 2009, McComb i Reby 2009). Dodatkowo, repertuar wokalny ssaków zależy od tworzonego przez nie systemu społecznego i jest bardziej złożony u zwierząt żyjących w grupach (Charlton i współaut. 2019, Bettoni i współaut. 2021). Wykazano jednak pewne podobieństwa w kontekstach komunikacji dźwiękowej ssaków, które opisano poniżej.

#### 3.2.1. EFEKT PUBLICZNOŚCI I PODSŁUCHIWANIE

Jednym z czynników, który wpływa na porozumiewanie się zwierząt społecznych za pomocą głosu jest obecność osobników biernie przysłuchujących się wymianie informacji i czerpiących z niej wiedzę, którą będą mogły wykorzystać w przyszłości na własną korzyść (Fichtel i Manser 2010). Jeśli ssaki czynnie biorące udział w interakcji nie wiedzą o obecności zwierzęcia postronnego, to w takim przypadku mamy do czynienia z podsłuchiwaniem. Z tego zjawiska korzystają przede wszystkim drapieżniki i ofiary, by zlokalizować potencjalne pożywienie lub zagrożenie. Podsłuchiwanie pełni jednak również ważną funkcję w zwierzęcych społecznościach. Dzięki biernemu przysłuchiwaniu się interakcjom możliwe jest zdobycie wiedzy na temat rangi osobników, np. po walce. Informacja ta jest cenna zarówno dla samic, które w przyszłości do kopulacji będą preferowały zwycięzców konfliktu, ale także dla pozostałych członków grupy, którzy odpowiednio zmodyfikują swoje zachowanie względem osobnika dominującego. Podsłuchiwanie jest też częścią społecznego uczenia się młodych ssaków (Sadowski 2012). Uczenie się emisji wokalnej to zjawisko, w którym zwierzę nabiera zdolności wytwarzania wokalizacji, która wcześniej nie znajdowała się w jego repertuarze wokalnym. Umiejętność tę wykazano głównie u waleni, choć ostatnie badania wskazują, że również słonie, płetwonogie i nietoperze potrafią uczyć się wydawania nowych głosów, gdy zostaną odseparowane od osobników, z którymi się wychowały i wprowadzone do niespokrewnionej grupy – wówczas ich wokalizacje będą bardziej zbieżne z wokalizacjami członków nowej grupy niż z wokalizacjami rodzeństwa lub osobników, które poznały na wczesnym etapie życia (Tyack 2008, Janik i Knörnschild 2021).

Jeżeli natomiast osobniki zdają sobie sprawę z możliwości wykorzystania emitowanych przez siebie komunikatów dźwiękowych przez zwierzęta postronne i odpowiednio je modyfikują, by manipulować zachowaniem podsłuchujących, to zjawisko takie nazwano efektem publiczności (Fichtel i Manser 2010). Efekt publiczności najczęściej jest obserwowany u ssaków naczelnych, w różnych kontekstach (Slocombe i Zuberbühler 2007, Townsend i współaut. 2008). Przykłady podsłuchiwania i efektu publiczności opisano w poniższych podrozdziałach.

#### 3.2.2. TERYTORIALIZM I OBRONA

Komunikaty dźwiękowe są wykorzystywane przez ssaki w obronie własnej lub terytorium (McComb i Reby 2009). Odbiorcą wysyłanych w tym kontekście sygnałów mogą być zarówno osobniki tego samego gatunku, jak i zwierzęta należące do innego gatunku. Przykładami takich sytuacji są pogonie drapieżnika za ofiarą, obrona młodych oraz terytorializm występujący u zwierząt żyjących samotnie lub w grupach. Wokalizacje emitowane w momencie naruszenia obszaru uznanego za własny charakteryzują się niską częstotliwością, a ich funkcją jest odstraszenie przeciwnika lub ostrzeżenie go przed planowanym atakiem (briefer 2012).

Wiele ssaków, m.in. torbacze (Marsupialia) (EISENBERG i GOLANI 1977), zajęczaki (Lagomorpha) (EISENBERG i KLEIMAN 1977) i drapieżne (PRUITT i BURGHARDT 1977, BETTONI i współaut. 2021), wytwarza dźwięki przypominające syczenie i warczenie. Dodatkowo, ssaki drapieżne często stopniują swoje wokalizacje ostrzegawcze i w momencie zauważenia przeciwnika emitują krótkie warczenie, które wraz ze zbliżaniem się oponenta, zwiększa swoją głośność (DUDZINSKI i współaut. 2009). Naczelne żyjące w grupach rodzinnych (np. gibbony) lub dużych grupach społecznych (np. wyjce) prowadzą rywalizacje wokalne z innymi stadami w celu obrony terytorium (MCCOMB i REBY 2009). Zdolność do wysyłania i rejestrowania komunikatów wokalnych ewoluuje współzależnie u niektórych gatunków zwierząt. Dzieje się tak w relacji między fokami pospolitymi (*Phoca vitulina*) a orkami oceanicznymi (*Orcinus orca*), które odżywiają się ssakami. Foki nauczyły się odróżniać nawoływania zagrażających im orek od wokalizacji gatunków polujących na ryby (MCCOMB i REBY 2009). W odpowiedzi na tę adaptację, orki oceaniczne zaczęły ograniczać dźwięki wydawane w trakcie polowań (DEECKE i współaut. 2005, FICHTEL i MANSER 2010, RIESCH i DEECKE 2011).

### 3.2.3. ALARMOWANIE O ZAGROŻENIU

Bezpośredni związek z komunikacją między gatunkami lub różnymi grupami społecznymi tego samego gatunku mają wokalizacje alarmowe. Są one bowiem wytwarzane w tych samych sytuacjach, tj. w momencie pojawienia się wrogiego lub nieznanego zwierzęcia, ale w innym kontekście. Nie mają na celu bezpośredniego odstraszenia przeciwnika, a zaalarmowanie członków stada o niebezpieczeństwie i konieczności ucieczki, ukrycia się lub obrony (FICHTEL i MANSER 2010). Cechą wspólną wokalizacji wydawanych przez zaskoczone ssaki wszystkich rzędów jest ich duża częstotliwość i głośność spowodowana spięciem fałdów głosowych przez stres i strach towarzyszący zwierzętom w chwili zagrożenia (MCCOMB i REBY 2009, BRIEFER 2012). Emitowane w ten sposób dźwięki o wysokich częstotliwościach, wchodzących czasem w zakres ultradźwięków, można opisać jako piski lub gwizdy. Występują one m.in. u zaniepokojonych młodych zajęczaków (EISENBERG i KLEIMAN 1977) i waleni (DUDZINSKI i współaut. 2009), a wiele gryzoni wykorzystuje umiejętność emisji ultradźwięków do ostrzegania współplemieńców przed drapieżnikami, dla których dźwięki o tak wysokiej częstotliwości są niesłyszalne (EISENBERG i KLEIMAN 1977). Tę zdolność wykryto także u nocnego, nadrzewnego ssaka naczelnego – wyraka filipińskiego (*Carlito syrichta*) i skóroskrzydłego lotokota malajskiego (*Galeopterus variegatus*) (RAMSIER i współaut. 2012, MIARD i współaut. 2019). Ponadto, gryzonie modyfikują głosy alarmowe w zależności od strategii łowieckich zagrażającego im drapieżnika, dzięki czemu pozostali członkowie grupy wiedzą, która droga ucieczki lub obrony będzie najbardziej efektywna (OWINGS i LEGER 1980, SLOBODCHIKOFF i współaut. 1991, TOWNSEND i MANSER 2012). Tak robią świstaki (np. amerykański *Marmota monax* i alpejski *M. marmota*), a zwłaszcza nieświszczuki (rodzaj *Cynomys*; dawna nazwa: pieski preriowe), które mają jeden z najbardziej złożonych systemów komunikacji wokalnej wśród ssaków. Ich zróżnicowane gwizdy informują członków kolonii o typie, wielkości, prędkości, a nawet kolorze zbliżającego się drapieżnika, a względem ludzi – o jego stroju i czy człowiek niesie broń (SLOBODCHIKOFF i współaut. 2009). Zdolność do wydawania adekwatnych wokalizacji w momencie pojawienia się różnych drapieżników wyewoluowała również u ssaków naczelnych (SEYFARTH i współaut. 1980). Na przykład kotawce sawannowe (*Chlorocebus pygerythrus*) wydają odmienne głosy alarmowe na widok każdego ze swoich głównych drapieżników (lamparta, orłów i węży), a reakcje ostrzeganych osobników różnią się stosownie do słyszanego sygnału: jeśli głos alarmowy sygnalizuje pytona, małpy wspinają się na drzewa, a jeśli orła, kotawce szukają kryjówki na ziemi (PRICE i współaut. 2015). Natomiast parzystokopytne po wykryciu zagrożenia wytwarzają dźwięk zbliżony do szczekania psowatych (WALTHER 1977).

### 3.2.4. ROZPOZNAWANIE OSOBNIKÓW W GRUPACH SPOŁECZNYCH

Tak jak w przypadku porozumiewania się za pomocą informacji wizualnych, do rozpoczęcia sprecyzowanej komunikacji wokalnej z konkretnym osobnikiem niezbędna jest umiejętność indywidualnego rozpoznawania. Odróżnianie członków grupy społecznej za pomocą głosu jest jednak bardziej powszechne w świecie ssaków i zdolność tę posiada znacznie więcej rzędów niż w przypadku wskazówek wizualnych (MCCOMB i REBY 2009). Walenie charakteryzują się bardzo dużym zróżnicowaniem wysyłanych przez siebie dźwięków (DUDZINSKI i współaut. 2009). Przy czym udowodniono, że emitowane przez butlonosy zwyczajne (*Tursiops truncatus*) gwizdy różnią się u poszczególnych osobników i prawdopodobnie stanowią indywidualną informację o danym zwierzęciu, pomocną w utrzymywaniu kontaktu między ssakami w momencie rozproszenia grupy i migracji (QUICK i JANIK 2008). Zdolność do produkowania wokalizacji indywidualnych, charakterystycznych dla danego osobnika, przypisywana jest głównie zwierzętom społecznym. Wynika to z faktu, że tego typu dźwięki

ułatwiają rozpoznawanie jednostek w grupie oraz zawierają w sobie informacje na temat aktualnego stanu emocjonalnego i zdrowotnego zwierzęcia, co pomaga uniknąć konfliktów. Wydawać by się mogło również, że ssaki żyjące w grupach są bardziej wyspecjalizowanie w porozumiewaniu się między sobą, ponieważ ścisła współpraca jest niezbędna podczas wspólnego żerowania lub migracji. Coraz częściej zauważa się jednak, że ssaki żyjące samotnie, np. tapiry malajskie (*Tapirus indicus*) i wydry neotropikalne (*Lontra longicaudis*), również posiadają bogaty repertuar wokalny i są zdolne do emitowania indywidualnych wokalizacji (Bettoni i współaut. 2021, Walb i współaut. 2021).

Umiejętność odróżniania wokalizacji spokrewnionych członków stada pomaga samicom w lokalizowaniu swoich młodych, zwłaszcza u gatunków, które żyją w bardzo dużych grupach i opuszczają potomstwo na czas żerowania, np. fokowate (Phocidae) (Dudzinski i współaut. 2009), uchatkowate (Otariidae) (Wierucka i współaut. 2018) i nietoperze (Balcombe 1990). W celu ochrony młodych samice lwów afrykańskich (*Panthera leo*) uczą się rozpoznawać samca będącego ojcem ich potomstwa po cechach jego ryczenia, ponieważ niespokrewnione z potomstwem samce mają skłonność do zabijania młodych, by przyspieszyć ruję u danej samicy (McComb i współaut. 1993).

Dzięki wyewoluowaniu zdolności do rozpoznawania głosów poszczególnych osobników w grupie, niektóre ssaki manipulują zachowaniem odbiorców, by uzyskać jakieś korzyści. Robią tak szympansy zwyczajne (*Pan troglodytes*), które modyfikują swoje wokalizacje po przegranej walce, by sprawić wrażenie bardziej poszkodowanych atakiem, niż są w rzeczywistości. Dzięki temu zdobywają zainteresowanie pozostałych członków grupy (Slocombe i Zuberbühler 2007). Z kolei małpy kotawce zielonosiwe (*Chlorocebus aethiops*) uczą się rozpoznawać fałszywe wezwania alarmowe pochodzące od osobników, które w przeszłości dopuściły się oszustwa, i nie reagują na nie (Cheney i Seyfarth 1988).

#### 3.2.5. ZALOTY I KOPULACJA

Ssaki produkują również odgłosy w kontekstach afiliacyjnych, których celem jest zachęcenie do nawiązania pokojowej interakcji (Bettoni i współaut. 2021). Znaczne nasilenie wokalizacji obserwowane jest w okresie reprodukcyjnym (McComb i Reby 2009). Samce długopłetwców oceanicznych (*Megaptera novaeangliae*) prezentują samicom skomplikowane pieśni trwające kilkadziesiąt minut (Dudzinski i współaut. 2009), a jeleniowate (Cervidae) prowadzą między sobą wokalne rywalizacje o względy płci przeciwnej w czasie tzw. rykowiska. Samice preferują samce produkujące głośniejsze i częstsze ryki, ponieważ zdolność do intensywnej wokalizacji świadczy o kondycji samca (McComb i Reby 2009). U płetwonogich (Pinnipedia), których samice rodzą i wychowują młode w dużych grupach na lądzie, samce gromadzą się w wodzie i nawołują partnerki do wejścia do wody i odbycia kopulacji. Jednak ich głosowe zachęty do kopulacji ulegają modyfikacji, jeśli na danym obszarze występują drapieżniki polujące na ssaki płetwonogie (Stirling i Thomas 2003).

Podobnie jak w innych kontekstach, niektóre ssaki modyfikują swoje wokalizacje, by uzyskać pożądany efekt u odbiorców. Samice szympansów podczas kopulacji z samcami o wysokim statusie nawołują głośniej niż w trakcie stosunku z osobnikiem niższej rangi. Korzyścią z tej manipulacji jest zwiększenie szansy na wybór wokalizującej samicy przez samca o lepszej kondycji fizycznej i społecznej, co przełoży się na jakość potomstwa (Townsend i współaut. 2008).

### 3.3. KOMUNIKACJA NIEWOKALNA

Innym typem komunikacji dźwiękowej wykorzystywanej przez ssaki jest komunikacja niewokalna. Polega ona na wysyłaniu informacji za pomocą odgłosów powstałych bez użycia aparatu głosowego, jednak dokładne badanie tej drogi porozumiewania się jest problematyczne ze względu na trudność w interpretacji kontekstu wytwarzanych komunikatów dźwiękowych – nie zawsze ich funkcją jest komunikacja. Czasem są to produkty uboczne codziennych czynności, które mogą stanowić jedynie wskazówkę dla potencjalnej ofiary lub konkurenta. Dlatego dla większości ssaków emitowanie dźwięków niewokalnych nie jest korzystne (Dudzinski i współaut. 2009). Z tego powodu ssaki drapieżne ograniczają dźwięki niewokalne i nie posługują się tym typem komunikacji (Dudzinski i współaut. 2009). Wyjątek stanowią fokowate, które w momencie zagrożenia uderzają płetwami o klatkę piersiową. Ukierunkowaną emisje odgłosów niewokalnych stosują także walenie, bobry (*Castor* spp.) i syreny (Sirenia), które wytwarzają głośne dźwięki uderzając ogonem lub płetwą ogonową o powierzchnię wody (Ladich i Winkler 2017). Nie jest poznany dokładny kontekst tego zachowania. Uważa się, że może być to wyraz niechęci do kontaktu, ale istnieją też teorie, że funkcja tej drogi komunikacji jest zupełnie odwrotna i wyraża zaproszenie do wejścia w interakcję (Dudzinski i współaut. 2009). Ciekawym przykładem komunikacji niewokalnej jest bicie się w klatkę piersiową samców goryli. Przyjmuje się, że tym sposobem samce goryli starają się przyciągnąć samice w rui i odstraszyć rywali (Wright

i współaut. 2021). Srebrnogrzbiete samce emitują bowiem te sygnały częściej w dni, w których samice są w rui, przypuszczalnie jako element ich zalotów. Wykazano też, że uderzenia w klatkę piersiową przekazują informacje o wielkości ciała nadawcy, gdyż sygnały te wydawane przez większe samce cechowały się istotnie niższą medianą częstotliwości szczytowych niż sygnały mniejszych samców. Sugeruje to, że bicie się w piersi jest u goryli bardzo ważnym i tzw. uczciwym sygnałem w rywalizacji międzypłciowej i wyborze partnera do rozrodu (WRIGHT i współaut. 2021). Podobne funkcje komunikacyjne przypisuje się kliknięciom w kolanach u antylop eland zwyczajnych (*Tragelaphus oryx*), u których wykazano, że wielkość ciała (rozmiary szkieletu i masa mięśniowa) byków, i tym samym ich zdolność do walk z rywalami, jest ujemnie skorelowana ze szczytową częstotliwością kliknięć w kolanach (BRO-JORGENSEN i DABELSTEEN 2008).

Specyficzną formą porozumiewania się ssaków z udziałem odgłosów niewokalnych jest strydulacja występująca u przedstawicieli podrodziny tenreków (Tenrecinae). Zwierzęta te mają na grzbiecie charakterystyczny zestaw kolców, które podczas poruszania nimi ocierają się o siebie i wytwarzają dźwięk o wysokiej częstotliwości, wchodzącej czasem w zakres ultradźwięków (ENDO i współaut. 2010). Funkcja strydulacji nie jest do końca znana i prawdopodobnie istnieje wiele kontekstów, w których tenreki produkują dźwięki niewokalne tego typu, m.in. utrzymanie kontaktu między matką i potomstwem, komunikowanie swojego stanu emocjonalnego oraz ostrzeganie przed niebezpieczeństwem (PODUSCHKA 1977). Z kolei jeżozwierze (*Hystrix* spp.) w obliczu zagrożenia potrząsają swoimi długimi i pustymi w środku kolcami, wydając grzechoczące dźwięki, które odstraszają drapieżniki (MORI i współaut. 2014).

## 4. KOMUNIKACJA ZAPACHOWA (SEMIOCHEMICZNA)

Komunikacja zapachowa opiera się na wymianie informacji zawartych w substancjach chemicznych uwalnianych z organizmu, które wpływają na zachowanie osobników tego samego lub innego gatunku (EISENBERG i KLEIMAN 1972). Ssaki mogą wytwarzać sygnały zapachowe w celu identyfikacji gatunku, płci i osobników, znalezienia partnera do rozrodu, stymulacji zachowań seksualnych, odstraszenia przeciwnika, kontroli agresywnych interakcji, oznaczenia granic terytorium, kryjówki lub zapasów pokarmu oraz ostrzegania członków stada o zagrożeniu (BOSSERT i WILSON 1963, EISENBERG i KLEIMAN 1972, DOTY 1986, SUROV i MALTSEV 2016, Rychlik obser. własna). Dlatego wielu badaczy (np. KEAN i współaut. 2017, SERGIEL i współaut. 2017, COOMBES i współaut. 2018, TIRINDELLI 2021) uważa komunikację zapachową za najważniejszy kanał porozumiewania się ssaków. Na produkowane substancje semiochemiczne wpływają jednak czynniki środowiskowe, takie jak rodzaj diety i stan zdrowia, oraz czynniki genetyczne, na które zwierzę nie ma wpływu (HALPIN 1986), dlatego związki zapachowe mogą stanowić też nieukierunkowaną wskazówkę dla ssaków tego samego lub innego gatunku. Zaletą komunikacji z wykorzystaniem zapachów jest możliwość przekazania precyzyjnych informacji dotyczących stanu zdrowia, statusu, płci i zdolności rozrodczych osobnika, który je zostawia, nawet po opuszczeniu przez niego oznakowanego miejsca. Dodatkowo, umieszczanie własnego zapachu na terenie bytowania zapewnia zwierzęciu poczucie bezpieczeństwa (EISENBERG i KLAIMAN 1972). Jednak z drugiej strony komunikaty semiochemiczne są jawne, nieukierunkowane i mogą być maskowane przez czynniki środowiska, dlatego porozumiewanie się za pomocą węchu zupełnie nie występuje wśród ssaków związanych ze środowiskiem wodnym (DUDZINSKI i współaut. 2009). Aby poradzić sobie z wielką złożonością sygnałów zapachowych, u ssaków lądowych (i większości czworonogów Tetrapoda) wyewoluował system węchowy składający się z czterech podsystemów: narządu głównego (nabłonek węchowy w jamie nosowej), narządu Jacobsona (zwanego też narządem lemieszowym lub przylemieszowym) oraz dwóch mniejszych struktur, narządu przegrodowego Masery i zwoju Grueneberga. Każdy z nich odbiera bodźce z odrębnych obwodowych detektorów sensorycznych (TANIGUCHI i TANIGUCHI 2014, TIRINDELLI 2021).

### 4.1. SUBSTANCJE ZAPACHOWE PRODUKOWANE PRZEZ SSAKI

Komunikacja zapachowa ssaków opiera się na substancjach wonnych zawartych w moczu, kale i wydzielinach gruczołów zapachowych (MYKYTOWYCZ i GOODRICH 1974). Gruczoły zapachowe są zlokalizowane w okolicy głowy, np. pod żuchwą, na policzkach lub przy oczach, oraz w pozostałych częściach ciała, szczególnie przy odbycie i pachwinie oraz na opuszkach łap[4], a ich wydzielina może być uwalniana na konkretne obiekty lub osobniki oraz w powietrze lub na ziemię (EISENBERG i KLEIMAN 1972). Substancje zapachowe biorące udział w porozumiewaniu się ssaków można podzielić na

[4] https://pictures-of-cats.org/where-are-cats-scent-glands-located.html/cat-scent-glands-locations-2, https://www.realtree.com/deer-hunting/articles/the-deer-hunters-guide-to-whitetail-glands

substancje o działaniu między- oraz wewnątrzgatunkowym.

#### 4.1.1. SUBSTANCJE ZAPACHOWE O DZIAŁANIU MIĘDZYGATUNKOWYM

Komunikacja międzygatunkowa z udziałem węchu jest u ssaków mniej powszechna niż wewnątrzgatunkowa i najczęściej dotyczy relacji drapieżnik-ofiara. Chodzi o wydzielanie lub wręcz wystrzykiwanie cuchnących i drażniących substancji, nazwanych w tym przypadku allomonami, najczęściej z gruczołów okołoodbytowych, w celach obrony przed drapieżnikami (Yahner 2012). Wydzielanie takich substancji stwierdzono u 84 gatunków z rzędów Eulipotyphla, Hyracoidea, Pilosa, Rodentia i przede wszystkim Carnivora (Howell i współaut. 2021). Dobrze znanym przykładem jest reakcja przedstawicieli rodziny skunksowatych, a także owadożerów z rodziny gołyszków (Galericinae), które w sytuacji zagrożenia wydzielają z gruczołów okołoodbytowych substancje o nieprzyjemnym dla przeciwnika zapachu (Poduschka 1977, Caro 2009).

Międzygatunkową komunikacją zapachową jest jednak również nieukierunkowane wydzielanie substancji chemicznych (kairomonów) zarówno przez ofiary, jak i drapieżniki (Wyatt 2014). Sygnały węchowe są bowiem interesujące nie tylko dla zamierzonego odbiorcy z własnego gatunku, ale także dla wielu „podwąchujących" te sygnały gatunków współwystępujących (drapieżników, ofiar, konkurentów), które starają się uzyskać przydatne dla siebie informacje (Banks i współaut. 2016). Co ciekawe, ślady zapachowe pozostawione przez osobniki obcego gatunku mogą przyciągnąć uwagę danego osobnika bardziej niż ślady swojego gatunku. Na przykład lisy rude (*Vulpes vulpes*) wykazywały większe zainteresowane zapachami swoich konkurentów (zdziczałych psów i kotów) niż zapachami innych lisów, co sugeruje ważną rolę zapachów w pośredniczeniu w interakcjach konkurencyjnych (Banks i współaut. 2016). Wiadomo również, że niektóre ssaki wykorzystują ślady zapachowe wytwarzane przez konkurentów jako sygnały interakcji ze wspólnymi drapieżnikami (Hughes i współaut. 2010, Banks i współaut. 2016). Przykładem wykorzystania wskazówek węchowych typu kairomony są też reakcje myszy domowych (*Mus musculus*), które w celu szybszej reakcji na zagrożenie i zwiększenia szansy ucieczki uczą się rozpoznawać zapach swoich naturalnych wrogów (Papes i współaut. 2010). Wykazano też, że chomiki Campbella (*Phodopus campbelli*), na podstawie lotnych składników moczu, rozróżniają fretki domowe (*Mustela putorius furo*) karmione chomikami i fretki karmione myszami, czyli po zapachu mogą odróżnić drapieżniki żywiące się przedstawicielami ich własnego gatunku od drapieżników polujących na inne ofiary, nawet jeśli nie spotkały tego gatunku w swoim życiu (Apfelbach i współaut. 2015). Jednak ssaki drapieżne odpowiadają na to przystosowanie w ten sposób, że nacierają się kałem lub zwłokami zwierząt, na które polują, aby przesiąknąć ich zapachem i utrudnić rozpoznanie (Sadowski 2012). Interakcje, w których pośredniczą sygnały węchowe, są więc bardziej złożone niż wcześniej sądzono i prawdopodobnie tworzą skomplikowaną zapachową sieć interakcji wewnątrz- i międzygatunkowych (Banks i współaut. 2016).

#### 4.1.2. SUBSTANCJE ZAPACHOWE O DZIAŁANIU WEWNĄTRZGATUNKOWYM

Znacznie bardziej rozpowszechnioną formą komunikacji węchowej ssaków jest wydzielanie substancji zapachowych, które oddziałują na osobniki należące do tego samego gatunku. Takie związki chemiczne, które są rozpoznawane wewnątrz gatunku, nazwano feromonami (Eisenberg i Kleiman 1972). Wydziela je większość lądowych gatunków ssaków i mają one kluczowe znaczenie dla identyfikacji osobników, ich płci, stanu zdrowia, fazy w cyklu rozrodczym czy pozycji społecznej, co z kolei pozwala na efektywne realizowanie strategii reprodukcyjnych czy ustalenie hierarchii społecznych (Coombes i współaut. 2018, Tirindelli 2021). Każde zwierzę wydziela swój charakterystyczny zapach wynikający z uwarunkowań genetycznych, żywieniowych, emocjonalnych i zdrowotnych, dzięki któremu możliwe jest odróżnienie go od pozostałych członków grupy (Sillero-Zubiri i Macdonald 1998). Z tego powodu w zachowaniach inicjujących kontakt międzyosobniczy zauważa się wzajemne wąchanie okolic gruczołów zapachowych, np. ssaki drapieżne obwąchują okolice odbytowo-płciowe. Wyjątek stanowią kotowate i torbacze, które w pierwszej kolejności badają gruczoły zlokalizowane w okolicy głowy (Eisenberg i Golani 1977, Wemmer i Scow 1977) (Ryc. 2), a kopytne w celu rozpoznania osobników skupiają się na substancjach semiochemicznych zlokalizowanych w gruczole śródstopia (Mykytowycz i Goodrich 1974).

W dużej skali geograficznej istnieją swoiste „dialekty zapachowe" w genetycznie odmiennych subpopulacjach ssaków, co wykryto np. u wydr europejskich (*Lutra lutra*) zamieszkujących Wielką Brytanię. Różnice w dialektach zapachowych między subpopulacjami mogą wpływać na dobór partnerów do rozrodu i przepływ genów, w tym na unikanie chowu wsobnego (Kean i współaut. 2017). Stwierdzono też, że norniki zwyczajne (*Microtus arvalis*) należące do różnych ras chromosomowych łatwo rozpoznają przedstawicieli własnej rasy po zapachu




Ryc. 2. Różnice w indywidualnym rozpoznawaniu u ssaków drapieżnych za pomocą węchu: (a) obwąchiwanie okolic analno-genitalnych u psowatych, (b) obwąchiwanie głowy u kotowatych (fot. P. Popiel).

i odróżniają ich od przedstawicieli innej rasy chromosomowej (SUROV i MALTSEV 2016).

Feromony są zawarte zarówno w kale i moczu, jak i w wydzielinie gruczołów zapachowych i są to związki dużo bardziej wyspecjalizowane w porozumiewaniu się ssaków niż allomony i kairomony, ponieważ ich działanie może wpływać nie tylko na behawior, ale również na fizjologię odbiorcy (EISENBERG i KLEIMAN 1972). Feromony aktywują zachowania matczyne po narodzinach, uczestniczą we wzajemnym rozpoznawaniu młodych i matki oraz ułatwiają potomstwu ssanie mleka (OKABE i współaut. 2012, COOMBES i współaut. 2018). Dzieje się tak za sprawą bardzo specyficznych feromonów sutkowych wydzielanych przez matkę, które kierują młode do sutków i wywołują u nich odruch ssania, co stwierdzono m.in. u królika, myszy, kota i psa (SCHAAL i współaut. 2003, ARTEAGA i współaut. 2013, SCHAAL i AL AÏN 2014).

Feromony mają też duże znaczenie dla zachowań rozrodczych: zmiany hormonalne zachodzące w organizmach samic w zależności od fazy cyklu rozrodczego wpływają na aktywność feromonów i poziom ich produkcji. U większości gatunków ssaków wydzielanie tych substancji zapachowych przez samice bardzo nasila się tuż przed i w trakcie fazy płodności, szczególnie w obecności samców (EISENBERG i KLEIMAN 1972, COOMBES i współaut. 2018). Feromony płciowe samic znajdują się w różnych nośnikach (ślina, mocz, wydzieliny z narządów płciowych i gruczołów na ciele), a ich połączenie dostarcza samcom dokładnych informacji o stanie rozrodczym samicy (COOMBES i współaut. 2018) i wskazuje jej lokalizację. Na przykład wykazano, że w naturze samce kilku gatunków chomików (*Phodopus campbelli*, *P. sungorus*, *P. roborovskii* i *Cricetulus migratorius*) odnajdują po zapachu receptywne samice z odległości kilku kilometrów i zbierają się w pobliżu ich nor (SUROV i MALTSEV 2016). Sygnały chemiczne samic stymulują pociąg seksualny i wywołują zachowania seksualne u samców, pośredniczą i w rywalizacji rozrodczej, i we współpracy między samicami. Oprócz reklamowania receptywności seksualnej, zapachy samic mogą również mieć ważny fizjologiczny wpływ na rozwój samców i produkcję nasienia. Wykazano bowiem, (1) że np. samce gryzoni trzymane z niespokrewnioną dorosłą samicą osiągają dojrzałość płciową szybciej niż gdy trzymane są same lub z niespokrewnionym dorosłym samcem, a także, (2) że ekspozycja na zapachy samic może zwiększyć masę jąder i pęcherzyków nasiennych u młodych samców. Z drugiej strony, u wielu grupowo żyjących ssaków, zapachy samic dominujących tłumią reprodukcję młodych lub podporządkowanych samic. Wreszcie, podobnie jak w przypadku samców, znakowanie zapachem i kontr-znakowanie są często stosowane przez samice do obrony terytorium i reklamowania wysokiej rangi społecznej (COOMBES i współaut. 2018). Z kolei bodźce zapachowe wysyłane przez samce mogą przyspieszyć ruję samic i zablokować rozwój ciąży (BOSSERT i WILSON 1963). U samców słonia indyjskiego (*Elaphus maximus*) w okresie rui, kiedy poziom testosteronu wzrasta nawet 100-krotnie, gruczoły skroniowe zaczynają wytwarzać wydzielinę zawierającą feromony, a samice wolą kojarzyć się z samcami, które produkują więcej tej wydzieliny (SUROV i MALTSEV 2016).

#### 4.1.3. ROLA NARZĄDU JACOBSONA I ZWOJU GRUENEBERGA

W analizie informacji przekazywanych za pomocą feromonów bierze udział dodatkowy narząd zmysłu nazwany narządem lemieszowym lub narządem Jacobsona, a oznaczany symbolem VNO (ang. vomeronasal organ) (EISENBERG i KLEIMAN 1972, TIRINDELLI 2021). Występuje on u ssaków z rzędu stekowców, dydelfokształtnych Didelphimorphia, owadożerów, zajęczaków, gryzoni, drapieżnych, części naczelnych, trąbowców (słoni), parzystokopyt-

nych i nieparzystokopytnych (Perissodactyla) (Eisenberg i Kleiman 1972, Halpern i współaut. 1995, Schneider 2011, Taniguchi i Taniguchi 2014, Silva i Antunes 2017, Tirindelli 2021). W przeciwieństwie do tego, nietoperze (z wyjątkiem rodziny Phyllostomidae), walenie i małpy wąskonose Catarrhini (włączając człekokształtne i ludzi), a także ptaki, nie posiadają funkcjonalnego lub anatomicznie widocznego narządu Jacobsona (Zhao i współaut. 2011, Smith i współaut. 2014, Taniguchi i Taniguchi 2014, Tirindelli 2021). U lemurowych Strepsirrhini, drapieżnych, parzystokopytnych i nieparzystokopytnych budowa tego narządu jest mniej złożona (np. pod względem różnorodności receptorów) (Salazar i współaut. 2013, Taniguchi i Taniguchi 2014, Silva i Antunes 2017, Ibrahim 2018). Z kolei u gryzoni narząd Jacobsona jest podzielony na dwa oddzielne podzbiory neuronów, grupujące różne typy receptorów, zwane V1R i V2R (Tirindelli 2021). V1R reagują na lotne cząsteczki i steroidy, a V2R na peptydy i białka, dlatego przyjmuje się, że odkodowują one różne informacje. V1R są prawdopodobnie przeznaczone głównie do rozpoznawania stanu fizjologicznego innych osobników, natomiast V2R do rozpoznawania ich płci, a także osobników z obcych gatunków (w tym odróżniania drapieżników od nie drapieżników) (Isogai i współaut. 2011, Tirindelli 2021). Według niektórych autorów (Pantages i Dulac 2000, Precone i współaut. 2020) jest jeszcze trzecia grupa receptorów, V3R, ale na razie są one i ich funkcje słabo zbadane.

Narząd Jacobsona jest zlokalizowany na dnie obu stron przegrody nosowej (Sadowski 2012), dlatego ssaki rejestrujące bodźce za pomocą tego organu wykonują charakterystyczny ruch zawijania górnej wargi ku górze, nazwany reakcją Flehmena (Eisenberg i Kleiman 1972). Do analizy komunikatów zapachowych za pomocą narządu lemieszowego niezbędny jest bezpośredni kontakt z nielotną substancją zapachową. W związku z tym, że narząd Jacobsona odpowiada za analizowanie feromonów, pełni on ważną rolę w ocenie zdolności rozrodczych. Martinez-Ricos i współaut. (2008) wykazali, że uszkodzenie narządu lemieszowego u samic myszy zaburza zdolność do rozpoznawania męskich feromonów płciowych. Dzieje się tak, ponieważ narząd Jacobsona jest połączony z opuszką węchową, a impulsy przekazane do tej części mózgu wędrują następnie do ciała migdałowatego, które jest odpowiedzialne za kontrolowanie emocji i popędów (Eisenberg i Kleiman 1972). Przejawem wrażliwości narządu Jacobsona na feromony jest też tzw. efekt Bruce, czyli zaburzenie ciąży (zatrzymanie rozwoju zarodków i ich poronienie lub resorpcja) u samic ssaków wywołane zapachem obcego samca, co wykazano u co najmniej 12 gatunków gryzoni (Stehn i Jannett 1981, Storey 1994, Mahady i Wolff 2002). Narząd Jacobsona nie jest przeznaczony wyłącznie do komunikacji wewnątrzgatunkowej (rozpoznawania feromonów), gdyż odbiera również sygnały zapachowe pochodzące od innych gatunków, np. sygnalizujące zagrożenie za strony drapieżników lub niebezpieczeństwo zainfekowania się patogenami od chorych zwierząt (Boillat i współaut. 2015, Tirindelli 2021).

Jednak w integracji sygnałów awersyjnych główną rolę gra zwój Grueneberga, oznaczany symbolem GG (ang. Grueneberg ganglion) (Brechbühl i współaut. 2008, Perez-Gomez i współaut. 2015, Moine i współaut. 2018). Bierze on udział w rozpoznawaniu niestabilnych chemicznych sygnałów niebezpieczeństwa, takich jak feromony alarmowe, emitowane przez zestresowane osobniki własnego gatunku, oraz kairomony, umożliwiające komunikację międzygatunkową (Brechbühl i współaut. 2014, Lopes i współaut. 2022). Kairomony są definiowane jako substancje chemiczne uwalniane mimowolnie przez inne gatunki (np. drapieżniki), które, podobnie jak feromony alarmowe, mogą być obecne w moczu, kale i wydzielinach gruczołów zapachowych (Lopes i współaut. 2022). Neurony zwoju Grueneberga są wrażliwe nie tylko na bodźce chemiczne, ale reagują też na bodźce termiczne. Myszy domowe i szczury wędrowne (*Rattus norvegicus*) reagują z podobną siła na oba typy bodźców, a chomiczki syryjskie (*Mesocricetus auratus*) reagują wyraźnie na bodźce chemiczne, ale prawie nie reagują na bodźce termicznie. Z kolei odwrotne reakcje wykryto w zwoju Grueneberga myszoskoczków mongolskich (*Meriones unguiculatus*): bardzo słabe na bodźce chemiczne i bardzo silne na termicznie (Brechbühl i współaut. 2014). Wykazano eksperymentalnie, że biologiczne wydzieliny szopa pracza (*Procyon lotor*) i skunksa zwyczajnego (*Mephitis mephitis*) działają jako silne źródła kairomonów, które aktywują neurony zwoju Grueneberga myszy domowych i wywołują u nich reakcje strachu (Lopes i współaut. 2022). Wcześniej wykazano, że zwój Grueneberga myszy aktywuje się też przez zapach nieznanego jedzenia (Brechbühl i współaut. 2020), co sugeruje, że organ ten jest pomocny w wybieraniu pokarmu dobrej jakości i/lub unikaniu zagrożenia w postaci np. pokarmu toksycznego.

### 4.2. ZNAKOWANIE ZAPACHEM

#### 4.2.1. ZNAKOWANIE MOCZEM I KAŁEM

Dzięki intensywności zapachu, substancje semiochemiczne zawarte w kale i moczu stanowią bogate i długotrwałe źródła informacji, biorące udział w komunikacji zapachowej ssaków (Sillero-Zubiri i Macdonald 1998). Kał

i mocz są dobrymi kanałami do zdobywania wiedzy na temat indywidualnych cech defekującego osobnika. Wąchając odchody, odbiorca może uzyskać informacje o rodzaju pokarmu, który ostatnio spożył nadawca i o składzie jego mikrobioty jelitowej. Typ diety informuje o przynależności gatunkowej lub populacyjnej osobnika, a skład mikrobioty jelitowej jest wskazówką dotyczącą jego stanu zdrowia (EISENBERG i KLEIMAN 1972). O stanie zdrowia informują także produkty przemiany materii zawarte w moczu ssaków (SILLERO-ZUBIRI i MACDONALD 1998). Niektóre ssaki defekują w dobrze widocznych miejscach lub wyłącznie na określonych obszarach swojego terytorium (EISENBERG i KLEIMAN 1977, PODUSCHKA 1977, SILLERO-ZUBIRI i MACDONALD 1998). Nosorożce białe (*Ceratotherium simum*), zarówno samce i samice, jak i osobniki młode i dorosłe, wypróżniają się wspólnie w określonych miejscach, a tworzące się sterty odchodów pełnią funkcję ośrodków informacji. Potwierdza to fakt, że w odchodach tych wykryto różne związki zapachowe sygnalizujące płeć i wiek osobnika, status terytorialny samców i ruję u samic (MARNEWECK i współaut. 2017). Należy podkreślić, że wiele innych gatunków ssaków wspólnie wypróżnia się w tzw. latrynach (np. antylopy oribi smukłonogi *Ourebia ourebi* i buszbok subsaharyjski *Tragelaphus scriptus*, gazela arabska *Gazella arabica*, kojot preriowy *Canis latrans*, borsuk europejski, hiena cętkowana *Crocuta crocuta*, surykatka szara *Suricata suricatta* i różne gatunki lemurów), więc uważa się, że miejsca te odgrywają kluczową rolę w komunikacji węchowej (MITCHELL i współaut. 2004; RALLS i SMITH 2004; WRONSKI i współaut. 2006, 2013; JORDAN i współaut. 2007; BUESCHING i współaut. 2016; VITALE i współaut. 2020). Taka celowa ekspozycja źródeł zapachowych ma być też informacją dla członków stada pomagającą w orientacji przestrzennej oraz dla osobników nienależących do stada, będącą komunikatem, że wkroczyły na terytorium innej grupy. Liczne drapieżniki (np. lis rudy, kot domowy *Felis catus* i pies *Canis lupus familiaris*) wykorzystują mocz i kał do sygnalizowania współplemieńcom swojej obecności oraz oznaczania i utrzymania terytorium (BANKS i współaut. 2016).

Mocz jest również wykorzystywany w zachowaniach godowych niektórych ssaków. W trakcie zalotów samce parzystokopytnych (WALTHER 1977) i niektórych naczelnych (OPPENHEIMER 1977) samoznakują się moczem poprzez tarzanie się w nim lub oddawanie go bezpośrednio na kończyny, dostarczając tym samym samicom intensywnych bodźców zapachowych świadczących o ich statusie i zdrowiu. Zapach moczu samic informuje z kolei samce o aktualnej fazie cyklu rozrodczego u danej samicy i związanym z nią potencjalnym sukcesem kopulacji (KLINGEL 1977, OPPENHEIMER 1977, WALTHER 1977).

#### 4.2.2. ZNAKOWANIE WYDZIELINAMI GRUCZOŁÓW ZAPACHOWYCH

Komunikacja węchowa z udziałem substancji semiochemicznych zawartych w wydzielinach gruczołów zapachowych przyjmuje dużo bardziej zróżnicowane formy niż porozumiewanie się za pomocą moczu i kału (MYKYTOWYCZ i GOODRICH 1974). Znakowanie za pomocą związków zapachowych pochodzących z gruczołów egzokrynowych odbywa się poprzez bezpośrednie pocieranie części ciała, w której znajduje się źródło stosownej do kontekstu substancji zapachowej o obiekty, ziemię, inne zwierzę lub samego siebie (EISENBERG i KLEIMAN 1972). Osadzanie wydzielin gruczołowych na obiektach ma podobną funkcję jak systematyczne oddawanie moczu lub kału w określonych miejscach, czyli jego celem jest stworzenie punktów orientacyjno-informacyjnych, które z jednej strony uspokajają znakujące osobniki i zniechęcają zwierzęta nienależące do grupy społecznej do wkroczenia na terytorium, a z drugiej strony są źródłem informacji o statusie ssaka, który ocierał się o obiekt (EISENBERG i KLEIMAN 1972, MYKYTOWYCZ i GOODRICH 1974). W taki sposób działają niedźwiedzie (*Ursus* spp.), które pocierają swój grzbiet o drzewa i w ten sposób komunikują swoją dominację na danym terenie, oraz łasice, u których po walkach wewnątrzgatunkowych osobnik zwycięski znakuje teren spotkania agonistycznego i wszystkie obiekty znajdujące się w jego pobliżu przez ocieranie całego ciała (PRUITT i BURGHARDT 1977, CLAPHAM i współaut. 2012)[5]. Nie zawsze jednak tarcie obiektów związane jest ze znakowaniem. Czasem jest to reakcja na przyjemny bodziec zapachowy i próba przeniesienia tej substancji na sierść w celu zamaskowania własnego zapachu lub zaimponowania samicy (FOX i COHEN 1977, REIGER 1979). Niektóre ssaki wcierają w siebie związki zapachowe własnego pochodzenia. Najczęściej wykorzystywaną wydzieliną gruczołów w samo znakowaniu jest ślina, którą zwierzę rozprowadza po ciele za pomocą języka, kończyn lub uprzednio polizanych przedmiotów (EISENBERG i KLEIMAN 1972, WEMMER i SCOW 1977).

U nietoperzy substancje służące do komunikacji zapachowej są powszechnie wydzielane przez wyspecjalizowane gruczoły zlokalizowane na ciele, ale nie tylko przez takie gruczoły. Na przykład wiele upiorowatych (Emballonuridae) używa worków skrzydłowych, które są codzien-

[5] http://news.bbc.co.uk/2/hi/science/nature/6978161.stm, https://www.ecologycenter.us/common-weasels/scent-communication.html

nie czyszczone i następnie uzupełniane wydzielinami z narządów płciowych lub gruczołu dziąsłowego, a także śliną i moczem. Nietoperze wykorzystują sygnały zapachowe do komunikacji o bliskim zasięgu, tj. do rozpoznawania własnego gatunku, płci i przynależności do kolonii, w trakcie zalotów, do selekcji partnerów i lokalizowania swoich młodych. Mogą też zapachem znakować obiekty w celu odstraszenia konkurentów lub wskazania jakichś zasobów członkom grupy (Chaverri i współaut. 2018). O dużym znaczeniu węchu u nietoperzy świadczą duże rozmiary opuszek węchowych w ich mózgach (Dechmann i Safi 2005).

Feromony mogą być również wydzielane w niesprecyzowane miejsca na podłożu i najczęściej dzieje się to spontanicznie, w sytuacjach stresu, np. u zaniepokojonych ssaków kopytnych, które uwalniają z gruczołów śródstopia alarmujące związki zapachowe (Eisenberg i Kleiman 1972). Wydzielanie substancji zapachowych z gruczołów znajdujących się na łapach i stopach jest powszechne wśród ssaków drapieżnych. Stwierdzono je np. u kota domowego, wilka szarego (*Canis lupus*), psa domowego, szopa pracza i niedźwiedzia brunatnego (*Ursus arctos*), u których gruczoły te wydzielają duże ilości glikokoniugatów, mających znaczenie w znakowaniu zapachem terytorium oraz w orientacji (Yasui i współaut. 2004, Sergiel i współaut. 2017). Gruczoły na łapach niedźwiedzia produkują przynajmniej 26 związków chemicznych, z których 6 występuje wyłącznie u samców, co sugeruje, że informowanie o płci osobnika jest dodatkową funkcją tego typu znakowania. Niedźwiedzie zostawiają te znaki w trakcie specyficznego chodu (Sergiel i współaut. 2017), natomiast protel grzywiasty (*Proteles cristatus*) w tym celu pociera o ziemię kostkami przednich łap (Stoeckelhuber i współaut. 2000), a inne hienowate oraz łasicowate i psowate drapią podłoże łapami i stopami (Hutchings i White 2000, Begg i współaut. 2003, Sergiel i współaut. 2017). U lemurów katta (*Lemur catta*) gruczoły znajdują się na nadgarstkach i poniżej barków, toteż pocierają one nadgarstkami i barkami o podłoże i gałęzie w celu reklamowania swojej rangi społecznej, stanu rozrodczego, a także oznaczania terytorium (Scordato i współaut. 2007). Z kolei samce wielu gatunków ssaków owadożernych (Poduschka 1977) i niektórych naczelnych (Oppenheimer 1977) w okresie godowym znakują ziemię w pobliżu samic substancjami zapachowymi zawartymi w gruczołach związanych z drogami płciowymi, aby poinformować je o swojej kondycji i nakłonić do kopulacji.

Ostatnią formą znakowania wydzieliną gruczołów zapachowych, która koreluje z komunikacją dotykową ssaków, ale ze względu na funkcję została zaliczona do komunikacji zapachowej, jest bezpośrednie przenoszenie własnych związków semiochemicznych na innych członków grupy społecznej. Najpowszechniejszym kontekstem takiego zachowania są kontakty między partnerami płciowymi w trakcie kopulacji, kiedy samiec ociera okolicę gruczołów płciowych o ciało samicy (Eisenberg i Kleiman 1972). Znakowanie osobników należących do stada przez dominującego ssaka ma również znaczenie dla utrzymania więzów w grupie i ułatwienia odróżniania osobników znajomych od obcych (Mykytowycz i Goodrich 1974).

## 5. KOMUNIKACJA DOTYKOWA

Ostatnim z omawianych sposobem porozumiewania się zwierząt jest komunikacja dotykowa, oparta na bezpośrednim kontakcie fizycznym między osobnikami (Oppenheimer 1977). Przyjmuje się, że komunikacja tego typu jest głównie zaangażowana w zachowania kooperacyjne i afiliacyjne, ponieważ sygnały dotykowe mogą być przekazywane między osobnikami przejawiającymi niską lub zerową agresywność względem siebie (ale patrz niżej podrozdział „Zabawa i zachowania agonistyczne"). Najpowszechniejsze formy komunikacji dotykowej u ssaków to czyszczenie społeczne (ang. social grooming) oraz zestaw różnych zachowań opiekuńczych i komfortowych obejmujący lizanie, pocieranie i drapanie (często dwóch osobników nawzajem i jednocześnie) oraz przytulanie się, a u nietoperzy dodatkowo wibracja skrzydeł, do której zazwyczaj dochodzi, gdy osobniki znajdą się w fizycznym kontakcie (Chaverri i współaut. 2018). Ta forma wymiany informacji rzadko występuje samotnie – zazwyczaj jest poprzedzona sygnałami wizualnymi, wokalnymi lub zapachowymi, które zwiastują bezpośredni dotyk lub mu towarzyszą (Gautier i Gautier 1977, Dudzinski i współaut. 2009). Wyjątkiem jest porozumiewanie się za pomocą drgań podłoża, które umożliwia kontakt między zwierzętami oddalonymi od siebie, jednak ssaki nie ze wszystkich rzędów posiadają umiejętność postrzegania wibracji (Günther i współaut. 2004).

### 5.1. WYSPECJALIZOWANE NARZĄDY DOTYKU

Za odbieranie bodźców dotykowych odpowiadają mechanoreceptory zlokalizowane w skórze właściwej i naskórku ssaków (Sadowski 2012). Dodatkową adaptacją, która umożliwia porozumiewanie się zwierząt w ciemności i ułatwia rozpoznanie lub utrzymanie dystansu między osobnikami bez wchodzenia w bezpośrednią interakcję są wibrysy, czyli wyspecjalizowane narządy zmysłów w postaci długich, grubych, unerwionych włosów czuciowych umiejscowionych najczęściej w okolicy głowy:

na policzkach, nad oczami, wokół warg i nosa (MITCHINSON i współaut. 2011). Wibrysy są szczególnie ważne dla zwierząt prowadzących podziemny tryb życia, ponieważ zdolności wzrokowe i słuchowe tych ssaków są najczęściej bardzo ograniczone, zatem dotyk, obok komunikacji zapachowej, jest głównym sposobem ich porozumiewania się. Ssaki morskie wykorzystują wibrysy do wykrywania ruchu wody, co ułatwia im polowanie i skoordynowane przemieszczanie się (MIERSCH i współaut. 2011), a żyjące pod ziemią zwierzęta niespołeczne, takie jak kretowate (Talpidae) dzięki włosom czuciowym są w stanie uniknąć walk międzyosobniczych (PODUSCHKA 1977). Udział wibrysów w inicjowaniu interakcji społecznych wykazano także u szczurów wędrownych (*Rattus norvegicus*), które poruszały włosami czuciowymi i dotykały nieznanego osobnika, by zyskać informacje o jego położeniu i zamiarach (WOLFE i współaut. 2011).

Wibrysy występują u przedstawicieli wszystkich rzędów ssaków. Niektóre kretowate wykształciły jednak dodatkowy narząd dotyku, organy Eimera, które cechują się jeszcze większą czułością na bodźce mechaniczne niż włosy czuciowe (CATANIA 2011). Organy te zlokalizowany są w pobliżu nosa i warg ssaka, a ich najbardziej złożona forma, wyglądem przypominająca otwarte ludzkie dłonie lub gwiazdę, występuje u gwiazdonosa amerykańskiego (*Condylura cristata*). Ten wyspecjalizowany narząd dotyku kretowatych zbudowany jest z tysiąca brodawek, które powstały z komórek naskórka. Dzięki obfitemu unerwieniu organów Eimera, narząd dotyku jest zdolny do szczegółowego badania obiektów o różnej wielkości, może też być wykorzystywany do odbierania wibracji w komunikacji sejsmicznej (CATANIA 2011). U słoni narządami dotyku są trąba i stopy. Czubek trąby zawiera zarówno powierzchniowe receptory dotyku (ciałka Meissnera), jak i głębiej osadzone receptory nacisku (ciałka Paciniego), natomiast w stopach znajdują się ciałka Paciniego (NARINS i współaut. 2016).

### 5.2. KOMUNIKACJA SEJSMICZNA

Jeszcze bardziej wyspecjalizowaną formą komunikacji dotykowej, umożliwiającą odbieranie komunikatów za pomocą mechanoreceptorów bez wchodzenia w bezpośredni kontakt fizyczny, jest komunikacja sejsmiczna (HILL 2001). Polega ona na wibracjach podłoża spowodowanych przez uderzanie kończynami lub innymi częściami ciała w ziemię i inne obiekty (RANDALL 2010). Choć w komunikacji sejsmicznej biorą udział fale, co potencjalnie przybliża ten typ porozumiewania się do wokalnego przekazywania informacji, to jednak w przeciwieństwie do sygnałów dźwiękowych, zwierzęta odbierają wibracje podłoża za pomocą mechanoreceptorów zlokalizowanych na nogach lub w okolicy szczęki i dopiero na drodze przewodnictwa kostnego, informacje zawarte w wibracjach kierowane są do ucha środkowego (HILL 2001, RANDALL 2010, NARINS i współaut. 2016). Dodatkowo, komunikacja sejsmiczna ma przewagę nad porozumiewaniem się za pomocą dźwięków, ponieważ fale generowane przez wibracje podłoża mogą pokonywać większe odległości, niż fale akustyczne rozchodzące się w powietrzu, które są tłumione przez hałas lub złe warunki atmosferyczne (WEMER 2020).

Drgania sejsmiczne są wytwarzane przez wszystkie ssaki podczas lokomocji, a zdolność do wykrywania drgań przenoszonych przez podłoże jest zapewne powszechna wśród ssaków (MASON i NARINS 2010). Natomiast niewiele gatunków wykształciło zdolność wykorzystywania tych wibracji jako kanału komunikacyjnego. Należy do nich część małych ssaków żyjących w podziemnych korytarzach, jak np. gryzonie z podrodzin ślepców (Spalacinae) i kretoszczurów (Bathyerginae), które zarówno generują, jak i wykrywają wibracje przenoszone przez podłoże (NARINS i współaut. 2016). W detekcji sygnałów posługują się one tzw. „słuchaniem żuchwą", w czasie którego drgania podłoża przenoszone są do ucha wewnętrznego przez przewodnictwo kostne oraz dzięki specjalnej budowie stawu skroniowo-żuchwowego i ucha środkowego (NARINS i współaut. 2016). Proces ewolucji komunikacji sejsmicznej najlepiej poznano u gryzoni (m.in. z w/w podrodzin) i ryjoskoczków (*Elephantulus* spp.) z rzędu ryjkonosowych (Macroscelidea), które pierwotnie bębniły łapami w podłoże w trakcie ucieczki z miejsca zagrożenia lub pogoni za osobnikiem, który wkroczył na terytorium nienależące do niego (RANDALL 2001). Z biegiem pokoleń ssaki nauczyły się jednak, że drgania podłoża zwiastują niebezpieczeństwo i zaczęły wykorzystywać je jako sygnał alarmowy dla współplemieńców i ostrzeżenie przed atakiem dla obcych osobników. Adaptacja ta ma szczególne znaczenie dla ssaków terytorialnych, prowadzących podziemny tryb życia. Ślepce (*Spalax* spp.) potrafią wysyłać sygnały sejsmiczne na odległość kilku metrów, co umożliwia odpowiednie rozproszenie osobników w tunelach (NEVO i współaut. 1991). Ponadto, szczuroskoczki (Dipodomyinae) prawdopodobnie wykorzystują komunikację wibracyjną do międzygatunkowego porozumiewania się z drapieżnikami, ponieważ gdy w zasięgu ich wzroku pojawi się wąż, zaczynają intensywnie uderzać nogami o ziemię, a gad w takiej sytuacji najczęściej rezygnuje z ataku. Potwierdzeniem tezy, że to zachowanie szczuroskoczka jest komunikacją międzygatunkową, a nie komunikatem alarmowym dla pozostałych osobników, jest fakt, że inne szczuroskoczki nie reagują na

bębnienie wytworzone w trakcie takiego spotkania (Randall 2010). Ze względu na to, że produkowanie drgań wymaga dużego wydatku energetycznego i jest ryzykowne z powodu jawności wysyłanego sygnału i możliwości odebrania go przez drapieżniki, małe ssaki zaczęły wykorzystywać je jako element zalotów: samce rywalizują z sobą za pomocą długich serii bębnienia i komunikują w ten sposób swoją dominację i siłę (Randall 2010). Samce i samice piaskogrzeba przylądkowego (*Georychus capensis*), należącego do kretoszczurów, produkują odmienne sygnały, co sugeruje, że sygnalizacja sejsmiczna służy im do wabienia partnerów do rozrodu. Z kolei u ślepca lewantyńskego (*Nannospalax ehrenbergi*) stwierdzono „echolokację sejsmiczną", gdyż za pomocą generowanych, a następnie odbitych fal sejsmicznych jest on w stanie oszacować położenie i właściwości fizyczne podziemnych przeszkód (Narins i współaut. 2016).

Komunikacja sejsmiczna dużych ssaków jest słabiej poznana niż w przypadku małych gryzoni i ryjoskoczków, choć jest dość rozpowszechniona. Stwierdzono ją u 46 gatunków kangurowatych (Macropodidae) należących do torbaczy oraz 75 gatunków wołowatych (Bovidae), 2 wielbłądowatych (Camelidae), 2 żyrafowatych (Giraffidae) i 7 jeleniowatych (Cervidae) należących do parzystokopytnych (Randall 2010). Zdolność wykrywania wibracji podłoża wykazano również u mirungi północnej *(Mirounga angustirostris*) należącej do płetwonogich (Shipley i współaut. 1992). Na przykład samce mirung (inaczej słoni morskich), a także fok szarych (*Halichoerus grypus*) podczas konfliktów z innymi samcami wykonują zachowania grożące polegające na uderzaniu swoim ciałem o ziemię, a rozchodzące się wibracje wiarygodnie informują inne osobniki o wielkość tego samca na odległość ponad 125 m (Bishop i współaut. 2015).

Komunikacją sejsmiczną posługują się też słonie (Elephantidae), choć w ich przypadku komunikacja ta powiązana jest z wokalną komunikację infradźwiękową, gdyż emitowane przez nie infradźwięki przemieszczają się także za pomocą wibracji podłoża, i to na duże odległości, bo do 16 km (O'Connell-Rodwell i współaut. 2001, Narins i współaut. 2016). Słonie odbierają sygnały sejsmiczne na dwa sposoby: przez przewodnictwo kostne albo przez czułe na wibracje mechanoreceptory w stopach i tułowiu. W trakcie „słuchania sejsmicznego" opierają większy ciężar na przednich kończynach (które znajdują się w jednej linii z uchem), a czasami podwijają stopę tak, że o podłoże oparte są paznokcie na czubkach palców, co dodatkowo ułatwia przewodnictwo kostne bezpośrednio do kości palców. Z drugiej strony, poduszki w ich stopach, zbudowane z gęstej tkanki łącznej i tłuszczowej, przypominają trochę „tłuszcz akustyczny" w kanale żuchwowym delfinów, co zapewne dodatkowo usprawnia wykrywania sygnałów sejsmicznych (u delfinów tłuszcz w żuchwie dwukrotnie wzmacnia natężenie odbieranych dźwięków). Ponadto słonie mają w czaszce złogi tłuszczu i zatoki powietrzne, które mogą ułatwiać detekcję sejsmiczną o niskiej częstotliwości (Narins i współaut. 2016).

Niedawne obserwacje Wemera (2020) dowiodły, że wśród ssaków żyjących na afrykańskiej sawannie wykształciła się zdolność międzygatunkowego rejestrowania wskazówek wibracyjnych, które są nieświadomie produkowane podczas przemieszczania się lub wokalizacji. Umiejętność tę wykorzystują drapieżniki do lokalizowania potencjalnej ofiary. Ze względu na obecność licznych ciałek Paciniego i ciałek Meissnera odpowiedzialnych za odbiór bodźców wibracyjnych na powierzchni stóp ssaków oraz możliwość długodystansowego przekazywania informacji za pomocą drgań podłoża, komunikacja sejsmiczna jest prawdopodobnie używana u znacznie większej liczby rzędów ssaków oraz w szerszych kontekstach, niż obecnie wiadomo. Jednak ze względu na ograniczenia uniemożliwiające skuteczną obserwację i pomiar tego zjawiska, brakuje danych na temat potencjału wibracyjnego porozumiewania się u gatunków synantropijnych lub leśnych (Randall 2010, Wemer 2020).

### 5.3. ZNACZENIE DOTYKU W ZWIERZĘCYCH SPOŁECZNOŚCIACH

Komunikacja sejsmiczna oraz porozumiewanie się za pomocą wyspecjalizowanych narządów zmysłów w dużej mierze są odpowiedzialne za wymianę informacji, która ma na celu uniknięcie bezpośredniego kontaktu i zapewnienie komfortowego dystansu między osobnikami biorącymi udział w interakcji. Przeciwieństwem tych zjawisk jest klasyczna komunikacja dotykowa, której podstawą jest bliskość nadawcy i odbiorcy, dlatego obserwuje się ją głównie u ssaków żyjących w zorganizowanych, zżytych społecznościach (Schino 2001, Dudzinski i współaut. 2009). Zwierzęta preferujące samotniczy tryb życia wchodzą w kontakt cielesny wyłącznie w momencie kopulacji, opieki nad potomstwem lub walk.

Niemożność wysyłania i odbierania komunikatów między osobnikami, które nie znajdują się w bezpośrednim kontakcie jest z pewnością ograniczeniem klasycznego porozumiewania się za pomocą dotyku. Jednak z drugiej strony, informacje przekazywane tym kanałem są ukierunkowane na konkretne zwierzę i dzięki temu istnieje małe ryzyko zamaskowania sygnału przez czynniki środowiska (Dudzinski i współaut. 2009). To sprawia, że komunikacja

dotykowa jest obecna we wszystkich ekosystemach. Istotnym elementem rozważań nad tym typem porozumiewania się ssaków jest również odróżnienie przypadkowych, niemających znaczenia komunikacyjnego, bodźców dotykowych, występujących np. podczas wspólnego żerowania lub wędrówki w dużych grupach, od intencjonalnych sygnałów zorientowanych na konkretnego odbiorcę, które mają wywołać u niego pożądaną reakcję (WEMMER i SCOW 1977). Zwierzęta społeczne używają dotyku, aby pogłębić łączące je więzi i utrzymać właściwą organizację grupy.

Zarówno słonie azjatyckie, jak i afrykańskie powszechnie dotykają się trąbami w kontaktach socjalnych (YASUI i IDANI 2017, ALLEN i współaut. 2021). Na przykład samce słoni afrykańskich często dotykają trąbą pyska, gruczołu skroniowego lub genitaliów innych samców, co określa się jako „pozdrowienia" (sygnały dotykowe przekazywane przy powitaniu), ale jednocześnie umożliwia węchową ocenę statusu rozrodczego, stanu emocjonalnego lub indywidualnej tożsamości dotykanego osobnika. Stwierdzono przy tym, że samce najchętniej witały się z osobnikami w tym samym wieku oraz że osobniki młode witały się częściej niż dorosłe (ALLEN i współaut. 2021). Ponadto, słonie afrykańskie splatają ze sobą trąby na powitanie lub podczas zabawy. Słonie azjatyckie dotykają genitaliów i gruczołów międzypalcowych, aby ocenić stan rui samic, a dotykanie trąbą pyska innego osobnika wiąże się z badaniem jedzenia, uspokajaniem, indywidualnym rozpoznaniem i podtrzymaniem więzi. Dotykanie genitaliów innego osobnika zapewnia też uspokojenie i wymianę informacji dotyczących stanu zdrowia (MAKECHA i współaut. 2012, YASUI i IDANI 2017). W trakcie kontaktów trąba może być ułożona w kształcie litery U lub litery S. Kształt typu S był obserwowany głównie przy dotykaniu pyska innych słoni, a rzadziej w trakcie zabawy lub interakcji agonistycznych. Z kolei kształt typu U był najczęściej obserwowany, gdy słonie były zaniepokojone (w trakcie gestu dodającego otuchy) oraz w interakcjach z noworodkami. Kształt lub ustawienie trąby tuż przed i w trakcie dotyku może więc być dodatkowym sygnałem wizualnym (YASUI i IDANI 2017).

#### 5.3.1. WZAJEMNA PIELĘGNACJA

Wzajemna pielęgnacja osobników, zwana inaczej allogroomingiem lub iskaniem, wbrew pozorom nie służy wyłącznie do utrzymania higieny. Konteksty, w których ssaki czyszczą ciała współplemieńców są znacznie bogatsze: samice zacieśniają w ten sposób więzi z młodymi, uległe osobniki pielęgnują sierść dominujących zwierząt na znak podporządkowania, a partnerzy seksualni wchodzą w taką interakcję przed lub po kopulacji, iskanie służy też pojednaniu lub pocieszeniu po agresywnych interakcjach – słowem, gra kluczową rolę w utrzymywaniu więzi społecznych (GAUTIER i GAUTIER 1977, SCHINO 2001, NAKAMURA i SAKAI 2013). Toteż u delfinów, morskich ssaków społecznych, wyewoluował behawior wzajemnego pocierania się płetwami, który pełni funkcje podobne do iskania u naczelnych (SAKAI i współaut. 2006). Grooming może być również skorelowany z komunikacją semiochemiczną. Zjawisko takie występuje u lemurowych (Strepsirrhini), które pielęgnują sobie wzajemnie jamy ustne, zdobywając w ten sposób informacje węchowe o członkach grupy (KLOPFER 1977).

Właściwa komunikacja dotykowa między matką a potomstwem jest podstawą prawidłowego rozwoju młodego osobnika. Badania LIU i współaut. (1997) dowiodły, że czynności pielęgnacyjne samic względem potomstwa obniżają stres wywołany nieznanymi sytuacjami w ich dorosłym życiu. Z kolei izolacja od matki na wczesnych etapach życia młodych ssaków negatywnie wpływa na ich rozwój psychiczny i sprawia, że w przyszłości stają się bardziej lękliwe (HINDE i SPENCER-BOOTH 1971, SADOWSKI 2012). Większość samic pielęgnuje potomstwo za pomocą lizania sierści (DUDZINSKI i współaut. 2009). Wśród naczelnych powszechne jest także noszenie i przytulanie młodych (OPPENHEIMER 1977).

Czyszczenie futra niespokrewnionym współplemieńcom ma związek z hierarchią panującą w stadzie.[6] Osobnikiem pielęgnującym jest zwykle ssak o niższej randze, a kontekstem do zainicjowania czynności może być przegrana walka lub próba zdobycia uwagi lidera (SCHENKEL 1967). Naczelne rywalizują między sobą o możliwość czyszczenia sierści osobników dominujących (SCHINO 2001), ale także łagodzą w ten sposób konflikty (GAUTIER i GAUTIER 1977), a psowate (SCHENKEL 1967) i ssaki kopytne (WALTHER 1977, 1984) grupowo liżą lidera po pysku na znak uległości.

W związku z tym, że pielęgnacja jest dla zwierząt przyjemnym i uspokajającym doświadczeniem, niektóre ssaki naczelne (GAUTIER i GAUTIER 1977, OPPENHEIMER 1977) i torbacze (EISENBERG i GOLANI 1977) wykorzystują ją także jako element zalotów lub zachowanie, które ma miejsce bezpośrednio po kopulacji. W czyszczeniu sierści w kontekście reprodukcyjnym biorą udział oboje partnerzy seksualni i nie występuje tu podział na osobniki o wyższej i niższej randze. Najczęściej samce chętniej pielęgnują samice będące w rui w celu zachęty

[6] https://knowingneurons.com/2013/02/20/social-grooming-its-not-just-for-monkeys-and-prairie-voles/

do kopulacji, a samice odwzajemniają się tym samym po stosunku (OPPENHEIMER 1977). Obserwuje się jednak również sytuacje, w których partnerzy wzajemnie pielęgnują swoją sierść w tym samym czasie.

#### 5.3.2. ZABAWA I ZACHOWANIA AGONISTYCZNE

Innymi ważnymi sytuacjami społecznymi, które skłaniają zwierzęta do komunikacji za pomocą bodźców dotykowych są zabawa i zachowania agonistyczne. Celem walk agonistycznych, w przeciwieństwie do przejawów agresji wewnątrzgatunkowej, nie jest dążenie do zranienia przeciwnika, a jedynie próba odwiedzenia go od wykonywanej czynności (SADOWSKI 2012). Obrażenia po spotkaniach agonistycznych są zatem niewielkie, a konflikt kończy się pokojowo.

Umiejętność uczestnictwa w zachowaniach agonistycznych jest ważna dla ssaków żyjących w grupach, ponieważ pozwala uniknąć groźniejszych konfliktów i buduje hierarchię w społeczności. Formą nauki tych działań jest zabawa dorastających osobników (BEKOFF 1974).[7] Wzorce zachowań podczas zabawy są zróżnicowane w zależności od gatunku, a nawet populacji. Często próbą zwrócenia na siebie uwagi i zaproszeniem do uczestnictwa w tego typu rozrywce jest delikatne szturchnięcie potencjalnego partnera. Późniejsza sekwencja sygnałów dotykowych obejmuje gryzienie, popychanie i zapasy (BEKOFF 1974, FOX i COHEN 1977, GAUTIER i GAUTIER 1977, WINN i SCHNEIDER 1977).

Wraz z dorastaniem młodych osobników w zabawie pojawia się coraz więcej prób zdominowania przeciwnika i elementów zbliżonych do agresji. Jeśli zatem ssaki wkraczają w dorosłe życie, a w pobliżu znajduje się samica lub źródło pożywienia, to zabawa przeistacza się w zachowania agonistyczne (BEKOFF 1974). Wtedy rozrywka staje się pokazem siły i próbą zdominowania drugiego osobnika. Zachowania agonistyczne są bardziej zintensyfikowane niż zabawa. Różnica polega też na tym, że ich rezultat ma swoje odzwierciedlenie w strukturze społecznej grupy, ponieważ walka kończy się ustaleniem hierarchii między walczącymi osobnikami (SADOWSKI 2012). Końcowa sekwencja zachowań podczas spotkań agonistycznych obejmuje najczęściej spacyfikowanie przeciwnika w taki sposób, że zwycięzca wspina się na ulegającego uczestnika konfliktu na znak dominacji (GAUTIER i GAUTIER 1977, WALTHER 1984) i zyskuje uwagę samicy lub pierwszeństwo w dostępie do pożywienia. U ssaków żyjących w grupach, np. u jeleni szlachetnych, walki fizyczne są najczęściej poprzedzone sygnałami wizualnymi i dźwiękowymi, które mają podkreślić siłę osobników biorących udział w interakcji. Dopiero, gdy komunikaty te okazują się niewystarczające do ustalenia dominacji, dochodzi do bezpośredniej walki (GILLAM 2011). U eusocjalnych golców zachowania agonistyczne są szczególnie częstym zachowaniem skierowanym przez królową do wysokich rangą członków kolonii, leniwych robotnic i osobników młodych, a ich efektem jest m.in. tłumienie reprodukcji u robotnic. Zachowania te obejmują otwieranie pyska, szermierkę na siekacze, gryzienie, szarpanie i popychanie (BRECHT i FREIWALD 2012). Wśród niektórych ssaków obserwowana jest zdolność empatii względem osobników, które przegrały walkę agonistyczną. Słonie za pomocą trąby dotykają pokonane zwierzę w okolicy genitaliów lub głowy, a szympansy przytulają lub chwytają przegranych za rękę (DE WAAL i VAN ROOSMALEN 1979, PLOTNIK i DE WAAL 2014).

## 6. PODSUMOWANIE

U ssaków wyróżnia się cztery główne typy komunikacji: wizualną, dźwiękową, zapachową i dotykową. W znacznej części interakcji uczestniczą jednak komunikaty multisensoryczne, co znaczy, że informacje wzrokowe, dźwiękowe, zapachowe i dotykowe występują w tym samym czasie lub następują bezpośrednio po sobie. Zjawisko takie obserwuje się na przykład podczas allogroomingu jamy ustnej u naczelnych, który łączy w sobie zarówno komunikację dotykową, jak i zapachową. Zabawa, zaloty i ustalanie hierarchii stada również najczęściej składają się z sekwencji następujących po sobie sygnałów wizualnych, wokalnych i dotykowych.

Zróżnicowanie sposobów porozumiewania się ssaków zależy od czynników środowiska, w którym żyje zwierzę oraz jego trybu życia i zwyczajów (Tabela 1). Zwierzęta wykształciły liczne adaptacje anatomiczne i behawioralne, których funkcją jest przeciwdziałanie ograniczeniom w rozprzestrzenianiu się informacji w środowisku. Przedstawione dane wskazują, że choć ssaki określa się mianem „węchowców" (bo węch wydaje się najważniejszym zmysłem w wielu aspektach ich życia), to najpowszechniejszym sposobem ich porozumiewania się (z wyłączeniem gatunków ziemnowodnych i prowadzących naziemny nocny tryb życia w zwartych siedliskach) jest komunikacja dźwiękowa. Wokalizacje ułatwiają wymianę informacji w środowisku o słabej widoczności, np. w gęstym lesie, i u zwierząt prowadzących nocny tryb życia. Fale dźwiękowe (w szczególności infradźwiękowe) mogą rozchodzić się na duże odległości zarówno w powietrzu, jak i w wodzie. Cechę tę wykorzystują ssaki morskie i nadrzewne, dla których komunikacja wokalna

[7] https://www.dailymail.co.uk/news/article-2769327/I-t-bear-Cub-brothers-play-fight-bit-far.html

Tabela 1. Zależności między trybem i środowiskiem życia a sposobem komunikacji ssaków.

| Tryb życia | Środowisko | Sposób komunikacji | | |
|---|---|---|---|---|
| | | główny | dodatkowy | sporadycznie lub wcale |
| wodny | morza i oceany | dźwiękowa (w tym infra- i ultra-dźwiękami) | wizualna i dotykowa | zapachowa i sejsmiczna |
| ziemnowodny | przy wodach słodkich (głównie) | zapachowa (na lądzie) | wizualna i dźwiękowa | dotykowa |
| lądowy (naziemny) | tereny otwarte | dźwiękowa i wizualna | zapachowa i sejsmiczna | ultradźwiękowa |
| | tereny zwarte (lasy, gęste zarośla) | zapachowa i dźwiękowa | wizualna i dotykowa | ultradźwiękowa |
| podziemny i półpodziemny | w glebie (korytarze i nory) | sejsmiczna | dotykowa i zapachowa | wizualna |
| nadrzewny | gęsty las, korony drzew | dźwiękowa | wizualna i zapachowa | sejsmiczna |
| latający | | dźwiękowa (ultradźwięki) | zapachowa | sejsmiczna i wizualna |
| dzienny | | wizualna i dźwiękowa | zapachowa i dotykowa | sejsmiczna |
| nocny | | dźwiękowa i zapachowa | dotykowa | wizualna |

jest dominującym sposobem porozumiewania się.

W środowiskach o dobrej widoczności ssaki wykorzystują komunikację wizualną, która nie wymaga bezpośredniego kontaktu między osobnikami. Wymiana informacji za pomocą bodźców wzrokowych jest jednym z głównych sposobów porozumiewania się ssaków lądowych, prowadzących dzienny tryb życia. Wynika to z faktu, że w takich warunkach środowiska komunikaty wizualne są łatwe w interpretacji i mogą być z powodzeniem wykorzystywane w sytuacjach, w których komunikacja dźwiękowa jest zbyt jawna i ryzykowna, np. podczas ostrzegania członków stada o zbliżającym się drapieżniku. Z drugiej strony, w świetle dziennym można też lepiej wykorzystywać sygnały barwne. Choć u ssaków wodnych, ziemnowodnych i nadrzewnych wzrok nie jest dominującym kanałem umożliwiającym porozumiewanie się, to zmysł ten również pełni u nich ważną rolę, ponieważ komunikacja wizualna jest bardzo często wykorzystywana podczas wyboru partnera do rozrodu. Informacje wzrokowe są natomiast nieefektywnym źródłem informacji dla zwierząt nocnych i żyjących w glebie. Ssaki preferujące ten tryb życia żerują i przemieszczają się w ciemnościach, dlatego zmysł wzroku został zredukowany na rzecz węchu i dotyku.

Komunikacja zapachowa występuje najczęściej jako dodatkowy sposób porozumiewania się ssaków żyjących w prawie wszystkich środowiskach. Wyjątek stanowią ssaki wodne, które w większości mają znacznie ograniczony zmysł węchu lub zamykają nozdrza podczas nurkowania. Na lądzie bodźce zapachowe są za to z powodzeniem wykorzystywane przez ssaki zamieszkujące zróżnicowane siedliska. Informacje przekazywane tą drogą mogą być bowiem zostawiane w dowolnym miejscu, a na powodzenie komunikacji zapachowej nie wpływa rytm dobowy zwierząt ani ograniczona widoczność w środowisku ich życia.

Bardzo często dodatkowym sposobem komunikacji ssaków z różnych rzędów i środowisk życia jest także komunikacja dotykowa. Porozumiewanie się za pomocą dotyku wymaga bezpośredniego kontaktu między osobnikami wchodzącymi w interakcję, toteż, podobnie jak w komunikacji zapachowej, czynniki środowiskowe nie mają wpływu na jakość informacji wymienianych tą drogą. Ponadto, dotyk jest niezbędny do prawidłowego rozwoju dojrzewających osobników i pełni ważną rolę w zwierzęcych społecznościach, dlatego ta forma komunikacji występuje u wszystkich ssaków, bez względu na środowisko i tryb ich życia. Wyjątek stanowią informacje przekazywane za pomocą drgań podłoża. Komunikacja sejsmiczna wymaga bowiem odpowiednich warunków, aby stać się efektywnym sposobem na porozumiewanie się: teren znajdujący się pomiędzy nadawcą a odbiorą wibracji musi być stosunkowo płaski i pozbawiony roślinności lub obiektów, które mogłyby stłumić sygnał. Otwarte tereny (np. sawanny) lub podziemne korytarze są zatem środowiskami, w których dominuje u ssaków komunikacja sejsmiczna. Niemożliwe jest jednak wykorzystanie wibracji podłoża w komunikacji ssaków prowadzących wodny, nadrzewny lub latający tryb życia.

Funkcje porozumiewania się ssaków są zróżnicowane. Komunikacja służy przede wszystkim do utrzymywania prawidłowej struktury grup społecznych. W tym celu zwierzęta ustalają hierarchię, która zapobiega konfliktom w populacji, młode osobniki kształtują swoją siłę i przyszłą pozycję w stadzie za pomocą zabawy, członkowie społeczności pielęgnują się wzajemnie, ostrzegają przed niebezpieczeństwem i potrafią rozpoznawać znajome osobniki, co utrzymuje więzi i pokojowe stosunki wewnątrz grupy. Komunikacja zapewnia też kontakt między matką a potomstwem, który ma wpływ na prawidłowy rozwój dorastających zwierząt. Umiejętność porozumiewania się ssaków jest niezbędna w reprodukcji: począwszy od zakomunikowania gotowości do kopulacji przez samicę, po wybór odpowiedniego partnera do rozrodu w czasie zalotów i samą kopulację.

Istotną funkcją komunikacji są też interakcje międzygatunkowe. Mogą być to ukierunkowane sygnały, które zniechęcają drapieżnika do ataku, ale również wszystkie nieświadomie produkowane wskazówki podczas poruszania się lub żerowania, które zostaną wykryte przez zwierzę i wykorzystane na własną korzyść, np. do zlokalizowania ofiary. Komunikacja z wykorzystaniem wskazówek ma również miejsce wewnątrz gatunku i służy jako źródło informacji o stanie emocjonalnym i zdrowiu osobnika: samice biernie obserwują samce podczas walk i zyskują wiedzę na temat jakości potencjalnych partnerów do rozrodu, a młode osobniki uczą się poprzez pozyskiwanie informacji z podsłuchiwania interakcji dorosłych członków grupy.

Badania nad porozumiewaniem się ssaków należących do różnych rzędów pozwalają lepiej poznać zwyczaje i rolę poszczególnych zachowań zwierząt oraz zależności obowiązujące między gatunkami lub populacjami. Dzięki temu możliwe jest zapewnienie odpowiednich warunków dla zwierząt hodowlanych i ssaków, wobec których podejmuje się próby reintrodukcji oraz właściwe monitorowanie komfortu psychicznego i fizycznego osobników.

Choć badania nad porozumiewaniem się ssaków znacznie rozwinęły się w ostatnich latach, to wciąż istnieją dziedziny, które wymagają dalszych, dokładniejszych analiz. Dotychczas niewiele wiadomo na temat komunikacji sejsmicznej wśród innych ssaków niż małe gryzonie i ryjoskoczki oraz możliwości wykorzystania jej jako ukierunkowanego sposobu porozumiewania się. Podobnie jest w przypadku komunikacji dźwiękowej niewokalnej. Konieczne jest także szersze poznanie kontekstów wokalizacji ssaków, szczególnie waleni i naczelnych. Zwierzęta z tych rzędów cechują się dużym zróżnicowaniem produkowanych przez siebie dźwięków, jednak funkcja większości z nich wciąż pozostaje w sferze przypuszczeń. Warta dodatkowych badań jest także pogłębiona analiza możliwości porozumiewania się ludzi i zwierząt, szczególnie ssaków udomowionych, które biorą udział w zooterapii.

PODZIĘKOWANIE

Dziękujemy bardzo Profesorowi Janowi Holeksie (UAM) za cenne uwagi do wczesnej wersji tego artykułu.

Streszczenie

Celem niniejszej pracy był szczegółowy przegląd badań naukowych nad komunikacją wizualną, dźwiękową, zapachową i dotykową (w tym komunikacją sejsmiczną) wśród różnych rzędów ssaków, przeprowadzonych w minionych latach. Skupiono się na zróżnicowaniu kontekstów komunikacji, zachowaniach związanych z porozumiewaniem się, narządach zmysłów umożliwiających komunikację oraz na sposobach przezwyciężania przez zwierzęta ograniczeń środowiskowych, które utrudniają wymianę informacji. Ponadto zwrócono uwagę na występowanie międzygatunkowej i nieukierunkowanej komunikacji u ssaków. Analiza danych literaturowych pozwoliła stwierdzić, że ssaki cechują się dużym zróżnicowaniem sposobów porozumiewania się w zależności od środowiska i trybu życia oraz wykształciły liczne adaptacje anatomiczne i/lub behawioralne usprawniające proces komunikacji, a większość interakcji społecznych zwierząt z tej gromady ma charakter multimodalny.

## 7. LITERATURA

Abernethy K. A., White L. J. T., Wickings E. J., 2002. *Hordes of mandrills (Mandrillus sphinx): Extreme group size and seasonal male presence.* J. Zool. 258, 131-137.

Allen C. R. B., Croft D. P., Testard C., Brent L. J. N., 2021. *Function of trunk-mediated "greeting" behaviours between male African elephants: insights from choice of partners.* Animals 11, 2718.

Andersson M., 2015. *Aposematism and crypsis in a rodent: antipredator defence of the Norwegian lemming.* Behav. Ecol. Sociobiol. 69, 571-581.

Anich P. S., Anthony S., Carlson M., Gunnelson A., Kohler A. M., Martin J. G., Olson E. R., 2021. *Biofluorescence in the platypus (Ornithorhynchus anatinus).* Mammalia 85, 179-181.

Apfelbach R., Soini H. A., Vasilieva N. Y., Novotny M. V., 2015. *Behavioral responses of predator-naive dwarf hamsters (Phodopus campbelli) to odor cues of the European ferret fed with different prey species.* Physiol. Behav. 146, 57-66.

Arbib M. A., Liebal K., Pika S., 2008. *Primate vocalization, gesture, and the evolution of human language.* Curr. Anthropol. 49,1053-1063.

Arteaga L., Bautista A., González D., Hudson R., 2013. *Smell, suck, survive: chemical signals and suckling in the rabbit, cat, and dog.* [W:] *Chemical Signals in Vertebrates 12.* East M. L., Dehnhard M. (red.). Springer, New York, 51-59.

Au W. W. L., Kastelein R. A., Benoit-Bird K. J., Cranford T. W., Mckenna M. F., 2006. *Acoustic radiation from the head of echolocating harbor*

*porpoises (Phocoena phocoena)*. J. Exp. Biol. 209, 2726-2733.

BALCOMBE J. P., 1990. *Vocal recognition of pups by mother Mexican free-tailed bats, Tadarida brasiliensis mexicana*. Anim. Behav. 39, 960-966.

BANKS P. B., DALY A., BYTHEWAY J. P., 2016. *Predator odours attract other predators, creating an olfactory web of information*. Biol. Lett. 12, 20151053.

BEGG C. M., BEGG K. S., DU TOIT J. T., MILLS M. G. L., 2003. *Scent-marking behavior of the honey badger, Mellivora capensis (Mustelidae), in the southern Kalahari*. Anim. Behav. 66, 917-929.

BEKOFF M., 1974. *Social play in coyotes, wolves and dogs*. BioScience 24, 225-230.

BERGMAN T., HO L., BEEHNER J., 2009. *Chest color and social status in male Geladas (Theropithecus gelada)*. Int. J. Primatol. 30, 791-806.

BETTONI S., STOEGER A., RODRIGUEZ C., FITCH W. T., 2021. *Airborne vocal communication in adult neotropical otters (Lontra longicaudis).* PLoS One 16, e0251974.

BISHOP A. M., DENTON P., POMEROY P., TWISS S., 2015. *Good vibrations by the beach boys: Magnitude of substrate vibrations is a reliable indicator of male grey seal size*. Anim. Behav. 100, 74-82.

BLANK D., YANG W., 2012. *Play behaviour in goitered gazelle, Gazellas ubgutturosa (Artiodactyla: Bovidae) in Kazakhstan*. Folia Zool. 61, 161-171.

BŁASZAK C., 2020. *Zoologia, tom 3, część 3. Ssaki*. Wydawnictwo Naukowe PWN. Warszawa.

BOHN K. M., GILLAM E. H., 2018. *In-flight social calls: a primer for biologists and managers studying echolocation*. Can. J. Zool. 96, 787-800.

BOILLAT M., CHALLET L., ROSSIER D., KAN C., CARLETON A., RODRIGUEZ I., 2015. *The vomeronasal system mediates sick conspecific avoidance*. Curr. Biol. 25, 251-255.

BOSSERT W. H., WILSON E., 1963. *The analysis of olfactory communication among animals*. J. Theor. Biol. 5, 443-469.

BRADBURY J. W., VEHRENCAMP S. L., 1998. *Principles of Animal Communication*. Sinauer Associates, Sunderland.

BRADSHAW J. W., BLACKWELL E. J., CASEY R. A., 2009. *Dominance in domestic dogs – useful construct or bad habit?* J. Vet. Behav. 4, 135-144.

BRANDT K., 2004. *A language of their own: An interactionist approach to human–horse communication*. Soc. Anim. 4, 299-316.

BRECHBÜHL J., KLAEY M., BROILLET M. C., 2008. *Grueneberg ganglion cells mediate alarm pheromone detection in mice*. Science 321, 1092-1095.

BRECHBÜHL J., KLAEY M., MOINE F., BOVAY E., HURNI N., NENNIGER-TOSATO M., BROILLET M.-C., 2014. *Morphological and physiological species-dependent characteristics of the rodent Grueneberg ganglion*. Front. Neuroanat. 8, 87.

BRECHBÜHL J., DE VALLIÈRE A., WOOD D., NENNIGER TOSATO M., BROILLET M.-C., 2020. *The Grueneberg ganglion controls odor-driven food choices in mice under threat.* Commun. Biol. 3, 533.

BRECHT M., FREIWALD W. A., 2012. *The many facets of facial interactions in mammals*. Curr. Opin. Neurobiol. 22, 259-266.

BRIEFER E. F., 2012. *Vocal expression of emotions in mammals: mechanisms of production and evidence*. J. Zool. 288, 1-20.

BRO-JORGENSEN J., DABELSTEEN T., 2008. *Knee-clicks and visual traits indicate fighting ability in eland antelopes: Multiple messages and back-up signals*. BMC Biol. 6, 47.

BRUMM H., VOSS K., KÖLLMER I., TODT D., 2004. *Acoustic communication in noise: regulation of call characteristics in a New World monkey*. J. Exp. Biol. 207, 443-448.

BUESCHING C. D., NEWMAN C., SERVICE K., MACDONALD D. W., RIORDAN P., 2016. *Latrine marking patterns of badgers (Meles meles) with respect to population density and range size*. Ecosphere 7, e01328.

CAFAZZO S., VALSECCHI P., BONANNI R., NATOLI E., 2010. *Dominance in relation to age, sex, and competitive contexts in a group of free-ranging domestic dogs*. Behav. Ecol. 21, 443-455.

CALDWELL D. K., CALDWELL M. C., 1977. *Cetaceans*. [W:] *How Animals Communicate*. SEBEOK T. A. (red.). Indiana University Press, Bloomington, 794-808.

CARO T., 2009. *Contrasting coloration in terrestrial mammals*. Philos. Trans. R. Soc. B 364, 537-548.

CARO T., 2013. *The colours of extant mammals*. Semin. Cell Dev. Biol. 24, 542-552.

CARO T., MALLARINO R., 2020. *Coloration in mammals*. Trends Ecol. Evol. 35, 357-366.

CATANIA K. C., 2011. *The sense of touch in the star-nosed mole: from mechanoreceptors to the brain*. Philos. Trans. R. Soc. B. 366, 3016-3025.

CHARLTON B. D., FREY R., MCKINNON A. J., FRITSCH G., FITCH W. T., REBY D., 2013. *Koalas use a novel vocal organ to produce unusually low-pitched mating calls*. Curr Biol 23, 1035-1036.

CHARLTON B. D., OWEN M. A., SWAISGOOD R. R., 2019. *Coevolution of vocal signal characteristics and hearing sensitivity in forest mammals*. Nat. Commun. 10, 2778.

CHAVERRI G., ANCILLOTTO L., RUSSO D., 2018. *Social communication in bats*. Biol. Rev. 93, 1938-1954.

CHENEY D. L., SEYFARTH R. M., 1988. *Assessment of meaning and the detection of unreliable signals by vervet monkeys*. Anim. Behav. 36, 477-486.

CLAPHAM M., NEVIN O. T., RAMSEY A. D., ROSELL F., 2012. *A hypothetico-deductive approach to assessing the social function of chemical signaling in a non-territorial solitary carnivore*. PLoS One 7, e35404.

COOMBES H. A., STOCKLEY P., HURST J. L., 2018. *Female chemical signalling underlying reproduction in mammals*. J. Chem. Ecol. 44, 851-873.

DECHMANN D. K. N., SAFI K., 2005. *Studying communication in bats*. Brain 9, 479-496.

DEECKE V. B., FORD J. K. B., SLATER P. J. B., 2005. *The vocal behaviour of mammal-eating killer whales: Communicating with costly calls*. Anim. Behav. 69, 395-405.

DE SILVA S., 2010. *Acoustic communication in the Asian elephant, Elephas maximus*. Behaviour 147, 825-852.

DE WAAL F., VAN ROOSMALEN A., 1979. *Reconciliation and consolation among chimpanzees*. Behav. Ecol. Sociobiol. 5, 55-56.

DIXSON A., 2015. *Primate sexuality*. [W:] *The International Encyclopedia of Human Sexuality. First edition*. WHELEHAN P., BOLIN A. (red.). Wiley Blackwell, Hoboken, 988-996.

DOTY R. L., 1986. *Odor guided behavior in mammals*. Experentia 42, 257-271.

DUDZINSKI K. M., THOMAS J. A., GREGG J. D., 2009. *Communication in marine mammals*. [W:] *Ency-*

*clopedia of marine mammals. Second edition*. Perrin W. F., Würsig B., Thewissen J. G. M. (red.). Academic Press, Cambridge, 260-269.

Eisenberg J. F., Kleiman D. G., 1972. *Olfactory communication in mammals*. Annu. Rev. Ecol. Syst. 3, 1-32.

Eisenberg J. F., Golani I., 1977. *Communication in Metatheria*. [W:] *How Animals Communicate*. Sebeok T. A. (red.). Indiana University Press, Bloomington, 575-599.

Eisenberg J. F., Kleiman D. G., 1977. *Communication in Lagomorphs and Rodents*. [W:] *How Animals Communicate*. Sebeok T. A. (red.). Indiana University Press, Bloomington, 634-654.

Endo H., Koyabu D., Kimura J., Rakotondraparany F., Matsui A., Yonezawa T., Shinohara A., Hasegawa M., 2010. *A quill vibrating mechanism for a sounding apparatus in the streaked tenrec (Hemicentetes semispinosus)*. Zool. Sci. 27, 427-432.

Erbe C., Reichmuth C., Cunningham K., Lucke K., Dooling R., 2016. *Communication masking in marine mammals: A review and research strategy*. Marine pollution bulletin. 103, 15-38.

Erbe C., Dunlop R., Dolman S., 2018. *Effects of noise on marine mammals*. [W:] *Effects of anthropogenic noise on animals*. Slabbekoorn H., Dooling R. J., Popper A. N., fay R. R. (red.). Springer, New York, 277-309.

Feldhamer G. A., Drickamer L. C., Vessey S. H., Merritt J. F., 1999. *Mammalogy: Adaptation, Diversity, and Ecology*. WBC/McGraw-Hill, Boston.

Fichtel C., Manser M. B., 2010. *Vocal communication in social groups*. [W:] *Animal Behaviour: Evolution and Mechanisms*. Kappeler P. M. (red.). Springer, Berlin, 29-54.

Finger N. M., Bastian A., Jacobs D. S., 2017. *To seek or speak? Dual function of an acoustic signal limits its versatility in communication*. Anim. Behav. 127, 135-152.

Fisher K. A., Stankowich T., 2018. *Antipredator strategies of striped skunks in response to cues of aerial and terrestrial predators*. Anim. Behav. 143, 25-34.

Fitch W. T., 2006. *Production of vocalizations in mammals*. [W:] *Encyclopedia of Language and Linguistics. Second edition*. Brown K. (red.). Elsevier, Oxford, 115-121.

Fox M. W., Cohen J. A., 1977. *Canid communication*. [W:] *How Animals Communicate*. Sebeok T. A. (red.). Indiana University Press, Bloomington, 728-748.

Gardner R. A., Gardner B. T., 1969. *Teaching sign language to chimpanzees*. Science 165, 664-672.

Gautier J. P., Gautier A., 1977. *Communication in Old World monkeys*. [W:] *How Animals Communicate*. Sebeok T. A. (red.). Indiana University Press, Bloomington, 890-964.

Ghazanfar A. A., 2013. *Multisensory vocal communication in primates and the evolution of rhythmic speech*. Behav. Ecol. Sociobiol. 67, 1441-1448.

Gillam E., 2011. *An Introduction to Animal Communication*. Nature Education Knowledge 3, 70.

Günther R. H., O'Connell-Rodwell C. E., Klemperer S. L., 2004. *Seismic waves from elephant vocalizations: a possible communication mode?* Geophys. Res. Lett. 31,1-4.

Halpern M., Shapiro L. S., Jia C., 1995. *Differential localization of G proteins in the opossum vomeronasal system*. Brain Res. 677, 157-161.

Halpin Z. T., 1986. *Individual odors among mammals: origins and functions*. Adv. Study Behav. 16, 39-70.

Hast M. H., 1989. *The larynx of roaring and non-roaring cats*. J. Anat. 163,117-121.

Hill P. S. M., 2001. *Vibration and animal communication: a review*. Am. Zool. 41, 1135-1142.

Hinde R. A., Spencer-Booth Y., 1971. *Effects of brief separation from mother on rhesus monkeys*. Science 173, 111-118.

Hirth D. H., Mccullough D. R., 1977. *Evolution of alarm signals in ungulates with special reference to white-tailed deer*. Am. Nat. 111, 31-42.

Hotchkin C., Parks S., 2013. *The Lombard effect and other noise-induced vocal modifications: insight from mammalian communication systems*. Biol. Rev. 88, 809-824.

Howell N., Sheard C., Koneru M., Brockelsby K., Ono K., Caro T., 2021. *Aposematism in mammals*. Evolution 75, 2480-2493.

Hughes N. K., Korpimäki E., Banks P. B., 2010. *The predation risks of interspecific eavesdropping: weasel–vole interactions*. Oikos 119, 1210-1216.

Hutchings M. R., White P. C. L., 2000. *Mustelid scent-marking in managed ecosystems: implications for population management*. Mammal Rev. 30, 157-169.

Ibrahim D., 2018. *Immunolocalization of receptor and chemoreceptor modules in the sheep vomeronasal organ*. Cells Tissues Organs 205, 85-92.

Isogai Y., Si S., Pont-Lezica L., Tan T., Kapoor V., Murthy V. N., Dulac C., 2011. *Molecular organization of vomeronasal chemoreception*. Nature 478, 241-245.

Janik V. M., Knörnschild M., 2021. *Vocal production learning in mammals revisited*. Phil. Trans. R. Soc. B 376, 20200244.

Janiszewski L., 1988. *Narządy zmysłów zwierząt*. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.

Jones G., 2005. *Echolocation*. Curr. Biol. 15, 484-488.

Jones G., Siemers B. M., 2011. *The communicative potential of bat echolocation pulses*. J. Comp. Physiol. A Neuroethol. Sens. Neural. Behav. Physiol. 197, 447-457.

Jordan N. R., Cherry M. I., Manser M. B., 2007. *Latrine distribution and patterns of use by wild meerkats: implications for territory and mate defence*. Anim. Behav. 73, 613-622.

Kamilar J. M., Heesy C. P., Bradley B. J., 2012. *Did trichromatic color vision and red hair color coevolve in primates?* Am. J. Primatol. 75, 740-751.

Kaminski J., Nitzschner M., 2013. *Do dogs get the point? A review of dog-human communication ability*. Learn. Motiv. 44, 294-302.

Kean E. F., Bruford M. W., Russo I.-R. M., Müller C. T., Chadwick E. A., 2017. *Odour dialects among wild mammals*. Sci. Rep. 7, 13593.

Kingdon J., Agwanda B., Kinnaird M., O'Brien T., Holland C., Gheysens T., Boulet-Audet M., Vollrath F., 2012. *A poisonous surprise under the coat of the African crested rat*. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 279, 675-680.

Klingel H., 1977. *Communication in Perissodactyla*. [W:] *How Animals Communicate*. Sebeok T. A. (red.). Indiana University Press, Bloomington, 715-727.

Klopfer P., 1977. *Communication in prosimians*. [W:] *How Animals Communicate*. Sebeok T. A. (red.). Indiana University Press, Bloomington, 841-850.

KNOLLE F., GONCALVES R. P., MORTON A. J., 2017. *Sheep recognize familiar and unfamiliar human faces from two-dimensional images*. R. Soc. Open Sci. 4, 171228.

KOHLER A. M., OLSON E. R., MARTIN J. G., ANICH P. S., 2019. *Ultraviolet fluorescence discovered in New World flying squirrels (Glaucomys)*. J. Mammal. 177, 1-10.

KRUGER M. C., SABOURIN C. J., LEVINE A. T., LOMBER S. G., 2021. *Ultrasonic hearing in cats and other terrestrial mammals*. Acoust. Today 17, 18-25.

LADICH F., WINKLER H., 2017. *Acoustic communication in terrestrial and aquatic vertebrates*. J. Exp. Biol. 220, 2306-2317.

LANGFORD D. J., BAILEY A. L., CHANDA M. L., CLARKE S. E., DRUMMOND T. E., ECHOLS S. i wspóaut., 2010. *Coding of facial expressions of pain in the laboratory mouse.* Nat. Methods 7, 447-449.

LIU D., DIORIO J., TANNENBAUM B., CALDJI C., FRANCIS D., FREEDMAN A., SHARMA S., PEARSON D., PLOTSKY P. M., MEANEY M. J., 1997. *Maternal care, hippocampal glucocorticoid receptors, and hypothalamic-pituitary-adrenal responses to stress*. Science 277, 1659-1662.

LOPES A. C., BRECHBÜHL J., FERREIRA F., AMEZ-DROZ M., BROILLET M.-C., 2022. *From in vitro data to in vivo interspecies danger communication: A study of chemosensing via the mouse Grueneberg ganglion*. Animals 12, 356.

LUBIS M. Z., 2016. *Behaviour and echolocation of male indo-pacific bottlenose dolphins*. Lambert Acad. Publ. 3, 21-27.

MAESTRIPIERI D., 2005. *Gestural communication in three species of macaques (Macaca mulatta, M. nemestrina, M. arctoides): use of signals in relation to dominance and social context*. Gesture 5, 57-73.

MAHADY S., WOLFF J. O., 2002. *A field test of the Bruce effect in the monogamous prairie vole, Microtus ochrogaster*. Behav. Ecol. Sociobiol. 52, 31-37.

MAKECHA R., FAD O., KUCZAJ S. A., 2012. *The role of touch in the social interactions of Asian elephants (Elephas maximus)*. Int. J. Comp. Psychol. 25, 60-82.

MARNEWECK C., JÜRGENS A., SHRADER A. M., 2017. *Dung odours signal sex, age, territorial and oestrous state in white rhinos*. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 284, 20162376.

MARTINEZ-RICOS J., AGUSTIN-PAVON C., LANUZA E., MARTINEZ-GARCIA F., 2008. *Role of the vomeronasal system in intersexual attraction in female mice*. Neuroscience 153, 383-395.

MASON M. J., NARINS P. M., 2010. *Seismic sensitivity and communication in subterranean mammals.* [W:] *The Use of Vibrations in Communication: Properties, Mechanisms and Function across Taxa*. O'CONNELL-RODWELL C. E. (red.). Transworld Research Network, Trivandrum, India, 121-139.

MAYNARD SMITH J., HARPER D., 2003. *Animal Signals*. Oxford University Press, Oxford.

MCCOMB K., REBY D., 2009. *Communication in terrestrial animals*. [W:] *Encyclopedia of Neuroscience, Vol. 2*. SQUIRE L. R. (red.). Academic Press, Oxford, 1167-1171.

MCCOMB K., PUSEY A., PACKER C., GRINELL J., 1993. *Female lions can identify potentially infanticidal males from their roars*. Proc. R. Soc. Lond. 252, 59-64.

MERCADO E., FRAZER L. N., 1999. *Environmental constraints on sound transmission by humpback whales*. J. Acoust. Soc. Am. 105, 3004-3016.

MIARD P., LIM L. S., ABDULLAH N. I., ELIAS N. A., RUPPERT N., 2019. *Ultrasound use by Sunda colugos offers new insights into the communication of these cryptic mammals.* Bioacoustics 28, 397-403.

MIERSCH L., HANKE W., WIESKOTTEN S., HANKE F. D., OEFFNER J., LEDER A., BREDE M., WITTE M., DEHNHARDT G., 2011. *Flow sensing by pinniped whiskers*. Philos. Trans. R. Soc. B. 366, 3077-3084.

MITCHELL T. I., SAMONDS K. E., RAHARISON J.-L., WRIGHT P. C., 2004. *Lemur latrines: observations of latrine behavior in wild primates and possible ecological significance*. J. Mammal. 85, 420-427.

MITCHINSON B., GRANT R. A., ARKLEY K., RANKOV V., PERKON I., PRESCOTT T. J., 2011. *Active vibrissal sensing in rodents and marsupials*. Philos. Trans. R. Soc. B. 366, 3037-3048.

MOINE F., BRECHBÜHL J., NENNIGER TOSATO M., BEAUMANN M., BROILLET M. C., 2018. *Alarm pheromone and kairomone detection via bitter taste receptors in the mouse Grueneberg ganglion*. BMC Biol. 16, 12.

MOREIRA L. A. A., DUYTSCHAEVER G., HIGHAM J. P., MELIN A. D., 2019. *Platyrrhine color signals: New horizons to pursue*. Evol. Anthropol. 28, 236-248.

MORI E., MAGGINI I., MENCHETTI M., 2014. *When quills kill: the defense strategy of the crested porcupine Hystrix cristata L., 1758*. Mammalia 78, 229-234.

MYKYTOWYCZ R., GOODRICH B. S., 1974. *Skin glands as organs of communication in mammals*. J. Investig. Dermatol. 62, 124-131.

NAKAMURA M., SAKAI M., 2013. *Social touch in apes and dolphins*. [W:] *Primates and cetaceans: Field research and conservation of complex mammalian societies*. YAMAGIWA J., KARCZMARSKI L., (red.). Springer Japan, Tokyo, 355-383.

NARINS P. M., STOEGER A. S., O'CONNELL-RODWELL C., 2016. *Infrasonic and seismic communication in the vertebrates with special emphasis on the Afrotheria: An update and future directions*. Springer Handbook of Auditory Research, 191-227.

NEKARIS K. A.-I., WELDON A., IMRON M. A., MAYNARD K. Q., NIJMAN V., POINDEXTER S. A., MORCATTY T. Q., 2019. *Venom in furs: facial masks as aposematic signals in a venomous mammal*. Toxins 11, 93.

NEVO E., HETH G., PRATT H., 1991. *Seismic communication in a blind subterranean mammal: A major somatosensory mechanism in adaptive evolution underground*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 88, 1256-1260.

O'CONNELL-RODWELL C. E., HART L. A., ARNASON B. T., 2001. *Exploring the potential use of seismic waves as a communication channel by elephants and other large mammals*. Am. Zool. 41, 1157-1170.

OKABE S., NAGASAWA M., MOGI K., KIKUSUI T., 2012. *The importance of mother–infant communication for social bond formation in mammals*. Anim. Sci. J. 83, 446-452.

OLSON E. R., CARLSON M. R., RAMANUJAM V. M. S., SEARS L., ANTHONY S. E., ANICH P. S., RAMON L., HULSTRAND A., JUREWICZ M., GUNNELSON A. S., KOHLER A. M., MARTIN J. G., 2021. *Vivid biofluorescence discovered in the nocturnal springhare (Pedetidae)*. Sci. Rep. 11, 4125.

OPPENHEIMER J. R., 1977. *Communication in New World Monkeys*. [W:] *How Animals Communi-*

*cate*. Sebeok T. A. (red.). Indiana University Press, Bloomington, 851-889.

Owings D. H., Leger D. W., 1980. *Chatter vocalizations of California ground squirrels: Predator and social role specificity*. Z. Tierpsychol. 54, 164-184.

Pantages E., Dulac C., 2000. *A novel family of candidate pheromone receptors in mammals*. Neuron 28, 835-845.

Papes F., Logan D. W., Stowers L., 2010. *The vomeronasal organ mediates interspecies defensive behaviors through detection of protein pheromone homologs*. Cell 141, 692-703.

Pascalis O., Bachevalier J., 1998. *Face recognition in primates: A cross-species study*. Behav. Process. 43, 87-96.

Patterson F., 1978. *Linguistic capabilities of a lowland gorilla*. [W:] *Sign Language and Language Acquisition in Man and Ape*. Peng F. C. C. (red.). Westview Press, Boulder, 161-201.

Penteriani V., Delgado M. del M., 2017. *Living in the dark does not mean a blind life: bird and mammal visual communication in dim light*. Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci. 372, 20160064.

Perez-Gomez A., Bleymehl K., Stein B., Pyrski M., Birnbaumer L., Munger S. D., Leinders-Zufall T., Zufall F., Chamero P., 2015. *Innate predator odor aversion driven by parallel olfactory subsystems that converge in the ventromedial hypothalamus*. Curr. Biol. 25, 1340-1346.

Pika S., Liebal K., Call J., Tomasello M., 2005. *The gestural communication of apes*. Gesture 5, 41-56.

Plotnik J. M., De Waal F. B. M., 2014. *Asian elephants (Elephas maximus) reassure others in distress*. PeerJ 2, e278.

Poduschka W., 1977. *Insectivore communication*. [W:] *How Animals Communicate*. Sebeok T. A. (red.). Indiana University Press, Bloomington, 600-633.

Poole J. H., 2011. *Behavioral contexts of elephant acoustic communication*. [W:] *The Amboseli elephants: A long-term perspective on a long-lived mammal*. Moss C. J., Croze H. & Lee P. C. (red.). The University of Chicago Press, Chicago, 125-161

Precone V., Paolacci S., Beccari T., Dalla Ragione L., Stuppia L., Baglivo M., Guerri G., Manara E., Tonini G., Herbst K. L., Unfer V., Bertelli M., 2020. *Pheromone receptors and their putative ligands: possible role in humans*. Eur. Rev. Med. Pharmacol. Sci. 24, 2140-2150.

Premack D., 1976. *Intelligence in Ape and Man*. Lawrence Erlbaum, Hillsdale.

Price T., Wadewitz P., Cheney D., Seyfarth R., Hammerschmidt K., Fischer J., 2015. *Vervets revisited: A quantitative analysis of alarm call structure and context specificity*. Sci. Rep. 5, 13220.

Pruitt C. H., Burghardt G. M., 1977. *Communication in terrestrial carnivores: Mustelidae, Procyonidae and Ursidae*. [W:] *How Animals Communicate*. Sebeok T. A. (red.). Indiana University Press, Bloomington, 767-793.

Pynne J. T., Castleberry S. B., Conner L. M., Piper C. W., Parsons E. I., Gitzen R. A., Duncan S. I., Austin J. D., Mccleery R. A., 2021. *Ultraviolet biofluorescence in pocket gophers*. Am. Midl. Natur. 186, 150-155.

Quick N. J., Janik V. M., 2008. *Whistle rates of wild bottlenose dolphins (Tursiops truncatus): influences of group size and behavior*. J. Comp. Psychol. 122, 305-311.

Ralls K., Smith D., 2004. *Latrine use by San Joaquin kit foxes (Vulpes macrotis mutica) and coyotes (Canis latrans)*. West N. Am. Nat. 64, 544-547.

Ramsier M. A., Cunningham A. J., Moritz G. L., Finneran J. J., Williams C. V., Ong P. S., Gursky-Doyen S. L., Dominy N. J., 2012. *Primate communication in the pure ultrasound*. Biol. Lett. 8, 508-511

Randall J. A., 2001. *Evolution and function of drumming as communication in mammals*. Am. Zool. 41, 1143-1156.

Randall J. A., 2010. *Drummers and stompers: vibrational communication in mammals*. [W:] *The Use of Vibrations in Communication: Properties, Mechanisms and Function across Taxa*. O'Connell-Rodwell C. E. (red.). Research Signpost, Kerala, 99-120.

Range F., Virányi Z., 2011. *Development of gaze following abilities in wolves (Canis lupus)*. PLoS One 6, e16888.

Reiger I., 1979. *Scent rubbing in carnivores*. Carnivores 2, 17-25.

Riesch R., Deecke V. B., 2011. *Whistle communication in mammal-eating killer whales (Orcinus orca): further evidence for acoustic divergence between ecotypes*. Behav. Ecol. Sociobiol. 65, 1377-1387.

Rumbaugh D. M., 1977. *Language Learning by a Chimpanzee: The Lana Project*. Academic Press, New York.

Russo D., Ancillotto L., Jones G., 2018. *Bats are still not birds in the digital era: echolocation call variation and why it matters for bat species identification*. Can. J. Zool. 96, 63-78.

Sadowski B., 2012. *Biologiczne mechanizmy zachowania się ludzi i zwierząt*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

Sakai M., Hishii T., Takeda S., Kohshima S., 2006. *Flipper rubbing behaviours in wild bottlenose dolphins (Tursiops aduncus)*. Mar. Mam. Sci. 22, 966-978.

Salazar I., Cifuentes J. M., Sanchez-Quinteiro P., 2013. *Morphological and immunohistochemical features of the vomeronasal system in dogs*. Anat. Rec. 296, 146-155.

Schaal B., Al Aïn S., 2014. *Chemical signals 'selected for' newborns in mammals*. Anim. Behav. 97, 289-299.

Schaal B., Coureaud G., Langlois D., Ginies C., Semon E., Perrier G., 2003. *Chemical and behavioural characterization of the rabbit mammary pheromone*. Nature 424, 68-72.

Schenkel R., 1967. *Submission: its features and function in wolf and dog*. Am. Zool. 7, 319-329.

Schilder M. B. H., Vinke C. M., Van der Borg J. A. M., 2014. *Dominance in domestic dogs revisited: Useful habit and useful construct?* J. Vet. Behav. 9, 184-191.

Schino G., 2001. *Grooming, competition and social rank among female primates: a meta-analysis*. Anim. Behav. 62, 265-271.

Schneider N. Y., 2011. *The development of the olfactory organs in newly hatched monotremes and neonate marsupials*. J. Anat. 219, 229-242.

Scordato E. S., Dubay G., Drea C. M., 2007. *Chemical composition of scent marks in the ringtail lemur (Lemur catta): glandular differences, seasonal variations, and individual signatures*. Chem. Senses 32, 493-504.

SERGIEL A., NAVES J., KUJAWSKI P., MAŚLAK R., SERWA E., RAMOS D. i współaut., 2017. *Histological, chemical and behavioural evidence of pedal communication in brown bears*. Sci. Rep. 7, 1052.

SETCHELL J. M., CHARPENTIER M. J. E., ABBOTT K. M., WICKINGS E. J., KNAPP L. A., 2009. *Is brightest best? Testing the Hamilton-Zuk hypothesis in mandrills*. Int. J. Primatol. 30, 825-844.

SEYFARTH R. M., CHENEY D. L., MARLER P., 1980. *Vervet monkey alarm calls: Semantic communication in a free-ranging primate*. Anim. Behav. 28, 1070-94.

SHEPHERD S. V., 2010. *Following gaze: gaze-following behavior as a window into social cognition.* Front. Integr. Neurosci. 4, 5.

SHIPLEY C., STEWART B. S., BASS J., 1992. *Seismic communication in northern elephant seals*. [W:] *Marine Mammal Sensory Systems*. THOMAS J. A., KASTELEIN R. A., SUPIN A. Y. (red.). Plenum, New York, 553-562.

SHYAN M. R., HERMAN L. M., 1987. *Determinants of recognition of gestural signs in an artificial language by Atlantic bottle-nosed dolphins (Tursiops truncatus) and humans (Homo sapiens)*. J. Comp. Psychol. 101, 112-125.

SILLERO-ZUBIRI C., MACDONALD D. W., 1998. *Scent--marking and territorial behaviour of Ethiopian wolves Canis simensis*. J. Zool. 245, 351-361.

SILVA L., ANTUNES A., 2017. *Vomeronasal receptors in vertebrates and the evolution of pheromone detection*. Annu. Rev. Anim. Biosci. 5, 353-370.

SLOBODCHIKOFF C. N., KIRIAZIS J., FISCHER C., CREEF E., 1991. *Semantic information distinguishing individual predators in the alarm calls of Gunnison's prairie dogs*. Anim. Behav. 42, 713-719.

SLOBODCHIKOFF C. N., PERLA B. S., VERDOLIN J. L., 2009. *Prairie Dogs: Communication and Community in an Animal Society*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

SLOCOMBE K. E., ZUBERBÜHLER K., 2007. *Chimpanzees modify recruitment screams as a function of audience composition*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 104, 17228-17233.

SMITH T. D., LAITMAN J. T., BHATNAGAR K. P., 2014. *The shrinking anthropoid nose, the human vomeronasal organ, and the language of anatomical reduction*. Anat. Rec. 297, 2196-2204.

STANKOWICH T., STENSRUD C., 2019. *Small but spiny: the evolution of antipredator defenses in Madagascar tenrecs*. J. Mammal. 100, 13-20.

STANKOWICH T., CARO T., COX M., 2011. *Bold coloration and the evolution of aposematism in terrestrial carnivores*. Evolution 65, 3090-3099.

STEHN R. A., JANNETT F. J. JR., 1981. *Male-induced abortion in various microtine rodents*. J. Mammal. 62, 369-372.

STIRLING I., THOMAS J. A., 2003. *Relationships between underwater vocalizations and mating systems in phocid seals*. Aquat. Mamm. 29, 227-246.

STOECKELHUBER M., SLIWA A., WELSCH U., 2000. *Histo-physiology of the scent-marking gland of the penile pad, anal pouch, and the forefoot in the aardwolf (Proteles cristatus)*. Anat. Rec. 259, 312-326.

STOEGER A. S., HEILMANN G., ZEPPELZAUER M., HENSMAN S., CHARLTON B. D., 2012. *Visualizing sound emission of elephant vocalizations: Evidence for two rumble production types*. PloS One 7, e48907.

STOEGER A., ZEPPELZAUER M., BAOTIC A., 2014. *Age-group estimation in free-ranging African elephants based on acoustic cues of low-frequency rumbles*. Bioacoustics, 23, 231-46.

STOREY A. E., 1994. *Pre-implantation pregnancy disruptions in female meadow voles Microtus pennsylvanicus (Rodentia: Muridae): Male competition or female mate choice?* Ethology 98, 89-100.

SUROV A. V., MALTSEV A. N., 2016. *Analysis of chemical communication in mammals: zoological and ecological aspects*. Biol. Bull. 43, 1175-1183.

SURRIDGE A. K., OSORIO D., MUNDY N. I., 2003. *Evolution and selection of trichromatic vision in primates*. Cell Press 18, 198-205.

SUTHERS R. A., 2004. *Vocal mechanisms in birds and bats: a comparative view*. An. Acad. Bras. Cięnc. 76, 247-252.

SUTHERS R. A., FATTU J. M., 1973. *Mechanisms of sound production in echolocating bats*. Am. Zool. 13, 1215-1226.

TANIGUCHI K., TANIGUCHI K., 2014. *Phylogenic studies on the olfactory system in vertebrates*. J. Vet. Med. Sci. 76, 781-788.

TAYLOR A. M., CHARLTON B. D., REBY D., 2016. *Vocal production by terrestrial mammals: source, filter, and function.* [W:] *Vertebrate Sound Production and Acoustic Communication*. SUTHERS R., FITCH W. T., POPPER A. FAY D. (red.). Springer Handbook of Auditory Research, Springer, 229-259.

TIBBETTS E. A., DALE J., 2007. *Individual recognition: it is good to be different*. Cell Press 22, 529-537.

TIRINDELLI R., 2021. *Coding of pheromones by vomeronasal receptors*. Cell Tissue Res. 383, 367-386.

TISSIER M. L., BOUSQUET C. A. H., FLEITZ J., HABOLD C., PETIT O., HANDRICH Y., 2019. *Captive-reared European hamsters follow an offensive strategy during risk-assessment*. PLoS One 14, 1-19.

TITZE I. R., PALAPARTHI A., 2018. *Radiation efficiency for long-range vocal communication in mammals and birds*. J. Acoust. Soc. Am. 143, 2813-2824.

TOWNSEND S. W., MANSER M. B., 2013. *Functionally referential communication in mammals: the past, present and the future*. Ethology 119, 1-11.

TOWNSEND S. W., DESCHNER T., ZUBERBÜHLER K., 2008. *Female chimpanzees use copulation calls flexibly to prevent social competition*. PloS One 3, e243

TYACK P. L., 2008. *Convergence of calls as animals form social bonds, active compensation for noisy communication channels, and the evolution of vocal learning in mammals*. J. Comp. Psychol. 122, 319-331.

VAN DER BORG J. A. M., SCHILDER M. B. H., VINKE C., 2012. *Dominance and its behavioural measures in group housed domestic dogs*. Proceeding of the 3rd Canine Science Forum 2012, Barcelona, CSF 54.

VITALE J. D., JORDAN N. R., GILFILLAN G. D., MCNUTT J. W., READER T., 2020. *Spatial and seasonal patterns of communal latrine use by spotted hyenas (Crocuta crocuta) reflect a seasonal resource defense strategy*. Behav. Ecol. Sociobiol. 74, 120.

WAITT C., LITTLE A. C., WOLFENSOHN S., HONESS P., BROWN A. P., BUCHANAN-SMITH H. M., PERRETT D. I., 2003. *Evidence from rhesus macaques suggests that male coloration plays a role in female primate mate choice*. Proc. R. Soc. Lond. 270, 144-146.

WALB R., VON FERSEN L., MEIJER T., HAMMERSCHMIDT K., 2021. *Individual differences in the vocal communication of Malayan tapirs (Tapirus indicus) considering familiarity and relatedness.* Animals 11, 1026.

WALTHER F. R., 1977. *Artiodactyla*. [W:] *How Animals Communicate*. SEBEOK T. A. (red.). Indiana University Press, Bloomington, 655-714.

WALTHER F. R., 1984. *Communication and Expression in Hoofed Mammals*. Indiana University Press, Bloomington.

WEMER N., 2020. *Vibrational Communication in Mammals of the African Savannah*. MSc thesis, University of Groningen, Groningen.

WEMMER C., SCOW K., 1977. *Communication in the Felidae with emphasis on scent marking and contact patterns.* [W:] *How Animals Communicate*. SEBEOK T. A. (red.). Indiana University Press, Bloomington, 749-766.

WEST P. M., PACKER C., 2002. *Sexual selection, temperature and the lion's mane*. Science 297, 1339-1343.

WIERUCKA K., PITCHER B. J., HARCOURT R., CHARRIER I., 2018. *Multimodal mother–offspring recognition: the relative importance of sensory cues in a colonial mammal.* Anim. Behav. 146, 135-142.

WINN H. E., SCHNEIDER J., 1977. *Communication in sirenians, sea otters and pinnipeds*. [W:] *How Animals Communicate*. SEBEOK T. A. (red.). Indiana University Press, Bloomington, 809-840.

WOLFE J., MENDE C., BRECHT M., 2011. *Social facial touch in rats*. Behav. Neurosci. 125, 900-910.

WRIGHT E., GRAWUNDER S., NDAYISHIMIYE E., GALBANY J., MCFARLIN S. C., STOINSKI T. S., ROBBINS M. M., 2021. *Chest beats as an honest signal of body size in male mountain gorillas (Gorilla beringei beringei)*. Sci. Rep. 11, 6879.

WRONSKI T., APIO A., PLATH M., 2006. *The communicatory significance of localised defecation sites in bushbuck (Tragelaphus scriptus)*. Behav. Ecol. Sociobiol. 60, 368-378.

WRONSKI T., APIO A., PLATH M., ZIEGE M., 2013. *Sex differences in the communicatory significance of localized defecation sites in Arabian gazelles (Gazella arabica)*. J. Ethol. 31, 129-140.

WYATT T., 2014. *Pheromones and Animal Behaviour: Chemical Signals and Signatures*. Cambridge University Press, Cambridge.

YAHNER R. H. 2012. *Olfactory communication*. [W:] *Wildlife Behavior and Conservation.* YAHNER R. H. (red.). Springer, New York, 113-120.

YASUI S., IDANI G., 2017. *Social significance of trunk use in captive Asian elephants.* Ethol. Ecol. Evol. 29, 330-350.

YASUI T., TSUKISE A., MEYER W., 2004. *Histochemical analysis of glycoconjugates in the eccrine glands of the raccoon digital pads*. Eur. J Histochem. 48, 393-402.

ZHAO H., XU D., ZHANG S., ZHANG J., 2011. *Widespread losses of vomeronasal signal transduction in bats*. Mol. Biol. Evol. 28, 7-12.

**KOSMOS Vol. 71, 2, 59-91, 2022**

PATRYCJA POPIEL, LESZEK RYCHLIK

*Department of Systematic Zoology, Faculty of Biology, Adam Mickiewicz University, 6 Uniwersytetu Poznańskiego Str., 61-614 Poznań, E-mail: patpop5@st.amu.edu.pl, leszek.rychlik@amu.edu.pl*

DIVERSITY OF COMMUNICATION MODES AMONG MAMMALS

Summary

The aim of this study was a detailed review of scientific research on visual, auditory, olfactory and tactile communication (including seismic communication) among various orders of mammals conducted in the past years. We focused on the diversity of communication contexts, communication behaviors, sensory organs that enable communication, and how animals overcome environmental limitations that hinder information exchange. In addition, we discussed interspecific and unconscious communication in mammals. The analysis of the literature data allowed to conclude that mammals are characterized by a large variety of communication modes depending on the environment and lifestyle, and have developed numerous anatomical or behavioral adaptations improving the communication process. Most of the social interactions of mammals are multimodal.

Key words: communication, inter- and intraspecific interactions, Mammalia, sensory organs, signal masking, social behavior