

Uniwersytet Śląski w Katowicach  
Wydział Nauk Przyrodniczych  
Instytut Biologii, Biotechnologii i Ochrony Środowiska

**Percepcja geometrycznych cech środowiska w zachowaniach nawigacyjnych owadów na  
przykładzie świerszcza domowego (*Acheta domestica*)**

mgr Bartosz Baran

Rozprawa doktorska w dziedzinie nauk ścisłych i przyrodniczych  
w dyscyplinie nauki biologiczne

promotor:

dr hab. Mirosław Nakonieczny, prof. UŚ

promotor pomocniczy:

dr hab. Mateusz Hohol, prof. UJ

Katowice 2023

## **Streszczenie:**

Symetria układów przestrzennych zalicza się do kategorii wskazówek geometrycznych, opierających się na względnych, abstrakcyjnych, relacjach obiektów, a nie ich dokładnej charakterystyce. Zbadanie zjawisk związanych z geometrycznymi aspektami nawigacji owadów posiada znaczenie dla debaty nad zdolnością owadów do formowania i wykorzystania internalnych reprezentacji zjawisk i obiektów. Cel niniejszej rozprawy stanowiło zbadanie zdolności świerszcza domowego (*Acheta domestica*) do percepcji i wykorzystania geometrycznych cech środowiska w zachowaniach nawigacyjnych. W badaniach ujętych w ramach rozprawy skupiono się na wykorzystaniu symetrii środowiska jako wskazówki umożliwiającej odnajdywanie celu w zadaniu nawigacyjnym. Na potrzeby pracy dokonano implementacji i ewaluacji paradygmatu badawczego pozwalającego na systematyczne badanie zachowań nawigacyjnych z wykorzystaniem wskazówek o charakterze geometrycznym (dążąc do jak największej eliminacji interferencji potencjalnych nie-geometrycznych mechanizmów nawigacji) u osobników wykorzystanego gatunku. Dokonano charakterystyki spontanicznej aktywności lokomotorycznej w obrębie środowisk przestrzennych różniących się stopniem symetryczności, a następnie zbadano zdolność *A. domestica* do wykorzystania informacji o symetrii środowiska jako wskazówki w nauce rozwiązywania zadania nawigacyjnego. Na podstawie uzyskanych wyników postawiono wniosek o istotności symetrii środowiska jako czynnika wspomagającego szybkość i skuteczność nauki odnajdywania celu. Wyodrębniono i scharakteryzowano strategie nawigacyjne wykorzystywane przez badane owady w ramach prowadzonych testów. W celu dalszego rozszerzenia analizy badanych zjawisk w kontekście zdolności do generalizacji bodźców zbadano skuteczność nauki rozwiązywania zadania nawigacyjnego w wariantach różniących się dostępem do informacji sensorycznej oraz do międzymodalnego transferu wiedzy pomiędzy tymi wariantami. Uzyskano wyniki wskazujące, że pamięć rozkładu przestrzennego środowiska, w odniesieniu do aren symetrycznych może mieć charakter międzymodalny.

**Słowa kluczowe:** nawigacja, geometria, poznanie przestrzenne, pamięć przestrzenna, świerszcz domowy, *Acheta domestica*

**Abstract:**

The symmetry of spatial layouts belongs to the category of geometric cues - that are based on relative, abstract, relationships of objects rather than their exact characteristics. Investigating the phenomena associated with the geometric aspects of insect navigation, holds relevance to the debate on the ability of insects to form and use internalized representations of phenomena and objects. The aim of this dissertation was to investigate the ability of the domestic cricket (*Acheta domesticus*) to perceive and use geometric features of the environment in navigational behaviour. The research that was covered in this dissertation was focused on the use of environmental symmetry as a cue to find a target in a navigation task. For the purpose of the thesis, a research paradigm allowing the systematic study of navigational behaviour using geometric cues (aiming to reduce the interference of potential non-geometric navigation mechanisms to the greatest extent possible) in individuals of the species used was implemented and evaluated. The characterisation of spontaneous locomotor activity within spatial environments differing in the degree of symmetry was conducted, and then the ability of *A. domesticus* to use information about the symmetry of the environment as a cue in learning to solve a navigation task was examined. Based on the results, a conclusion was drawn about the significance of environmental symmetry as a facilitating factor in the speed and efficiency of learning to find a target. The navigational strategies used by the studied insects in the conducted tests were identified and characterised. To further extend the analysis of the phenomena studied in the context of the ability to generalise stimuli, the effectiveness of learning to solve a navigation task was investigated in variants differing in access to sensory information as well as to perform crossmodal knowledge transfer between these variants. The results obtained indicate that memory of the spatial layout of the environment, with respect to symmetric arenas, is likely to possess an crossmodal character.

**Keywords:** navigation, geometry, spatial cognition, spatial memory, house cricket, *Acheta domesticus*

## **Podziękowania**

Pragnę podziękować moim promotorom – Mirosławowi Nakoniecznemu oraz Mateuszowi Hoholowi za cierpliwą i wytrwałą opiekę nad merytorycznymi i formalnymi aspektami rozprawy, kolegom i współpracownikom – Jackowi Francikowskiemu, Zoltanowi Rádaiowi i Michałowi Krzyżowskiemu za ekspertyzę i współpracę w badaniach oraz mojej narzeczonej Sylwii Butkiewicz za nieustające wsparcie, inspirację i pomoc na każdym etapie powstawania niniejszej pracy.

Niniejsza rozprawa doktorska powstała w wyniku realizacji grantu DI2015025445 przyznanego przez Ministerstwo Nauki i Szkolnictwa Wyższego w programie „Diamentowy Grant”.

## Spis treści

<b>1. Wstęp.....</b>	<b>7</b>
1.1. Geometria: od praktyki do matematyki.....	7
1.2. Geometria: od rozważań filozoficznych do badań psychologicznych.....	8
1.3. Biologiczne podstawy zdolności geometrycznych.....	13
1.4. Pamięć przestrzenna.....	18
1.4.1. Pamięć obiektów i miejsc.....	18
1.4.2. Pamięć trasy.....	19
1.4.3. Pamięć rozkładu przestrzennego.....	20
1.4.4. Pamięć kształtu środowiska.....	21
1.5. Mapy kognitywne ssaków.....	23
1.6. Neurofizjologiczne podstawy zachowań przestrzennych ssaków.....	25
1.7. Zdolności przestrzenne stawonogów w kontekście filogenezy zachowań przestrzennych.....	29
1.7.1. Nawigacja z wykorzystaniem czynników zewnętrznych.....	30
1.7.1.1. Podstawowe strategie nawigacyjne owadów, kinezy i taksje.....	30
1.7.1.2. Wskazówki kompasowe.....	32
1.7.1.3. Nawigacja na podstawie punktów charakterystycznych.....	33
1.7.2. Nawigacja z wykorzystaniem czynników wewnętrznych.....	34
1.7.2.1. Autogeniczne strategie eksploracyjne.....	34
1.7.2.2. Integracja ścieżki i odometria.....	36
1.7.3. Strategie nawigacyjne wyższego rzędu.....	37
1.7.3.1. Integracja strategii nawigacyjnych i wielozadaniowość.....	38
1.7.3.1 Mapy kognitywne w kontekście owadów.....	39
1.8. Neurofizjologiczne podstawy zachowań przestrzennych owadów.....	40
1.9. Podsumowanie.....	42
<b>2. Cele badawcze.....</b>	<b>44</b>
<b>3. Materiał i metody.....</b>	<b>45</b>
3.1. Model badawczy: świerszcz domowy ( <i>Acheta domestica</i> ).....	46

3.2. Warunki hodowli.....	48
3.3. Układ doświadczalny badań nawigacji przestrzennej Tennessee Williamsa.....	49
3.3.1. Wprowadzenie do paradygmatu Tennessee Williamsa.....	49
3.3.2. Implementacja układu Tennessee Williamsa do badania zachowań nawigacyjnych świerszcza domowego.....	51
3.4. Rejestracja i przetwarzanie danych.....	54
3.4.1. Nagrania aktywności lokomotorycznej.....	54
3.4.2. Śledzenie trajektorii ruchu świerszczy.....	55
3.4.3. Analizy trajektorii ruchu świerszczy.....	56
3.5. Analiza statystyczna.....	57
3.6. Opracowanie graficzne pracy.....	59
3.7. Potwierdzenie braku dostępu świerszczy do wskazówek wzrokowych.....	59
3.7.1. Test odpowiedzi na bodziec zbliżający się.....	60
3.7.2. Świerszcze pozbawione dostępu do informacji wizualnej – z zaślepienymi oczami.....	61
<b>4. Wyniki analiz zachowania świerszczy w układzie Tennessee Williamsa.....</b>	<b>63</b>
4.1. Badanie I. Aktywność spontaniczna i potwierdzenie braku dostępu świerszczy do wskazówek wzrokowych.....	63
4.1.1. Wstęp.....	63
4.1.2. Wyniki.....	64
4.1.2.1. Odruch wskazywania czułkiem.....	64
4.1.2.2. Spontaniczna aktywność lokomotoryczna w badanych arenach.....	65
4.1.3. Podsumowanie.....	66
4.2. Badanie II. Zachowania świerszczy w układzie Tennessee Williamsa: nawigacja w arenach o różnych stopniach symetrii.....	68
4.2.1. Wstęp.....	68
4.2.2. Wyniki.....	70
4.2.2.1. Uczenie się odnajdywania środka w badanych arenach.....	70
4.2.2.2. Porównanie spontanicznej eksploracji i wydajności w pierwszej próbie..	73

4.2.2.3. Charakterystyka ścieżek podejścia do celu.....	74
4.2.3. Podsumowanie.....	76
4.3. Badanie III. Zachowania świerszczy w układzie Tennessee Williamsa: międzymodalny transfer wiedzy o kształcie środowiska.....	82
4.3.1. Wstęp.....	82
4.3.2. Wyniki.....	85
4.3.2.1. Trening w różnych reżimach sensorycznych.....	85
4.3.2.2. Test interakcji międzymodalnych.....	87
4.3.2.3. Proporcja czasu spędzonego u celu.....	88
4.3.2.4. Latencja pierwszego odnalezienia celu.....	90
4.3.3. Podsumowanie.....	93
<b>5. Analiza końcowa i dyskusja uzyskanych wyników.....</b>	<b>96</b>
5.1. Konkluzje.....	103
<b>6. Bibliografia.....</b>	<b>104</b>

## 1. Wstęp

### 1.1. Geometria: od praktyki do matematyki

Niniejsza rozprawa doktorska podejmuje zagadnienie biologicznych podstaw percepcji cech geometrycznych środowiska. Omawianie tego zagadnienia warto poprzedzić jednak przedstawieniem zarysu tego, co rozumie się przez „geometrię”. Etymologia samego terminu wywodzi się od dwóch greckich słów: γεωμετρία; geo – ziemia, metria – miara, co dobrze wydaje się oddawać możliwie najszerszą a zarazem intuicyjną definicję geometrii jako nauki o przestrzeni. Początki geometrii sięgają jednak czasów pierwszych ludzkich cywilizacji, znacznie wcześniejszych niż kultura grecka. Jednocześnie należy zaznaczyć, że pierwotnie geometria obejmowała wiedzę o znaczeniu przede wszystkim praktycznym, związaną z architekturą, budownictwem i sztuką pomiaru terenu. Bliższa byłaby zatem współcześnie rozumianej geodezji niż dziedzinie matematyki, w którą przeistoczyła się dopiero dzięki wysiłkom Greków.

Ślady materialne wskazujące na znajomość i wykorzystanie regularności geometrycznych przez ludzi datuje się na czasy powstawania budowli megalitycznych (Dzbyński, 2014). Natomiast, zarówno ruiny, jak i zachowane budowle wznoszone przez mieszkańców starożytnego Egiptu, Babilonii czy imperiów mezoamerykańskich, wykazują regularność i wyrafinowanie świadczące o wykorzystaniu przez ich konstruktorów co najmniej podstawowej wiedzy geometrycznej (O’Leary, 2010). Jednym z najczęściej przytaczanych przykładów wykorzystania geometrii w czasach starożytnych jest relacja Herodota z V w. p.n.e., dotycząca polityki podatkowej faraona Sesostrisa sprawującego władzę w Egipcie w okresie Średniego Państwa. Za jego panowania, obowiązywała danina od posiadanej przez jego podwładnych ziemi, jednakże z racji występowania okresowych wylewów Nilu, nad brzegami którego znajdowały się opodatkowane tereny, wysokość daniny była proporcjonalna do faktycznie dostępnego gruntu. Aby tego dokonać, wykonywano pomiary geodezyjne gruntów objętych wylewem a następnie, na ich podstawie obliczano wysokość daniny (Heller, 2015). Niniejszy przykład dobrze obrazuje ściśle praktyczny wymiar egipskiej wiedzy o geometrii. Nie ulega wątpliwości, że była ona rozwinięta na tyle, żeby pozwolić na obliczenia i szkice konieczne do planowania i wznoszenia konstrukcji tak zaawansowanych jak piramidy, czy kompleks świątynny w Abu Simbel. Wydaje się, że nie była ona rozwijana w



kierunku abstrakcyjnym, sformalizowanym, pozwalającym na wyprowadzanie dowodów poprawności poszczególnych zasad (Boyer & Merzbach, 2011; Murawski & Woleński, 2018).

Abstrakcja i formalizacja do geometrii dokonała się w Grecji w IV i III w. p.n.e. (Netz, 2022) Kluczowym dziełem tamtego okresu był traktat Euklidesa, „Elementy”. Historycy nauki są zgodni w kwestii fundamentalnego wkładu tego dzieła w rozwój matematyki europejskiej, w tym nadanie jej formalnego rygoru dowodowego (Boyer & Merzbach, 2011; Heller, 2015; Murawski & Woleński, 2018).

Jednakże, wydaje się, że największym osiągnięciem Euklidesa była bardzo daleko posunięta abstrakcja geometrii – opracowanie systemu pojęciowego, pozwalającego na rozważanie prawideł geometrycznych w całkowitym oderwaniu od warstwy materialnej. Przestrzeń euklidesowa stała się przełomowym narzędziem obejmującym elementarną geometrię płaską oraz bryłową, ale znajdującym również zastosowanie w licznych odmiennych gałęziach matematyki takich jak teoria liczb czy algebra (Freudenthal, 1971). Wpływ Euklidesa był na tyle trwały, że przedstawione w „Elementach” ujęcie geometrii pozostawało jedynym na wiele wieków. Dopiero w pierwszej połowie XIX wieku, opracowano spójne systemy nie zachowujące euklidesowego postulatu równoległości – tzw. geometrie nieeuklidesowe.

## **1.2. Geometria: od rozważań filozoficznych do badań psychologicznych**

Dzieło Euklidesa jest przełomowe nie tylko ze względu na jego wkład w rozwój matematyki, ale również jego znaczenie dla myśli filozoficznej (w szczególności kontynentalnej). Rozważania nad geometrią euklidesową dotyczące zarówno jej epistemologii (jak poznajemy geometrię?), jak i ontologii (do czego odnoszą się konstrukcje geometryczne?) wielokrotnie powracały w pracach filozofów na przestrzeni dziejów.

W starożytnej Grecji drogi myślowe filozofii i matematyki często przecinały się ze sobą. Akademia Platońska była znana z przywiązywania szczególnej wagi do znajomości geometrii. Platon uważał, że podstawowa wiedza geometryczna jest intuicyjna (Plato Translated by B. Jowett, 2018). Jednocześnie, wiedza o zasadach geometrycznych do jakiej dostęp miała dawać intuicja w rozumieniu Platona, istniała niezależnie od poznającego,

a więc geometria poznanie geometrii zachodziło na drodze odkrywania a nie twórczej pracy umysłu adepta (Dembiński, 2010; Wedberg, 1955).

Pozostaje niejasnym w jakim stosunku do koncepcji platoników pozostawał sam Euklides. Najprawdopodobniej kształcił się w Akademii Platońskiej, jednakże w jego pismach nie zachowały się ślady jego poglądów *stricte* filozoficznych na naturę obiektów geometrycznych. Prawdopodobnie było to celowym zabiegiem samego autora, który nie chciał aby jego własne poglądy przysłaniały warstwę matematyczną dzieła. Temat ten był podejmowany również przez filozofów, takich jak Speuzyp i Proklos. Ostatni z nich, żyjący w V w. p.n.e., znany z szerokiego wkładu w rozwój platońskiej filozofii matematyki (O'Meara, 2017) postrzegał myślenie o obiektach geometrycznych jako o akcie eksploracji czystej idei (Bowen, 1983). Zdaniem Proklosa abstrakcja geometrii z doświadczenia zmysłowego nie była możliwa, a ich poznanie i rozpoznawanie w świecie materialnym miało źródło w odkrywaniu wrodzonej, choć początkowo niedostępnej wiedzy (O'Meara, 2017).

Jednocześnie należy zaznaczyć, że poglądy greckich filozofów nie były jednorodne. Arystoteles obstawał na stanowisku, że wiedza geometryczna jest wynikiem abstrakcji z doświadczenia empirycznego (Heath, 1970). Jeszcze bardziej radykalną krytykę podejścia platoników przedstawiał matematyk Menaichmos, prywatnie przyjaciel Platona, w którego interpretacji koncepcje geometryczne były całkowicie arbitralne, tworzone przez samych geometrów (Shapiro & Wainwright, 2005).

W późniejszych wiekach znaczącym wkładem w rozważania o naturze geometrii odznaczył się René Descartes – Kartezjusz (Murawski, 2017). Dla Kartezjusza geometria stanowiła podstawę racjonalności, bowiem jej przedmiotem były podstawowe „prawdy wieczne” (Descartes, 1976). Poznanie tych prawd Kartezjusz przypisywał intuicji, zwanej przez niego „naturalnym światłem rozumu” (J. Morris, 1973), będącej specjalną formą aktu poznawczego, odznaczającego się całkowitą pewnością i niepodważalnością obiektu poznania. Intuicja w ujęciu kartezjańskim, pozostawała w domenie czystego intelektu i była ściśle związana z procesami myślenia, ale nie z doświadczeniem. Co więcej, intuicja ta nie powinna być mylona z prowadzącą do nieścisłych rezultatów wyobraźnią. Można spekulować, że poglądy Kartezjusza na temat poznania geometrycznego mogły wynikać z jego osobistego doświadczenia jako praktyka matematyki i geometrii, z uwagi na fakt, iż jego wkład

wykracza poza filozofię i obejmuje między innymi opracowanie geometrii algebraicznej, czyli zastosowanie narzędzi algebry do rozwiązywania problemów geometrycznych (Lenoir, 1979).

Kolejnym z filozofów poruszających zagadnieniem poznania geometrycznego był Immanuel Kant (Murawski, 2017). W ujęciu Kanta geometria była zagadnieniem wykraczającym daleko poza obszar matematyki. Kant zakładał, że przestrzeń euklidesowa stanowi transcendentalny i podstawowy składnik umysłu. Tym samym, Kant zakładał, że struktura otaczającej nas przestrzeni wyznaczana była przez aksjomaty i postulaty opisane przez Euklidesa. Ludzka intuicja geometryczna, którą z dzisiejszej perspektywy uznać można za wrodzoną, prowadzi z konieczności do konstrukcji euklidesowego systemu pojęciowego. Jednocześnie, Kant nie bagatelizował roli doświadczenia empirycznego, zmysłowego, wynikającego z aktywnego poznawania świata materialnego w konstrukcji tego systemu (Brożek & Olszewski, 2011). Doświadczenie to w ujęciu kantowskim, służyło raczej wypełnieniu już istniejącego szkicu (tzw. schematu transcendentalnego), niżli namalowaniu całego obrazu od podstaw. Zgodnie ze współczesnymi, zorientowanymi naturalistycznie interpretacjami filozofii Kanta, miejsce transcendentalnych składników umysłu odpowiadających za poznanie przestrzeni, zajęły wyselekcjonowane i zachowane przez dobór naturalny mechanizmy poznania geometrycznego (Dehaene & Brannon, 2010).

Powyższe, z konieczności bardzo pobieżne podsumowanie kluczowych koncepcji filozoficznych dotyczących geometrii przedstawia kilka stałych motywów zdających się powracać na przestrzeni wieków w rozważaniach poszczególnych myślicieli. Szczególnie istotnymi wydają się kwestie odnoszące się do natury samej geometrii: istnienie zasad geometrii – czy istnieją „niezależnie” i są odkrywane? Czy istnieją w świecie materialnym i są poznawane na drodze abstrakcji? Czy predyspozycje do poznania geometrycznego są wrodzone, czy może są konstruowalne zupełnie arbitralnie? Czy procesy intelektualne zaangażowane w myślenie geometryczne są intuicyjne, będąc wyrazem wnioskowania na podstawie lub uogólniania doświadczenia empirycznego, czy opierają się wyłącznie na wyobraźni? W jakiej relacji poznanie geometryczne pozostaje do struktury i funkcjonowania umysłu?

Pytanie w jaki sposób umysł poznaje (odkrywa lub nabywa) wiedzę geometryczną, wraz z wykształcaniem się nauk szczegółowych zostało podjęte przez pierwszych systematycznych badaczy umysłu i zachowania. Początki psychologii eksperymentalnej wiąże się z m.in. z aktywnością naukową Hermanna von Helmholtza, którego badania obejmowały złudzenia geometryczno-optyczne (Oppel, 1855; Wundt, 1898). Helmholtz był także zdania, że źródłem poznania zasad geometrycznych jest uczenie asocjacyjne. Mimo że Helmholtz pozostawał pod wpływem prac Kanta, ostatecznie odrzucał możliwość wrodzoności poznania geometrycznego, a także sprzeciwiał się opartym na kategorii wrodzoności psychologicznym wyjaśnieniom zachowań (Hyder, 2009).

Kolejne szkoły psychologii podejmowały problem poznania geometrycznego właśnie w kontekście percepcji i jej wrodzonych lub nabytych uwarunkowań. Gestaltysty wychodząc z założenia o wrodzoności zasad percepcji, zakładali, że to właśnie one odpowiadają za zdolność do postrzegania form geometrycznych (Koffka, 2013). Natomiast wychodzący z przeciwnego – zakładającego brak wrodzonych uwarunkowań – założenia behawioryści skupiali się na poznaniu zachowań związanych z właściwościami geometrycznymi środowisk (Tolman, 1951) i obiektów oraz opisywaniu ich w kategoriach warunkowania instrumentalnego. Niemniej jednak, w ramach żadnego ze wspomnianych nurtów nie wykształciła się zintegrowana teoria poznania geometrycznego.

Dążenia w tym kierunku podjął Jean Piaget, jeden z pionierów psychologii rozwoju poznawczego i epistemologii genetycznej (Piaget, 1959). Piaget postulował hierarchiczny, wieloetapowy model rozwoju zdolności poznawczych, obejmujących poznanie geometryczne. Przechodzenie do kolejnych etapów rozwoju zdolności poznawczych w ujęciu Piageta było uzależnione od poprawnego zakończenia etapu poprzedzającego, zaś wiedza była nabywana w drodze doświadczenia empirycznego, w późniejszych etapach obejmującego procesy wnioskowania (Flavell, 1963). Tym samym, Piaget zakładał indywidualny i wewnętrzny charakter nabywanej reprezentacji przestrzeni, którą każdy z osobników konstruuje na drodze aktywnej eksploracji otoczenia. Bogactwo takiej reprezentacji zwiększyłaby się w toku rozwoju osobniczego, nabierając złożoności zarówno ze względu na rosnącą kontrolę motoryczną i rozwój zdolności poznawczych (Inhelder, 1967). Choć badania Piageta dotyczyły ludzkich dzieci, uprawnionym wydaje się, rozszerzenie postulowanych koncepcji na pozostałe ssaki a przynajmniej naczelne. Poglądy Piageta wpisują się więc zatem w

postulaty von Helmholtza niż Kanta (Hyder, 2009), albowiem zdają się posiadać formę *stricte* konstruktywistyczną, a nie zakorzenioną we wrodzonych predyspozycjach. W literaturze podaje się, że filozofia Kanta jest również pewną formą konstruktywizmu, wszakże w konstruktywizmie doświadczenie zaledwie wypełnia ściśle określone schematy transcendentalne (Brożek & Olszewski, 2011).

Podejście inspirowane postulatami Immanuela Kanta, zakładałoby raczej istnienie ewolucyjnie dawnych i wrodzonych struktur lub predyspozycji poznawczych warunkujących wrażliwość na własności geometryczne obiektów i otoczenia. Hipotezą, którą można przypisać do tego nurtu jest założenie obecności tzw. „modułu geometrycznego” – odrębnej struktury umysłowej implementowanej u kręgowców w hipokampie, będącej adaptacją do przetwarzania informacji geometrycznej pozyskiwanej ze środowiska (Cheng, 1986).

Wrodzoność i ewolucyjne predyspozycje do rozwoju określonych zdolności, mogą wiązać się ponadto z postulowaną ekonomią ewolucyjną w zakresie filogenezy procesów poznawczych. W tym ujęciu zakłada się, że filogenetycznie późniejsze i potencjalnie bardziej złożone zdolności poznawcze wykorzystują już obecne i funkcjonujące struktury nerwowe, lub subprocesy poznawcze (Anderson, 2010). Taki sposób dyspozycji zasobami kognitywnymi opisał Lew Wygotski postulując istnienie „stref najbliższego rozwoju” w osobniczym rozwoju kognitywnym. W pewnym zakresie można doszukiwać się w tej koncepcji podobieństwa do etapów postulowanych przez Piageta, przy czym Wygotski postuluje struktury o znacznie większym stopniu amorficzności. Na poziomie neurobiologicznym ten swoisty, ewolucyjny „recykling” mógłby być realizowany w ramach tzw. ponownego wykorzystania neuronów (Anderson, 2021).

W odniesieniu do poznania geometrycznego, biologicznych podstaw zakorzenionych w filogenezie należy doszukiwać się przede wszystkim w zachowaniach związanych z wykorzystaniem przestrzeni. Szczególnym przykładem tych zdolności jest aktywna nawigacja. W ramach kierowania własnym ruchem zasady geometrii euklidesowej są bezpośrednio lub pośrednio wykorzystywane do oceny odległości, ustalania kierunku albo identyfikacji lokalizacji. Jednocześnie należy uznać, że koncepcje filozoficzne i psychologiczne niekoniecznie odpowiadają faktycznej organizacji procesów biologicznych. Przyczyny potencjalnego braku ekwiwalencji mają co najmniej dwa potencjalne źródła – na

przestrzeni wieków rozważania o poznaniu geometrycznym odnosiły się przede wszystkim do umysłów ludzi, a także same są wynikiem deliberacji umysłowej, w znacznym stopniu oderwanej od rzeczywistości biologicznej, której znajomość, w szczególności w czasach przeszłych pozostawała rudymetarna.

W dużym stopniu dyskusja o podstawach poznania geometrycznego i jego statusu, jako zakorzenionego w tendencjach wrodzonych lub jako właściwości nabytej odpowiada klasycznej debacie „wrodzone vs nabyte” (eng. *nature vs nurture*). Jednakże postępy dokonane w obszarze nauk kognitywnych, neurobiologii i neurofizjologii (możliwe również ze względu na rozwój technologiczny metod badawczych) pozwalają przynajmniej częściowo porzucić tę dychotomię.

### 1.3. Biologiczne podstawy zdolności geometrycznych

Dla zachowania jasności wyводу konieczne będzie zdefiniowanie pojęć odnoszących się do nawigacji i zagadnień jej pokrewnych. Charles Ransom Gallistel przedstawia następującą definicję nawigacji przestrzennej:

Nawigacja to proces (a) **wyznaczania** i (b) **utrzymywania** kursu lub trajektorii z miejsca na miejsce. Jest to fundamentalny proces behawioralny dla każdego zwierzęcia, które wyrusza i powraca do ustalonych punktów w swoim środowisku, takich jak źródła pożywienia, miejsca godowe, gniazda czy miejsca spoczynku. Zakres gatunków zwierząt, których wzorce zachowań obejmują powrót do ustalonych lokalizacji jest znaczny, obejmujący liczne, jeśli nie większość gatunków owadów i pozostałych stawonogów, a także większość, jeśli nie wszystkie gatunki kręgowców (Gallistel, 1989).

Kolejnym zagadnieniem jest układ odniesienia, definiowany jako struktura poznawcza porządkująca określony zbiór relacji przestrzennych (Duran i in., 2011; Newcombe & Huttenlocher, 2000; Schober, 2009). Układy odniesienia mogą dotyczyć dowolnego obiektu, czy ich zbioru, dla których możliwe jest przypisanie takich relacji. Najpowszechniej

stosowaną, i wykorzystywaną w niniejszej pracy kategoryzacją układów odniesienia jest podział na egocentryczne i allocentryczne układy odniesienia (Shusterman & Li, 2016). Jako egocentryczny przyjmuje się dowolny układ odniesienia względem samego osobnika – należeć będą do niego relacje typu podział na prawą i lewą stronę. Natomiast mianem allocentrycznego, określany jest każdy nie-egocentryczny układ odniesienia, bez względu czy dotyczy np. obiektów (np. lewa strona drzewa), czy komponentów otoczenia (np. środek areny) itp. Jednocześnie, zastosowana typologia układów odniesienia nie jest jedyną możliwą, gdyż w literaturze funkcjonują również układy oparte na kategoryzacji względem modalności (Levinson, 1996) lub wyróżniające subkategorie o szczególnej charakterystyce (Shusterman & Li, 2016).

W kontekście układów odniesienia niezbędnym jest zdefiniowanie pojęcia „reorientacji”, czyli procesu odzyskiwania orientacji w przestrzeni, który może następować po dezorientacji – utracie dostępu do wykorzystywanego w danym momencie układu odniesienia, co skutkuje niemożliwością lub nieskutecznością nawigacji. Reorientacja jest to zatem „proces wykorzystywania wiedzy allocentrycznej do ponownej kalibracji wiedzy egocentrycznej” (Sutton & Newcombe, 2014), co umożliwia synchronizację układów odniesienia jakimi dysponuje nawigujący organizm.

Wszystkie procesy biologiczne niezależnie od poziomu organizacji, złożoności, skali przestrzennej, czy czasu trwania, rozgrywają się w przestrzeni. Stanowi ona jeden z podstawowych wymiarów dla wszystkich organizmów żywych. Przestrzeń może też być postrzegana w kategoriach zasobu, kiedy odpowiednia jej ilość jest niezbędna dla rozwoju osobniczego, ale również dla zachowania dyspersji umożliwiającej rozwój, utrzymanie i funkcjonowanie populacji (Petherick, 2007). Jednocześnie przestrzeń może funkcjonować jako przeszkoda, kiedy przebycie jej rozciągłości jest konieczne dla uzyskania dostępu np. do pożywienia lub partnera.

Od najwcześniejszych etapów ewolucji można śledzić postępujący rozwój kompetencji związanych z radzeniem sobie z przestrzenią, optymalizacją jej zajmowania i użytkowania, a

przede wszystkim jej eksploracji (Dolins & Mitchell, 2010). Odkąd w biosferze pojawiła się zdolność aktywnego ruchu wykształcają się coraz bardziej złożone mechanizmy sterowania oraz nawigacji (Menzel & Fischer, 2011). Wynika to bezpośrednio z nierównomiernego rozkładu przestrzennego zasobów i zagrożeń w środowisku, a także sprzężeń zwrotnych powodowanych przez samą działalność i przemieszczania się osobników (Riotte-Lambert & Matthiopoulos, 2020). Taki stan rzeczy stoi u podstawy presji ewolucyjnej promującej efektywne pobieranie, przetwarzanie, przechowywanie informacji przestrzennej w organizmach żywych (Powell, 2012). W tym kontekście zasadnym jest dopatrywanie się ewolucyjnie zachowanych, a przez to wrodzonych zdolności nawigacyjnych i wrażliwości na cechy geometryczne układu otoczenia lub kształtów (Spelke & Lee, 2012). Jednocześnie, wskazuje to na potencjalną filogenetyczną powszechność takich zdolności, a dane dostępne w literaturze przedmiotu wskazują na dysponowanie takimi zdolnościami przez liczne gatunki.

Powiązanie zdolności do aktywnej nawigacji z poznaniem geometrycznym opiera się na zmienności środowiskowej cech szczególnych punktów orientacyjnych. Z racji swojej abstrakcyjności relacje geometryczne charakteryzują się znacznie większą stałością percepcyjną. Pozostają niewrażliwe na zmiany warunków np. oświetleniowych, czy nawet samych obiektów (Hohol, 2019). Elastyczność nawigacyjną jaką umożliwia wykorzystanie takich wskazówek doskonale obrazuje przełomowe badanie Nikolaasa „Niko” Tinbergena (nagrodzonego Nagrodą Nobla za osiągnięcia w etologii interakcji osobniczej) przeprowadzone z wykorzystaniem drapieżnej osy – taszczyzna pszczelego (*Philanthus triangulum*) (Tinbergen, 1972). Samice tego gatunku kopią gniazda, do których składają jaja. W celu zapewnienia pokarmu dla wykłutych larw, znoszą do gniazda zapasy pokarmu (Fig. 1.). Taka strategia rozrodcza wymaga wielokrotnego opuszczania i powrotu do gniazda, co implikuje konieczność precyzyjnego określenia i rozpoznania jego lokalizacji. Tinbergen odnalazł samicę taszczyzna na etapie budowy gniazda, i otoczył lokalizację wejścia do gniazda okręgiem szyszek tworząc w ten sposób wskazówkę co do jego lokalizacji. Po kilku udanych lotach aprowizacyjnych osy, Tinbergen odczekawszy na moment opuszczenia przez samicę gniazda przemieścił szyszki w sąsiednie miejsce, zachowując jednak ich układ. Po wykonaniu tej manipulacji zaobserwował, że badany osobnik, powracając, poszukiwał wejścia do



gniazda nie w jego faktycznej lokalizacji, lecz pośrodku przeniesionego okręgu szyszek. Wynik tego eksperymentu potwierdził wykorzystanie wzoru szyszek jako wskazówki do gniazda, jednak najistotniejszy w kontekście zdolności geometrycznych był drugi wariant eksperymentu. Tinbergen pozostawił szyszki przy wejściu do gniazda, natomiast zmienił wzór ich ułożenia, w taki sposób, że zamiast oryginalnego koła układały się w trójkąt, a w przylegającej lokalizacji ułożył analogiczny do zbudowanego z szyszek – okrąg z kamieni. Obserwowany owad w drodze powrotnej zignorował szyszki i poszukiwał wejścia do gniazda w okręgu z kamieni.

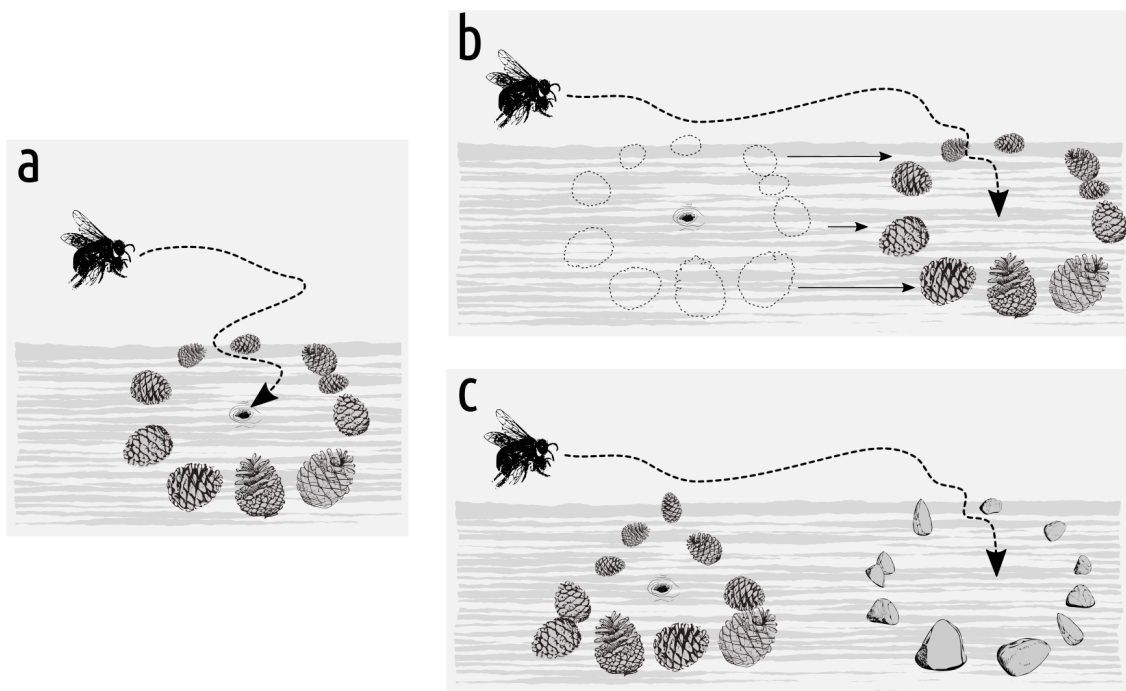


Fig. 1. Ilustracja doświadczenia Nikolaasa Tinbergena badającego podstawy nawigacji taszczyzna pszczelego (*Philanthus triangulum*). Samice tego gatunku osy zanoszą do wykopanego uprzednio gniazda sparaliżowane ofiary, które stają się pokarmem dla rozwijających się larw (a). Tinbergen wykazał, że lokalizują wejście gniazda na podstawie wskazówek środowiskowych (b). Przy czym, decydującą wskazówką wydają się nie być poszczególne obiekty, a ich wzór geometryczny (c).

W sytuacji nieobecności lub nierozpoznawalności wskazówek czy punktów orientacyjnych dostępna pozostaje informacja o konfiguracji geometrycznej otoczenia. Kanonicznych

przykładów takiego zachowania dostarczają doświadczenia, w których badane osobniki poddaje się dezorientacji, czyli pozbawieniu wiedzy o pozycji względem zewnętrznego środowiska, a więc dostępu do allocentrycznego układu odniesienia. W takich wypadkach jedynym dostępnym układem odniesienia jest układ egocentryczny wynikający z lateralizacji ciała nawigującego osobnika (prawo-lewo) i aproksymacji odległości obiektów (proksymalne-dystalne, np. na podstawie paralaksy wynikającej z rozstawu oczu) (Cheng, 1986; Gallistel, 1990).

Wrażliwość na geometrię objawia się również w postaci wrażliwości na cechy geometryczne obiektów, w tym figur lub wzorów dwuwymiarowych i trójwymiarowych przedmiotów. Istnieje szereg publikacji świadczących o preferencji względem cech geometrycznych, np. w wyborze kwiatów przez pszczołę miodną (*Apis mellifera*) (Wignall i in., 2006) oraz trzmieła ziemnego (*Bombus terrestris*) (Møller, 1995). Ponadto, wykazano, że owady są zdolne do generalizacji właściwości geometrycznych figur, co umożliwia uczenie się m.in. proporcji obiektów i względnej lokalizacji (Avarguès-Weber & Giurfa, 2013).

Przykładowo, pszczoły trenowane do podejmowania decyzji odnośnie wyboru ramienia labiryntu typu Y, są w stanie skutecznie wykorzystywać relacje przestrzenne wzorców wizualnych. Dotyczyło to zarówno figur prezentowanych symultanicznie – w ramach jednego bodźca, na podstawie którego pszczoła wybierała odnogę labiryntu. A także sekwencyjnie, w postaci bodźca referencyjnego i bodźca, który podlegał porównaniu dostarczając pszczole informacji o lokalizacji nagrody. Kształty i odległości (z zachowaniem właściwych relacji) figur, z których składał się prezentowany bodziec były zmienne w trakcie sesji treningowych, natomiast w sesji testowej zastosowano niewykorzystywane wcześniej kształty. Wskazuje to, że zaobserwowane wyniki badania faktycznie odpowiadają procesom opartym na generalizacji partykularnych doświadczeń wizualnych (Avarguès-Weber i in., 2010).

Podsumowując, posiadanie efektywnych zdolności nawigacyjnych, umożliwiających skuteczne przemieszczanie się w kierunku celu pełni kluczową rolę w przetrwaniu osobników niemal każdego gatunku, zdolnych do aktywnego ruchu, lub wywierania wpływu na kierunek

przemieszczania się w ruchu powodowanym przez czynniki zewnętrzne. Zdolność ta umożliwia powrót do schronienia, miejsc pozyskiwania i przechowywania pożywienia, a także odnajdywanie innych osobników swojego i pozostałych gatunków (Cheng, 1986; Gallistel, 1990; Thinus-Blanc i in., 2010). Potencjalnie wszystkie z opisanych zagadnień angażują procesy związane z pozyskiwaniem, retencją i dostępem do przechowywanej informacji, co oznacza, że wykorzystują lub opierają się na procesach uczenia się i pamięci. Istotnie, pamięć jest uznawana za podstawowy czynnik, w którym zakorzenione są zdolności nawigacyjne. W stosunku do innych typów pamięci wyróżnia się pamięć przestrzenną, która stanowi kategorię procesów pamięciowych, zaangażowanych w przetwarzanie komponentów przestrzennych informacji zmysłowej docierającej do osobnika lub bezpośrednio biorących udział w ekspresji wzorców behawioralnych związanych z zachowaniami przestrzennymi. Jednocześnie pamięć przestrzenna, uznawana jest za jedną z najbardziej podstawowych form pamięci (Eichenbaum & Cohen, 2004), filogenetycznie wcześniejszą od pozostałych.

#### **1.4. Pamięć przestrzenna**

Jednym z funkcjonujących w literaturze przedmiotu podziałów domen pamięci przestrzennej jest podział ze względu na typ zapamiętywanych informacji (Werner i in., 1997). Należy jednak zaznaczyć, że jest to podział o wysoce arbitralnym charakterze. Mimo, że pozwala na usystematyzowanie danych uzyskiwanych w licznych badaniach, niekoniecznie oddaje funkcjonalny lub strukturalny podział, który potencjalnie funkcjonuje w układach nerwowych zwierząt. Timothy P. McNamara wyróżnia cztery typy pamięci przestrzennej: pamięć obiektów i miejsc, pamięć trasy, pamięć rozkładu przestrzennego oraz pamięć kształtu środowiska (McNamara i in., 1989).

##### **1.4.1. Pamięć obiektów i miejsc**

Kategoria pamięci obiektów i miejsc, wskazywana jest jako jedna z najbardziej elementarnych form pamięci, obejmuje ona rozpoznawanie miejsc i obiektów oraz relacji między nimi. Jest szczególnie istotna w nawigacji obejmującej poruszanie się w kierunku określonego celu (np. powrót do gniazda), czy korekt kursów dokonywanych na podstawie

identyfikacji punktów orientacyjnych (Siegel & White, 1975). Punkty orientacyjne (ang. *landmarks*), czyli charakterystyczne i łatwo rozpoznawalne obiekty, stanowiące wskazówki ułatwiające skuteczną nawigację, są podzbiorem wszystkich możliwych do zapamiętania i identyfikacji cech środowiska i obiektów, które mogą zostać wykorzystane w procesach nawigacyjnych. Wskazuje się na ich szczególną rolę dla nawigacji (Couclelis i in., 1987). Z racji wysokiej dostępności, mogą posłużyć jako bezpośrednie wyznaczniki lokalizacji celu, jak i pozwalać na reorientację względem ich pozycji.

Należy jednak zaznaczyć, że pamięć punktów orientacyjnych stanowi subkategorię opisywanego typu pamięci przestrzennej. W pozostałych typologiach może być łączona z typami pamięci nie obejmującymi informacji przestrzennej, lecz np. wyłącznie informację wizualną.

#### **1.4.2. Pamięć trasy**

Wiedza o trasie obejmuje trajektorie poruszania się pomiędzy lokalizacjami. W najprostszym wariacie, trajektorie takie mogą być wyrażane jako sekwencja punktów orientacyjnych, napotykanym przez zwierzę w trakcie lokomocji i sekwencji wyborów dotyczących dalszej trasy (np. za uschniętym drzewem skręt w prawo). Taksonomia pamięci przestrzennej wyróżniająca pamięć trasy jako osobną kategorię w swojej oryginalnej formie została zaproponowana przez Siegela i White'a (Siegel & White, 1975). W ujęciu autorów, pamięć trasy była kategorią o ściśle heurystycznym nacechowaniu – zapamiętane sekwencje punktów orientacyjnych i decyzji utrzymania/zmiany kierunku miały mieć charakter ściśle lokalny, prowadząc wyłącznie do kolejnego punktu w danej sekwencji. Tym samym, kodowana w ten sposób wiedza o trasie nie zawiera informacji metrycznej ani temporalnej oraz nie umożliwia wzajemnego odniesienia do siebie punktów orientacyjnych, a więc nie stanowi grafu opisującego wszystkie możliwe ścieżki pomiędzy punktami orientacyjnymi, co w rezultacie nie pozwala na planowanie skrótów na podstawie tak zapamiętanej informacji (Chrastil & Warren, 2015).

Do kategorii wiedzy o trasie zaliczane są zarówno punkty orientacyjne dla podejmowania kolejnych działań przybliżających poruszające się zwierzę do celu, ale także bezpośrednio wskazujące obecność celu (np. bryła ula). Zasadnym wydaje się zaliczenie do kategorii wiedzy o trasie również wskazówek opartych na śladach chemicznych, zarówno allo- i egzogennych dla danego gatunku. Jako przykład tego rodzaju nawigacji można wskazać mechanizm produkcji i podążania za śladem zapachowym pozostawianym przez furazerki wielu gatunków mrówek (Menzel & Fischer, 2011). W odniesieniu do tego mechanizmu warto zaznaczyć, że pomimo największego podobieństwa do wiedzy o trasie, w ścisłym rozumieniu Siegela i White'a (konkretny ślad zapachowy stanowi wyłącznie wskazówkę kierunkową pojedynczej trasy), w toku efektów emergentnych wynikających z pozostawiania śladów zapachowych przez liczne osobniki oraz stopniowego zanikania śladów z biegiem czasu, trasy ulegają optymalizacji typowej dla nawigacji na podstawie grafu (ekwiwalent rozwiązania problemu komiwojażera (Dorigo & Stützle, 2019)). W takim wypadku, mimo że mechanizm nawigacji z perspektywy pojedynczych osobników jest prostą heurystyką, to po uwzględnieniu kontekstu całej kolonii oraz środowiska, nawigacji umożliwia występowanie efektów o znacznie większej złożoności funkcjonalnej.

#### **1.4.3. Pamięć rozkładu przestrzennego**

Kategoria dotycząca pamięci rozkładu przestrzennego obejmuje wiedzę o całościowej konfiguracji przestrzennej obiektów w środowisku, do której zaliczają się dane odometryczne, wektory integracji ścieżek oraz allocentryczne układy odniesienia. Pamięć przestrzenna tej kategorii spełnia kryteria grafu nawigacyjnego, umożliwiającego opracowywanie skrótów i nowych ścieżek przez obszary nieodwiedzane wcześniej przez zwierzę. Jednocześnie, w swojej najbardziej rozbudowanej postaci wykracza poza ograniczenia grafów nawigacyjnych opartych na relacjach pomiędzy obiektami w środowisku i dzięki dostępności allocentrycznego układu odniesienia pozwala wnioskować o odległościach euklidesowych obiektów, pustych przestrzeniach (lub pozbawionych znanych obiektów) oraz planować wszystkie możliwe trasy w danym obszarze. Kryteria tego rodzaju pamięci przestrzennej najlepiej oddaje teoria „map kognitywnych” Edwarda Tolmana (Tolman, 1948), omawiana w dalszej części niniejszego rozdziału.

#### 1.4.4. Pamięć kształtu środowiska

W kontekście niniejszej pracy szczególnie istotnym typem pamięci przestrzennej jest pamięć kształtu, odnosząca się do cech wyższego rzędu środowiska. Obejmuje ona określone relacje przestrzenne obiektów w otoczeniu, m.in. równoległość, prostopadłość czy symetrię. Należy zaznaczyć, że parametry tej kategorii mogą być dostępne dla zwierząt posługujących się mapami kognitywnymi (ze względu na ich pojemność informacyjną), jednakże wątpliwym pozostaje zagadnienie czy posiadanie map kognitywnych jest konieczne dla realizacji tego typu pamięci (Gould, 1986).

Kanoniczne badania nad dostępem i wykorzystaniem w nawigacji wskazówek opartych na relacjach geometrycznych w środowisku przeprowadził Ken Cheng (Cheng, 1986). Posługując się paradygmatem tzw. błędów rotacyjnych – tendencji zwierząt wytrenowanych do odnajdywania jednego z czterech kątów prostokątnej areny do mylenia go z przeciwległym, symetrycznie położonym w prostokątnej arenie kątem po dezorientacji, zwykle osiąganym poprzez przeniesienie badanego zwierzęcia do ciemnego pudełka i ponownego wprowadzenia na arenę. Podobieństwo symetrycznych kątów tworzonych przez dwie pary ścian (dłuższa i krótsza) w prostokątnej arenie stanowi cechę *stricte* geometryczną, a więc niezależną od wskazówek lokalnych i punktów orientacyjnych. Co więcej, Cheng przetestował także warianty eksperymentu, w których badane zwierzęta posiadały dostęp do jednoznacznych wskazówek orientacyjnych (kolor ścian, unikatowe wzory na każdej ze ścian). Również w tych wariantach badane gryzonie popełniały systematycznie błędy rotacyjne, co świadczy o preferencji wskazówek geometrycznych w stosunku do wskazówek lokalnych. Choć pierwsze prace Chenga dotyczyły szczura wędrownego, liczne badania wykorzystujące opisany paradygmat wykazały występowanie błędów rotacyjnych i preferencji wskazówek geometrycznych u szeregu gatunków kręgowców: ludzi (Hermer & Spelke, 1996, 1994), naczelnych różnych od człowieka (Deipolyi i in., 2001; Gouteux i in., 1999), ptaków (Kelly & Spetch, 2001; Tommasi & Vallortigara, 2000) i ryb (Sovrano i in., 2003).

W kontekście niniejszej pracy szczególnie istotne są doniesienia dotyczące występowania błędów rotacyjnych u przedstawicieli gromady owadów. Ich obecność wykazano u mrówek gatunku *Gigantiops destructor* (Wystrach & Beugnon, 2009), pszczoły miodnej *Apis mellifera* oraz trzmiela ziemnego *Bombus terrestris* (Dittmar i in., 2014). Należy także zaznaczyć, że choć stosowany w największej liczbie badań, paradygmat błędów rotacyjnych nie stanowi jedyne narzędzia stosowanego do testowania zdolności do wykorzystywania geometrii środowiska w roli wskazówki orientacyjnej. Jako przykład komplementarnego podejścia eksperymentalnego może posłużyć wykorzystany w niniejszej pracy paradygmat odnajdowania środka areny o symetrycznym kształcie (Baran i in., 2022). Paradygmat ten opiera się na zadaniu nawigacyjnym, w którym badane zwierzęta mają za zadanie, w kolejnych sesjach treningowych odnajdywać cel ukryty na geometrycznym środku areny i/lub przenieść tę zdolność na areny o innych (również symetrycznych) kształtach lub różniącym się polu powierzchni.

Pamięć przestrzenną zalicza się do szerszej kategorii poznania przestrzennego, czyli ogółu zdolności, mechanizmów i procesów zaangażowanych w przetwarzanie informacji przestrzennej, odbieranej przez sensorium zwierzęcia. Ponadto, wskazuje się, że poznanie przestrzenne, w tym omawiane mechanizmy pamięci przestrzennej stanowią fundament dla uznawanych za bardziej złożone zdolności kognitywnych (Chittka, 2022). W badaniach obejmujących szeroko rozumianą inteligencję zwierząt (z włączeniem ludzi) obserwowalny jest związek rozwoju osobniczych zdolności należących do domeny poznania przestrzennego z miarami ogólnej inteligencji (Knowles i in., 2014). Nie jest zatem zaskakujące, że większość narzędzi do pomiaru niewerbalnej inteligencji płynnej u ludzi wykorzystuje miary odnoszące się do zdolności przestrzenno-geometrycznych (Eysenck, 2018). W perspektywie filogenetycznej, uzyskanie kompetencji związanych z przetwarzaniem informacji przestrzennej i kontrolą ruchu mogło stanowić czynnik napędzający ewolucję szczególnie bogatego repertuaru kognitywnego prymatów (Rosati, 2017). Jak wskazuje A.G. Rosati, rozwinięte struktury nerwowe są zależne od dostępu do wysokoenergetycznego pożywienia, które z racji mniejszej dostępności w środowisku (zarówno przestrzennej, jak i czasowej) wymaga wykształcenia i zastosowania efektywnych metod nawigacji. Dostęp do takich

zasobów umożliwia dalszy rozwój struktur nerwowych zaangażowanych w nawigację, tworząc tym samym pętlę pozytywnego sprzężenia zwrotnego.

### **1.5. Mapy kognitywne ssaków**

Zdolność zwierząt do nawigacji przestrzennej była postrzegana jako przynależna do kategorii uczenia się i zgodnie z dominującym w XX wieku paradygmatem starano się opisać ją w kategorii warunkowania instrumentalnego. Behawioryści odrzucając wyjaśnienia zachowania zakładające posiadanie przez badane zwierzęta internalnych reprezentacji odpowiadających w sposób mniej bezpośredni lub nie bezpośredni uczonym bodźcom. W tym kontekście zachowania nawigacyjne opisywano rozwiniętymi sekwencjami kroków (np. skrętów w labiryncie), na każdym z których musiało wystąpić warunkowanie. Oczywistym problemem, który napotyka takie podejście jest trudność, czy wręcz niemożliwość wskazania bodźca bezwarunkowego (ang. *unconditioned stimulus, US*), umożliwiającego taki rodzaj uczenia.

Systematyczną analizę tego zagadnienia, przeprowadził Edward Tolman (Tolman, 1948), który wywodził się z nurtu behawiorystycznego, będąc inicjatorem behawioryzmu celowościowego. W swoich pracach uwzględniał celowość zachowań wykraczającą poza bezpośrednie mechanizmy warunkowania instrumentalnym, w związku z czym zbliżał się do wyjaśnień zachowań w oparciu o wewnętrzne struktury wiedzy posiadanej przez zwierzę. Tolman w oparciu o doświadczenia przeprowadzone przez Hugh'a C. Blodgetta (Blodgett, 1929) wskazał na niedostatki wyjaśnień opartych na bezpośrednich reakcjach na odbierane bodźce. Badania Blodgetta przytoczone przez Tolmana opierały się na dwuetapowej procedurze treningowej – nienagradzana spontaniczna eksploracja labiryntu poprzedzająca sesje, w których nagrodę wprowadzano. Blodgett donosi, iż szczury, które miały okazję zapoznać się z labiryntem wcześniej, pomimo niskiej efektywności wykonywania zadania nienagradzanego bardzo szybko osiągały wysoką skuteczność w momencie wprowadzenia nagrody. Wskazuje to, iż doświadczenie przebywania w otoczeniu pozwoliło im zgromadzić informacje, które zostały wykorzystane do zdobywania nagrody, gdy ta była dostępna. Na wcześniejszych etapach nie można było wnosić, że badane gryzonie uczą się czegokolwiek, stąd też opisane zjawisko zostało nazwane „utajonym uczeniem się”. Opierając się na tych



wynikach, Tolman przeprowadził komplementarne badania nawigacyjne. Wykorzystując labirynty, głównie typu T, o konstrukcji umożliwiającej wykonywanie wielu następujących po sobie wyborów prawo/lewo, Tolman testował skuteczność gryzoni w poruszaniu się w kierunku celu wyrażoną jako stosunek błędnych skrętów wykonanych w drodze do celu. Tak zaprojektowany paradygmat pozwala badać zdolność zwierząt do wyboru najbardziej optymalnej, tj. najszybszej, trasy do pożądanego miejsca. Umiejętność modyfikowania sekwencji skrętów, a więc skracania trasy do pożądanego celu, jak wykazał Tolman, ulegała poprawie w zależności od ilości sesji treningowych, a szybkość poprawy wiązała się z poziomem motywacji (motywacja była wyższa u grup badawczych poddanych deprywacji pokarmowej). Co więcej, niektóre z badanych gryzoni dokonywały nawet „ostatecznego” skrótów obchodząc labirynt dookoła i dostając się do nagrody z zewnątrz, bez konieczności wykonywania poprawnej sekwencji skrętów. W kontekście poszukiwania podstaw zdolności przestrzennych opisane wyniki świadczą o apriorycznym charakterze zachowań nawigacyjnych badanych gryzoni. Behawior podążania skrótami nie miał możliwości zostać uwarunkowany poprzez wzmocnienie, gdyż decyzja o wyborze skrótowej ścieżki stanowiła zupełnie nowy wzór zachowania (co odnosi się w szczególności do opisywanych sytuacji obchodzenia całości labiryntu). Dla wyjaśnienia takich zachowań Tolman założył konieczność zapośredniczenia związku wyboru trasy zwierzęcia z nagrodą poprzez swego rodzaju konstrukt pamięciowy, odzwierciedlający charakterystykę przestrzeni w której nawigowało dane zwierzę. Tego rodzaju reprezentacje, pozwalające zwierzętom na zachowania wykraczające poza standardowy przebieg warunkowania instrumentalnego Tolman określił mianem „map kognitywnych”. Takie mapy stanowiłyby zapamiętany model, opisujący stosunki przestrzenne danej lokalizacji i znajdujących się w niej obiektów. Dostęp do takiego konstrukt umożliwiałby zwierzętom podejmowanie decyzji odnośnie przebiegu całej trasy – w tym dokonywanie skrótów przez wcześniej nieodwiedzane obszary.

Niemniej jednak, pomimo silnych przesłanek płynących z badań behawioralnych, takich jak opisane powyżej, za czasów działalności Tolmana nie zdołano dokonać odkryć, w szczególności w obszarze fizjologii układu nerwowego, które dostarczyłyby informacji o tym, w ramach jakich struktur i mechanizmów mapy kognitywne mogłyby funkcjonować.

## 1.6. Neurofizjologiczne podstawy zachowań przestrzennych ssaków

Odnalezienie struktur mózgowych wrażliwych na przestrzeń stanowiłoby bezpośredni dowód na fundamentalny i dystynktywny status kognicji przestrzennej. W tym aspekcie, największego postępu dokonano w obszarze nawigacji ssaków, przede wszystkim w kontekście odkrycia licznych grup neuronów wrażliwych na kategorie przestrzenne. Odkrycia te są owocem pracy przede wszystkim Johna O'Keefe'a, który należał do wczesnych proponentów roli struktur w obrębie hipokampa w kognicji przestrzennej. Domniemanie opierało się na analizie behawioru gryzoni z lezjami w tym obszarze mózgu (O'Keefe & Dostrovsky, 1971). Poza powiązaniem, funkcji przestrzennej z określoną strukturą neuroanatomiczną zespół O'Keefe'a przeprowadził również pionierskie badania, polegające na rejestracji aktywności elektrofizjologicznej pojedynczych neuronów w obszarze CA1 hipokampa. Po wybudzeniu gryzoni z zaimplementowanymi w CA1 elektrodami, poddano je badaniu w teście otwartego pola. Jest to jeden z typowych paradygmatów doświadczalnych, polegający na umieszczeniu zwierzęcia na pustej arenie, której obszar może ono swobodnie eksplorować, w tym wypadku z jednoczesnym pomiarem aktywności neuronów hipokampa. Przełomowym wynikiem dokonanego eksperymentu była obserwacja, że aktywacja poszczególnych z monitorowanych neuronów występowała tylko i wyłącznie, gdy zwierzę znajdowało się w określonym miejscu areny. W ten sposób odkryto pierwszą z klas neuronów wrażliwych na informację przestrzenną – tzw. komórki miejsca (ang. *place cells*).

Badania elektrofizjologiczne nad neurofizjologicznymi korelatami zachowań przestrzennych kontynuował zarówno zespół O'Keefe'a, jak i powiększająca się grupa badaczy z całego świata. Kolejnej przełomowej obserwacji dokonali May-Britt Moser i Edvard Moser. Odkryli oni klasę neuronów zlokalizowanych w obszarze kory śródwęchowej przejawiającą przestrzennie regularny wzorzec aktywacji. Tak zwane komórki siatki (ang. *grid cells*), jak nazwano subclassę neuronów odkrytą przez Moserów, posiadają wzorzec aktywacji pokrywający równomiernie płaszczyznę środowiska eksplorowanego przez poruszające się zwierzę (Fyhn i in., 2004).

Zaobserwowany przez Moserów wzorzec aktywacji można potraktować na dwa sposoby. Łącząc punkty o najwyższym prawdopodobieństwie wystąpienia potencjału czynnościowego uzyskuje się teselację składającą się z trójkątów równobocznych (Fig. 2. 1.b). Jednakże, uważa się, że trójkąty równoboczne nie są podstawowymi jednostkami funkcjonalnymi wzorca generowanego przez komórki siatki. Jednostki takie tworzą złożenia składające się z grup przylegających trójkątów, których wspólny wierzchołek wyznacza środek sześciokąta foremnego (Fig. 2. 1.c). Teselacja heksagonalna jest uprzywilejowaną formą podziału płaszczyzn dwuwymiarowych ze względu na optymalność pod względem ilości kafelków, jakość odwzorowania (w szczególności obszarów o nieregularnych lub zaokrąglonych granicach dominujących w środowisku naturalnym) (Guanella & Verschure, 2007; Mathis i in., 2015; Wei i in., 2015), a także właściwości polegającej na tożsamej odległości środków wszystkich przylegających kafelków (Fig. 2 2.c). Oznacza to, że w obrębie siatki przemieszczenie od – do dowolnego z przyległych pól zawsze równe jest rozmiarowi pojedynczego pola. Tym samym, dla dowolnej trajektorii opisanej na heksagonalnej siatce, jej długość zawsze będzie wyrażalna liczbą naturalną, której wielkość odpowiadać będzie ilości przebytych pól. Warto również zaznaczyć, że zaobserwowana regularność aktywacji komórek siatki spełnia założenia geometrii euklidesowej na fundamentalnym poziomie - m.in. zawsze wyznaczany jest odcinek łączący dwa dowolne punkty zakodowane w takim systemie, a wszystkie kąty proste pozostają przystające. Odkrycia Johna O’Keefe’a oraz May-Britt i Edvarda Moserów zostały nagrodzone Nagrodą Nobla w 2014 r. w dziedzinie fizjologii lub medycyny „za odkrycie w mózgu komórek stanowiących system pozycjonowania” (Burgess, 2014).

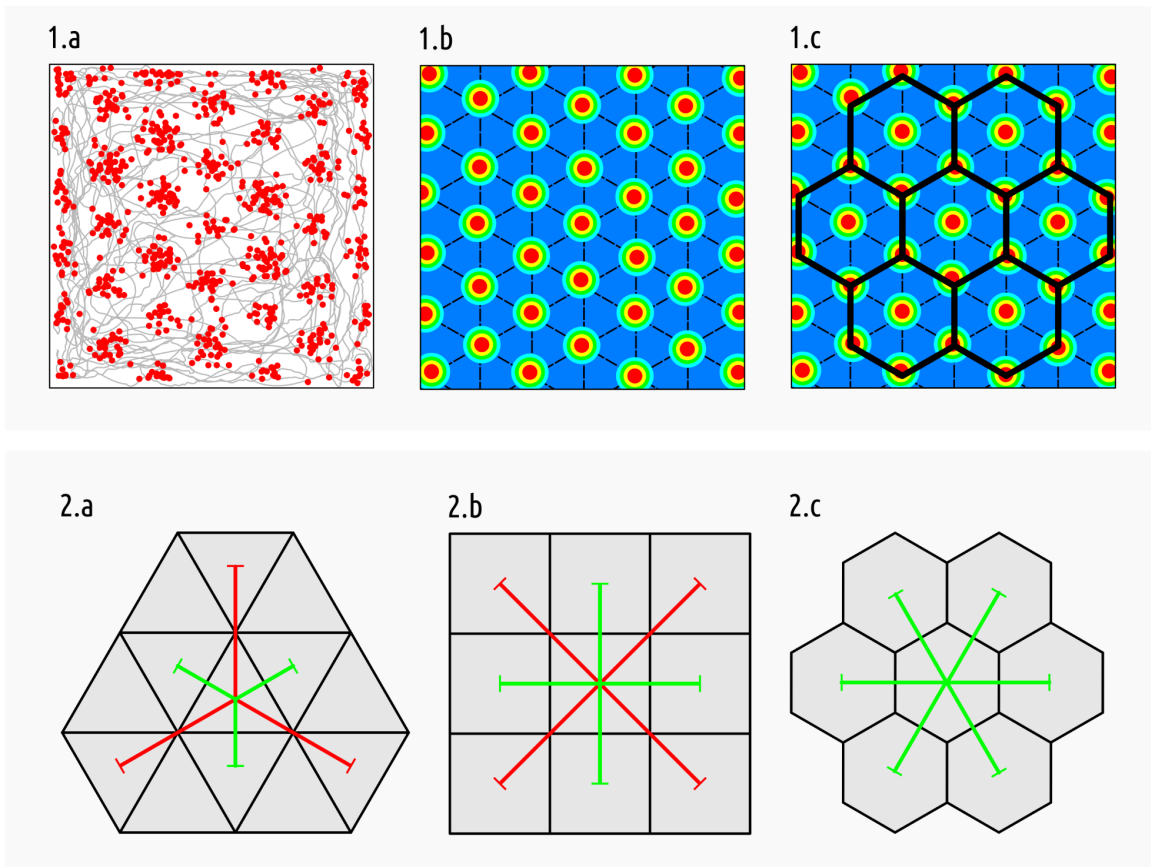


Fig. 2. Ilustracja typowego wzorca aktywacji komórek siatki w trakcie swobodnej eksploracji areny kwadratowej (1.a), czerwone kropki – potencjały czynnościowe, szara linia – trajektoria ruchu zwierzęcia. Dystrybucja prawdopodobieństwa wystąpienia potencjału czynnościowego tworzy regularną teselację składającą się z trójkątów równobocznych (1.b). Uznaje się, że jednostką funkcjonalną teselacji generowanej przez komórki siatki jest sześciokąt foremny (1.c), a trójkątna teselacja wynika z obecności de facto dwóch heksagonalnych siatek przesuniętych w fazie. Regularna i kompletna teselacja możliwa jest z wykorzystaniem kilku figur foremnych, z których trzema najprostszymi są trójkąty równoboczne (2.a), kwadraty (2.b), i sześciokąty foremne (2.c). Jednakże, wyłącznie w teselacji opartej na sześciokątach odległości pomiędzy środkami wszystkich sąsiadujących pól są tożsame i wynoszą  $\sqrt{3} \times$  długość boku sześciokąta (czerwone i zielone linie wyznaczają odległości pomiędzy środkami sąsiadujących pól, w obrębie typu teselacji tożsamość koloru oznacza tożsamość długości).

Poza dotychczas omówionymi komórkami miejsca i siatki w obrębie kory śródwchowej zaobserwowano również komórki wykazujące wrażliwość na informacje przestrzenne innych kategorii. Należą do nich:

- komórki pozycji głowy (ang. *head direction cells*), wykazujące aktywność uzależnioną od kąta wychylenia głowy zwierzęcia względem egocentrycznej osi symetrii ciała zwierzęcia (Taube i in., 1990).

- komórki granicy (ang. *boundary cells*), generujące potencjały czynnościowe w lokalizacjach proksymalnych do obwodów aren (np. ścian) (Solstad i in., 2008).
- komórki prędkości (ang. *speed cells*) o częstotliwości potencjałów czynnościowych proporcjonalnej do parametrów odometrycznych ruchu (Kropff i in., 2015).

W kontekście odkryć dokonywanych w obszarze neurobiologii nawigacji należy mieć na względzie, że większość z nich odnosi się do eksploracji środowisk lokalnie dwuwymiarowych (np. płaskich aren). Po części podyktowane było to ograniczeniami technicznymi wykonywania nagrań elektrofizjologicznych: badane zwierzę musiało pozostawać podłączone przewodami do układu rejestrującego. Ograniczenie to zostało pokonane wraz z opracowaniem bezprzewodowych, zintegrowanych systemów rejestracji elektrofizjologicznej, dzięki czemu zespół Kate Jeffery był w stanie zaobserwować wzorzec aktywności komórek siatki u szczurów eksplorujących trójwymiarowe rusztowanie (Grieves i in., 2021), wykazując obecność wolumetrycznych obszarów aktywacji, jednakże o znacznie mniejszej regularności w porównaniu z obserwowanymi przy eksploracji płaszczyzn. Podobne badanie wykonano także z wykorzystaniem nietoperzy (Ginosar i in., 2021), z podobnymi rezultatami – również zaobserwowano wolumetryczne obszary aktywacji o mniejszym niż w wypadku dwuwymiarowych wzorców aktywacji uporządkowaniu (Ginosar i in., 2021).

Odkrycie omówionych typów komórek można postrzegać jako bardzo silną przesłankę świadczącą na rzecz faktycznego występowania wrażliwości na cechy przestrzenne środowiska w ramach podstawowych struktur nerwowych. Ich obecność i organizacja zdają się być wrodzone, co implikuje poniekąd również wrodzoność przynajmniej części zdolności przestrzennych. Zaliczają się do nich również własności o charakterze geometrycznym – można zakładać, że postrzeganie kształtu otoczenia może mieć podstawę w aktywności komórek granicy, zaś postrzeganie wzajemnych relacji obiektów – wiązać się z funkcjonowaniem komórek siatki. W tym ujęciu, wyniki współczesnych doświadczeń neurobiologicznych wydają się potwierdzać postulaty Kanta w przeciwieństwie do koncepcji związanych z ujęciem zbliżonym do prezentowanego przez von Helmholtza (Wills i in.,

2010). Jednocześnie, system pozycjonowania opierający się między innymi na wymienionych klasach neuronów, jest systemem dynamicznym i podległym plastyczności, a więc aktywnie ulegającym wpływowi bodźców sensorycznych (Moser i in., 2015). Można więc przyjąć za prawdopodobne, że o ile predyspozycje do wrażliwości na informację przestrzenną w istocie są z punktu osobniczego „nadane”, to nie są niezmiennie i podlegają typowym zjawiskom neurofizjologicznym, np. ulegają degradacji w wypadku lezji (O’Keefe & Dostrovsky, 1971) czy chorób (Laczó i in., 2018), zaś ich efektywność zwiększa się kiedy są trenowane (Griesbauer i in., 2022).

### **1.7. Zdolności przestrzenne stawonogów w kontekście filogenezy zachowań przestrzennych**

Grupą szczególnie interesującą, a jednocześnie wciąż zbadaną w stopniu nieporównywalnie mniejszym od kręgowców, są bezkręgowce. W szczególności dotyczy to owadów, z którymi gatunki kręgowców w tym liczne ssaki dzielą bardzo złożone przestrzenie środowiska lądowe, a jednocześnie pozostają skrajnie różne pod względem neuroanatomii i presji selekcyjnych. Stąd, nasuwa się pytanie – czy, a jeżeli tak to w jaki sposób, owady są w stanie skutecznie przetwarzać informacje przestrzenne. Jakkolwiek o istnieniu mechanizmów pozwalających na skuteczne funkcjonowanie w przestrzeni świadczy już sam fakt sukcesu ewolucyjnego owadów, które stanowią najliczniejszą gromadę zwierząt w biosferze (zarówno pod względem liczby gatunków, rozpowszechnienia jak i biomasy), to dokładna natura tych mechanizmów pozostaje wciąż przedmiotem badań i debat.

W poprzednich podrozdziałach niniejszej pracy wielokrotnie przytaczano przykłady zdolności nawigacyjnych i związanych z kognicją przestrzenną przedstawicieli gatunków należących do tej gromady. Przykłady te prezentują jednak zaledwie niewielki wycinek danych dostępnej w literaturze, podejmującej zagadnienie nawigacji owadów. Jak zaznaczono, jest to gromada obejmująca gatunki przystosowane do życia w skrajnie różnych biotopach oraz wykorzystująca niezwykle szerokie spektrum strategii życiowych, wymagających skrajnie różnych repertuarów behawioralnych – od najprostszych, związanych z realizacją podstawowych wymogów przetrwania i wydania potomstwa po rozwinięte zachowania społeczne, koordynujące życie wielotysięcznych społeczności (Matthews & Matthews, 2010).

Podobną różnorodność można zaobserwować w odniesieniu do strategii nawigacyjnych poszczególnych gatunków, w zależności od niszy i sposobu funkcjonowania należących do nich osobników.

Za część zróżnicowania zachowań nawigacyjnych owadów odpowiada mnogość przystosowań w obrębie możliwości sensorycznych którymi dysponują przedstawiciele poszczególnych gatunków. Owady jako gromada posiadają zdolności chemorecepcji (zarówno kontaktowej, jak i detekcji sygnałów chemicznych ze znacznych odległości), magnetorecepcji (Fleischmann i in., 2020), wrażliwości na bodźce świetlne w zakresie od dalekiej podczerwieni (Schmitz i in., 2007) do ultrafioletu (Chittka i in., 1994), wrażliwości na kierunek i prędkość wiatru (Burnett i in., 2022), temperaturę (Ruchty i in., 2009), polaryzację światła (Yadav & Shein-Idelson, 2021), bodźce dotykowe, wibracje (w tym dźwięki w zakresie od infra- do ultradźwięków) (Stumpner & von Helversen, 2001), wrażliwości na przyspieszenie (Pringle, 1997), a także na ładunek elektrostatyczny (Zakon, 2016). Potencjalnie każdy z wymienionych kanałów zmysłowych może dostarczać informacji wykorzystywanych w nawigacji. Z tego powodu najbardziej ogólnym podziałem zdolności nawigacyjnych jaki można wyznaczyć jest kategoryzacja pod względem allo- i egocentryczności (poniekąd odpowiadająca zastosowanej w niniejszej pracy typologii układów odniesienia). Byłaby to zatem nawigacja oparta na wskazówkach zewnętrznych, niezależnie od stopnia złożoności percepcyjnej bodźca, czy odpowiedzi na niego oraz nawigacja bazująca na mechanizmach (włączając strukturę organizacji sensorium) internalnych. Zaproponowany podział nie posiada jednak ostrych granic i zapewne możliwym byłoby wskazanie zachowań zdolności, bądź strategii o charakterze przejściowym, niemniej jednak zawęży kierunek i określa kryteria dla rozważań o zdolnościach geometrycznych w sensie ścisłym.

### **1.7.1. Nawigacja z wykorzystaniem czynników zewnętrznych**

#### **1.7.1.1. Podstawowe strategie nawigacyjne owadów, kinezy i taksje**

Uważa się, że do najstarszych ewolucyjnie strategii kierowania ruchem należą strategie oparte na podążaniu w kierunku wzrastających gradientów czynników atraktantnych obecnych w środowisku. Mechanizmy tego rodzaju są obserwowane w wypadku mobilnych organizmów jednokomórkowych, pozwalając im na przemieszczanie się do obszarów o preferowanych

parametrach. Wobec tego nie jest zaskakującym, że niemal wszystkie owady są w stanie kierować swoim ruchem w odpowiedzi na bodźce chemiczne, wzrokowe, temperaturę i wilgotność. Jednym z najprostszych przykładów takiego rodzaju nawigacji są „kinezy” rozumiane jako reakcje lokomotoryczne, charakteryzujące się zmianą prawdopodobieństwa (zarówno zmniejszenie prawdopodobieństwa w wypadku bodźców awersyjnych, jak i zwiększenie w wypadku atraktantnych) ruchu (ortokineza) i/lub kąta zwrotu (klinokineza) po zarejestrowaniu bodźca. W takim wypadku, nawet zwierzę poruszające się w warunkach neutralnych po trajektoriach odpowiadających błędzeniu losowemu będzie, w obecności bodźca, zwiększać prawdopodobieństwo znalezienia się w pożądanym warunkach. Jednocześnie należy zaznaczyć, że w wypadku kinez nie jest konieczny pomiar natężenia bodźca, a zalewie jego detekcja i mechanizm generowania aktywnego ruchu. Zbliżoną do kinezy strategią kierowania ruchem jest taksja, która posiada komponentę kierunkową i wymaga pomiaru natężenia bodźca. W wypadku taksji za informację kierunkową odpowiada natężenie bodźca zwiększające lub zmniejszające prawdopodobieństwo ruchu w jego kierunku. Kineza jest strategią uzależnioną całkowicie od bodźców zewnętrznych i nie posiada charakteru kierunkowego — opiera się wyłącznie na zmianie prawdopodobieństwa ruchu, co pośrednio skutkuje przemieszczaniem się w pożądanym kierunku.

Możliwości mechanizmów kinezy rozszerza ponadto bilateralna symetria ciał owadów (a co za tym idzie zwykle parzystym występowaniu struktur sensorycznych) umożliwiającą, w połączeniu z ruchem o charakterze oscylacyjnym, wytworzenie efektywnych ruchów kierunkowych poprzez modulację kąta i amplitudy oscylacji (Webb & Wystrach, 2016). Ponadto symetria bilateralna dostarcza informacji kierunkowej o natężeniu bodźca (pochodzącej z porównania siły bodźca odbieranego przez przeciwległe organy sensoryczne), wymaganej dla występowania taksji. Zdolność do skutecznej lokomocji kierunkowej opartej na symetrii bilateralnej została zademonstrowana w oparciu o modele opracowane przez cybernetyka Valentino Braitenberga (Negrello, 2014). Poszczególne taksje są specyficzne dla modalności i określa się je mianem np. fototaksji – taksji względem natężenia bodźca świetlnego lub fonotaksji – kierowaniu się ku bodźcowi dźwiękowemu. Ta ostatnia była przedmiotem licznych badań, także robotyczno-behawioralnych, na świerszczach (Reeve i in., 2005; Webb & Scutt, 2000), które wykorzystują tę strategię podążając za pieśniami godowymi emitowanymi przez partnerów.



### 1.7.1.2. Wskazówki kompasowe

Owady dienne, przede wszystkim latające, wykorzystują w nawigacji strategię opartą na tzw. wskazówkach kompasowych, do których zaliczają się przede wszystkim bezpośrednia pozycja słońca na niebie oraz wzorzec polaryzacji światła słonecznego (Freas & Spetch, 2023). Pierwsze dowody o wykorzystaniu tego rodzaju wskazówek zostały dostarczone przez Felixa Santschiego (1911) (Wehner, 1990), który przy użyciu luster dostarczył podczas rójki latającym mrówkom fałszywej (odwróconej o  $180^\circ$ ) informacji o pozycji słońca, co poskutkowało odpowiednią zmianą kierunku lotu. W kolejnych badaniach dowiedziono, że wykorzystanie informacji o położeniu słońca odgrywa kluczową rolę również dla innych gatunków owadów – kanonicznym przykładem są eksperymenty Karla von Frischa, który wykazał, że informacja przekazywana przez robotnicę pszczoły miodnej powracającej z pożytku pozostałym robotnicom w ulu (przez tzw. taniec, za odkrycie i zdekodowanie którego von Frisch został nagrodzony Nagrodą Nobla w 1973 r.) jest podawana w odniesieniu do pozycji słońca. Ponadto, von Frisch jako pierwszy wykazał wrażliwość owadów na pośrednią wskazówkę o lokalizacji słońca, mianowicie wzorzec polaryzacji światła słonecznego. W doświadczeniach z wykorzystaniem pszczół zaobserwował, że zmiana wzorca polaryzacji światła słonecznego za pomocą foliowego polaryzatora skutkowało innymi parametrami tańca robotnic, wystawionych na tak zmieniony bodziec (Frisch, 1993). Wskazówki kompasowe pochodzące od pozycji słońca są dodatkowo uzupełniane przez gradient chromatyczny nieba, wyrażany w postaci proporcji światła o długich i krótkich falach, zmiennej w poszczególnych rejonach nieba w zależności od wysokości słońca na nieboskłonie.

Wszakże wykorzystanie wskazówek kompasowych związanych z pozycją słońca w oczywisty sposób dotyczy owadów dziennych, to analogiczną wrażliwość na pozycje ciał niebieskich zaobserwowano również u owadów nocnych, pozyskujących informację kierunkową na podstawie położenia Księżyca, a nawet Drogi Mlecznej na nocnym niebie (Dacke i in., 2013). Nawigację na podstawie położenia gwiazd Drogi Mlecznej wykazał zespół Erica Warranta obserwując lokomocję osobników gatunku żuka gnojara (*Scarabaeus satyrus*), charakteryzujących się nocnym trybem życia, umieszczając je pod kopułą planetarium, na której wyświetlano projekcje nieba w dowolnej konfiguracji (Dacke i in., 2013).

### 1.7.1.3. Nawigacja na podstawie punktów charakterystycznych

Gatunki owadów, których strategie życiowe wymagają przemieszczania się do ustalonych lokalizacji ekstensywnie wykorzystują w procesie nawigacji wskazówki oparte na rozpoznawalnych cechach środowiska. Kanonicznym przykładem takich gatunków są zaliczane do tzw. zbieraczy z miejscem centralnym (ang. *central place foragers*, CPF). Zazwyczaj osobniki tych gatunków posiadają gniazdo, do którego przynoszą zasoby. Zaliczać będą się do nich niemal wszystkie gatunki owadów społecznych, żyjące w koloniach zajmujących określoną stałą lokalizację (Bell, 1990). Pewnym wyjątkiem są nomadyczne gatunki mrówek, których całe kolonie okresowo zmieniają lokalizację, jednakże również w ich wypadku, podczas fazy stacjonarnej, spełniają kryteria CPF. Zachowania typowe dla CPF są również obserwowane u owadów charakteryzujących się samotniczym trybem życia, przykładowo przez niektóre gatunki os, m.in. u wymienionego wcześniej taszczyzna pszczelego. Opisana wcześniej praca Tinbergena była również jednym z pierwszych systematycznych badań dowodzących zdolności owadów do nawigacji z wykorzystaniem charakterystycznych wskazówek wizualnych (wariant pierwszy doświadczenia N. Tinbergena (Fig. 1. a, b).

Poza wykorzystaniem poszczególnych obiektów w charakterze punktów orientacyjnych, owady należące do gatunków społecznych posługują się w nawigacji również całościowym obrazem otoczenia. Wskazuje na to wykonywanie tzw. lotów orientacyjnych przez robotnice trzmieli i pszczół po raz pierwszy opuszczających ul. Lot ten składa się z wielu manewrów okrążających lokalizację gniazda, wykonywanych na różnych wysokościach i w zmiennym oddaleniu od wejścia do ula. Lot taki umożliwia nabycie wspomnień wizualnych panoramy otoczenia, na podstawie której możliwa jest późniejsza nawigacja (Zeil & Fleischmann, 2019). Zaobserwowano także tendencję do odtwarzania części trajektorii lotu orientacyjnego przez owady powracające do gniazd. Mechanizm na podstawie dopasowania obserwowanego obrazu panoramicznego do zapamiętanego przez osobnika obrazu miejsca docelowego określa się „dopasowaniem widoku” (ang. *view matching*) lub „dopasowaniem obrazu” (ang. *image matching*) (T. S. Collett & Cartwright, 1983; Hohol i in., 2017; Lent i in., 2010). Wczesne modele tych mechanizmów zakładały zapamiętywanie przez owady niskoprzetworzonych obrazów i wykonywanie porównania widoku obserwowanego z

obrazem zapamiętanym „piksel po pikselu” (przez piksel w tym wypadku rozumiana jest informacja z jednego omatidium oka złożonego). Przyjmowane obecnie szersze rozumienie „obrazu” zakłada potencjalne kodowanie parametrów uzyskanych po przetworzeniu wejściowej informacji wzrokowej, takich jak głębokość, ruch, krawędzie lub specyficzne cechy, co umożliwiłoby zarówno większą kompresję, jak i bardziej ogólne dopasowania. Aczkolwiek dane dostępne w literaturze wskazują na zmienność charakterystyki tych mechanizmów w zależności od gatunku (Wystrach & Graham, 2012).

Strategie nawigacji wzrokowej są szeroko stosowane również niektóre przez gatunki mrówek, które z racji środowiska życia (np. przez gatunki pustynne żyjące w miejscach, gdzie wysoka temperatura powierzchni gruntu nie pozwala na utrzymywanie się szlaków feromonowych) zapamiętują ścieżki na podstawie wskazówek wizualnych (Wehner, 2003).

## **1.7.2. Nawigacja z wykorzystaniem czynników wewnętrznych**

### **1.7.2.1. Autogeniczne strategie eksploracyjne**

Podstawowym aspektem wiążącym się z tematyką nawigacji na podstawie czynników wewnętrznych, są rutyny ruchów wykonywane przez owady w sytuacji niedostępności czynników zewnętrznych, mogących zostać wykorzystane do przeprowadzenia nawigacji. Zgodnie z definicją nawigacji przyjętą w obrębie niniejszej pracy, zachowania poszukiwawcze nie zaliczają się do tej kategorii, ponieważ nie posiadają komponenty kierunkowej w przeciwieństwie do form nawigacji tak rudymenarnych jak kinezy.

Ekspresja wzorców behawioralnych strategii poszukiwawczych występuje w warunkach całkowitego braku dostępności wskazówek zewnętrznych oraz niewykształcenia (w wypadku np. niedoświadczonych osobników) lub dezaktualizacji wykorzystywanych układów odniesienia. Należy zaznaczyć, że sytuacje braku jakichkolwiek bodźców środowiskowych różnicujących przestrzeń na obszary mniej lub bardziej atrakcyjne ze względu na wrodzone preferencje zwierzęcia są raczej niespotykane w środowisku naturalnym – w takich wypadkach obserwowane zachowania będą wypadkową rutyn ruchu zachowania poszukiwawczego oraz taksji. Powszechnie występującym zjawiskiem jest jednak eksploracja nowych środowisk, w których wprawdzie wskazówki możliwe do wykorzystania w nawigacji są dostępne, to jeszcze nie zostały poznane przez eksplorującego środowisko owada.

Najprostszą możliwą formą autogenicznej strategii ruchu jest tzw. błądzenie losowe (ang. *random walk*). Przejawia się ono podążaniem po trajektorii, której wszystkie parametry (długość epizodu lokomocji, kąty skrętu, czas i częstość zatrzymań) pozostają losowe. Z racji stochastycznej natury tego sposobu generowania ruchu, przestrzeń eksplorowana jest w sposób homogeniczny. W wypadku obszarów ograniczonych barierą, prawdopodobieństwo odwiedzenia poszczególnych punktów będzie wyłącznie funkcją czasu trwania eksploracji.

Nieco odmienną i bardziej złożoną strategią eksploracji przestrzennej jest tzw. lot Lévy'ego (ang. *Lévy's flight* (Mandelbrot, 1982)). Podobnie jak błądzenie losowe jest to proces stochastyczny, różniący się jednak kształtem rozkładu prawdopodobieństwa występowania epizodów ruchu danych długości. W wypadku błądzenia losowego rozkład ten dąży do rozkładu Gaussa, natomiast w wypadku lotu Lévy'ego obserwowany jest rozkład odpowiadający rozkładowi potęgowemu, lub inaczej rozkładowi z tzw. długim ogonem. W odniesieniu do trajektorii ruchu skutkuje to występowaniem epizodów, składających się z najbardziej prawdopodobnych, krótkich przemieszczeń, przeplatanych losowo przemieszczeniami relatywnie bardzo długimi. Wzorzec eksploracji o charakterystyce lotu Lévy'ego obserwowano u wielu gatunków wędrownych. Spekuluje się, że strategie eksploracyjne o tym charakterze są wysoce adaptatywne (na co wskazuje ich powszechność) ze względu na optymalizację kosztów energetycznych ponoszonych na eksplorację. Powodem jest wysoki stopień dopasowania do dystrybucji zasobów w środowisku naturalnym (Campeau i in., 2022).

Do najbardziej złożonych typów strategii eksploracyjnych i poszukiwawczych należy kategoria wyszukiwania systematycznego. Podobnie jak w wypadku pozostałych kategorii behawioru eksploracyjnego, poszukiwanie systematyczne wykonywane jest w warunkach braku wiedzy o dokładnej lokalizacji celu nawigacji, jednakże zwykle wykonywane jest w wypadku posiadania przez osobnika wiedzy o prawdopodobnej lub przybliżonym położeniu. Dlatego też, obszar objęty poszukiwaniem systematycznym jest ograniczony, a jego powierzchnia koresponduje z dokładnością przybliżonej lokalizacji. Mimo że eksploracja systematyczna nie spełnia kryteriów nawigacji w sensie ścisłym, to można ją zaklasyfikować jako strategię heurystyczną, pośrednio skutkującą znalezieniem się w pożądanej lokalizacji. Poszukiwanie

systematyczne najczęściej przybiera postać periodycznie powtarzanej rutyny ruchowej skutkującej wyznaczeniem trajektorii, obejmującej obszar na którym potencjalnie znajduje się cel, tak aby jego obecność mogła zostać wykryta bezpośrednio przez zmysły owada. Trajektorie strategii eksploatacyjnych mogą przybierać postać np. regularnych oscylacji przecinających przeszukiwany obszar (Adamski & Witkowski, 2006), czy tras spiralnych o zmniejszającej się średnicy.

### 1.7.2.2. Integracja ścieżki i odometria

Mechanizm tzw. integracji ścieżki (ang. *path integration*) zaobserwowano u gatunków wykazujących zachowania typowe dla CPF (Wehner & Srinivasan, 2003). Robotnice-furażerki mrówek, os, pszczół i trzmieli regularnie opuszczają gniazda w celu pozyskiwania zasobów wymaganych dla utrzymania kolonii. W trakcie pozyskiwania pokarmu osobniki mogą udawać się do bardzo oddalonych źerowisk, a także w ciągu pojedynczego opuszczenia gniazda, mogą odwiedzać liczne lokalizacje. W trakcie takich ekskursji owady niejednokrotnie podążają po złożonych, zawiłych trajektoriach, lecz powracając do gniazda poruszają się w linii prostej lub po zbliżonych trasach (Srinivasan, 2015). Takie zachowanie implikuje wykorzystanie mechanizmu śledzącego kierunek i dystans przemieszczeń, co pozwala na utrzymanie wektora kierunku stale wskazującego lokalizację wejścia do gniazda (Heinze i in., 2018).

Określenie wektora ścieżki możliwe jest na podstawie śledzenia wskazówek kompasowych, aczkolwiek podstawowy mechanizm integracji ścieżek polega na śledzeniu ruchu autogenicznego i na tej podstawie aktualizowania wektora wskazującego położenie gniazda względem aktualnej pozycji owada. Odometria, czyli pomiar pokonywanych odległości odbywa się z wykorzystaniem dwóch podstawowych mechanizmów: śledzenia przepływu optycznego (ang. *optic flow*; rozumianego jako ruch pozorny) widzianego obrazu otoczenia w trakcie lokomocji oraz zliczania kroków (ang. *step counting*), czyli estymacji na podstawie ruchów odnóży wykonywanych w trakcie lokomocji.

Śledzenie przepływu optycznego jest ekstensywnie wykorzystywane przede wszystkim przez gatunki owadów zdolne do aktywnego lotu. Bezpośrednie wykorzystanie informacji o dystansie dowiedziono obserwując charakterystykę tańców osobników pszczoły miodnej

(Srinivasan i in., 2000). W doświadczeniu, owady przemieszczające się z ula do żerowiska oddalonego o stały dystans, musiały pokonać tunele, na ścianach których umieszczono wzory zwiększające lub zmniejszające postrzegany przepływ optyczny. W zależności od zastosowanego wzoru, taniec robotnic powracających do ula wskazywał odpowiednio mniejszą lub większą pozorną odległość źródła pokarmu.

Podstawowym mechanizmem odometrii wykorzystywanym przez gatunki owadów, których podstawowym sposobem przemieszczanie się jest chód, jest zliczanie kroków (Ronacher i in., 2000). Pomimo że wykazano również wrażliwość na informację na temat odległości, pozyskiwaną na drodze śledzenia przepływu optycznego, to mechanizm zliczania kroków pełni dominującą rolę (Pfeffer & Wittlinger, 2016). Świadczą o tym wyniki doświadczeń wykonanych z wykorzystaniem mrówek z gatunku *Cataglyphis fortis*. Robotnikom tego żyjącego w pustynnych środowiska gatunku skracano chirurgicznie odnóża lub przytwierdzano, jak to określili badacze, „szczudła”. Interwencje te nie ograniczały swobody poruszania się poddanych im osobników, jednakże prowadziły do systematycznego niedoszacowywania lub przeszacowywania odległości, które pokonywały w celu dostania się do gniazda lub lokalizacji pokarmu. Tym samym, wskazuje to na dominującą rolę liczby wykonanych kroków (która niezależnie od interwencji pozostawała stała) niezależnie od faktycznie pokonywanych odległości (które, w wypadku polegania na przepływie optycznym byłyby szacowane poprawnie) (Wittlinger i in., 2006).

### **1.7.3. Strategie nawigacyjne wyższego rzędu**

Zaprezentowany przegląd strategii i mechanizmów nawigacyjnych owadów w dużym stopniu odnosi się do poszczególnych aspektów nawigacji jako do wyodrębnionych mechanizmów o stosunkowo wyraźnie wyznaczalnych granicach funkcjonalnych i filogenetycznych. Tendencja do takiego postrzegania nawigacji owadów po części może wynikać z konieczności wyodrębniania w poszczególnych badaniach ściśle określonych zachowań nawigacyjnych. Takie podejście zdaje się jednak nie odwzorowywać faktycznej dynamiki zachowań nawigacyjnych owadów, funkcjonujących w świecie o złożoności znacznie większej niż ściśle kontrolowane układy eksperymentalne. Poszczególne osobniki w toku swojego życia napotykają szeroko zróżnicowane spektrum warunków i sytuacji, w których pojedyncza strategia nawigacyjna nie byłaby efektywna. Zasadnym wydaje się więc założenie, że choć

poszczególne mechanizmy nawigacji można badać w izolacji, to faktycznie tworzą one system, w którym potencjalnie zintegrowane są w modele wyższego rzędu lub są stosowane w zależności od rozpoznawanego przez owady kontekstu, tworząc tym samym swoiste metastrategie.

### **1.7.3.1. Integracja strategii nawigacyjnych i wielozadaniowość**

Istnieją przesłanki wskazujące na dynamiczne przełączanie się pomiędzy stosowanymi strategiami nawigacyjnymi w zależności od kontekstu w jakim zachowanie nawigacyjne jest wykonywane. Jako przykład takiej organizacji nawigacji można wskazać zachowanie mrówek zaobserwowane w badaniu dotyczącym orientacji przestrzennej furazerek gatunku *Cataglyphis velox*. Osobniki tego gatunku, są w stanie przeciągać do gniazda znacznej wielkości zdobycze. W trakcie wykonywania takiego zachowania osobniki poruszają się chodząc do tyłu i trzymając w żuwaczkach ciągnięty obiekt. W tym czasie ich zdolność do skutecznego powrotu do gniazda nie ulega pogorszeniu (Ardin i in., 2016). Zespół badaczy posługując się labiryntem oraz zestawem zasłon pozwalających na ograniczanie dostępu do wskazówek wzrokowych wskazał, że w poprawną nawigację w sytuacji chodzenia do tyłu są zaangażowane co najmniej trzy mechanizmy nawigacyjne — integracja ścieżek, wykorzystanie wskazówek kompasowych oraz mechanizmy nawigacji wizualnej. Pomędzy wymienionymi mechanizmami osobniki przełączały się korygując wzajemnie informacje uzyskane z poszczególnych układów odniesienia. Mrówki tymczasowo porzucają zdobycę i wykonują zwroty w kierunku gniazda w celu orientacji wizualnej, natomiast w trakcie ciągnięcia zdobyczy polegają na skorygowanej informacji pozyskiwanej ze wskazówek kompasowych oraz mechanizmach integracji ścieżki (Schwarz i in., 2017).

Taka specyfika wykorzystania mechanizmów nawigacyjnych przedstawiana jest jako hipoteza „syczoryka szwajcarskiego” lub „skrzynki z narzędziami”. To ujęcie zakłada duży stopień niezależności poszczególnych systemów, z których w danym momencie wykorzystywany jest jeden, a decyzja co do wyboru mechanizmu podejmowana jest na podstawie rozpoznania kontekstu (M. Collett i in., 2013). Konkurencyjnym ujęciem jest założenie o symultanicznej, ahierarchicznej aktywności wielu systemów nawigacyjnych (Hoinville & Wehner, 2018). W takim wypadku obserwowana lokomocja byłaby wypadkową wkładu informacyjnego poszczególnych systemów. Wskazują na to obserwacje trajektorii kompromisowych

obieranych przez osobniki w warunkach konfliktu poszczególnych systemów nawigacyjnych (M. Collett, 2012; T. S. Collett i in., 2001).

### **1.7.3.1 Mapy kognitywne w kontekście owadów**

Zdolności nawigacyjne owadów wydają się zapewniać gatunkom reprezentującym ten rząd zwierząt skuteczność w odnajdywaniu celów nieustępującą tej obserwowanej u ssaków. Nie jest zatem zaskoczeniem, że koncepcje odnoszące się do organizacji nawigacji zaproponowane przez Tolmana (bliżej przedstawione w podrozdziale 1.5) próbuje się zastosować do opisu celowej lokomocji owadów. O ile w wypadku ssaków debata o wykorzystaniu map kognitywnych uchodzi za w przeważającym stopniu rozstrzygniętą dzięki odkryciu neuronalnych korelatów większości komponentów wymaganych do funkcjonowania takiej formy pamięci przestrzennej (Hohol, 2019), to w odniesieniu do owadów wciąż trwa (Dhein, 2023). Brak analogicznych odkryć w obszarze neurofizjologii owadów, a jednocześnie obszerny zasób obserwacji etologicznych wskazujących na liczne mechanizmy nawigacyjne o odmiennej od map kognitywnych charakterystyce, zdaje się przeważać debatę w tym zakresie na rzecz konkurencyjnych teorii nawigacji. Modele opracowane w oparciu o wykorzystywane przez owady dopasowywanie widoków wskazują, że mechanizmy tego rodzaju mogą dorównywać skuteczności opartej na wykorzystaniu map kognitywnych (Hoinville & Wehner, 2018). W takiej sytuacji mapy kognitywne stanowiłyby wyjaśnienie nadmiarowe. Ponadto, zaproponowano również, że metastrategie nawigacyjne opierające się na mechanizmie integracji ścieżek mogłyby pełnić rolę funkcjonalnie ekwiwalentną do typowych map kognitywnych. W tym ujęciu zaproponowano, że możliwość zapamiętania wielu wektorów pozwalałaby na stworzenie struktury asocjacyjnej odpowiadającej założeniom mapy kognitywnej (Cartwright & Collett, 1987). Niemniej jednak, dane eksperymentalne zdają się przeczyć tej koncepcji, jako że wskazują na konsekwentne wykorzystywanie przez owady wyłącznie jednego typowego dla CPF wektora – wskazującego położenie gniazda (M. Collett i in., 2003; M. Collett & Collett, 2009; Knaden & Wehner, 2005).

W kontekście niniejszej rozprawy doktorskiej szczególnie istotnym jest reprezentacyjny, abstrakcyjny aspekt nawigacji opartej na mapach kognitywnych. Abstrakcyjny charakter map kognitywnych lub mechanizmów ekwiwalentnych w kontekście nawigacji owadów pozostaje



tematem eksplorowanym relatywnie rzadko. Większość badań przeprowadzonych w tym zakresie wykorzystuje unimodalne paradygmaty badawcze (Hohol i in., 2017), z wykorzystaniem których znacznie trudniej uzyskać dane na temat mechanizmów związanych z generalizacją bodźców sensorycznych w potencjalne allocentryczne modele środowiska, w którym nawiguje owad (Duval, 2019). Natomiast badania skupiające się typowo na uczeniu konceptualnym owadów w przeważającej większości nie odnoszą się do zachowań nawigacyjnych (Avarguès-Weber & Giurfa, 2013).

### **1.8. Neurofizjologiczne podstawy zachowań przestrzennych owadów**

W poprzednich sekcjach przedstawiono strategie nawigacyjne owadów przede wszystkim w ujęciu behawioralnym. Niemniej jednak, za wykonywaniem każdej z opisywanych strategii nawigacyjnych stoi aktywność struktur nerwowych. Stanowią one podstawowy substrat umożliwiający pobieranie informacji sensorycznej, jej przetwarzanie, przechowywanie i wykorzystanie w celu realizacji zachowań lokomocyjnych. Jednakże w porównaniu do kręgowców (co przedstawiono w podrozdziale 1.6) wiedza odnośnie organizacji i funkcjonowania struktur neurofizjologicznych owadów zaangażowanych w zachowania przestrzenne jest w znacznym stopniu ograniczona. Poza znacznie mniej licznym środowiskiem badaczy zaangażowanych w prowadzenie badań w tym obszarze taki stan rzeczy jest również podyktowany charakterystyką samej gromady Insecta. Podstawowym źródłem ograniczeń przed którym stoją badania układu nerwowego (przede wszystkim w aspekcie funkcjonalnym) jest anatomia owadów. Z racji istotnie mniejszych rozmiarów ciała przeważającej większości gatunków utrudnione jest wykorzystanie standardowych metod z zakresu np. elektrofizjologii, które z powodzeniem stosowano w badaniach nad kręgowcami. Oprócz trudności związanych z pozycjonowaniem elektrod nagrywających, rejestracja aktywności elektrofizjologicznej struktur nerwowych swobodnie przemieszczających się osobników jest niebywale trudna ze względu na ciężar przewodów łączących elektrody z systemami rejestracyjnymi. Niemożliwe jest także zastosowanie obecnie dostępnych systemów bezprzewodowych, ponieważ również w tym wypadku masa i rozmiary znacznie przekraczają udźwig większości owadów. Tym samym, wybór technik pozostaje ograniczony do nagrań unieruchomionych owadów (Riveros & Gronenberg, 2009). Jednocześnie stosuje się systemy dostarczające bodźców sensorycznych umożliwiających zapewnienie kontekstu adekwatnego dla funkcjonowania badanych struktur, tworząc systemy wirtualnej

rzeczywistości dla badanych owadów (Kaushik & Olsson, 2020). Najbardziej podstawową implementacją tego podejścia stanowią systemy tzw. otwartej pętli (ang. *open loop*), w której prezentacja bodźca nie jest sprzężona z reakcjami motorycznymi osobnika. Analogicznie, systemy zamkniętej pętli (ang. *closed loop*) opierają się pozorowaniu lokomocji poprzez rejestrację reakcji motorycznej owada przy pomocy kontrolera (np. sferycznej bieżni) i sprzężenie jej z prezentowanym bodźcem, wówczas system pozoruje przemieszczanie się osobnika w wirtualnym środowisku, pozwalając na wierniejsze odwzorowanie naturalnych zachowań nawigacyjnych (Kócsi i in., 2020; Schultheiss i in., 2017; Taylor i in., 2015). Z konieczności systemy takie nie posiadają pełnego bogactwa sensorycznego naturalnych środowisk, co potencjalnie może obniżać adekwatność rejestrowanych danych. Wartym odnotowania jest także inwersja opisanego podejścia zastosowana przez Benjamina Paffhausena w badaniu elektrofizjologicznej aktywności neuronów zewnętrznych ciał grzybkowatych pszczoły miodnej (Paffhausen i in., 2021). W takim podejściu badawczym cały system rejestrujący oraz unieruchomionego owada umieszczono na latającym dronie, który poruszał się w środowisku naturalnym. Dzięki temu, wyeksponowano badane osobniki na pełny kontekst sensoryczny adekwatnego środowiska, co jednak nastąpiło kosztem utraty możliwości sprzężenia systemu z reakcjami motorycznymi owada. Przykład ten dobitnie pokazuje, że wraz z rozwojem technologicznym otwierają się nowe możliwości badawcze, pozwalające na przekraczanie dotychczasowych ograniczeń tego obszaru.

Podstawowym źródłem informacji o strukturach kandydackich potencjalnie zaangażowanych w zachowania przestrzenne są badania histologiczne (Strausfeld, 2012). Dotyczą one zarówno architektury połączeń poszczególnych ośrodków w mózgu owadów z narządami sensorycznymi, jak i badań porównawczych gatunków reprezentujących różne style nawigacyjne oraz porównań gatunków w kontekście filogenetycznym. Dane histologiczne w połączeniu z badaniami behawioralnymi owadów poddanych zlokalizowanym lezjom wskazują na dwie główne struktury zaangażowane w procesy związane z pamięcią przestrzenną i zdolnościami nawigacyjnymi owadów – są to ciała grzybkowate (ang. *mushroom bodies*, MB) oraz ciało centralne (ang. *central complex*, CX).

Ciała grzybkowate są parą lateralnie rozmieszczonych struktur w obrębie deutocerebrum. Są obecne w mózgach wszystkich gatunków owadów, chociaż ich morfologia i struktura połączeń z pozostałymi strukturami nerwowymi jest wysoce zmienna w zależności od

gatunku. Ciałom grzybkowatym przypisuje się wiodącą rolę w procesach związanych z pamięcią oraz integracją sensoryczną. Wskazują na to zarówno przesłanki filogenetyczne łączące tryb życia danego gatunku z morfologią MB (Farris & Schulmeister, 2010) oraz sama charakterystyka MB, posiadających liczne połączenia aferentne z organami sensorycznymi (Yagi i in., 2016; Zars, 2000). W badaniach funkcjonalnych zaobserwowano korelację osobniczej morfologii ze skutecznością rozwiązywania zadań nawigacyjnych (Bernstein & Bernstein, 1969). Ponadto, lezje w obszarze tych struktur prowadzą do zaburzeń w wykonywaniu zadań nawigacyjnych (Buehlmann i in., 2020; Heinze, 2020; Mizunami i in., 1998).

W przeciwieństwie do MB, ciało centralne jest strukturą pojedynczą, ulokowaną, na co wskazuje sama nazwa, centralnie na granicy proto- i deutocerebrum pomiędzy półkulami mózgu owada. Morfologia CX jest filogenetycznie konserwatywna – nie różni się w znacznym stopniu pomiędzy poszczególnymi gatunkami owadów, czy nawet stawonogów z gromad innych niż Insecta. Uważa się, że CX odgrywa szczególnie istotną rolę w procesach nawigacyjnych, jako że w jego obszarze zlokalizowano neurony wrażliwe na informację przestrzenną – komórki o funkcji zbliżonej do ssaczych komórek kierunku głowy (ang. *head direction cells*) (Seelig & Jayaraman, 2015) oraz grupy neuronów, których aktywność koresponduje z danymi odnośnie wskazówek kompasowych (Pegel i in., 2019). Toteż, CX wydaje się pełnić fundamentalną rolę dla integracji informacji o autogenicznym ruchu owada ze wskazówkami kompasowymi – co oznaczałoby, że właśnie ta struktura odpowiada za obliczenia wektorowe zarówno w odniesieniu allo- i egocentrycznym (Hulse i in., 2021).

## 1.9. Podsumowanie

Możliwość dostępu do informacji dotyczącej geometrii środowiska, która cechuje się stabilnością w czasie i wyrazistością percepcyjną, wydaje się dostarczać potencjalnie wartościowej przewagi ewolucyjnej u przedstawicieli gromady owadów. W przeciwieństwie do ssaków, u których neuronalne podstawy nawigacji przestrzennej są już dobrze znane, odpowiedzialne za analogiczne zdolności owadów struktury i grupy komórek pozostają w dalszym ciągu obiektem badań (Webb & Wystrach, 2016). Ponadto, dokładna charakterystyka i zasób zdolności nawigacyjnych jakimi dysponują owady również podlega dyskusji, która w przypadku kręgowców wydaje się być już w dużej mierze zamknięta. W tym kontekście

kluczowym jest również podkreślenie, iż z racji istotnego zróżnicowania gatunkowego (co wynika z bogactwa zajmowanych nisz ekologicznych) tej gromady zwierząt niejednokrotnie nieuprawnionym jest rzutowanie wniosków uzyskanych z badań na poszczególnym gatunku na całość gromady. W tym kontekście wybór *A. domesticus* jako modelu badawczego stanowi próbę rozszerzenia zasobu wiedzy o nawigacji owadów na gatunki przebadane w mniejszym zakresie. Przeważającą większość doświadczeń wykonano z wykorzystaniem gatunków należących do kladu skrytoskrzydłych (Holometabola, owady o przeobrażeniu całkowitym), ze szczególnym uwzględnieniem rzędu błonkoskrzydłych (Hymenoptera), reprezentowanego przez gatunki należące do pszczoł i mrówek. Wyjątkiem od opisanego trendu są gatunki należące do nadrodziny Blattoidea (obejmującej karaczany oraz termity), które co prawda należą do kladu Hemimetabola, ale stanowią grupę o dużym stopniu odrębności ewolucyjnej. Gatunkiem z tej nadrodziny, który wykorzystywano w licznych badaniach jest przybyszka amerykańska (*Periplaneta americana*).

## 2. Cele badawcze

Jako cel zasadniczy niniejszej pracy przyjęto **zbadanie zdolności świerszcza domowego (*Acheta domestica*) w zakresie percepcji i wykorzystania geometrycznych cech środowiska** (w szczególności symetrii) **w odniesieniu do zachowań nawigacyjnych**. W ramach realizacji niniejszego celu głównego przyjęto następujące cele szczegółowe:

- Opracowanie, implementacja i ewaluacja paradygmatu badawczego umożliwiającego badanie zachowań nawigacyjnych z wykorzystaniem wskazówek o charakterze geometrycznym.
- Scharakteryzowanie spontanicznej aktywności lokomotorycznej w obrębie środowisk przestrzennych różniących się cechami geometrycznymi.
- Zbadanie zdolności osobników świerszcza domowego do wykorzystania informacji o symetrii środowiska jako wskazówki w nauce rozwiązywania zadania nawigacyjnego.
- Szczegółowa analiza trajektorii lokomocji osobników świerszcza domowego w trakcie wykonywania zadania nawigacyjnego.
- Zbadanie skuteczności nauki rozwiązywania zadania nawigacyjnego opartego na geometrii środowiska w wariantach różniących się dostępem do informacji sensorycznej.
- Zbadanie zdolności owadów do międzymodalnego transferu wiedzy w kontekście środowisk różniących się cechami geometrycznymi.

Badania zjawisk związanych z geometrycznymi aspektami nawigacji owadów stanowi kontrybucje do debaty o obecności wewnętrznych reprezentacji środowiska u owadów, sprzyja wysiłkom mających na celu opracowanie i/lub optymalizację algorytmów nawigacyjnych (np. na potrzeby autonomicznej robotyki). Co więcej, badanie strategii nawigacyjnych owadów dostarcza danych dla porównawczej etologii kognitywnej, pozwalających prześledzić konwergencje lub analogie w ewolucji mechanizmów nawigacji (Pisula, 2003) oraz poszerzyć wiedzę na temat źródeł kompetencji geometrycznych zwierząt (Hohol, 2019).

### 3. Materiał i metody

Bieżący rozdział obejmuje opis zastosowanych narzędzi i metod badawczych jakie wykorzystano na potrzeby przygotowania niniejszej pracy. W celu lepszego przedstawienia przeprowadzonych badań zostały one zorganizowane w sekcje (Fig. 3).

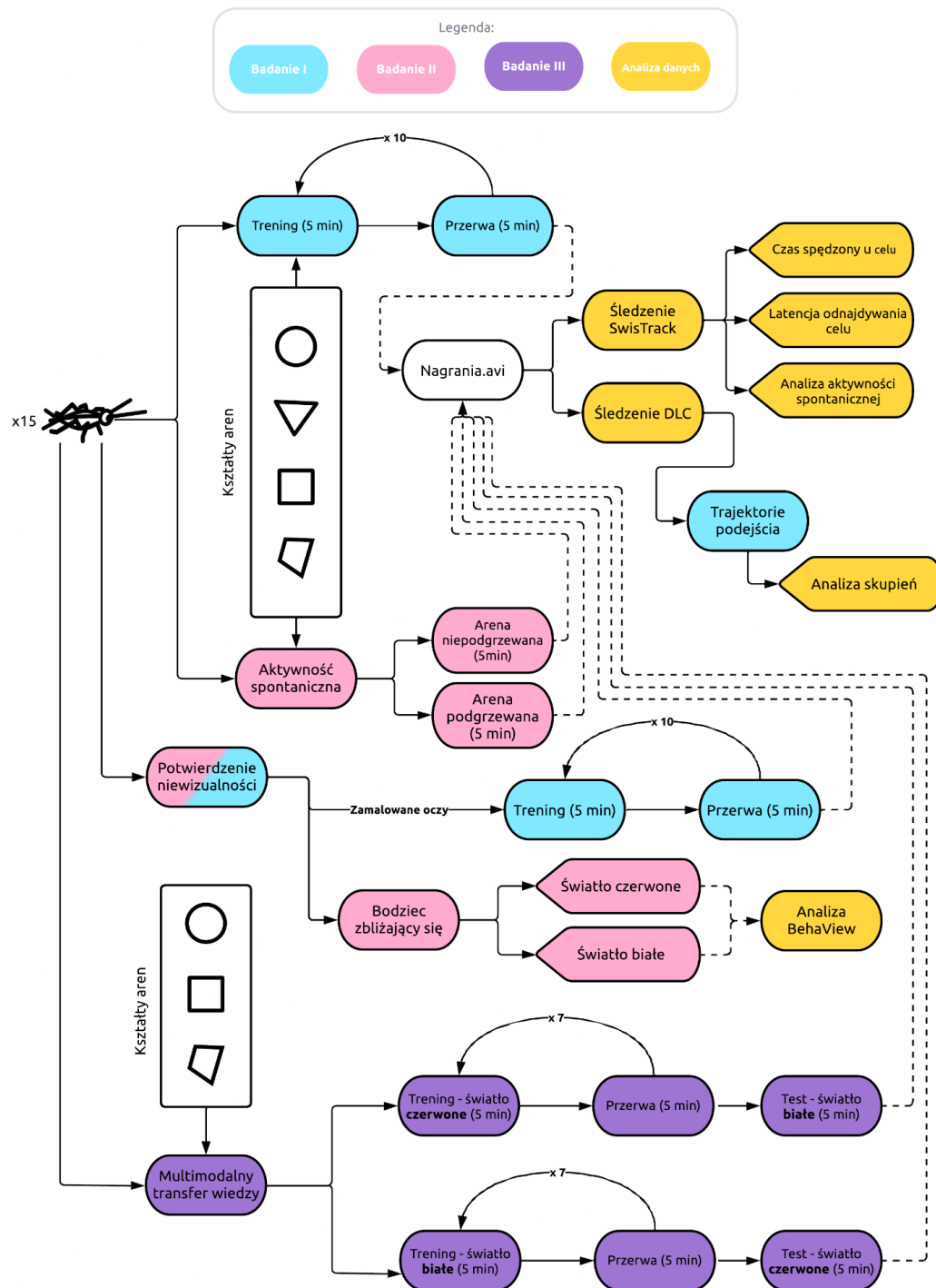


Fig. 3. Schemat poglądowy kompletnej struktury przeprowadzonych w ramach niniejszej pracy doświadczeń, protokołów treningowych oraz analiz. Liniami przerywanymi poprzedzono kroki związane z gromadzeniem i analizowaniem danych.

odnoszące się do poszczególnych eksperymentów. Należy zaznaczyć, że część przedstawionej metodyki oraz wyników uzyskanych w niniejszym projekcie badawczym została już opublikowana w pracy „Geometry-based navigation in the dark: layout symmetry facilitates spatial learning in the house cricket, *Acheta domesticus*, in the absence of visual cues” (Baran i in., 2022). Tło teoretyczne w odniesieniu, do którego zaprojektowano i przeprowadzono badania składające się na niniejszą pracę nakreślono natomiast w artykule „Does Spatial Navigation Have a Blind-Spot? Visiocentrism Is Not Enough to Explain the Navigational Behavior Comprehensively” (Hohol i in., 2017).

### **3.1. Model badawczy: świerszcz domowy (*Acheta domesticus*)**

W roli modelu doświadczalnego na potrzeby niniejszych badań wykorzystano świerszcza domowego, *Acheta domesticus* (Linneusz, 1758). Gatunek ten przynależy do rzędu prostoskrzydłych – Orthoptera. Podobnie jak pozostałe owady z tego rzędu, *A. domesticus* przechodzi siedem stadiów larwalnych przed osiągnięciem dojrzałej płciowo formy imago. Prostoskrzydłe są owadami o tzw. przeobrażeniu niezupełnym (Hemimetabola) co oznacza, że pomiędzy stadiami larwalnymi a stadium dorosłym nie występuje etap poczwarki, zaś stadia larwalne posiadają fenotyp zbliżony do stadium imago. Pomimo tego, w szczególności w obszarze fenotypu behawioralnego, po wylince imaginalnej występują znaczne różnice behawioralne, potencjalnie związane z nabyciem kompetencji reprodukcyjnych. W wypadku imago *A. domesticus* będzie to między innymi przesunięcie szczytu aktywności na nocną część fotoperiodu (Cymborowski, 1973; Górska-Andrzejak & Wojtusiak, 2003).

W perspektywie niniejszej pracy ma to znaczenie ze względu na prawdopodobną większą zdolność form imaginalnych, aktywnych w porach ograniczonego dostępu światła, do postrzegania i przetwarzania informacji pozawzrokowych. Kolejną istotną przesłanką wykorzystania *A. domesticus* w badaniach nad postrzeganiem geometrii przestrzennej dostarcza zachowanie godowe wykazywane przez spokrewnione (również przynależący do podrzędu Ensifera) owady z rodziny Gryllotalpidae. Wykazują one zdolność do budowania kryjówek o ściśle kontrolowanym, geometrycznie regularnym kształcie, pełniących rolę

komór rezonansowych poprawiających parametry (głośność, czystość akustyczną) produkowanych pieśni godowych (H. C. Bennet-Clark, 1970). Zgodnie z doniesieniami (Daws i in., 1996) potrafią one również „dostrajać” kształt komór, wykonując repetytywne przebudowy oraz emisje pieśni aż do uzyskania pożądanych parametrów akustycznych kryjówek (H. Bennet-Clark, 1987). Istnieje kilka doniesień świadczących, iż gatunki o jeszcze większym stopniu powinowactwa taksonomicznego do *A. domesticus* – m.in. *Gryllus bimaculatus* również wykorzystują kryjówki, zarówno wykopane samodzielnie, jak i odnalezione w środowisku w celu wzmocnienia pieśni godowej (Erregger & Schmidt, 2018; Simmons, 1988). Niemniej jednak, doniesienia te nie precyzują, czy zachodzi preferencja określonych kształtów kryjówek (w kierunku akustycznie sprzyjających). Samce *A. domesticus* również wytwarzają pieśni godowe wabiące samice oraz uczestniczące w konkurencji między poszczególnymi samcami. Zgodnie z najlepszą wiedzą autora niniejszej rozprawy brak jest w literaturze doniesień (poza pracą własną autora (Baran i in., 2022)) o występowaniu u *A. domesticus* analogicznych do opisanych powyżej zachowań gatunków pokrewnych, lecz sama ich obecność u tychże stanowi przesłankę do prawdopodobnego występowania takich kompetencji również u *A. domesticus*. Stąd w badaniach przedstawionych w niniejszej rozprawie wykorzystano wyłącznie samce. Poza przedstawionymi wcześniej powodami, na rzecz takiego ograniczenia płciowego badanej populacji przemawiały również względy planowanych w przyszłości eksperymentów polegających na odwłokowych iniekcjach związków neuroaktywnych, które w wypadku samic potencjalnie mogą powodować detrymentalne dla całej fizjologii osobnika uszkodzenia jajników.

Podczas typowych epizodów lokomocyjnych osobniki *A. domesticus* poruszają się w sposób jednostajny, zachowując stabilną aktywność lokomotoryczną. Stopień natężenia aktywności lokomotorycznej (rozumiany jako częstość epizodów ruchu) i jej intensywność zależy od stanu pobudzenia osobnika, jak i czynników środowiskowych. *A. domesticus* przemieszcza się przede wszystkim chodem lub biegiem, choć w odpowiedzi na działanie bodźca awersyjnego o dużym natężeniu lub przedłużonym czasie działania inicjuje skok mający charakter odruchu ucieczkowego. Natężenie aktywności lokomotorycznej jest zmienne osobniczo, ulega także wahaniom ze względu na wiek oraz wykazuje cykliczność



okołodobową, ze szczytem przypadającym na ciemną fazę fotoperiodu, a w szczególności jej początek (Cymborowski & Muszyńska, 1974; Yamano i in., 2001).

Świerszcze domowe charakteryzuje wyraźna skototaksja – preferencja w kierunku zacienionych obszarów połączona z silną tigmotaksją – dążeniem do zajmowania ciasnych przestrzeni. Podczas lokomocji w otwartym polu tigmotaksja objawia się eksplorowaniem przede wszystkim obszaru bezpośrednio przylegającego do ścian areny z preferencją dla rogów areny (w szczególności kątów ostrych). Wzorzec eksploracji danej przestrzeni jest zależny także od stanu osobnika (np. uszkodzeń ciała, poziomu pobudzenia), bodźców rejestrowanych przez zwierzę oraz procesów uczenia się, takich jak habituacja.

### **3.2. Warunki hodowli**

Wszystkie osobniki *A. domesticus* wykorzystane w niniejszym badaniu pochodziły z linii typu dzikiego. Owady pozyskano z kolonii hodowlanej utrzymywanej w Instytucie Biologii, Biotechnologii i Ochrony Środowiska Uniwersytetu Śląskiego w Katowicach. Warunki hodowli utrzymywano na poziomie stałej temperatury  $30 \pm 2$  °C oraz  $40 \pm 10\%$  wilgotności względnej powietrza. Fotoperiod pomieszczenia hodowlanego wynosił 12 h : 12 h światło-ciemność. Pokarm, standaryzowana pasza (mieszanka pełnoporcjowa dla królików w chowie przydomowym, Granulat Unipasz Królik Tucz) w formie pelletu oraz woda (podawana w 50 ml polipropylenowych probówkach stożkowych typu Falcon zatkanych bawełnianą watą nasiąkającą wodą) były dostępne dla owadów *ad libitum*.

We wszystkich próbach wykorzystano wyłącznie osobniki w dobrej kondycji (nieposiadające widocznych uszkodzeń ciała, malformacji oraz wykazujące poprawną lokomocję), 1-2 dni po wylince imaginalnej. W badaniu wykorzystano wyłącznie samce. Po przeprowadzeniu testów osobniki umieszczano w oddzielnej kolonii „emerytalnej”, zapobiegając to ponownemu wykorzystaniu osobników w kolejnych doświadczeniach.

### 3.3. Układ doświadczalny badań nawigacji przestrzennej Tennessee Williamsa

#### 3.3.1. Wprowadzenie do paradygmatu Tennessee Williamsa

Jednym z podstawowych i najszerzej stosowanych paradygmatów neurobiologii behawioralnej, służących do badania kompetencji nawigacyjnych i pamięci przestrzennej jest tak zwany labirynt wodny Morrisa (ang. *Morris water maze*, MWM). Został on opracowany i pierwszy raz wdrożony przez Richarda Morrisa na Uniwersytecie St. Andrews w Szkocji (R. G. M. Morris, 1981).

W swojej podstawowej wersji testy z wykorzystaniem MWM polegają na umieszczaniu myszy lub szczura w cylindrycznym pojemniku wypełnionym wodą z dodatkiem (najczęściej białego) barwnika. Gryzonie tych gatunków posiadają zdolność aktywnego pływania, jednakże przebywanie w wodzie posiada dla nich charakter bodźca awersyjnego. Umieszczone w cieczy będą podejmować aktywne próby wydostania się z niej lub znalezienia miejsca podparcia, po osiągnięciu którego będą mogły zaprzestać pływania. W tym celu zbiornik wyposażony jest w znajdującą się pod powierzchnią wody platformę, która pozostaje niewidoczna dla pływającego gryzonia za sprawą obecności barwnika. W celu odnalezienia platformy zwierzę zmuszone jest zatem korzystać z informacji pośredniej, najczęściej z wskazówek wizualnych rozmieszczonych na ścianie pojemnika, i na tej podstawie nawigować w kierunku platformy. Osobnik biorący udział w teście jest poddawany serii treningów, podczas których jest umieszczany w różnych punktach pojemnika, i przez określony czas podejmuje próby znalezienia platformy. Po serii treningowej najczęściej następuje właściwa próba testowa, w której platforma została usunięta a trajektoria osobnika jest śledzona. Na podstawie lokalizacji, w której osobnik podejmuje próby odnalezienia platformy domniemuje się o zdolności do nawigacji i/lub pamięci przestrzennej badanego zwierzęcia.

W ujęciu ogólnym MWM posiada charakterystykę warunkowania instrumentalnego ze wzmocnieniem negatywnym. Osobnik spontanicznie wykonuje czynność, której określony rezultat jest nagradzany przez usunięcie bodźca awersyjnego (w tym wypadku konieczności ciągłego pływania). Taki profil zadania pociąga za sobą dwie kluczowe konsekwencje dla

badan z wykorzystaniem MWM. Po pierwsze, umożliwia jego adaptacje poprzez wymiane bodzca awersyjnego na ekwiwalentny, lecz o odmiennej charakterystyce (bodziec termiczny, wstrzas elektryczny itd.). Pozwala to na dostosowanie MWM do pracy z gatunkami i osobnikami nie posiadajacymi zdolnosci aktywnego plywania (lub charakteryzujacymi sie ograniczona zdolnoscia plywania), a takze do badan, w ktorzych obecnosc wody bylaby niepozadana. Po drugie, dynamika efektow obserwowanych w testach z wykorzystaniem MWM lub zadan analogicznych zalezy od charakterystyki spontanicznych zachowan przestrzennych danego gatunku, linii i osobnika. Potencjalne roznicze dotycza w szczegolnosci wzorca spontanicznej eksploracji przestrzennej pojemnikow, badz aren wykorzystywanych w testach. Heterogeniczna dystrybucja czasu poswiecanego na eksploracje przestrzeni (przejawiajaca sie w awersji lub tendencji do odwiedzania okreslonych obszarow areny) bedzie skutkowac, w zaleznosci od polozenia celu w okreslonym badaniu, zmniejszeniem lub zwiekszeniem prawdopodobienstwa odnalezienia go. Warunkuje to ksztalt krzywej uczenia oraz realna „trudnosc” zadania.

Wyrznic mozna nastepujace cechy ekwiwalencji paradygmatu eksperymentalnego z MWM:

1. spontaniczna eksploracja areny przez osobnika;
2. ukryty cel nawigacji;
3. stala obecnosc bodzca awersyjnego na przestrzeni poza celem.

Na potrzeby badan bedacych przedmiotem niniejszej dysertacji wykorzystano ukklad opierajacy sie na termicznym bodzcu awersyjnym dostosowanym do badania owadow nieposiadajacych zdolnosci aktywnego plywania (do ktorzych zaliczaja sie *A. domesticus*) (Mizunami i in., 1998). Ukklad ten okreslany jest mianem „Tennessee Williamsa” (TW) co stanowi nawiązanie do postaci amerykanskiego dramaturga, poety i prozaika Thomasa Laniera Williamsa III (pseudonim artystyczny: Tennessee Williams) bedacego autorem sztuki pt. „Kotka na goracym blaszanym dachu” (ang. *Cat On a Hot Tin Roof*) co nawiązuje do oryginalnej implementacji systemu, ktorej autorzy (Mizunami i in., 1998) posluzyli sie blaszana konstrukcja przewodzaca cieplo.

Podstawowym założeniem paradygmatu TW jest wytworzenie i utrzymanie na powierzchni areny awersyjnego bodźca termicznego z wyłączeniem niewielkiego obszaru gdzie temperatura powierzchni utrzymywana jest na komfortowym dla badanego zwierzęcia poziomie. Domyślnie miejsce to nie posiada cech odróżniających od pozostałej powierzchni, a zwierzę umieszczone w układzie TW musi zlokalizować jego pozycje na podstawie wybranych przez eksperymentatora wskazówek. Uwzględniając powyższe kryteria ekwiwalencji należy przyjąć, iż wykorzystany układ odpowiada założeniom MWM.

### **3.3.2. Implementacja układu Tennessee Williamsa do badania zachowań nawigacyjnych świerszcza domowego**

W wykonanym urządzeniu (Fig. 4. Fig. 5) zastosowano cztery promienniki grzewcze (Philips BR125 IR 250 W E27 230-250 V Red 1CT/10) o mocy 250 W każdy, wyposażone w umieszczony nad nimi dyfuzor z tkaniny szklanej. Promieniowanie generowane przez promienniki równomiernie ogrzewało spodnią stronę szklanej płyty ( $500 \times 500 \times 4$  mm), pomalowanej dwiema warstwami emalii żaroodpornej. Pierwsza warstwa, widoczna przez powierzchnię szkła od strony wierzchniej układu, wykonana była z białej emalii, dla zapewnienia kontrastowego tła ułatwiającego śledzenie ruchu owadów, zaś druga pomalowana była na czarno, w celu zapewnienia możliwie jak największej absorpcji termicznej). Na spodniej stronie płyty przymocowano (za pomocą podkładki Gecko – bezklejowej powierzchni adhezyjnej, umożliwiającej dowolne zmiany położenia) wydrukowaną w technologii druku 3D (FFF – *fused filament fabrication*) chłodnicę wodną ( $\varnothing$  60 mm). Chłodnica zapewniała ciągły przepływ schłodzonej wody, dostosowany w taki sposób, żeby zachować stałą temperaturę chłodnego miejsca na powierzchni płyty. Do budowy systemu wykorzystano szklaną płytę ze względu na niską przewodność cieplną szkła, co pozwoliło na utrzymanie ostrego (raptowne przejście pomiędzy strefami o poszczególnych temperaturach) gradientu termicznego na granicy chłodnego punktu, tak aby zminimalizować wpływ zmiennych zakłócających w postaci gradientu jako wskazówki percepcyjnej. Górna powierzchnia szkła została równomiernie zmatowiona, aby zapewnić owadom odpowiednią przyczepność. Na powierzchni szkła umieszczano areny o różnym

kształcie. System wykalibrowano przy pomocy kamery termowizyjnej (FLIR T640, Fig. 6.), w celu zapewnienia stabilnej temperatury  $50 \pm 1 \text{ }^\circ\text{C}$  w części gorącej i  $25 \pm 1 \text{ }^\circ\text{C}$  (w zakresie preferencji *A. domesticus* (Lachenicht i in., 2010)) w części chłodnej. Przed każdą sesją treningową urządzenie było podgrzewane do pożądaných temperatur, co każdorazowo weryfikowano z wykorzystaniem ręcznego pirometru bateryjnego.

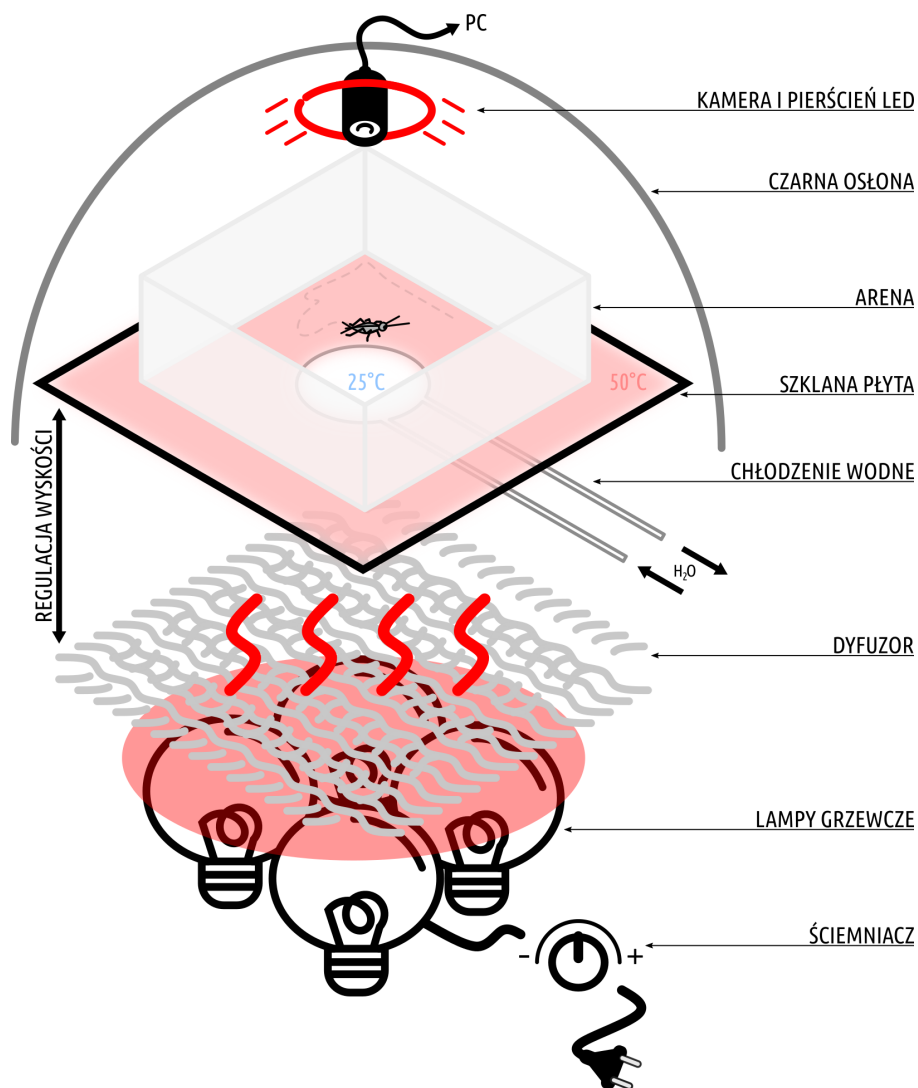


Fig. 4. Schemat poglądowy implementacji układu TW. Owad eksploruje zmatowioną szklaną powierzchnię ( $500 \times 500 \times 4 \text{ mm}$ ) podgrzaną do awersyjnej temperatury, na którym znajduje się nieoznaczone chłodne miejsce, na którym może się zatrzymać. Za podgrzewanie systemu odpowiadają cztery regulowane promienniki o łącznej mocy 1 kW wyposażone w dyfuzor w celu zapewnienia równomiernego nagrzewania. Chłodne miejsce generowane jest za pomocą pracy chłodnicy wodnej umieszczonej na spodniej powierzchni płyty. Na płycie umieszczone były arenki o różnym kształcie. Urządzenie zostało skalibrowane przy pomocy termowizji w celu zapewnienia stałej temperatury  $50 \pm 1 \text{ }^\circ\text{C}$  w części gorącej i  $25 \pm 1 \text{ }^\circ\text{C}$  w części chłodnej układu (patrz Fig. 6). Przed każdą sesją treningową urządzenie było podgrzewane do pożądaných temperatur.

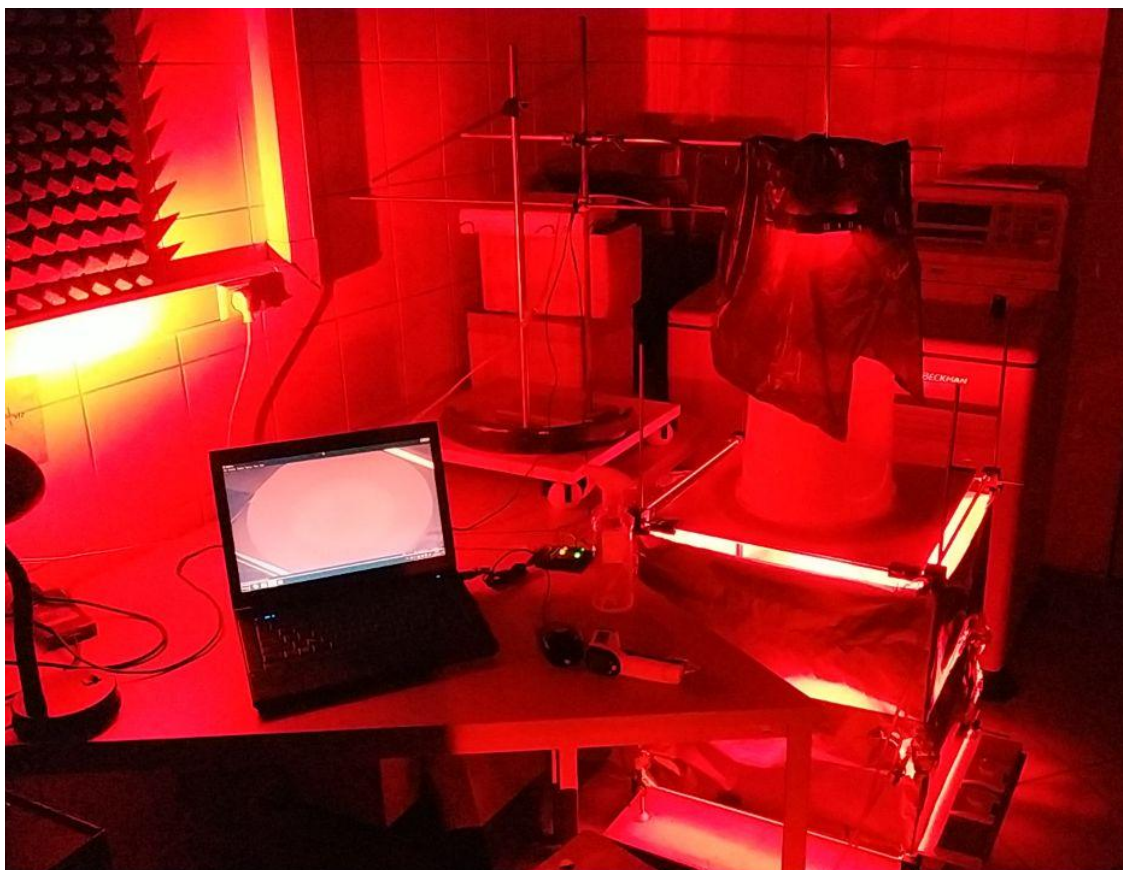


Fig. 5. Zdjęcie funkcjonującego układu badawczego, oraz całości pracowni badawczej, w której prowadzono doświadczenia. Na zdjęciu zauważalne jest wykorzystywane w trakcie wykonywanych testów niewidoczne dla badanych owadów oświetlenie czerwone.

W eksperymentach wykorzystywano areny wykonane ze spawanego rozpuszczalnikowo białego plexiglasu, pozbawione jakichkolwiek wskazówek wizualnych. Spawy rozpuszczalnikowe zastosowano w celu zapewnienia gładkości połączeń pomiędzy ściankami aren, tak aby narożniki nie stanowiły punktu zaczepienia dla świerszczy. Dzięki temu, jeżeli owad opierał się o róg, było to krótkotrwałe, ponieważ zsuwał się z powrotem do środka areny. W trakcie eksperymentów areny owijano z zewnątrz folią aluminiową, aby zapewnić przynajmniej częściowe ogrzewanie ścian. Wszystkie doświadczenia przeprowadzono w wygłuszonym i całkowicie zaciemnionym laboratorium przynależącym do Instytutu Biologii, Biotechnologii i Ochrony Środowiska Uniwersytetu Śląskiego w Katowicach (Zespół Fizjologii i Etologii Owadów). Areny oświetlano czerwonym pierścieniem LED ( $24 \times$  WS2812B) emitującym czerwone światło o długości fali w zakresie 620-625 nm, które nie przekracza progu detekcji receptorów wzrokowych *A. domesticus* (Herzmann & Labhart,

1989), co dodatkowo zabezpieczało przed możliwością wykorzystania wskazówek wizualnych przez owady. Kamera oraz pierścień oświetlający były dodatkowo przykryte osłoną z czarnej tkaniny zapewniającej dodatkową izolację od bodźców zewnętrznych. Przed każdą próbą areny obracano o 45°, a cały układ dokładnie przecierano 70% (v/v) denaturatem, aby wyeliminować potencjalne wskazówki olfaktoryczne.

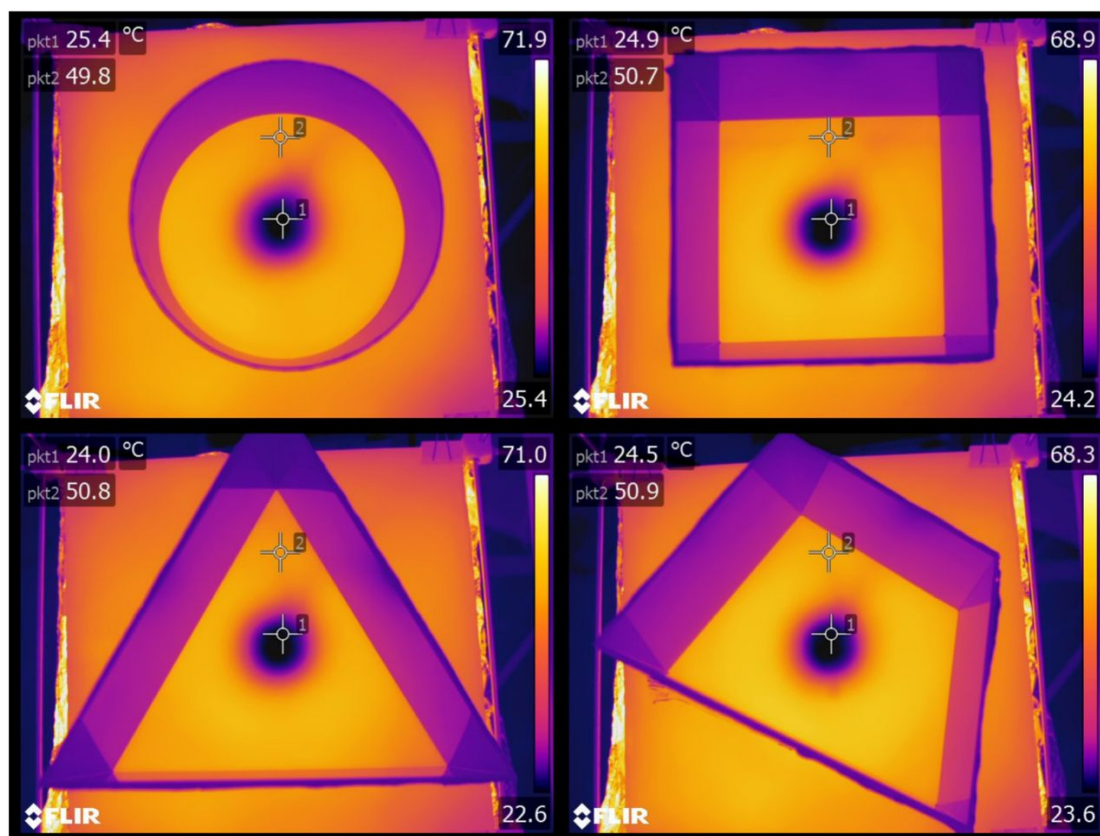


Fig. 6. Termografie obrazujące dystrybucję temperatury na powierzchniach aren. Dwa punkty pomiarowe, pkt 1 i pkt 2, wskazują temperatury odpowiednio chłodnego miejsca i reszty aren. Obrazy zostały pozyskane za pomocą kamery termowizyjnej FLIR Systems AB FLIR T640 (rozdzielczość 640 × 480 px IR, czułość 0,04 °C dla 30 °C).

### 3.4. Rejestracja i przetwarzanie danych

#### 3.4.1. Nagrania aktywności lokomotorycznej

Wszystkie nagrania zostały zarejestrowane z wykorzystaniem kamer USB Microsoft LifeCam Studio (Q2F-00018) oraz programów rejestrujących VirtualDub (w wersji 1.10.4.35491) oraz AMCap (w wersji 9.23). Nagrania rejestrowano z rozdzielczością 640 x 480 px oraz z szybkością 15 klatek na sekundę (opisywaną szybkość dobrano celem odwzorowania w pełni

trajektorii ruchu owada, przy jednoczesnym ograniczeniu szumu w danych o pozycji owada uzyskanych w kroku śledzenia pozycji). Strumień audio nie był rejestrowany, zaś strumień wideo skompresowano z wykorzystaniem kodeku XviD MPEG-4. Do nagrań zablokowano funkcje automatycznej regulacji ostrości, regulacji balansu bieli, a także korekty ekspozycji (z wyjątkiem nagrań w ramach Badania III). W celu dalszego ograniczenia nadmiarowej informacji oraz standaryzacji materiału wszystkie nagrania zarejestrowano w skali szarości.

### **3.4.2. Śledzenie trajektorii ruchu świerszczy**

Najpowszechniej wykorzystywane metody śledzenia ruchu obiektów, w tym zwierząt i części ich ciała, opierają się na dwóch głównych założeniach – identyfikacji wzorca i jego pozycji oraz separacji ruchomego obiektu od statycznego tła (Panadeiro i in., 2021). Na potrzeby niniejszej pracy wstępnie wykorzystywano narzędzie należące do pierwszej grupy - oprogramowanie SwisTrack 4 (Lochmatter i in., 2008), oparte na implementacji metod segmentacji obrazu i ekstrakcji ruchomych obiektów oferowanych w bibliotece OpenCV. Pozwoliło to na uzyskanie dostępnych na potrzeby dalszych analiz szeregów czasowych współrzędnych owada, wyrażonych jako pozycja centroidu grupy pikseli różniących się od statycznego tła w każdej klatce nagrania. Jednakże poza położeniem samego owada przedstawiona metoda nie dostarczała dodatkowych informacji, więc na potrzeby dalszych analiz ruchu względem szukanego punktu, jego współrzędne musiały zostać wprowadzone ręcznie. Na potrzeby analiz podstawowych parametrów uczenia się opisana metoda okazała się być wystarczająca, jednakże dla pogłębionych analiz strategii nawigacji w kontekście kształtu areny brak informacji o orientacji i położeniu ścian wykorzystywanych aren stanowił istotną przeszkodę. Potencjalnym rozwiązaniem mogłoby być wprowadzenie brakujących współrzędnych ręcznie, jednakże w celu minimalizacji prawdopodobieństwa błędu zdecydowano się wykorzystać narzędzie umożliwiające identyfikację i śledzenie dowolnych obiektów rozpoznawalnych na klatkach filmu – platformę śledzenia opartą na uczeniu maszynowym DeepLabCut 2.0 (Mathis i in., 2018). Wytrenowano (co najmniej 50000 iteracji, z wykorzystaniem jednostki roboczej wyposażonej w kartę graficzną Nvidia GeForce GTX 1080 Ti) cztery instancje głębokiej sieci neuronowej (Resnet50), będącej rdzeniem platformy DeepLabCut do rozpoznawania rogów każdej z wykorzystywanych aren (lub w



przypadku areny kolistej, czterech punktów na krańcach dwóch prostopadłych średnic) oraz, symultanicznie, pozycji owada. Poza szeregiem współrzędnych wszystkich śledzonych obiektów na każdej klatce analizowanego filmu, dane wynikowe DeepLabCut zawierają także wartość prawdopodobieństwa poprawnej identyfikacji (mieszczącą się w zakresie 0-1). Na każdym z etapów weryfikowano poprawność śledzenia wizualizując identyfikacje śledzonych obiektów z wykorzystaniem natywnej funkcji *plot* środowiska R dla obiektów *trajr* w wypadku danych uzyskanych przy użyciu narzędzia SwisTrack i dalszych analiz, oraz funkcji *plot.trajectories* platformy DeepLabCut.

### 3.4.3. Analizy trajektorii ruchu świerszczy

Trajektorie uzyskane podczas śledzenia ruchu owadów poddano dalszej obróbce i analizie w środowisku R (RStudio v. 4.0.1, R Core Team 2013), posługując się autorskimi skryptami opartymi na pakietach *trajr* (McLean & Skowron Volponi, 2018) oraz *rgeos* (Bivand i in., 2017). W celu określenia współrzędnych położenia areny dla każdej pary koordynatów wykorzystano wartości prawdopodobieństwa poprawnej identyfikacji jako wagi a następnie wyznaczono ważoną medianę na podstawie całego nagrania. Poprawność identyfikacji zweryfikowano dla wybranych nagrań ze wszystkich grup eksperymentalnych. Do rekonstrukcji i analiz uwzględniających kontekst przestrzenny posłużono się tzw. ogólnie znaną reprezentacją tekstową geometrii (ang. *Well-known text representation of geometry*, WKT), implementowaną w pakiecie *rgeos* oraz dostępnych w jej ramach funkcji.

Dane uzyskane ze śledzenia ruchu oraz reprezentacje granic aren wykorzystywanych w eksperymentach posiadały charakterystykę dwuwymiarową, co oznacza, że nie uwzględniono skoków świerszczy ani prób wspinania się na ścianki aren. W celu porównania charakterystyki strategii nawigacyjnych wykorzystywanych przez badane owady do odnajdywania celu, wyodrębniono na nagraniach wszystkie epizody lokomocji zakończone udanym odnalezieniem poszukiwanego obszaru. Udane nawigacje zdefiniowano jako 3-sekundowe epizody ruchu, poprzedzające spędzenie przez owada co najmniej 5 sekund w obszarze odpowiadającym chłodnemu miejscu na powierzchni areny. Różnice w kształtach zastosowanych aren uniemożliwiły wykonanie bezpośredniego porównania trajektorii

udanych nawigacji, dlatego wytypowano parametr pochodny niezależny od kształtu aren – odległość od ściany w czasie (najmniejszy dystans kartezjański obliczany za pomocą funkcji *gDistance* dla współrzędnych pozycji owada względem geometrii areny zrekonstruowanej jako *spgeom*). Dynamika zmian odległości od ściany pozostaje niezależna od kształtu poszczególnych aren, natomiast zmienia się w zależności od sposobu w jaki owad zbliżał się do celu, np. poruszanie się ruchem spiralnym w kierunku środka będzie skutkowało sinusoidalnie rosnącymi wartościami odległości (Fig. 7.).

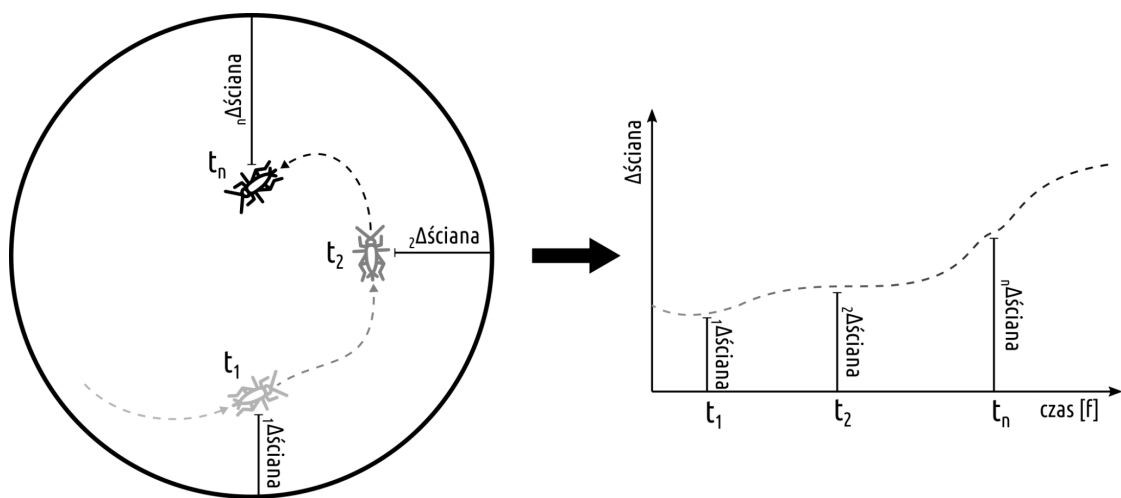


Fig. 7. Graficzne przedstawienie obliczania odległości owada od obwodu areny oraz wynikowego szeregu czasowego, umożliwiającego porównywanie charakterystyki udanych epizodów nawigacyjnych bez względu na kształt areny.

### 3.5. Analiza statystyczna

Analizy statystyczne uzyskanych danych przeprowadzono w środowisku R (RStudio v. 4.0.1, R Core Team 2013) oraz z wykorzystaniem oprogramowania GraphPad Prism 9.

W celu oceny zdolności badanych owadów do uczenia się w testowanym paradygmacie wykorzystano mieszane modele liniowe (ang. *linear mixed models*, LMM), posługując się pakietami *lme4* (Bates i in., 2015) i *lmerTest* (Kuznetsova i in., 2017). W pierwszej kolejności testowano zmianę proporcji czasu spędzonego w chłodnym punkcie dla całego nagrania w poszczególnych sesjach treningowych dla wszystkich kształtów aren. Proporcja czasu

spędzonego w centrum areny została przyjęta jako zmienna zależna. Przed dopasowaniem modelu dane poddano transformacji normalizującej (transformacja pierwiastkowa, pierwiastek kwadratowy). Liczba treningów oraz kształt areny zostały wykorzystane jako predyktory z uwzględnieniem interakcji między nimi w celu wyznaczenia krzywych uczenia się dla różnych typów aren. Następnie testowano zmianę w latencji odnajdywania celu wyrażoną jako czas potrzebny na odnalezienie chłodnego punktu (i spędzenie na nim co najmniej 5 sekund), który przyjęto jako zmienną zależną. Dane poddano normalizacji (transformacja logarytmiczna), a za predyktory ponownie przyjęto ilość treningów, kształt areny i ich interakcje.

W obu modelach identyfikatory poszczególnych owadów zostały uwzględnione jako czynnik losowy, a ponadto kontrolowano zmienność międzyosobniczą przy obliczaniu współczynników nachylenia krzywych (losowe wartości punktu przecięcia i współczynnika regresji w LMM).

W ramach przeprowadzonej charakterystyki bazowych parametrów ruchu wykonano porównania proporcji czasu spędzonego przez owady w obszarze centralnym aren (odpowiadającym lokalizacji chłodnego punktu) pomiędzy świerszczami poruszającymi się spontanicznie po niepodgrzewanych arenach a świerszczami w trakcie pierwszej sesji treningowej, osobno dla każdego typu areny (włączając grupę z zasłoniętymi oczami). W tym celu wykorzystano test U Manna-Whitneya. Ze względu na wykonywanie wielu porównań w obrębie jednego zbioru danych, zastosowano poprawkę Bonferroniego na porównania wielokrotne, żeby zmniejszyć prawdopodobieństwo wystąpienia błędu typu pierwszego.

Porównania spontanicznej aktywności badanych owadów we wszystkich arenach przeprowadzono przy użyciu programu GraphPad Prism 9, który został również wykorzystany do przygotowania wykresów. Analiza opierała się na dwukierunkowej analizie wariancji (ANOVA) z poprawką Šidáka dla porównań wielokrotnych.

W celu scharakteryzowania strategii wykorzystywanych przez owady do odnajdywania chłodnego punktu, przeanalizowano trajektorie udanych nawigacji z wykorzystaniem podejścia opisanego powyżej. Analizie poddano trajektorie wyodrębnione ze wszystkich nagrań dla wszystkich kształtów aren. W celu minimalizacji redundancji, z analiz wykluczono trajektorie obejmujące mniej niż 5% czasu spędzonego poza punktem docelowym (ruch na krawędzi chłodnego punktu). Szeregi czasowe odległości od obwodów aren odpowiadające analizowanym trajektoriom zostały wystandaryzowane (normalizacja min-max) i porównane z wykorzystaniem dynamicznej transformaty czasowej (ang. *Dynamic Time Warping*). Posługując się metodą k-średnich wyodrębniono klastry epizodów nawigacyjnych o zbliżonej charakterystyce. Na podstawie optymalizacji metryk jakości klastrowania dostępnych w pakiecie *dtwclust* (Sarda-Espinosa, 2019) oraz obserwacji danych zdecydowano się przyjąć liczbę odpowiadającą  $k = 4$ .

### **3.6. Opracowanie graficzne pracy**

Wszystkie ilustracje wykorzystane w ramach niniejszej pracy przygotowano autorsko, korzystając z oprogramowania do edycji grafiki wektorowej Inkscape, internetowej aplikacji LucidChart, natywnych funkcji wizualizacji danych oraz pakietów środowiska R – *ggplot2*, *RColorBrewer* oraz zasobów udostępnionych w domenie publicznej.

### **3.7. Potwierdzenie braku dostępu świerszczy do wskazówek wzrokowych**

Podczas projektowania i budowy układu eksperymentalnego przywiązano szczególną uwagę do kontroli informacji dostępnej dla badanych owadów w trakcie wykonywania zadania. Obwody aren połączono bez wykorzystania klejów pozostawiających ślad chemiczny oraz nierówności powierzchni. Szklana płyta stanowiąca dno areny była regularnie kontrolowana w celu wykrycia potencjalnych nierówności, zaś w trakcie treningów areny były każdorazowo przemywane denaturowanym etanolem (w celu usunięcia potencjalnych wskazówek chemicznych z powierzchni aren) i obracane (zob. wyżej). Kierując się informacjami dostępnymi w literaturze przedmiotu (Kozlovsky i in., 2022; Wessnitzer i in., 2008; Wystrach & Beugnon, 2009), uznano potencjalne wskazówki wizualne jako najistotniejszy czynnik

konfliktujący z celem prowadzonych badań. Dostępność informacji wzrokowej nie pozwalałaby na rozróżnienie niewzrokowej nawigacji na podstawie cech geometrycznych środowiska – symetrii od klasycznych mechanizmów nawigacji z wykorzystaniem obserwacji otoczenia. W celu kontroli tego czynnika posłużono się wizualnie homogenicznymi arenami, kompletnym zaciemnieniem pomieszczenia, w którym prowadzono badania – za wyjątkiem oświetlenia diodowego o spektrum emisji niewykrywalnym dla badanych owadów. Dodatkowo, niedostępność wskazówek wzrokowych zdecydowano się przetestować wykonując doświadczenie kontrolne.

### **3.7.1. Test odpowiedzi na bodziec zbliżający się**

Pierwszym z testów jakie wykonano w celu weryfikacji niedostępności bodźców wzrokowych było przeprowadzenie testu odpowiedzi na bodziec zbliżający się (ang. *looming stimulus*). Opierał się on na rejestracji odruchu pozycjonowania czółka owada w kierunku zbliżających się obiektów (Yamawaki & Ishibashi, 2014). Próby przeprowadzono w dwóch wariantach: pierwszym – przy oświetleniu czerwonym używanym docelowo w eksperymentach nawigacyjnych oraz drugim – przy świetle białym. Unieruchomionego owada umieszczono na gładkim dysku wykonanym z plexiglasu ( $\varnothing$  12 cm), pełniącym rolę wielokierunkowej bieżni, umożliwiającej swobodne poruszanie odnóżami, jednakże nie zapewniającej trakcji wystarczającej do chodu. Tak umieszczonemu owadowi prezentowano przybliżający się z lewej strony czarny okrąg (Fig. 8).

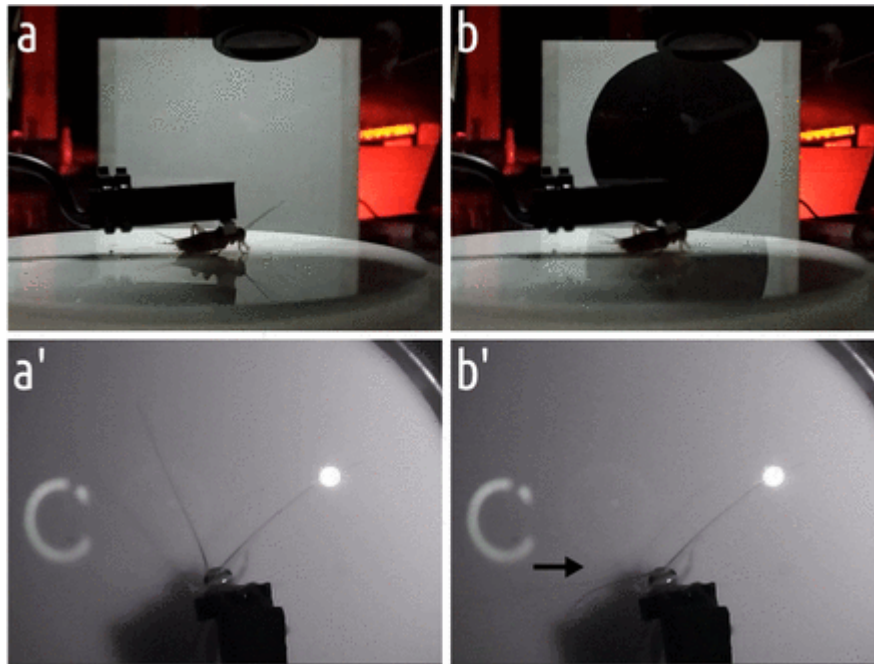


Fig. 8. Ogląd układu do badania odpowiedzi na zbliżający się bodziec (wariant światła białego). a, b - układ przed i po prezentacji bodźca. a', b' - reakcja świerszcza na bodziec (kierunek bodźca wskazany strzałką).

Ruch czułków rejestrowano za pomocą kamery, a następnie analizowano za pomocą oprogramowania do manualnej klasyfikacji behawioralnej BehaView (Boguszewski, 2022).

### 3.7.2. Świerszcze pozbawione dostępu do informacji wizualnej – z zaślepiionymi oczami

W celu uzyskania dodatkowego potwierdzenia niewizualnego charakteru obserwowanych zachowań nawigacyjnych, do badania wprowadzono dodatkową grupę kontrolną z udziałem świerszczy, których oczy zamalowano w celu zapobieżenia dostępowi do wskazówek wzrokowych. Dzień przed procedurą treningową (tożsamą z procedurą wykorzystaną w eksperymencie badającym nawigację względem kształtu aren) osobniki wybrane do badania poddano anestezji CO<sub>2</sub>, a ich oczy starannie zamalowywano markerem olejowym Edding 751 (Fig. 9). Zabieg ten nie uszkadzał struktury oka, ale sprawiał, że świerszcze całkowicie przestawały reagować na bodźce wzrokowe (np. zbliżająca się ręka eksperymentatora). Po zakończonych próbach osobniki poddane opisanej procedurze ponownie poddawano anestezji i usuwano farbę z powierzchni oczu przy użyciu czubka igły preparacyjnej, po czym przenoszono osobniki do oddzielnej od ogólnej, kolonii „emerytalnej”.

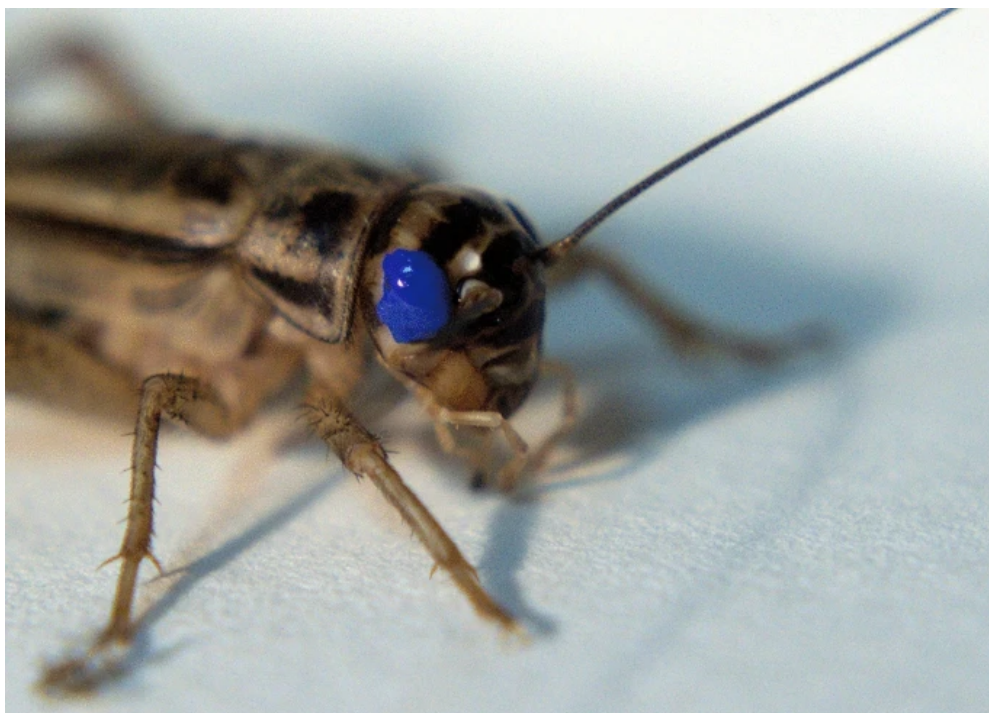


Fig. 9. Zbliżenie na połowicznie zaślepionego osobnika *A. domesticus*: z zamalowanym okiem. Emalia dokładnie pokrywa powierzchnię oka, całkowicie zaślepiając owada.

Wstępnie rozważano wykorzystanie tej metody we wszystkich badaniach nawigacyjnych, jednak odstąpiono od tego konceptu dla zminimalizowania interferencji z fizjologicznym stanem badanych owadów, oraz uniknięcia konieczności ponownej anestezji i usuwania emalii z powierzchni oczu w trakcie eksperymentu z międzymodalnym transferem wiedzy.

## **4. Wyniki analiz zachowania świerszczy w układzie Tennessee Williamsa**

### **4.1. Badanie I. Aktywność spontaniczna i potwierdzenie braku dostępu świerszczy do wskazówek wzrokowych.**

Wszystkie doświadczenia składające się na niniejszą rozprawę doktorską zostały przeprowadzone z wykorzystaniem tego samego układu eksperymentalnego. Stąd też celem pierwszego cyklu badań była weryfikacja przyjętego założenia o niedostępności informacji wzrokowej dla owadów w wariancie światła czerwonego, oraz ocena spontanicznej aktywności eksploracyjnej w badanych środowiskach. Założenia przyjęte przy budowie układu doświadczalnego obejmowały również instrumentalny charakter warunkowania, któremu poddawane były świerszcze. Pozytywna weryfikacja tych czynników była konieczna dla wykazania adekwatności wykorzystanego układu do celów niniejszej pracy. Dostępność informacji wzrokowej uniemożliwiłaby wykluczenie udziału mechanizmów nawigacji opartych na dopasowaniu widoków (Hohol i in., 2017) i pozostałych (Duval, 2019), wykorzystujących bezpośrednio dostępną informację o wskazówkach oddalonych od pozycji świerszcza (a zatem nie wymagających, zapamiętania lub wykorzystania innych, opartych na potencjalnym przetwarzaniu parametrów geometrycznych środowiska).

#### **4.1.1. Wstęp**

Przed przystąpieniem do pomiarów aktywności oraz eksperymentów nawigacyjnych opisanych w dalszych częściach pracy wykonano test potwierdzający niewizualny charakter zastosowanego układu eksperymentalnego (Fig. 10). W tym celu posłużono się opisany powyżej paradygmatem wskazywania czułkiem w kierunku bodźca zbliżającego się.



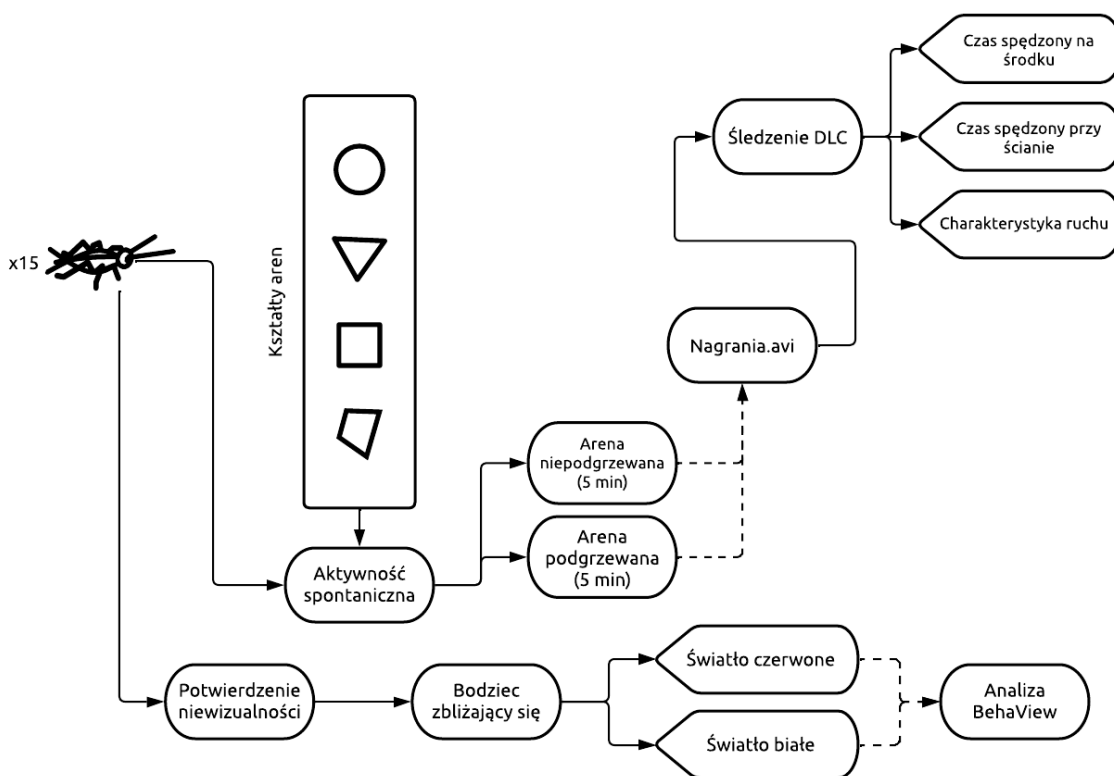


Fig. 10. Schemat poglądowy struktury opisywanych w ramach niniejszego rozdziału doświadczeń, protokołów treningowych oraz analiz. Liniami przerywanymi poprzedzono kroki związane z gromadzeniem i analizowaniem danych.

Pierwszym etapem prowadzonych badań było przeprowadzenie pomiarów i określenie charakterystyki bazowej aktywności lokomotorycznej owadów w badanych różnokształtnych arenach. W celu weryfikacji obecności i siły potencjalnego wpływu kształtu środowiska na wzorec eksploracji posłużono się podstawowymi parametrami ruchu. Jak zaznaczono we wstępie, *A. domesticus* charakteryzuje się silną tigno- i skototaksją, w związku z czym założono potencjalny wpływ obecności atraktantnych dla świerszczy kątów na parametry ruchu w poszczególnych arenach, co uwzględniono w analizach uzyskanych danych.

## 4.1.2. Wyniki

### 4.1.2.1. Odruch wskazywania czułkiem

Obecność odruchu pozycjonowania czułków w stosunku do bodźca zbliżającego się wyraźnie różniła się w zależności od oświetlenia, pod jakim świerszcze były testowane (Fig. 11.). Przy oświetleniu światłem białym, odruch ten wykazywało 66% badanych osobników, natomiast

przy oświetleniu światłem czerwonym (zastosowanym w eksperymentach nawigacyjnych opisanych w kolejnych rozdziałach), był on niemal całkowicie nieobecny, co stanowi przesłankę o niedostępności wskazówek wzrokowych w układzie doświadczalnym.

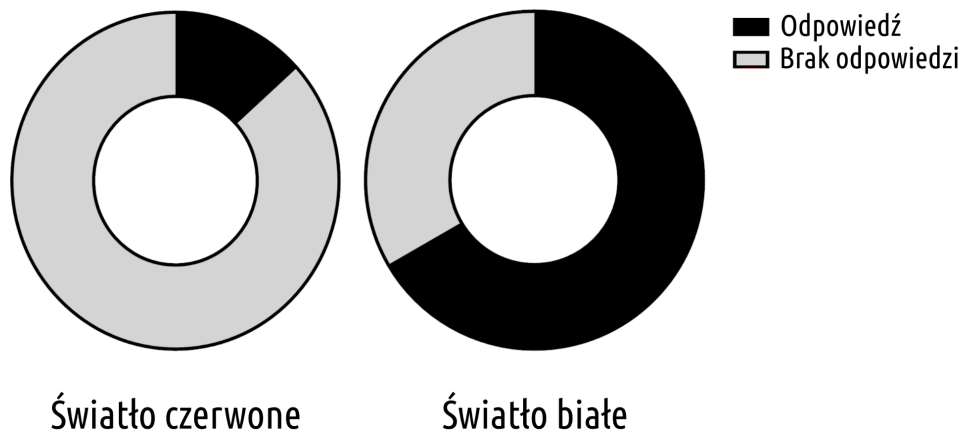


Fig. 11. Proporcje odpowiedzi pozycjonowania czulka w odpowiedzi na bodziec zbliżający się w dwóch wariantach oświetlenia (dla każdego wariantu testowano  $n = 15$  osobników). Wartość współczynnika  $\chi^2 = 8,89$ ,  $p = 0,003$  ( $p < 0,05$ ).

#### 4.1.2.2. Spontaniczna aktywność lokomotoryczna w badanych arenach

Przetestowano dwa warianty scenariusza eksploracyjnego: z obecnością awersyjnego bodźca termicznego oraz bez. Prowadzono rejestrację aktywności spontanicznej przez czas ekwiwalentny do pojedynczej sesji treningowej i kwantyfikowano przebyty przez owady dystans, odsetek czasu spędzony w bezruchu oraz proporcje czasu spędzonego w pobliżu obwodu areny, a także w obszarze środkowym, odpowiadającym pozycji chłodnego punktu w sesjach treningowych (Fig. 12.).

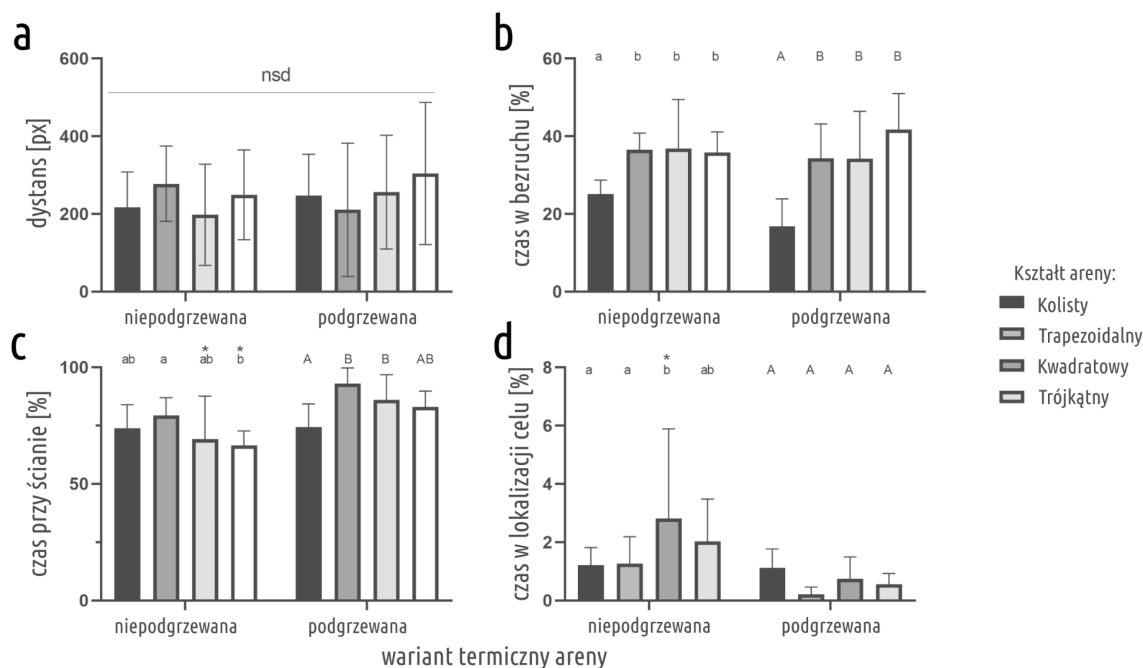


Fig. 12. Charakterystyka ruchu dla badanych kształtów aren. a - odległość przebyta, b - odsetek czasu w spoczynku, c - odsetek czasu w sąsiedztwie obwodu aren, d - odsetek czasu spędzony w centralnym rejonie odpowiadającym chłodnemu punktowi. Wartości przedstawione są jako średnia - wysokość słupków i odchylenie standardowe - paski błędów. Poszczególne litery oznaczają statystycznie istotne różnice pomiędzy arenami: małe litery dla warunku bez termicznego bodźca awersyjnego, wielkie litery dla warunku z bodźcem. Gwiazdka oznaczono statystycznie istotne różnice pomiędzy warunkami dla danego kształtu areny. Dwukierunkowa analiza wariancji (ANOVA) z poprawką Šidáka dla porównań wielokrotnych,  $p < 0,05$ ,  $n = 15$ .

Wzorce spontanicznej eksploracji przestrzennej (Fig. 12.), na co wskazują odsetki czasu spędzonego w pobliżu ścian oraz spędzonego w centralnie położonym miejscu (odpowiadającym pozycji chłodnego punktu w eksperymentach eksploracyjnych), istotnie różniły się dla eksploracji różnych kształtów aren. Ponadto, odsetek całkowitego czasu spędzonego w spoczynku różnił się istotnie pomiędzy areną w kształcie koła a pozostałymi układami, co wskazuje na najbardziej intensywną eksplorację tego kształtu areny.

#### 4.1.3. Podsumowanie

Na podstawie przeprowadzonego testu odpowiedzi na zbliżający się bodziec potwierdzono założenie o niedostępności informacji wzrokowej w zastosowanym w układzie eksperymentalnym reżimie oświetleniowym. Z racji całkowicie odmiennego charakteru zastosowanego testu od zadań nawigacyjnych, na dalszych etapach niniejszej pracy wdrożono dodatkową grupę kontrolną – z zaślepionymi oczami, dążąc do uzyskania jak największego

stopnia pewności, co do spełniania przez wykorzystany system podstawowego założenia prowadzonych badań.

Dane uzyskane z pomiarów spontanicznej lokomocji na wszystkich testowanych kształtach aren, w wariantach z i bez obecności termicznego bodźca awersyjnego, dostarczają informacji odnośnie wpływu samego kształtu areny i warunków na charakterystykę lokomocji. Zaobserwowane różnice wskazują na obecność wyraźnej tigmotaksji oraz silne unikanie centralnego obszaru areny (zwłaszcza w sytuacji, gdy powierzchnia jest podgrzewana, jak miało to miejsce w trakcie eksperymentów nawigacyjnych), wskazując jednocześnie na brak początkowej preferencji centrum jakiegokolwiek kształtu areny użytej w eksperymentach nawigacyjnych. Pod względem prawdopodobieństwa (wyrażonego w czasie spędzonym w tym rejonie przez owady) spontanicznej wizyty w obszarze areny odpowiadającemu lokalizacji chłodnego punktu (będącego celem nawigacji) w eksperymentach nawigacyjnych, nie zaobserwowano istotnych różnic dla wszystkich zastosowanych kształtów aren w warunkach obecności bodźca awersyjnego. Świadczy to o homogenicznym poziomie bazowej trudności w kolejno prowadzonych doświadczeniach eksploracyjnych i stanowi przesłankę, iż obserwowane różnice w skuteczności nawigacji owadów w poszczególnych kształtach aren nie mogą być wyjaśnione spontaniczną preferencją do eksploracji środkowego obszaru, którejs z zastosowanych aren. Ponadto, wszystkie kształty aren były eksplorowane przez owady z jednakową intensywnością niezależnie od obecności bodźca awersyjnego. Nie świadczy to jednak o nieskuteczności zastosowanego bodźca, jako że intensyfikacja aktywności lokomotorycznej w nowych środowiskach należy do fizjologicznego repertuaru zachowań *A. domesticus* (Wilson i in., 2010).

Wartym uwagi jest występowanie istotnych różnic w proporcji czasu spędzanego w spoczynku dla kolistej areny, co wskazuje na znaczenie obecności kątów jako czynnika mającego wpływ na charakterystykę eksploracji środowiska przez *A. domesticus*. Jednocześnie brak istotnych różnic w przebytych dystansie pomiędzy kształtami aren świadczy o większej szybkości chodu w arenach z obecnymi kątami.

## 4.2. Badanie II. Zachowania świerszczy w układzie Tennessee Williamsa: nawigacja w arenach o różnych stopniach symetrii

### 4.2.1. Wstęp

W celu zbadania zdolności *A. domesticus* do nawigacji na podstawie cech geometrycznych środowiska posłużono się zadaniem polegającym na treningu odnajdywania celu zlokalizowanego w centralnej części areny. W wypadku aren symetrycznych był to środek w rozumieniu geometrycznym, natomiast w wypadku areny niesymetrycznej - centroid, czyli punkt leżący na przecięciu wyznaczonych środkowych dla wszystkich kątów wielokąta, stanowiący „środek ciężkości” figury. Analogiczne zadanie wykorzystywano w badaniach skupiających się na eksploracji zdolności geometrycznych innych gatunków; kur domowych (Tommasi & Vallortigara, 2000), gołębi (Gray i in., 2004) szczurów wędrownych (Tommasi & Thinus-Blanc, 2004) i ropuch (Sotelo i in., 2020).

Lokalizacja punktu pozostawała w żaden sposób nieoznaczona, zaś areny były pozbawione wskazówek wizualnych, dotykowych, chemicznych i dźwiękowych. Dołożono starań aby owad eksplorujący arenę miał dostęp wyłącznie do informacji dotykowej o lokalizacji ścian. Jednocześnie, w trakcie eksploracji areny, badany owad wystawiony był na działanie awersyjnego bodźca termicznego (50 °C) w postaci rozgrzanej powierzchni areny, podczas gdy bodziec-cel (mający średnicę  $\varnothing = 6$  cm obszar w środku areny) pozostawał w stałej temperaturze 25 °C. Procedura treningowa obejmowała 10 sesji trwających po 5 minut każda, naprzemiennie z trwającymi również 5 minut okresami odpoczynku w pojemniku transportowym. W trakcie treningów owad spontanicznie eksplorujący arenę napotykał obszar pozbawiony awersyjnej temperatury (warunkowanie instrumentalne ze wzmocnieniem negatywnym) i w założeniu uczył się odnajdywać tą lokalizację. Należy jednocześnie zaznaczyć, że prawdopodobieństwo odwiedzenia celu w trakcie eksploracji spontanicznej było homogeniczne dla wszystkich zastosowanych aren (Fig. 13.). Brak dostępu do bezpośrednich wskazówek co do pozycji obszaru (w szczególności dostępnych dla zmysłów dystalnych, a przede wszystkim wzroku), miał za zadanie wymusić konieczność wykorzystania strategii opartych na kształcie areny, a przede wszystkim jej symetrii. Wykorzystane areny posiadały różną liczbę osi symetrii: koło – nieskończenie wiele, kwadrat – 4, trójkąt równoboczny – 3, trapezoid – 0. Zastosowany układ eksperymentalny oraz protokół treningowy oparty był na pracy „Place memory in crickets” (Wessnitzer i in., 2008),

w której autorzy badali wzrokowe zdolności nawigacyjne spokrewnionego z *A. domesticus* gatunku świerszcza – świerszcza śródziemnomorskiego (*Gryllus bimaculatus*).

Jak wspomniano w poprzednich rozdziałach, w związku z przyjętymi założeniami, szczególnie istotną była eliminacja dostępu badanych owadów do wskazówek wizualnych. Takie postępowanie było podyktowane wynikami pracy Antoine Wystracha i innych (Wystrach & Beugnon, 2009), w której autorzy zaproponowali model nawigacji wzrokowej owadów, poprawnie przewidujący tzw. błędy rotacyjne w klasycznym paradygmacie znajdowania rogu-celu prostokątnej areny na podstawie geometrii środowiska jako jedynej dostępnej wskazówki (Cheng, 1986; Gallistel, 1990). O niedostępności wskazówek wzrokowych w układzie eksperymentalnym zastosowanym w badaniach przedstawionych w niniejszej rozprawie świadczą wyniki opisanego w poprzednim porozdziale testu odruchu wskazywania czułkiem. W celu zmaksymalizowania pewności odnośnie zachowania tego parametru w eksperymencie będącym przedmiotem bieżącego rozdziału wprowadzono dodatkową kontrolną grupę owadów z fizycznie zaślepionymi oczami. W wypadku niewizualnego charakteru stosowanych przez owady strategii nawigacyjnych założono, że grupa ta również powinna przejawiać przejawy uczenia się w zastosowanym zadaniu.

W eksperymencie mierzono wartości dwóch zmiennych, będących wskaźnikami uczenia się zadania – odsetek czasu spędzony przez owady w chłodnym miejscu-celu oraz redukcję czasu potrzebnego na odnalezienie celu. W związku z zaobserwowaniem przejawów uczenia się (przede wszystkim w wypadku trzech z czterech aren: kolistej, kwadratowej i trójkątnej) wykonano dodatkowe analizy eksplorujące charakterystykę strategii wykorzystywanych przez owady w trakcie odnajdywania celu. Z trajektorii opisujących lokomocję w ciągu całego nagrania każdej sesji wyodrębniono subtrajektorie (odpowiadające 3 sekundom nagrania), poprzedzające wizytę i pozostanie w miejscu-celu. Uzyskane subtrajektorie przekształcono i przeprowadzono analizę podobieństwa, otrzymując cztery grupy opisujące wykorzystywane strategie, które zobrazowano i scharakteryzowano. Na podstawie uzyskanych danych postawiono wnioski co do zdolności badanych owadów do wykorzystania niewzrokowych wskazówek geometrycznych dostępnych w środowisku oraz alternatywnych strategii umożliwiających rozwiązanie zadania eksperymentalnego.

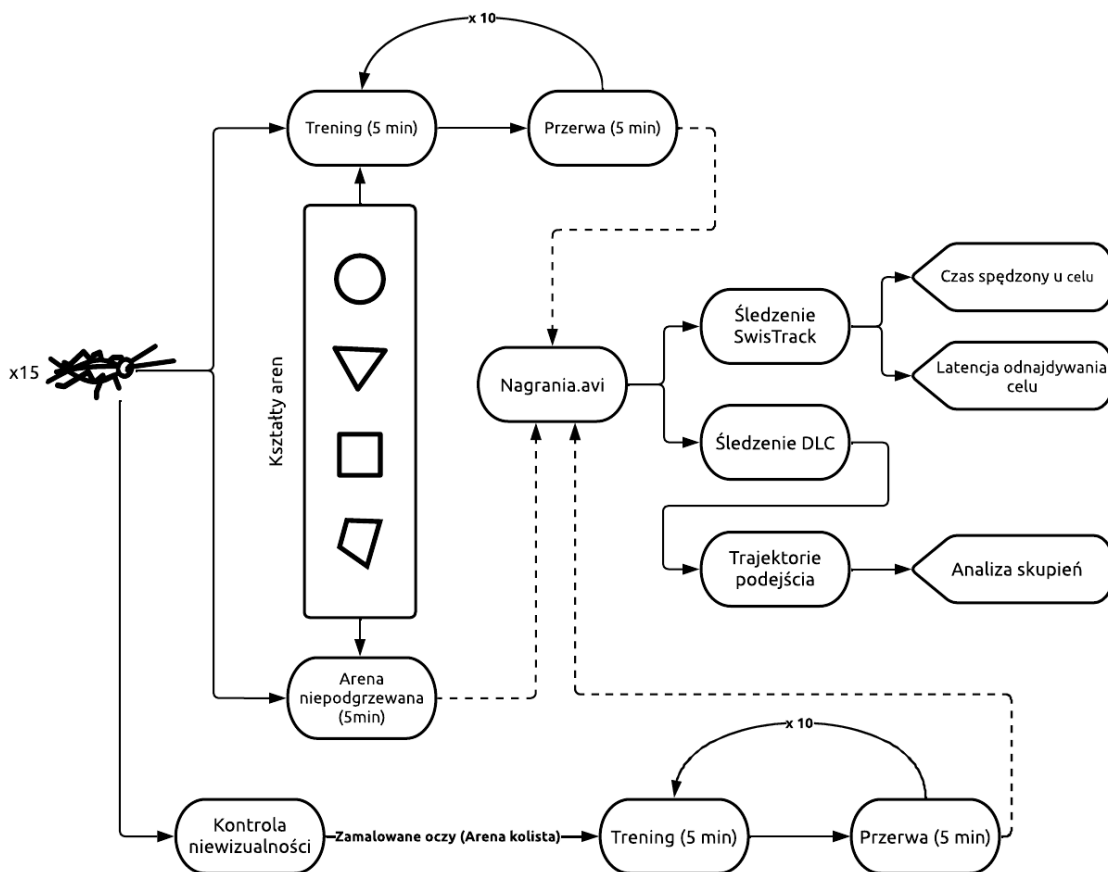


Fig. 13. Schemat poglądowy doświadczenia obejmującego trening *A. domesticus* do nawigacji w arenach różnych kształtów (kolistej, kwadratowej, trójkątnej, niesymetrycznej trapezoidalnej). Schemat obejmuje grupy doświadczalne, grupę kontrolną z zamalowanymi oczami, przebieg protokołów treningowych oraz analiz. Linie przerywane wskazują kroki związane z gromadzeniem i analizowaniem danych.

## 4.2.2. Wyniki

### 4.2.2.1. Uczenie się odnajdywania środka w badanych arenach

Na podstawie przeprowadzonych analiz zachowania świerszczy zarejestrowanego w trakcie sesji treningowych stwierdzono, że wraz z postępem treningu, w kolejnych, następujących po sobie sesjach owady spędzały istotnie więcej czasu u celu (na chłodnym obszarze areny) w wypadku aren wszystkich symetrycznych kształtów. Jednocześnie nie zaobserwowano takiego efektu dla niesymetrycznej areny trapezoidalnej (Fig. 14., Tab. 1. część A, Fig. 15.). Nie stwierdzono istotnych różnic w nachyleniu krzywej uczenia się pomiędzy areną okrągłą,

trójkątną i kwadratową. Zaobserwowano jednak, że szacunkowa wartość krzywej uczenia się (nachylenie) była o rząd mniejsza w wypadku areny trapezoidalnej.

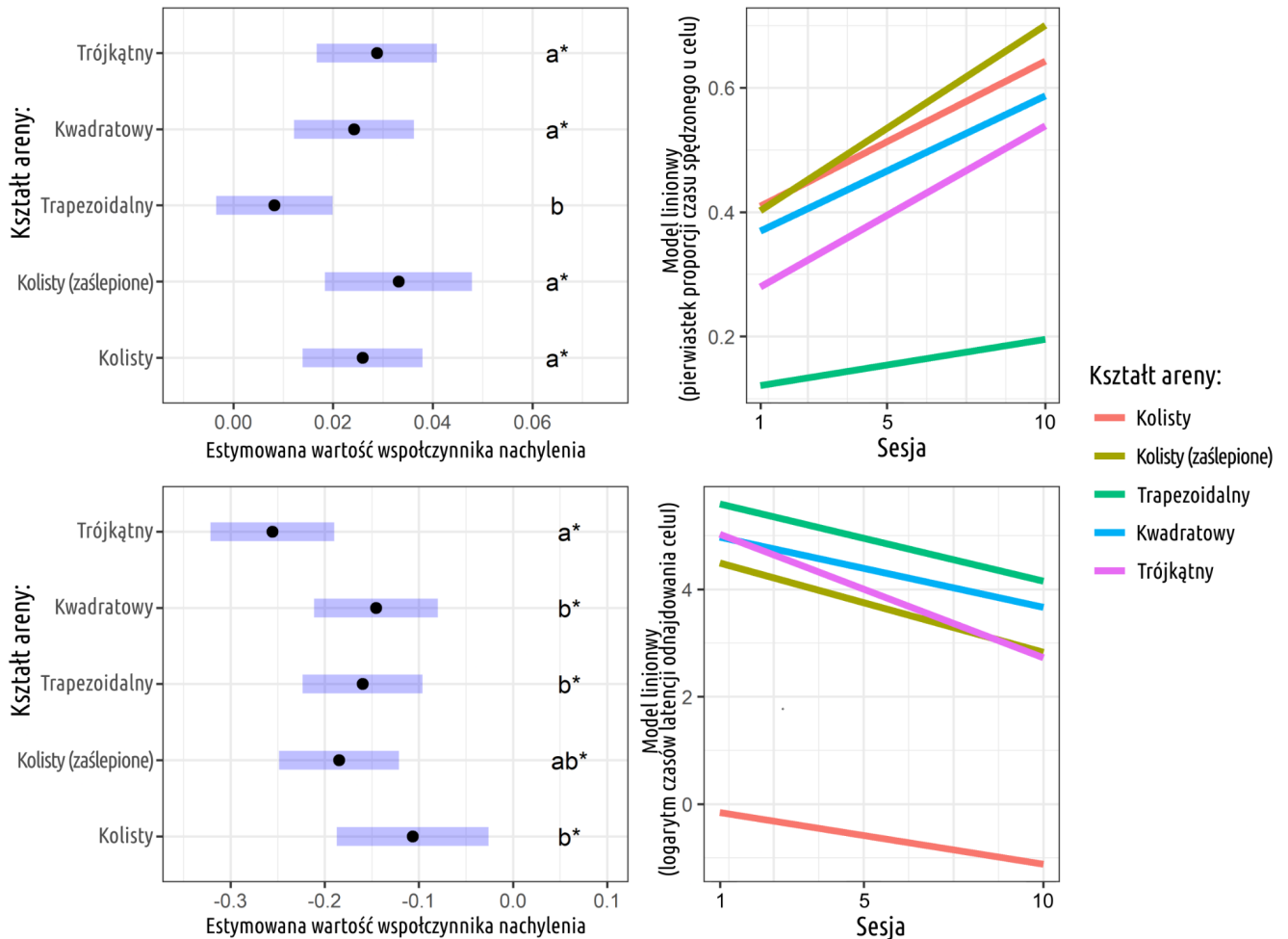


Fig. 14. Oszacowane na podstawie LMM: nachylenie krzywej regresji dla proporcji czasu spędzonego przez świerszcze w chłodnym miejscu-celu (lewa górna część) i latencji do momentu dotarcia do centrum areny (lewa dolna część). Litery oznaczają istotne statystycznie różnice w nachyleniu krzywej dla danego typu areny, natomiast gwiazdkami oznaczono wartości nachylenia istotnie większe od zera. Dodatkowo przedstawiono linie regresji dla proporcji czasu spędzonego w chłodnym miejscu (górna prawa) i latencji do momentu dotarcia do centrów areny (dolna prawa) jako funkcji czasu (liczby prób).



A. Proporcja czasu spędzonego u celu				
Kształt areny	Współ. nachylenia	Błąd standardowy	Wartość <i>t</i>	Wartość <i>p</i>
Kolisty	0,026	0,006	4,306	<0,001
Kolisty (zaślepione)	0,033	0,007	4,49	<0,001
Trapezoidalny	0,008	0,006	1,413	0,162
Kwadratowy	0,024	0,006	4,013	<0,001
Trójkątny	0,029	0,006	4,776	<0,001
B. Latencja odnajdywania celu				
Kolisty	-0,185	0,032	-5,735	<0,001
Kolisty (zaślepione)	-0,107	0,041	-2,617	0,01
Trapezoidalny	-0,16	0,032	-4,959	<0,001
Kwadratowy	-0,146	0,033	-4,368	<0,001
Trójkątny	-0,256	0,033	-7,672	<0,001

Tab. 1. Współczynniki krzywych LMM dopasowane do proporcji czasu spędzonego u celu (część A) oraz latencji dotarcia do celu przez badane owady (część B).

#### 4.2.2.2. Porównanie spontanicznej eksploracji i wydajności w pierwszej próbie

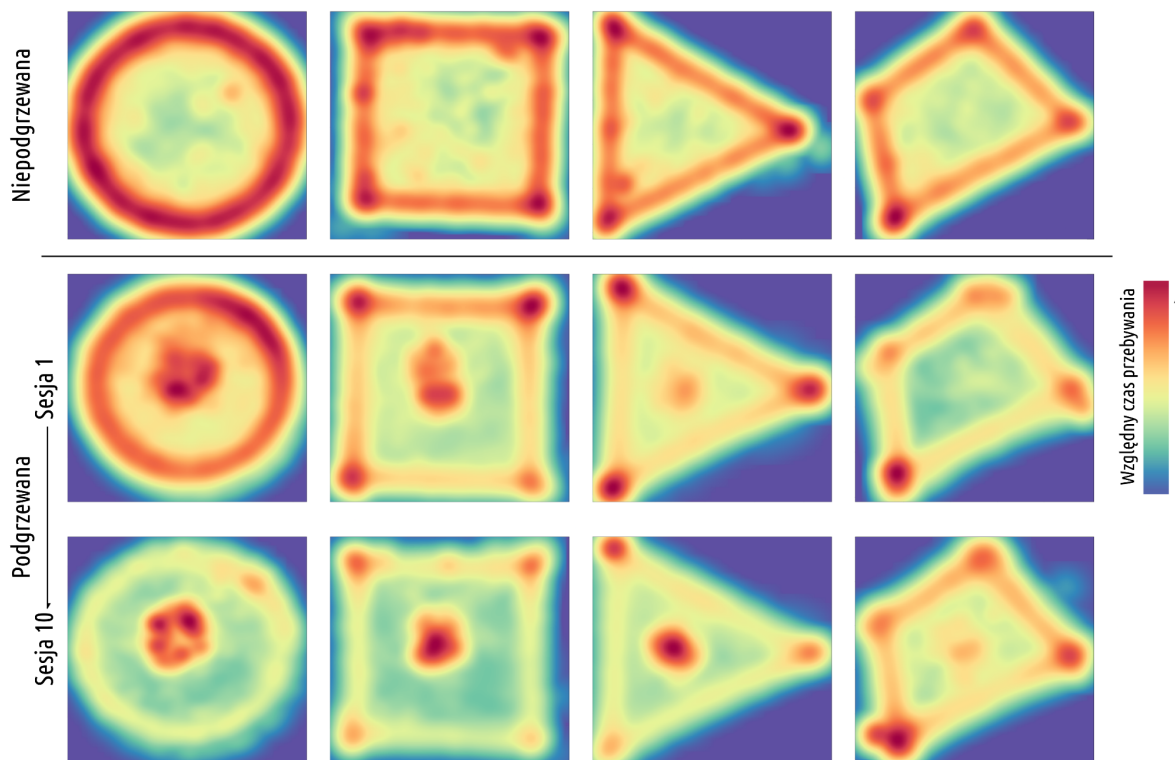


Fig. 15. Wykresy kumulatywne typu heatmap przedstawiające czas spędzony przez owady w danym miejscu na każdej z wykorzystanych aren: kolistej, kwadratowej, trójkątnej i niesymetrycznej trapezoidalnej. Górny rząd odnosi się do owadów eksploatujących arenę spontanicznie bez bodźca cieplnego. Środkowy rząd reprezentuje pierwszą próbę eksperymentalną (Sesja 1), zaś dolny rząd ostatnią próbę eksperymentalną (Sesja 10) z obecnym bodźcem cieplnym.

W trakcie eksperymentu zaobserwowano, iż już w czasie trwania pierwszej próby treningowej, niektóre z osobników napotykały (przypadkowa wizyta dowolnej długości), a następnie odnajdywały cel (wizyta, lub wizyta ponowna zakończona pozostaniem u celu). W celu kwantyfikacji różnic pomiędzy eksploracją spontaniczną a lokomocją owadów w trakcie testów przeprowadzono porównanie odsetku czasu spędzanego w środkowym obszarze areny. Porównano lokomocję na arenach bez awersyjnego bodźca termicznego z pierwszymi sesjami treningowymi dla wszystkich figur. Świerszcze spontanicznie eksplorujące nieogrzewane symetryczne arenę spędzały w ich środkowej części istotnie mniej czasu niż wszystkie grupy podczas pierwszej próby (Fig. 15.) – arena kolista zaślepione ( $p < 0,001$ ), arena kolista ( $p < 0,001$ ), arena trójkątna ( $p = 0,027$ ) poza areną kwadratową ( $p = 0,079$ ) nie zaobserwowano także istotnych różnic w wypadku niesymetrycznej areny trapezoidalnej ( $p = 1$ ).

#### 4.2.2.3. Charakterystyka ścieżek podejścia do celu

W celu lepszego poznania charakterystyki strategii, wykorzystywanych przez owady zbadano dynamikę trajektorii udanych epizodów nawigacyjnych. Analizowano standaryzowaną odległość od obwodu aren w trakcie 3 sekund poprzedzających pozostanie u celu (Fig. 7.).

Sumarycznie w całym eksperymencie badane świerszki wykonały 1313 udanych podejść do celu; spośród nich, na podstawie podobieństwa, wyodrębniono i scharakteryzowano cztery klastry (Fig. 16).

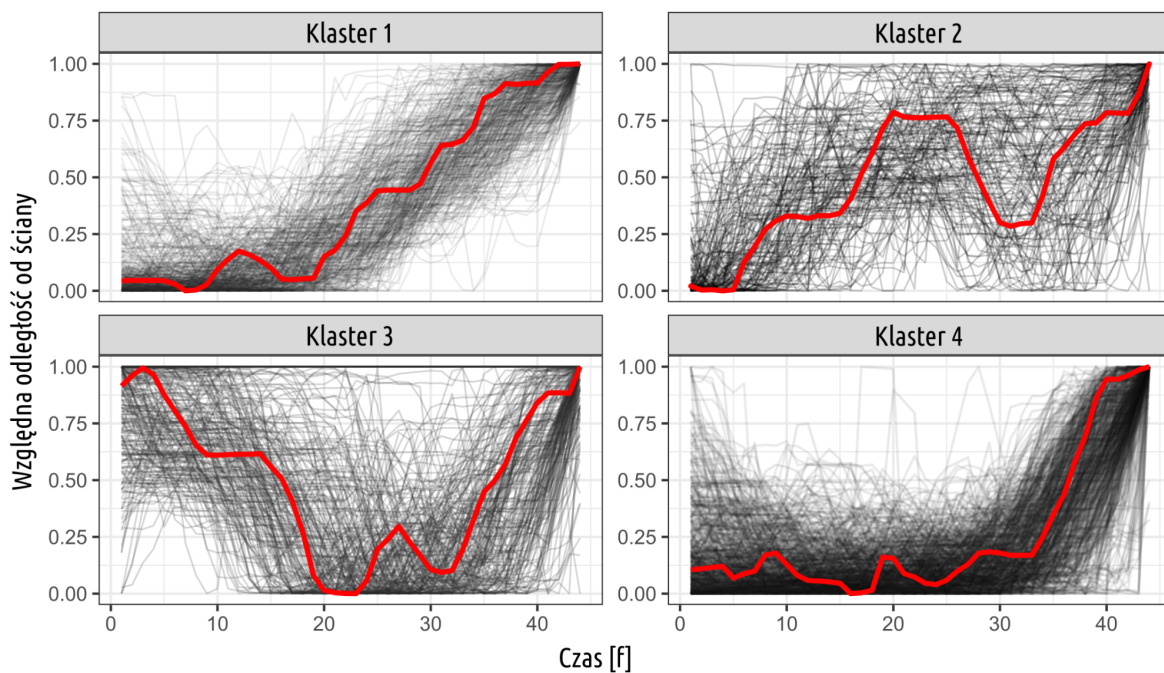


Fig. 16. Ścieżki wszystkich podejść ujęte w grupy odpowiadające poszczególnym klastram. Centroidy odpowiadające najbardziej charakterystycznej ścieżce reprezentującej każdy klaster zaznaczono kolorem czerwonym. Liczebność elementów w klastrach: klaster 1 –  $n = 326$ , klaster 2 –  $n = 151$ , klaster 3 –  $n = 228$ , klaster 4 –  $n = 608$ .

Na podstawie wizualizacji ścieżek zaklasyfikowanych do poszczególnych klastrów (Fig. 17.) dokonano ich charakterystyki. Najliczniej reprezentowanym klastrzem (Fig. 17. klaster czwarty) były ścieżki, składające się z dwóch wyróżnionych etapów – okresu poruszania się w bezpośrednim sąsiedztwie ścian areny oraz następującego po nim szybkiego ruchu w kierunku celu. Kolejnym pod względem liczności elementów był klaster (Fig. 17. klaster

pierwszy) obejmujący ścieżki charakteryzujące się stopniowym zbliżaniem się do celu – zarówno ruchem spiralnym, jak i trasami skośnymi przecinającymi przestrzeń areny. Klaster trzeci obejmuje ścieżki rozpoczynające się od opuszczenia celu i zakończone powrotem. Najmniej liczny klastrem był klaster drugi, obejmujący trajektorie owadów, które kilkakrotnie odchodziły od ścian i zbliżały się do celu, przede wszystkim wykonując łukowate odejścia od obwodu areny w kierunku jej środka.

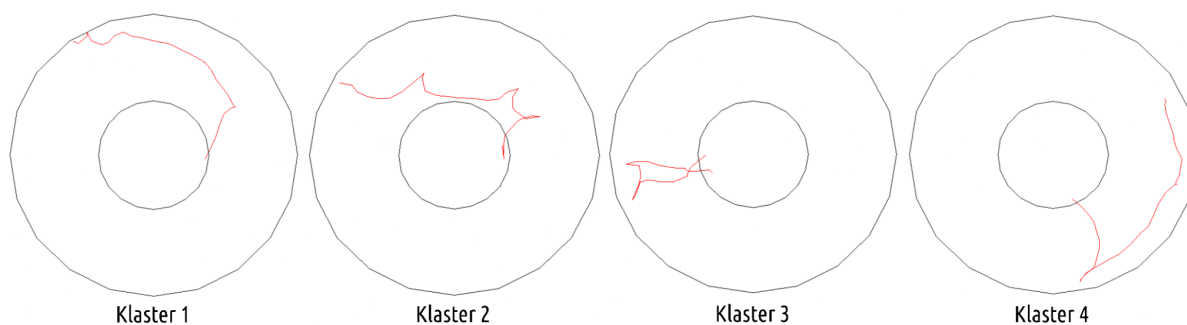


Fig. 17. Reprezentatywne dla każdego z klastrow trajektorie poprzedzające odnalezienie centralnie położonego chłodnego punktu dla areny kolistej. Ogólna charakterystyka grup ścieżek składających się na poszczególne klastry: klaster 1 – stopniowe zbliżanie się do środka, zarówno ruchem spiralnym jak i po skosie, klaster 2 – szybkie, cykliczne łukowate podejścia w kierunku środka i z powrotem, w kierunku ściany, klaster 3 – oddalenie się ze środka w kierunku ścian oraz powrót, klaster 4 – podążanie przy ścianie poprzedzające bezpośrednie podejście do środka.

Liczebność ścieżek należących do poszczególnych klastrow różniła się w zależności od kształtu figury (Fig. 18.). Sumarycznie najliczniej reprezentowana była arena kolista ( $n = 522$ ), następnie areny trójkątna oraz kwadratowa (odpowiednio  $n = 404$ ,  $n = 325$ ). Natomiast najmniejszą liczebność ścieżek charakteryzowała się niesymetryczna arena trapezoidalna ( $n = 71$ ).

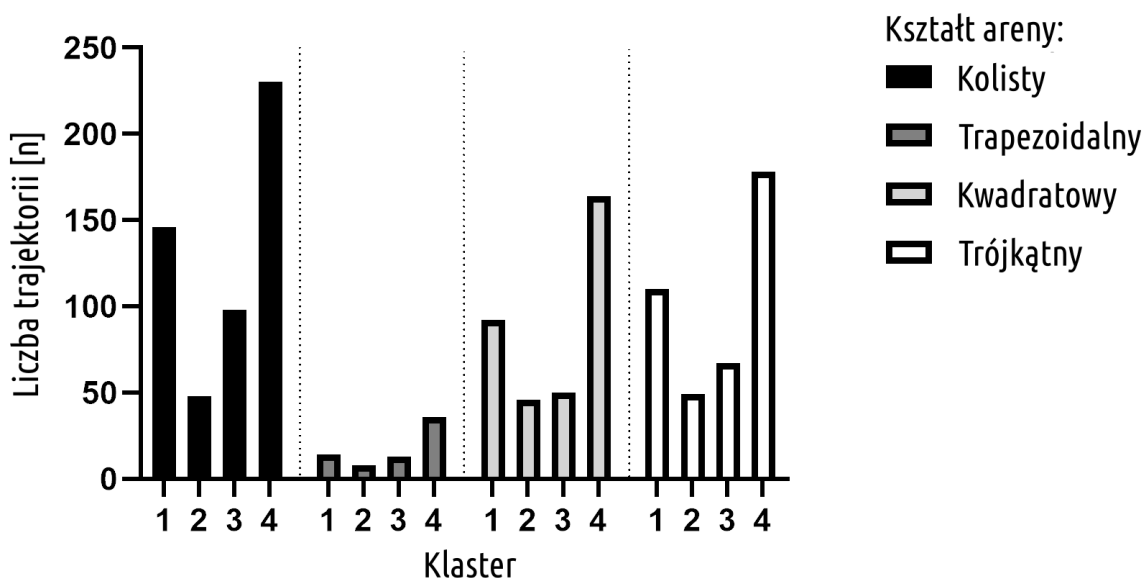


Fig. 18. Całkowita liczba trajektorii podejścia odpowiadających poszczególnym klastrom dla wszystkich aren.

Liczebności ścieżek podejścia w każdym klastrze pogrupowane według kształtów areny wskazują, że we wszystkich kształtach aren najczęściej badane owady wykonywały ścieżki podejścia należące do klastru 4, a następnie do klastru 1 (Fig. 17.). Wzorec ten dominował nawet w przypadku niesymetrycznej areny trapezoidalnej, gdzie łącznie wykonano najmniej udanych podejść, co odpowiada obserwowanemu najmniejszemu procentowi czasu spędzonego u celu i największej latencji jego zlokalizowania.

#### 4.2.3. Podsumowanie

Na podstawie przeprowadzonych analiz, można przyjąć, że osobniki *A. domesticus* uczą się odnajdywać cel umieszczony w geometrycznym środku symetrycznych figur. Ponadto, zdolność ta nie opiera się na mechanizmach angażujących przetwarzanie informacji wizualnej – co można wnosić na podstawie braku istotnych różnic w skuteczności uczenia się u osobników z zaślepionymi oczami oraz na podstawie pozostałych testów potwierdzających niedostępność bodźców wzrokowych (Rozdział 4.1.2.1.).

Symetryczność aren okazała się czynnikiem decydującym dla skuteczności uczenia się zadania nawigacyjnego, będącego przedmiotem niniejszego rozdziału. Wykazano statystycznie istotny przyrost czasu spędzanego u celu we wszystkich badanych symetrycznych arenach w trakcie kolejnych sesji treningowych. Ponadto, zaobserwowano komplementarny efekt na poziomie redukcji czasu potrzebnego do odnalezienia celu. Pomimo nieznacznej skali, można zaobserwować w odniesieniu do badanych parametrów pewien efekt wskazujący na uczenie się również w wypadku areny niesymetrycznej. Jest on jednak zdecydowanie mniejszy w porównaniu do pozostałych badanych aren. Potwierdzają to również liczności udanych podejść do celu wykonanych we wszystkich z badanych kształtów aren – na wszystkich arenach symetrycznych liczba udanych podejść była istotnie większa w porównaniu z areną asymetryczną.

W kontekście opisu zaobserwowanych mechanizmów uczenia należy podkreślić wstępne uwarunkowania wykonywania zadania eksperymentalnego. Spontaniczny wzorzec eksploracji wykorzystywanych w badaniu aren (Rozdział 4.2.2.2.) charakteryzował się bardzo wyraźną tigmotaksją. Zatem w toku wykonywania zadania badane owady, poza uczeniem się lokalizacji celu, musiały również nauczyć się supresji odruchu tigmotaktycznego. Ponadto, spontaniczne dążenie *A. domesticus* do przebywania w kontakcie ze ścianami może dostarczyć wyjaśnienia opuszczania przez owady lokalizacji celu nawet po jego odnalezieniu. Istotne różnice w skuteczności uczenia się pomiędzy arenami kolistą i posiadającymi kąty również potencjalnie wiążą się z atrakcyjnym charakterem kątów, których arena kolistą jest pozbawiona. Nie można natomiast w ten sposób wyjaśnić najważniejszego, w kontekście pytania o zdolności geometryczne badanych owadów, wyniku jakim jest istotnie obniżona sprawność wykonywania zadania w arenie asymetrycznej. Stanowi to przesłankę, że czynnikiem decydującym dla wyjaśnienia obserwowanych wyników jest symetria badanych aren.

Potencjalnym alternatywnym wyjaśnieniem obserwowanego efektu mogłoby być przerywanie losowej (lub systematycznej) eksploracji całości areny po napotkaniu chłodnego punktu. Eksploracja o takim charakterze pozostawałaby niezależna od geometrii otoczenia. Przeciwno

takiemu wyjaśnieniu świadczy jednak zaobserwowana redukcja latencji odnajdywania celu. W przypadku eksploracji całości areny, niezależnie od charakterystyki eksploracji, latencja powinna pozostać na stałym poziomie (Foucaud i in., 2010), pomimo zwiększenia odsetku czasu spędzonego u celu – w tym wypadku badane owady uczyłyby się nie opuszczać celu.

Nie jest to jednak dowód rozstrzygający na rzecz bezpośredniego wykorzystania wskazówek geometrycznych. Zasadnym jest założenie, że mogą istnieć strategie heurystyczne nawigacji wrażliwe na geometrię otoczenia. Co więcej, dane z eksperymentów nawigacyjnych przeprowadzonych z użyciem wodnego labiryntu Morrisa wskazują, że wykonywanie heurystycznych procedur nawigacyjnych, takich jak skanowanie (ang. *scanning*) czy łańcuchowanie (ang. *chaining*), może skutkować czasami latencji porównywalnymi z nawigacją bezpośrednią lub częściowo bezpośrednią (Garthe i in., 2009; Wolfer & Lipp, 2000).

Rozstrzygających przesłanek odnośnie celowego wykorzystania wskazówek opartych na geometrii przestrzeni mogą dostarczać dopiero poszerzone analizy trajektorii ruchu owadów poprzedzających odnajdywanie celu. Na podstawie ich obserwacji można stwierdzić, czy wykorzystywane przez owady strategie posiadają charakterystykę odpowiadającą poszczególnym kategoriom nawigacji.

Na podstawie wyodrębnionych ścieżek poprzedzających odnalezienie celu, i wykonanych analiz ich charakterystyki należy przyjąć, że badane owady w trakcie wykonywania zadania eksperymentalnego nie używały pojedynczej strategii, ale kilku, a co więcej o odmiennej charakterystyce. Opierając się na miarach podobieństwa wyróżnione zostały cztery grupy strategii, wykorzystywanych do skutecznego odnalezienia celu, z czego dwie o największej liczności wstąpień. Najczęściej skuteczne odnalezienie celu poprzedzał ruch charakteryzujący się dwoma następującymi po sobie charakterystycznymi fazami. Podczas pierwszej tigmotaktycznej fazy, owady poruszały się po obwodzie areny, pozostając przy ścianie i obchodząc w ten sposób co najmniej część areny. Niewykluczone, że ruch ten obejmował całość obwodu, jednak ze względu na zastosowane warunki brzegowe w procesie ekstrakcji

ścieżek podejścia nie ma możliwości jednoznacznej weryfikacji tego aspektu. Kolejna faza obejmowała szybki (obejmujący około 15 klatek nagrania, odpowiadających 1 sekundzie) ruch ukierunkowany bezpośrednio na lokalizację celu. Na podstawie założeń o niedostępności bezpośrednich wskazówek, w tym w szczególności wskazówek wzrokowych można przyjąć, że opisywana faza wstępna ruchu służy do orientacji na podstawie informacji dotykowej o lokalizacji ściany areny. Należy zaznaczyć, że taka informacja nie obejmuje całości areny a jedynie jej niewielki fragment, z którym owad ma bezpośrednią, fizyczną, styczność w danym momencie. Taka forma pozyskiwania informacji o otoczeniu posiada skrajnie odmienną charakterystykę od nawigacji wizualnej, mającej charakter dystalny, a co za tym idzie umożliwiającej odnajdywanie celu na podstawie porównywania zapamiętanego obrazu z obserwowanym otoczeniem (T. S. Collett & Cartwright, 1983). Ma to istotne znaczenie w kontekście pytania o zdolności wykorzystania wskazówek geometrycznych, gdyż zakłada ona wykorzystanie mechanizmów generalizacji charakterystyki środowiska, które mogą być redundantne w wypadku wykorzystania strategii wzrokowych. Stąd też uzasadnionym jest wniosek, że w trakcie wykonywania omawianego zadania eksperymentalnego owady korzystając z fragmentarycznej informacji dotykowej dokonują jej generalizacji w celu zapamiętania allocentrycznego modelu otoczenia. Zatem, pierwsza faza opisanej strategii służyłaby orientacji – określeniu pozycji względem zapamiętanego otoczenia, koniecznej do inicjacji fazy drugiej – bezpośredniego podejścia do celu. Opisane zachowanie stanowiłoby zatem dowód na zdolność do abstrakcji i zapamiętywania układu przestrzennego otoczenia (Dhein, 2023; Gould, 1986; Webb, 2019; Wehner & Menzel, 1990).

Przesłanką wspierającą zdolność do nabywania takiego rodzaju wiedzy dostarczają również obserwacje ścieżek o charakterystyce odpowiadającej klastrowi trzeciemu (Fig. 17.). Obejmuje on epizody ruchu, podczas których badane owady odchodziły do celu, a następnie skutecznie do niego powracały, po zaledwie chwilowym kontakcie ze ścianą areny (lub jego braku). Wskazuje to na zdolność do nawigacji na podstawie wskazówek o charakterze przynajmniej częściowo egocentrycznym – obejmującym utrzymanie pamięci o lokalizacji zapamiętanych rejonów względem własnej pozycji owada.



Opisane mechanizmy nie wyczerpują jednak wszystkich możliwych do wykorzystania przez owady strategii nawigacyjnych w ramach przedstawionego zadania eksperymentalnego. Jak już zaznaczono wcześniej, do skutecznego odnajdywania celu w wodnym labiryncie Morrisa, lub zadaniach ekwiwalentnych, badane zwierzęta mogą wykorzystywać strategie heurystyczne – określone sekwencje ruchów, niewymagające do skutecznego odnalezienia celu zapamiętania wskazówek czy innej formy wiedzy przestrzennej o otoczeniu. W istocie, poleganie na tego rodzaju strategiach wyklucza konieczność zastosowania cech geometrycznych środowiska, jednakże ścieżki zaklasyfikowane do klastrów czwartego i trzeciego posiadają charakterystykę zdecydowanie odmienną od typowych strategii heurystycznych. Cechy takie można natomiast przypisać trajektoriom ujętych w klastrach pierwszym i drugim. Charakteryzują się one stopniowym, niebezpośrednim zbliżaniem się do celu, z cyklicznymi oscylacjami odległości owada od obwodu areny. Odpowiada to ruchom o charakterze spiralnym po zmniejszającej się średnicy (klaster 1) oraz iterowanymi epizodami odchodzenia od obwodu areny łukowatymi ruchami w kierunku przeciwnym do jej ścian. Niniejsza charakterystyka jest zbliżona do typowych strategii heurystycznych opisywanych w literaturze, a przede wszystkim do łańcuchowania (ang. *chaining*) (Garthe i in., 2009; Wolfer & Lipp, 2000).

Analiza dystrybucji liczności ścieżek należących do czterech wyróżnionych klastrów pod względem badanych kształtów aren, wskazuje, że we wszystkich arenach badane owady najczęściej stosowały strategię dwufazową (klaster 4) oraz strategię heurystyczną (klaster 1). Warty podkreślenia jest, że taka dystrybucja została zachowana również w arenie asymetrycznej, charakteryzującej się najmniejszą ogólną liczbą udanych podejść do celu. Obserwacja ta może stanowić podstawę do wysunięcia dwóch wniosków. Po pierwsze: niewielki odsetek badanych osobników potencjalnie był w stanie wytworzyć reprezentację niesymetrycznej areny co pozwoliło na skuteczną nawigację. Po drugie: istnieje powód dla którego strategie heurystyczne, niezależne od symetrii i potencjalnie skuteczne w arenie niesymetrycznej były wykorzystywane istotnie rzadziej niż w wypadku pozostałych aren. Potencjalnego wyjaśnienia tego wyniku mogłaby dostarczać interpretacja symetrii jako cechy umożliwiającej efektywniejszy opis i zapamiętanie obiektu (Chen i in., 2011) lub otoczenia.

Takie podejście wydaje się dobrze odpowiadać drastycznym różnicom w skuteczności wykonywania zadania przez owady nawigujące w arenie kolistej, którą opisuje zaledwie jej średnica, oraz niesymetrycznej arenie trapezoidalnej, charakteryzującą się różną długością każdej ściany i rozwartością każdego z kątów. W takiej sytuacji, decydującym o sprawności wykonywania zadania czynnikiem byłaby pojemność, czy też sprawność pamięci, nie zaś zdolność do nawigacji na podstawie wskazówek geometrycznych. Kontrargumentem do tego wyjaśnienia jest nieporównywalnie większa złożoność i asymetryczność środowisk naturalnych, w których *A. domesticus* skutecznie nawiguje na co dzień oraz w których gatunek ten ewoluował. Rozstrzygnięcia tej sprzeczności może jednak dostarczać skrajna nienaturalność wykorzystanego paradygmatu badawczego pod względem wykluczenia modalności innych niż dotykowa. W kontekście warunków życia badanych owadów (nawet w wypadku hodowli laboratoryjnej) środowiska tak ubogie sensorycznie, jak wykorzystywane na potrzeby niniejszej rozprawy, wydają się zupełnie niespotykane. Niemal zawsze informacja przestrzenna posiada charakter multimodalny, obejmując również wskazówki chemiczne, dźwiękowe i wzrokowe. Dotyczy to również śladu zapachowego (generowanego przez samego osobnika poprzez depozycję związków z powierzchni odnoży, czy odchodów w trakcie przemieszczania się w danym otoczeniu) każdorazowo usuwanego podczas eksperymentu. Wydaje się zatem, że o ile w świetle uzyskanych wyników zdolność do nawigacji opartej na geometrii środowiska istotnie znajduje potwierdzenie, to jej zastosowanie w kontekście bliższym naturalnego jest komponentem większego zasobu zdolności, z powodzeniem kompensującego m.in. potencjalne ograniczenia pamięciowe.

### **4.3. Badanie III. Zachowania świerszczy w układzie Tennessee Williamsa: międzymodalny transfer wiedzy o kształcie środowiska**

#### **4.3.1. Wstęp**

Zdolności postrzegania struktury geometrycznej środowiska, w tym jego poszczególnych komponentów, implikują konieczność generalizacji doświadczeń sensorycznych. Ponadto, podobnie jak w wypadku zdolności numerycznych (w tym liczenia i postrzegania liczebności) (Butterworth, 2022), poznanie geometryczne powinno cechować się abstrakcyjnością tj. obejmować więcej niż jedną modalność. Geometria otoczenia i znajdujących się w nim obiektów powinna być rozpoznawana względnie niezależnie od modalności jej postrzegania (Marlair i in., 2021; Nardi i in., 2021), przynajmniej w przypadku niektórych zmysłów. Liczebność obiektów, symetryczność oraz inne relacje przestrzenne pozostają stałe bez względu na to czy są postrzegane wizualnie, czy też taktylnie (dotykowo). W przypadku poznania numerycznego ludzi i innych ssaków precyzyjna, bądź szacunkowa ocena liczebności obiektów za pomocą różnych zmysłów stanowi przesłankę świadcząca o istnieniu abstrakcyjnych, niezależnych od poszczególnych modalności reprezentacji obiektów u wykazujących je gatunków (Butterworth, 2022; Féron i in., 2006; Krause i in., 2013). Zasadnym wydaje stawianie analogicznych wniosków, jeżeli generalizacja dotyczyłaby reprezentacji przestrzeni (Hohol i in., 2017).

Domniemywa się, że możliwość generalizacji międzymodalnej stanowi fundament dla zdolności formowania konceptów, rozumianych jako reprezentacje pamięciowe, pozwalających rozpoznawać obiekty, zdarzenia i warunki należące do określonych kategorii (Murphy, 2004). W takiej perspektywie można upatrywać w generalizacji międzymodalnej korzeni zdolności poznawczych wyższego rzędu takich jak m.in. posługiwanie się analogiami, przeprowadzanie rozumowań, czy posiadanie zdolności matematycznych (Halford i in., 2010; Zentall i in., 2008). W odniesieniu do zwierząt (włączając ludzi i inne naczelne) generalizacja umożliwia nabywanie pojęć relacyjnych, np. „taki sam”, „inny”, „większy niż”, „lepszy niż” (Lamberts & Shanks, 2013). Co istotne, przeprowadzono dotychczas badania z wykorzystaniem owadów (głównie pszczoły miodnej) wskazujące na zdolności uczenia konceptualnego również u tej grupy zwierząt. Z drugiej strony, wykorzystane wcześniej paradygmaty badawcze opierały się wyłącznie na modalności wizualnej (Avarguès-Weber & Giurfa, 2013).

Doniesienia w literaturze przedmiotu potwierdzają obecność zdolności generalizacji u kilku gatunków owadów (Margolis & Laurence, 2015), lecz dotyczą one cech pojedynczych obiektów w małej skali przestrzennej oraz w większości postrzeganych w ramach pojedynczej modalności. Celem badania opisanego w niniejszym podrozdziale było sprawdzenie ewentualnego międzymodalnego transferu wiedzy o strukturze geometrycznej całego otoczenia, w którym porusza się owad. W badaniu tym nacisk położono na opisany powyżej aspekt międzymodalny, obejmujący wzrok i dotyk. W tym celu po konsultacji z prof. Larsem Chittką (Uniwersytet Królowej Marii w Londynie) wdrożono protokół treningowy oparty na doświadczeniach przeprowadzonych przez jego zespół (Solvi i in., 2020). W przytoczonej publikacji opisano eksperyment, którego wyniki wskazują na zdolność międzymodalnej identyfikacji obiektów przez robotnice trzmiela ziemnego (*Bombus terrestris*). W studium autorstwa Solvi i współautorów, badane owady były nagradzane za prawidłowe rozpoznawanie kształtu kuli i sześcianu. Badanie przeprowadzono w dwóch wariantach. Pierwszy wariant wykorzystywał reżim treningowy, w którym trzmiel uczone rozpoznawać obiekty kuliste i sześciennie w całkowitej ciemności. Trening ten poprzedzał test rozpoznawania obiektów w warunkach pełnego oświetlenia, umieszczonych jednak w zamkniętym przezroczystym pojemniku. Dzięki temu wykluczono modalność taktylną, a badane owady musiały opierać się wyłącznie na informacji uzyskanej podczas dotykowego poznawania obiektów. Wariant drugi zakładał odwrotną procedurę – trening wizualny poprzedzający test taktylny w ciemności. Autorzy wspomnianej pracy donoszą, że owady w obu warunkach eksperymentalnych dokonywały poprawnych rozróżnień uczonych obiektów.

Z perspektywy niniejszej pracy jest to badanie o kluczowym znaczeniu, ponieważ w wysoce jednoznaczny sposób wskazuje na występowanie zdolności generalizacji. Ponadto, dotyczy ono zdolności generalizacji zarówno w obrębie pojedynczej modalności (w trakcie treningu), jak i generalizacji międzymodalnej (taktylno-wizualnej i wizualno-taktylnej). Stąd też w niniejszym badaniu podjęto decyzję w oparciu o protokół opisany w przytoczonej publikacji.

Zastosowana procedura treningowa obejmowała dwa komplementarne podejścia. Pierwszym z nich był trening w warunku z dostępem do informacji wizualnej o środowisku (arena oświetlona światłem białym), poprzedzający test niewizualny (arena oświetlona światłem czerwonym). Natomiast w drugim podejściu wykorzystano warunek odwrotny, mianowicie

trening bez dostępu do informacji wzrokowej (arena oświetlona światłem czerwonym) oraz test w świetle białym. Podobnie jak w poprzednich opisanych badaniach posłużono się paradygmatem Tennessee Williamsa w ramach którego owady uczyły się odnajdywania centralnie zlokalizowanego chłodnego punktu-celu na podgrzewanych arenach o różnych kształtach. Do przeprowadzenia niniejszego badania wykorzystano układ eksperymentalny zastosowany w eksperymentach opisywanych w poprzednich rozdziałach, wyposażony dodatkowo w oświetlający pierścień, emitujący światło białe. Wykorzystano trzy kształty aren: kolistą, kwadratową oraz trapezoidalną asymetryczną. Zdecydowano się na pominięcie areny trójkątnej równobocznej, ponieważ posiada ona podobną charakterystykę do areny kwadratowej: skończoną liczbę osi symetrii i kąty. Co więcej, charakterystyka wykonywania zadania nawigacyjnego opisanego w poprzednim podrozdziale (Fig. 13., Fig 16.) nie odbiegała znacząco od areny kwadratowej. Ponadto, w badaniu będącym przedmiotem niniejszego rozdziału zredukowano liczbę sesji treningowych do siedmiu. Powodem było jednoznaczne występowanie w poprzednim eksperymencie oznak uczenia się już na tym etapie. Podobnie jak w poprzednich opisywanych eksperymentach zastosowano grupy, składające się z piętnastu osobników, a procedura rejestracji i śledzenia ruchu owadów pozostała bez zmian (Fig. 18.).

Założono, że jeśli badane owady posiadają zdolność międzymodalnej generalizacji informacji o kształcie środowiska, dostarczenie lub wykluczenie informacji wzrokowej w trakcie testu nie powinno istotnie zmieniać skuteczności wykonywania zadania w obu wariantach. Skuteczność w próbach testowych może być potencjalnie obniżona względem ostatniej sesji treningowej z powodu trudności wynikającej z nowości wariantu. Z kolei w przypadku występowania zdolności do generalizacji, skuteczność odnajdywania celu powinna osiągać poziom istotnie wyższy w porównaniu do owadów naiwnych (pierwszej sesji treningowej). Uzyskanie takiego wyniku wskazywałoby na obecność reprezentacji środowiska niezależnej od poszczególnych modalności. Jednocześnie, otrzymane dane pozwoliłyby na weryfikację hipotezy uzasadniającej niską skuteczność badanych owadów nawigujących w arenie asymetrycznej w eksperymencie opisanym w poprzednim podrozdziale. Jeżeli relatywnie obniżona skuteczność wykonywania zadania w arenie asymetrycznej jest spowodowana niezdolnością owadów do wytworzenia, zapamiętania i/lub wykorzystania modelu środowiska, to potencjalnie skuteczność nawigacji powinna być większa w warunkach dostępu do informacji wizualnej. Ponadto, po treningu w wariantcie bezwzrokowym

skuteczność nawigacji w sesji testowej dla areny niesymetrycznej powinna być istotnie niższa w porównaniu do aren symetrycznych.

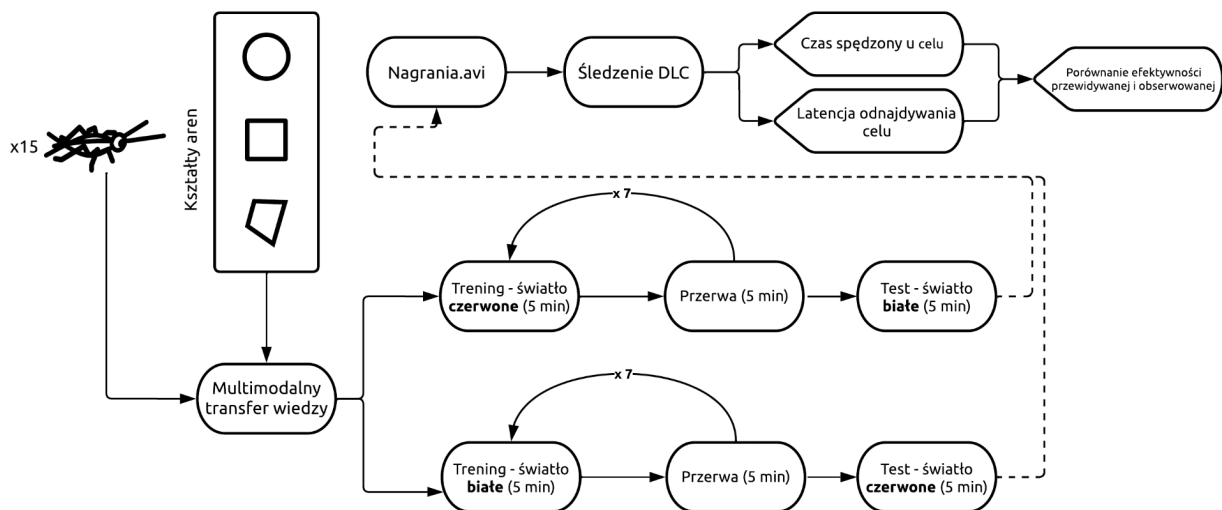


Fig 19. Schemat poglądowy doświadczenia obejmującego trening *A. domesticus* do nawigacji w arenach różnych kształtów (kolistej, kwadratowej, trapezoidalnej niesymetrycznej) w dwóch wariantach, bez i z dostępem do informacji wizualnej oraz następującej próby testowej w przeciwnym do treningu reżimie sensorycznym. Schemat obejmuje oba warianty eksperymentu, przebieg protokołów treningowych oraz analizę. Liniami przerywanymi poprzedzono kroki związane z gromadzeniem i analizowaniem danych.

## 4.3.2. Wyniki

### 4.3.2.1. Trening w różnych reżimach sensorycznych

W ramach niniejszego badania podobnie jak w Rozdziale 4.2. rejestrowano lokomocję świerszczy wykonujących zadanie nawigacyjne polegające na odnajdywaniu centralnie zlokalizowanego chłodnego punktu na rozgrzanej arenie. Trajektorię lokomocji śledzono, a następnie na jej podstawie scharakteryzowano skuteczność wykonywania zadania przez poszczególne osobniki w kolejnych sesjach treningowych oraz w sesji testowej. Podobnie jak w poprzednim doświadczeniu zaobserwowano, że badane owady wykazywały najmniejszą skuteczność rozwiązywania zadania w wypadku niesymetrycznej areny trapezoidalnej. Z nieznanymi przyczynami skala tej tendencji była mniejsza niż obserwowana w poprzednim eksperymencie.

Również w ramach niniejszego badania posłużono się modelami regresji LMM w celu wyznaczenia krzywej uczenia w odniesieniu do dwóch parametrów kwantyfikujących skuteczność rozwiązywania zadania – proporcję czasu spędzonego w miejscu–celu (Fig. 20.) w stosunku do całości sesji oraz czas do pierwszego udanego odnalezienia celu (latencję, Fig. 21.).

Nie zaobserwowano różnic pod względem proporcji czasu spędzonego u celu w obu zastosowanych wariantach sensorycznych. Obecność lub brak oświetlenia nie miał wpływu na obserwowaną skuteczność wykonywania zadania dla grup nawigujących we wszystkich zastosowanych arenach. Podobnie, latencja odnajdywania celu nie wykazywała różnic w zależności od zastosowanego oświetlenia dla wszystkich wykorzystanych kształtów aren za wyjątkiem świerszczy nawigujących w arenie kwadratowej, w której ulegała ona istotnie większej redukcji w toku kolejnych sesji treningowych.

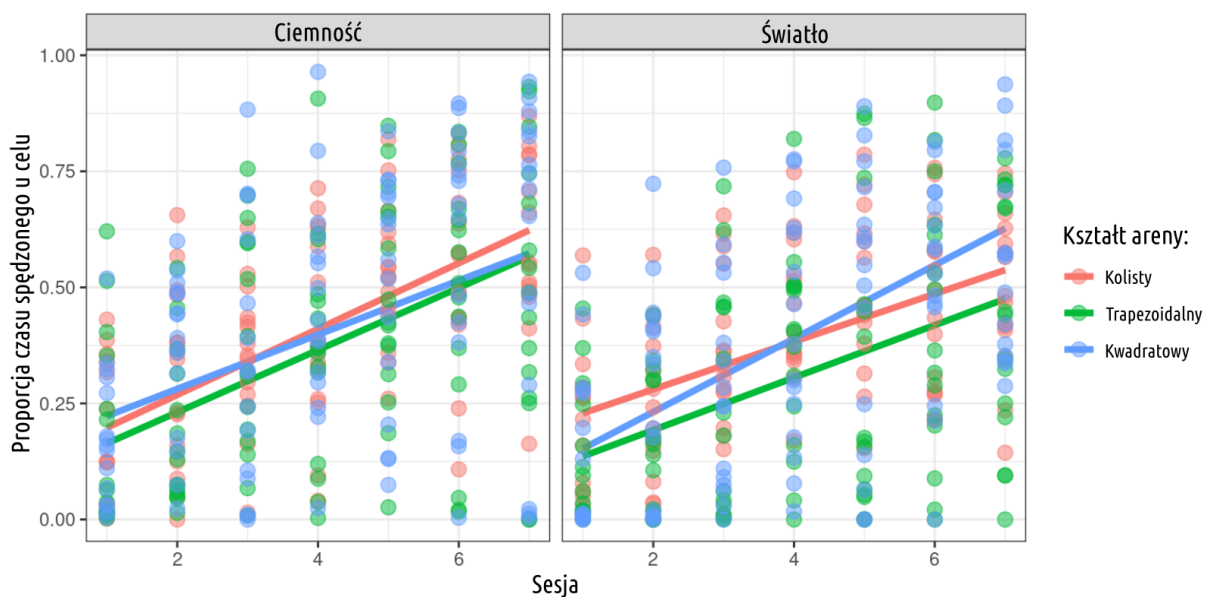


Fig. 20. Oszacowane na podstawie LMM krzywe regresji dla proporcji czasu spędzonego przez *A. domesticus* w chłodnym miejscu-celu w ciągu 7 sesji treningowych dla wszystkich wykorzystanych figur w dwóch wariantach sensorycznych. Punktami oznaczono jednostkowe wartości.

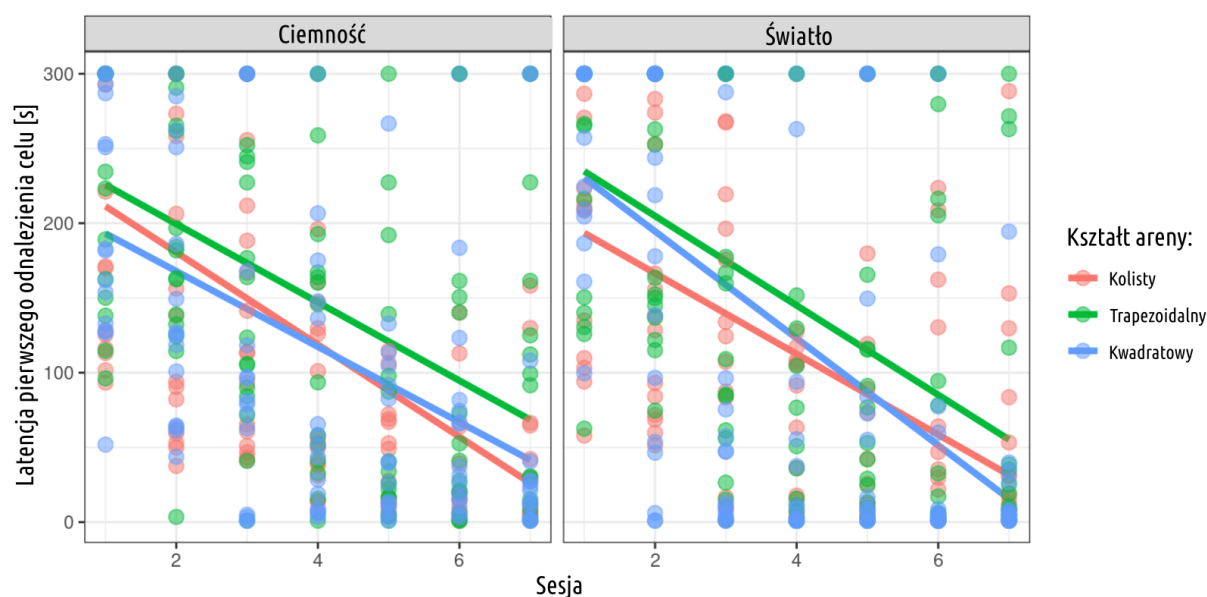


Fig. 21. Oszacowane na podstawie LMM krzywe regresji dla latencji [s] pierwszego udanego odnalezienia celu przez *A. Domesticus* w ciągu 7 sesji treningowych dla wszystkich wykorzystanych figur w dwóch wariantach sensorycznych. Punktami oznaczono jednostkowe wartości.

#### 4.3.2.2. Test interakcji międzymodalnych

Po przeprowadzeniu 7 sesji treningowych, jak wskazano w poprzednim podrozdziale, owady osiągały istotnie wyższą skuteczność w porównaniu do osobników naiwnych (pierwszy trening). Każdy z osobników poddawany był testowi polegającemu na wykonywaniu zadania nawigacyjnego tożsamego z próbami treningowymi w odwrotnym wariacie sensorycznym — owady poddawane sesjom treningowym w ciemności były testowane z dostępem do światła i analogicznie, owady poddawane sesjom treningowym z dostępem do światła testowane były w ciemności. Tym samym, w wariacie obejmującym przejście z treningu w ciemności do testu z oświetleniem kontekst informacji dostępnych dla nawigujących osobników ulegał rozszerzeniu. Usunięcie oświetlenia ograniczało spektrum wskazówek dostępnych do potencjalnego wykorzystania przez mechanizmy nawigacyjne badanych owadów.

W celu analizy wpływu zmian kontekstu na skuteczność nawigacji badanych owadów, posłużono się modelem opracowanym na podstawie danych uzyskanych z sesji treningowych.



Z wykorzystaniem modelu dokonano estymacji skuteczności w ramach obu obserwowanych parametrów (proporcji czasu spędzonego u celu oraz latencji), jaką powinny osiągać badane osobniki, gdyby wykonywały kolejną sesję w wariancie sensorycznym tożsamym z treningowym. Uzyskane wartości estymacji porównano z danymi uzyskanymi w trakcie testu. Stwierdzono istotne różnice pomiędzy oczekiwaną a obserwowaną skutecznością wykonywania testowego zadania nawigacyjnego w grupach nawigujących we wszystkich symetrycznych arenach. Dlatego jedyną grupę, dla której estymacja skuteczności na podstawie efektywności w sesjach treningowych odpowiadała obserwowanej w sesji testowej, stanowiły osobniki nawigujące w arenie asymetrycznej.

#### 4.3.2.3. Proporcja czasu spędzonego u celu

Do wartości proporcji czasu spędzonego u celu uzyskanych w trakcie sesji treningowych (Fig. 22) dopasowano uogólniony liniowy model efektów mieszanych (ang. *generalized linear mixed-effects model*, GLMM) z inflacją wartości zerowych (ang. *zero-inflated*) dla rozkładu beta z uwzględnieniem kontroli autokorelacji czasowej. Ze względu na niewielką zmienność międzyosobniczą w oszacowanych nachyleniach krzywych regresji nie uwzględniono jej w ostatecznym modelu.

Zastosowany do analizy proporcji czasu spędzonego u celu GLMM opisuje równanie:

$$\hat{y}_l = \beta_l X_l$$

Gdzie  $\hat{y}$  jest wektorem wartości oczekiwanych proporcji czasu (oszacowanych przez model),  $\beta_l$  jest wektorem oszacowań parametrów, zaś  $X_l$  reprezentuje macierz zmiennych niezależnych (predyktorów) (kształt areny, wariant treningu); indeks dolny  $l$  oznacza, że wyszczególnione elementy odnoszą się do danych treningowych i wartości oczekiwanych. Zatem, aby uzyskać wartości oczekiwane dla sesji testowej na podstawie modelu dopasowanego do danych z sesji treningowych, możemy estymować wartości  $\hat{y}$ :

$$\hat{y}_{t_l} = \beta_l X_t$$

Gdzie  $\hat{y}_t$  odnosi się do oczekiwanych wartości proporcji czasu spędzonego u celu dla sesji treningowej (stąd indeks  $t$ ), w oparciu o model (estymację) danych treningowych (stąd indeks  $l$ );  $\beta_l$  odnosi się do estymatów parametrów modelu z modelu opisującego sesje treningowe, natomiast  $X_t$  odnosi się do sesji testowej.

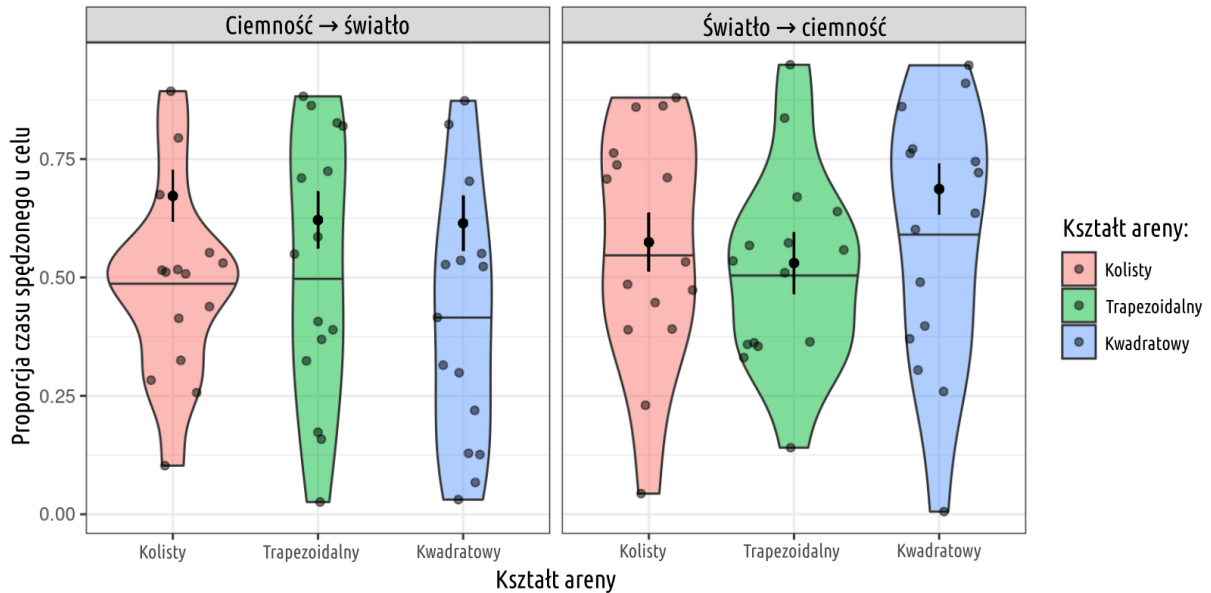


Fig. 22. Wykres skrzypcowy wraz z transparentnymi czarnymi punktami na poszczególnych skrzypcach reprezentują rozkład danych dla sesji testowej (tj. wartości proporcji czasu spędzonego u celu odpowiadające  $X_t$ ); nieprzezroczyste czarne punkty z słupkami błędów (błąd standardowy) przedstawiają wartość przewidywaną, tj. oczekiwaną proporcje czasu spędzonego u celu, w oparciu o wcześniej dopasowany model (tj.  $\beta_l$ ).

W celu przeprowadzenia testu różnic średnich proporcji czasu spędzonego u celu uzyskanych dla sesji testowej oraz wartości przewidywanych na podstawie modelu głównego (dopasowanego do danych z sesji treningowych), do danych uzyskanych w sesji testowej dopasowano osobny model (sesji testowej):

$$\hat{y}_t = \beta_t X_t$$

Gdzie  $\hat{y}_t$  jest oczekiwaną wartością proporcji czasu spędzonego u celu,  $\beta_t$  jest wektorem oszacowań parametrów, a  $X_t$  reprezentuje macierz zmiennych niezależnych (predyktorów); indeks  $t$  oznacza, że wyszczególnione elementy odnoszą się do danych testowych i oszacowań.

Dysponując wartościami estymowanymi na podstawie modelu głównego oraz modelu sesji testowych porównano ze sobą estymacje dla faktycznych danych z sesji treningowej (Fig. 23., Obserwowana) do estymacji przewidywanej na podstawie modelu głównego (Estymowana):

$$C_i = E_{i_t} - E_{i_{t_l}}$$

Gdzie  $C_i$  jest parametrem kontrastowym (tj. średnią lub oczekiwaną różnicą pomiędzy dwoma estymacjami) dla zestawień grup i wariantów grup i (np. "Światło → ciemność + Kolisty arena"),  $E_{i_t}$  jest szacowaną wartością średniej brzegowej opartą na modelu sesji testowych (jak wyżej:  $\beta_t X_t$ ), a  $E_{i_{t_l}}$  oznacza szacowaną wartość średniej brzegowej opartej na modelu modelu  $\beta_l X_t$ .

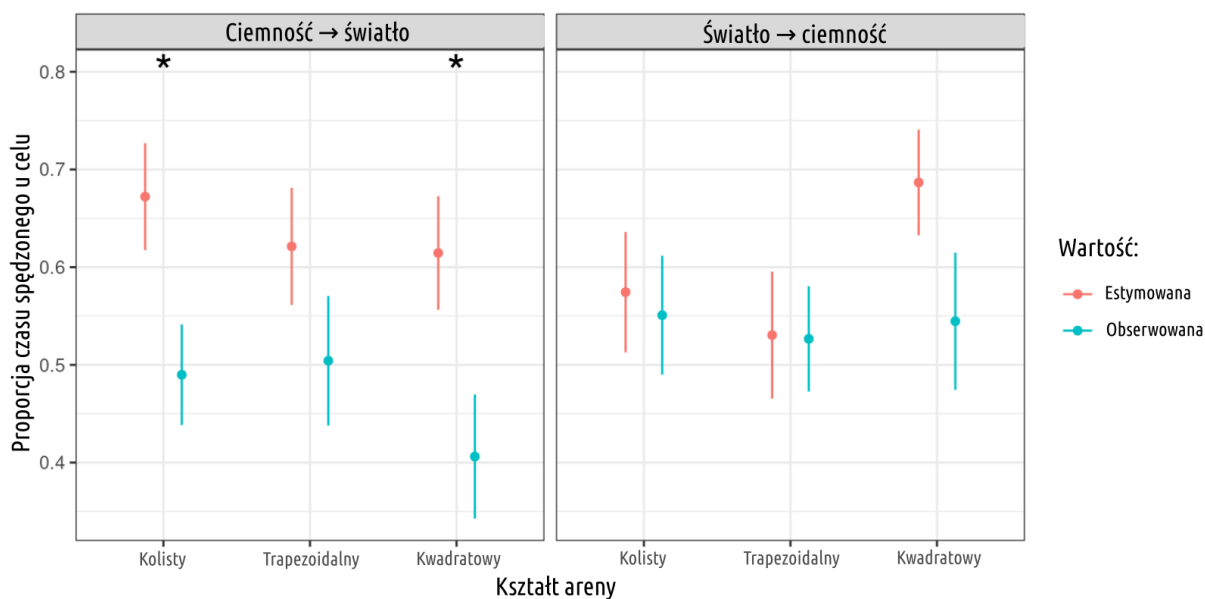


Fig. 23. Wykres obrazuje oszacowane średnie brzegowe i błędy standardowe (SE), z modeli (a) sesji testowych  $\beta_t X_t$  (test.lat; tj.  $E_{i_t} \pm SE$ ) oraz (b) głównego  $\beta_l X_t$  (pred.prop; tj.  $E_{i_{t_l}} \pm SE$ ). Istotne różnice pomiędzy dwoma oszacowaniami oznaczono gwiazdką (\*).

#### 4.3.2.4. Latencja pierwszego odnalezienia celu

Do wartości latencji uzyskanych z sesji treningowych (Fig. 24) dopasowano GLMM z logarytmiczną funkcją łączenia dla rozkładu gamma z uwzględnieniem kontroli autokorelacji

czasowej. Ze względu na niewielką zmienność międzyosobniczą w oszacowanych nachyleniach krzywych regresji nie uwzględniono jej w ostatecznym modelu.

Zastosowany do analizy latencji odnajdywania celu GLMM gamma opisuje równanie (dla uproszczenia pominięto definicje funkcji łączenia):

$$\hat{y}_l = \beta_l X_l$$

Gdzie  $\hat{y}$  jest wektorem wartości oczekiwanych latencji (oszacowanych przez model),  $\beta_l$  jest wektorem oszacowań parametrów, a  $X_l$  reprezentuje macierz zmiennych niezależnych (predyktorów) (kształt areny, wariant treningu); indeks dolny  $l$  oznacza, że wyszczególnione elementy odnoszą się do danych treningowych i wartości oczekiwanych. Zatem, aby uzyskać wartości oczekiwane dla sesji testowej na podstawie modelu dopasowanego do danych z sesji treningowych, możemy estymować wartości  $\hat{y}$ :

$$\hat{y}_{t_l} = \beta_l X_{t_l}$$

Gdzie  $\hat{y}_{t_l}$  odnosi się do oczekiwanych wartości latencji, dla sesji treningowej (stąd indeks  $t$ ), w oparciu o model (estymacje) danych treningowych (stąd indeks  $l$ );  $\beta_l$  odnosi się do estymatów parametrów modelu z modelu opisującego sesje treningowe, natomiast  $X_{t_l}$  odnosi się do sesji testowej.

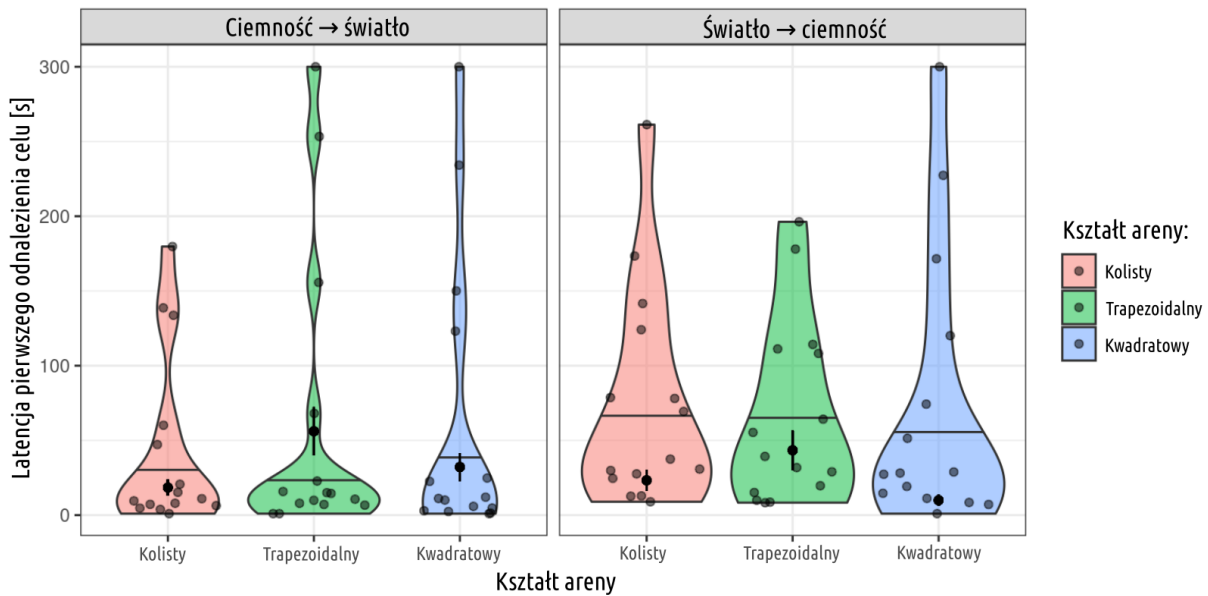


Fig. 24. Wykres skrzypcowy wraz z transparentnymi czarnymi punktami na poszczególnych skrzypcach reprezentują rozkład danych dla sesji testowej (tj. wartości latencji odpowiadające  $X_t$ ); nieprzezroczyste czarne punkty z słupkami błędów (błąd standardowy) przedstawiają wartość przewidywaną, tj. oczekiwaną latencję do odnalezienia celu dla sesji testowej, w oparciu o wcześniej dopasowany model (tj.  $\beta_t$ ).

W celu wykonania testu formalnego różnic średnich wartości latencji uzyskanych dla sesji testowej, od wartości przewidywanych na podstawie modelu głównego (dopasowanego do danych z sesji treningowych), do danych uzyskanych w sesji testowej dopasowano osobny model (sesji testowej):

$$\hat{y}_t = \beta_t X_t$$

Gdzie  $\hat{y}_t$  jest oczekiwaną wartością latencji,  $\beta_t$  jest wektorem oszacowań parametrów, a  $X_t$  reprezentuje macierz zmiennych niezależnych (predyktorów); indeks  $t$  oznacza, że wyszczególnione elementy odnoszą się do danych testowych i oszacowań.

Dysponując wartościami estymowanymi na podstawie modelu głównego oraz modelu sesji testowych porównano ze sobą estymacje dla faktycznych danych z sesji treningowej (Fig. 25., Obserwowana) do estymacji przewidywanej na podstawie modelu głównego (Estymowana):

$$C_i = E_{i_t} - E_{i_{t_t}}$$

Gdzie  $C_i$  jest parametrem kontrastowym (tj. średnią lub oczekiwaną różnicą pomiędzy dwoma estymacjami) dla zestawień grup i wariantów grup i (np. "Światło → ciemność +

Kwadratowa arena"),  $E_{it}$  jest szacowaną wartością średniej brzegowej opartą na modelu sesji testowych (jak wyżej:  $\beta_t X_t$ ), a  $E_{it}$  oznacza szacowaną wartość średniej brzegowej opartej na modelu modelu  $\beta_l X_t$ .

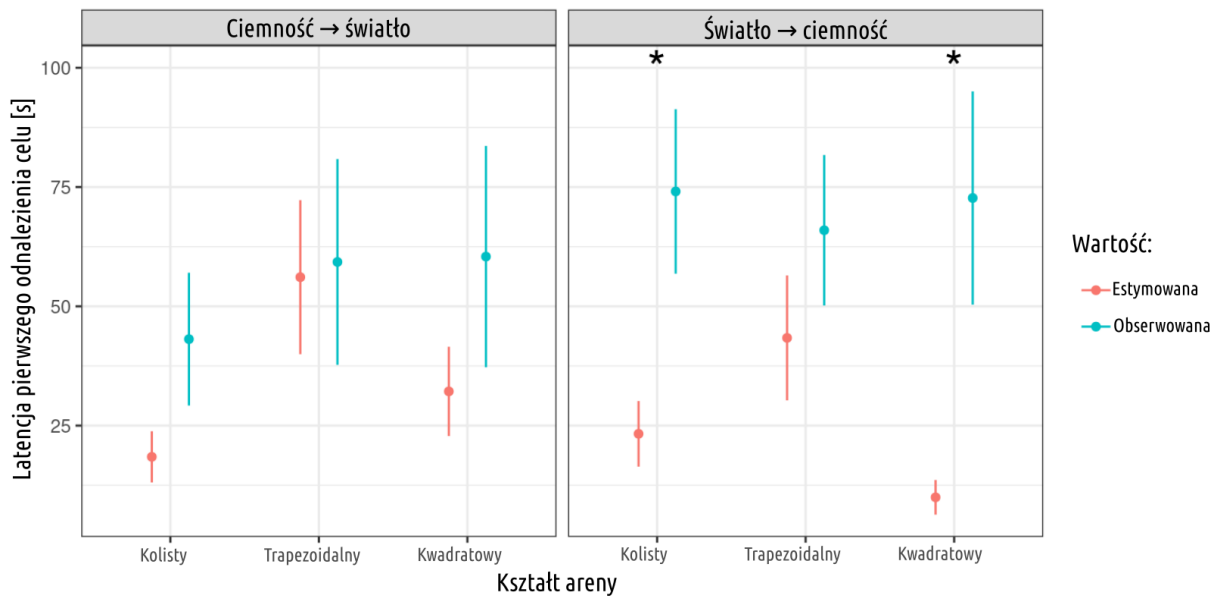


Fig. 25. Wykres obrazuje oszacowane średnie brzegowe i błędy standardowe (SE), z modeli (a) sesji testowych  $\beta_t X_t$  (test.lat; tj.  $E_{it} \pm SE$ ) oraz (b) głównego  $\beta_l X_t$  (pred.lat; tj.  $E_{it_l} \pm SE$ ). Istotne różnice pomiędzy dwoma oszacowaniami oznaczono gwiazdką (\*).

### 4.3.3. Podsumowanie

Pod względem badanych parametrów oceny skuteczności wykonywania zadania nawigacyjnego zaobserwowano znacznie mniejsze różnice pomiędzy arenami symetrycznymi a niesymetryczną w porównaniu do eksperymentu opisywanego w Rozdziale 4.2. Przyczyna redukcji poprzednio obserwowanego efektu pozostaje nieznana, choć potencjalnie może wiązać się z parametrami fizycznymi wykorzystanej areny, jako że ze względów technicznych (uszkodzenie areny używanej we wcześniejszym badaniu) na potrzeby niniejszego eksperymentu arena niesymetryczna musiała zostać skonstruowana od nowa. Pomimo zachowania pełnej tożsamości charakterystyki geometrycznej aren oraz wykorzystania tych samych materiałów w trakcie fabrykacji areny mogły zostać wprowadzone czynniki interferujące. Fakt ten podkreśla istotność zachowania możliwie najwyższych wymogów standaryzacji przy budowie i wykonywaniu doświadczeń behawioralnych. W tym kontekście niezbędnym będzie wykonanie kolejnej iteracji areny niesymetrycznej i weryfikacja otrzymanych wyników. Jednakże, pomimo wystąpienia tego potencjalnego artefaktu, w toku

pogłębionych analiz dotyczących podstawowego celu opisywanego w niniejszym rozdziale eksperymentu – tj. zbadania wpływu zmian kontekstu sensorycznego w perspektywie międzymodalnego transferu wiedzy – zaobserwowano znaczące różnice pomiędzy arenami symetrycznymi a asymetryczną. Mianowicie, dla świerszczy wykonujących zadanie nawigacyjne, zarówno subtrakcja, jak i addycja kontekstu wizualnego nie wpływała w istotny sposób na skuteczność wykonywania zadania. Wynik ten można interpretować dwojako – zarówno w charakterze przesłanki świadczącej na rzecz występowania międzymodalnego transferu wiedzy o środowisku (w pełni efektywna adaptacja strategii nawigacyjnej), jak i przeciwko występowaniu transferu (wykonując zadanie na arenie asymetrycznej badane osobniki posługiwały się strategią heurystyczną, niezależną od kształtu środowiska). Rozstrzygnięcia na rzecz jednego z tych wyjaśnień mogłyby dostarczyć szczegółowe analizy trajektorii poprzedzających udane odnalezienie celu, lecz wykraczają one poza założony zakres badania.

Informacji o bardziej rozstrzygającym charakterze zdają się dostarczać wyniki uzyskane z wykorzystaniem aren symetrycznych. Tak jak założono, w jednym z opisywanych we wstępie niniejszego podrozdziału scenariuszy, rozszerzenie kontekstu o modalność wizualną obniżało proporcje czasu spędzanego przez badane owady u celu. Zasadnego wyjaśnienia tej obserwacji można doszukiwać się we wykazywanej przez *A. domesticus* skototaksji. Oświetlenie areny dostarczyłoby w takim ujęciu bodźca awersyjnego, skutkującego nie tyle bezpośrednim obniżeniem efektywności odnajdywania celu, co zwiększeniem prawdopodobieństwa zachowań ucieczkowych, przyczyniając się do częstszego opuszczania lokalizacji celu. W istocie, takie wyjaśnienie zdaje się potwierdzać brak istotnych różnic pomiędzy estymowanymi a obserwowanymi wartościami latencji odnajdywania celu w tym wariancie doświadczenia.

Ponadto, wyniki uzyskane w wariancie z subtrakcją kontekstu wizualnego również wydają się wspierać założenie o transferze multimodalnym wiedzy o kształcie środowiska. Można o tym wnioskować na podstawie braku istotnych różnic w odniesieniu do odsetku czasu spędzanego u celu. Kontrintuicyjnie, na rzecz występowania transferu międzymodalnego, może świadczyć również obniżona skuteczność wykonywania zadania wyrażona przez istotnie większą latencję w odnajdywaniu celu w arenach symetrycznych. W wariancie subtrakcji bodźca wizualnego należy wykluczyć interferencję zachowań ucieczkowych z mierzonymi

parametrami, gdyż kontekst sensoryczny w sesji testowej odpowiada bardziej bazowym preferencjom skototaktycznym świerszcza domowego. Na tej podstawie można wnosić, iż obserwowany wzrost latencji wynika z bezpośredniego wpływu zmiany kontekstu na skuteczność wykonywania zadania nawigacyjnego. Równocześnie wartości latencji w sesji testowej pozostają kilkukrotnie niższe niż w początkowych sesjach treningowych. Uprawnionym zatem wydaje się być założenie, że opisywany efekt wynika potencjalnie z konieczności rozpoznania otoczenia (Posner, 2005) w warunkach częściowej niedostępności informacji wykorzystywanych w mechanizmach nawigacyjnych. Tym samym, świadczy to o potencjalnej obecności zintegrowanego na poziomie multimodalnym modelu otoczenia.

W odniesieniu do przedstawionych interpretacji uzyskanych wyników należy zaznaczyć, że wskazują na potrzebę wykonania kolejnych badań. Spowodowane jest to, brakiem możliwości, w ramach wykorzystanego paradygmatu, „pełnoprawnego” transferu multimodalnego tj. obejmującego pełną separację kontekstu modalnego, tak jak miało to miejsce w badaniu wykonanym przez zespół Larsa Chittki (Solvi i in., 2020). Niemniej jednak, uzyskane wyniki wytyczają kierunek dalszych eksperymentów dostarczając istotnych przesłanek na rzecz udziału mechanizmów generalizacji w percepcji geometrii środowiska u *A. domesticus*.



## 5. Analiza końcowa i dyskusja uzyskanych wyników

Od najwcześniejszych wieków cywilizacji ludzkiej relacje przestrzenne były ekstensywnie wykorzystywane przez społeczeństwa w ramach działań architektonicznych i organizacji życia, a także stanowiły obiekt żywego zainteresowania licznych myślicieli. Debata na temat geometrii, rozumianej jako nauka o relacjach przestrzennych, obejmowała rozważania nad statusem ontologicznym relacji geometrycznych (Heller, 2015) oraz sposobem w jaki stają się one dostępne dla umysłu (Hohol, 2019). W tym ostatnim kontekście wyróżniane są dwa nurty – „konstruktywistyczny”, zakładający nabywanie kompetencji kognicji przestrzennej na drodze czysto empirycznej, oraz „aprioryczny” zakładający różne formy preegzystencji wiedzy geometrycznej lub wrażliwości na relacje geometryczne. Można dopatrywać się przejawów tej dychotomii w pracach filozofów i psychologów na przestrzeni wieków, a finalnie również neurobiologów. Swoistego przełomu zdają się dostarczać dopiero nagrodzone Nagrodą Nobla prace Johna O'Keefe'a oraz Edwarda i May-Britt Moserów, w ramach których po raz pierwszy dokonano odkrycia w mózgu szczurów klas neuronów (najprawdopodobniej obecnych od urodzenia) selektywnie wrażliwych na informacje przestrzenne. O ile wyniki te wydają się stanowić przesłankę na rzecz „apriorycznego” charakteru kompetencji przestrzennych wielu gatunków ssaków, to należy zaznaczyć, że dotychczas nie poczyniono analogicznych obserwacji w odniesieniu do neurofizjologii owadów, czy stawonogów w szerszym ujęciu (Heinze, 2017).

Zasadność odniesienia dyskusji o zdolnościach kognicji przestrzennej do gatunków z gromady Insecta opiera się na trzech podstawowych cechach charakteryzujących tę grupę zwierząt – dużej odległości filogenetycznej od kręgowców, znacznych różnicach neuroanatomicznych w porównaniu do kręgowców oraz skali sukcesu ewolucyjnego owadów (zarówno pod względem całkowitej biomasy, zasięgu występowania, jak i szerokości spektrum zasiedlanych nisz). Przy założeniu, że środowiska życia owadów nie odbiegają złożonością, dystrybucją przestrzenną zasobów, czy zmiennością warunków od środowisk zasiedlanych przez kręgowce, obserwowany sukces ewolucyjny wskazuje na potencjalną obecność mechanizmów kognicji przestrzennej o funkcjonalnie homologicznym lub konwergentnym charakterze. Podjęcie badań nad zachowaniami przestrzennymi owadów otwiera zatem możliwość dociekania w zakresie uniwersalności filogenetycznej

biologicznych podstaw zdolności przestrzennych, w tym wrażliwości na cechy geometryczne układów przestrzennych.

W niniejszej pracy badano zdolności świerszcza domowego w zakresie percepcji i wykorzystania geometrycznych cech środowiska w odniesieniu do zachowań nawigacyjnych. Nawigacja przestrzenna pełni kluczową rolę w życiu niemal wszystkich gatunków zwierząt zdolnych do aktywnego poruszania się, włączając szerokie spektrum przedstawicieli grupy Insecta. Skuteczna nawigacja umożliwia realizację tak podstawowych funkcji w biosferze jak odnajdywanie pożywienia, drogi powrotnej do gniazd, czy lokalizowanie miejsc godowych. Owady stosują liczne strategie i mechanizmy nawigacji, które pozwalają im systematycznie powracać do zapamiętanych miejsc w warunkach wysoce złożonego i dynamicznego kontekstu sensorycznego (Gallistel, 1989; Tommasi i in., 2012; Tommasi & Vallortigara, 2000). Owady dysponują szerokim zakresem mechanizmów nawigacyjnych, dostarczających wiarygodnych informacji kierunkowych w różnych warunkach środowiskowych. Na przykład w warunkach zachmurzenia uniemożliwiającego dostęp do wskazówek kompasowych opartych na pozycji słońca owady mogą nawigować na podstawie punktów orientacyjnych. Wybór najbardziej adekwatnego w danej sytuacji mechanizmu nawigacji, może odbywać się na drodze oceny warunków lub konkurowania ze sobą informacji z kilku równoległe działających systemów nawigacyjnych. Takie rozwiązanie prowadzi jednakże wyłącznie do minimalizacji prawdopodobieństwa braku dostępu do adekwatnych informacji nawigacyjnych. Poza wykorzystaniem licznych komplementarnych systemów nawigacji zmienność warunków może być mitygowana poprzez wykorzystanie w roli wskazówek właściwości charakteryzujących się większą niezależnością od bieżących warunków. Typowym przykładem takich właściwości są relacje przestrzenne obiektów. Konfiguracja przestrzenna pozostaje nienaruszona i może stanowić źródło adekwatnej wskazówki nawigacyjnej, nawet jeżeli poszczególne cechy obiektów ulegają znacznym zmianom, co może ilustrować doświadczenie Tinbergena z taszczykiem pszczelim (Tinbergen, 1972) opisywane we wstępie niniejszej pracy. Badane owady ignorowały drastyczne zmiany w charakterystyce obiektów (podmiana szyszek na kamienie), o ile ich układ przestrzenny pozostawał zachowany.

Bezpośrednim celem prowadzonych badań było przetestowanie zdolności osobników świerszcza domowego do wykorzystania informacji o symetrii środowiska jako wskazówki

nawigacyjnej. Aby zrealizować tak postawiony cel niezbędnym było zaprojektowanie, wytworzenie i ewaluacja adekwatności układu badawczego pozwalającego na badanie zachowań z tego zakresu. Ponadto, postawiono założenia precyzujące zakres zachowań nawigacyjnych, które badano w odniesieniu do poznania geometrycznego. Założono ścisły związek cech geometrycznych z mechanizmami abstrakcji i generalizacji – właściwości geometryczne układów przestrzennych mogą być eksplorowane za pośrednictwem jednej lub kilku modalności (Stürzl i in., 2008; Webb & Wystrach, 2016), jednakże same powinny, zgodnie z przyjętymi definicjami, pozostawać przynajmniej częściowo niezależne od bezpośrednich doświadczeń zmysłowych (Duval, 2019). Jest to założenie analogiczne do stosowanego w badaniu abstrakcyjnych reprezentacji liczbowych (Butterworth, 2022; Dehaene, 2011; Izard i in., 2009).

W wykorzystanym paradygmacie badawczym wdrożono mechanizmy kontroli mające na celu zapobieżenie dostępności bodźców, mogących służyć do bezpośredniego wyznaczenia pozycji celu. W tym zakresie szczególną uwagę przywiązano do wskazówek wizualnych, gdyż wykazano, że wzrokowe mechanizmy nawigacyjne, operujące wyłącznie na niskopoziomowych cechach percepcyjnych, mogą skutkować wykonywaniem zachowań nieodróżnialnych od opartych na poznaniu geometrycznym, obejmującym całościową reprezentację środowiska (Stürzl i in., 2008; Wystrach & Beugnon, 2009).

Klasycznym narzędziem wykorzystywanym w badaniach nawigacji i pamięci przestrzennej jest labirynt wodny Morrisa. Przydatność MWM do badań nad nawigacją świerszcza domowego jest ograniczona, z racji tendencji owadów do unoszenia się na powierzchni wody spowodowanej napięciem powierzchniowym oraz ograniczonych możliwości aktywnego pływania. Z tego powodu zastosowano funkcjonalnie ekwiwalentny paradygmat Tennessee Williamsa, gdzie bodźcem awersyjnym jest podwyższona temperatura powierzchni areny, natomiast cel stanowi punkt utrzymywany w preferowanym przez owady zakresie termicznym.

W przeprowadzonych badaniach wykorzystano implementację paradygmatu Tennessee Williamsa w postaci systemu pozwalającego na zmianę kształtu areny oraz wyposażonego w oświetlenie regulowane światłem czerwonym w zakresie niewidocznym dla świerszcza domowego lub białym. Na podstawie przeprowadzonych eksperymentów kontrolnych

wykluczono dostęp do informacji wizualnych w warunkach oświetlenia światłem czerwonym. W związku z czym, należy przyjąć, że w obserwowanych w tych warunkach zachowaniach badane osobniki dysponowały wyłącznie informacją taktylną (dotykową), co stanowi przesłankę do wykluczenia dopasowywania widoków jako mechanizmu odpowiedzialnego za obserwowane zachowania, tym samym zwiększając prawdopodobieństwo zaobserwowania zachowań o faktycznym charakterze nawigacji opartej na geometrii środowiska.

Tak jak analogicznie odnotowano to w podrozdziale wprowadzającym (Badanie I), spontaniczne preferencje względem centralnego obszaru areny mogłyby interferować z wynikami wykonywanych sesji treningowych, wpływając na zwiększenie lub zmniejszenie prawdopodobieństwa wizyt u celu. Jednakże, na podstawie badania charakterystyki spontanicznej eksploracji aren wykazano ich homogeniczność pod względem prawdopodobieństwa odwiedzania celu. Badane osobniki *A. domesticus*, wykazywały wyraźną tigmotaksję, przejawiającą się spędzaniem przeważającej ilości czasu w bliskiej odległości od ścian. Wynik ten koresponduje z zachowaniami myszy domowych wykonujących zadanie o zbliżonym charakterze (Inoue & Watanabe, 2012). Na podstawie analiz aktywności lokomotorycznej, charakteryzowanej przez całkowity przebieg podczas testu dystans oraz całkowity odsetek czasu spędzonego w bezruchu, stwierdzono również brak istotnych różnic pod względem intensywności eksploatacji wykazywanej przez owady w obecności i pod nieobecność bodźca awersyjnego. Wynik ten wskazuje na adekwatną siłę bodźca awersyjnego i czas poszczególnych sesji, ponieważ nie zakłócał on charakterystyki fizjologicznego zachowania eksploracyjnego *A. domesticus* – zbyt wysoka temperatura lub zbyt długa ekspozycja mogłyby prowadzić do nadmiernej reakcji ucieczkowej lub szoku termicznego (Neven, 2000).

Jednocześnie dynamika eksploracji w obrębie odsetka czasu spędzonego w spoczynku przez badane owady różniła się istotnie pomiędzy grupą eksplorującą kolistą arenę, a grupami z aren o pozostałych kształtach. Wynik ten można powiązać z obecnością kątów w pozostałych zastosowanych kształtach aren, co może wskazywać na większą atrakcyjność tych obszarów ze względu na tigmotaksję lub postrzeganie ich jako dystynktywnych punktów orientacyjnych w obrębie aren.

Po wykonaniu testów kontrolnych, weryfikujących spełnienie przez skonstruowany układ doświadczalny założeń o niedostępności wskazówek wzrokowych, a także po zbadaniu charakterystyki spontanicznego wzorca eksploracji wykorzystywanych aren, przystąpiono do wykonania testów zdolności nawigacyjnych badanych owadów. Zadanie nawigacyjne, przed którym postawiono badane owady, opierało się na paradygmacie zaproponowanym oryginalnie przez Tommasiego, Vallortigarę i Zanforlina (Tommasi i in., 1997) do badania poznania przestrzennego kurcząt. W kolejnych latach zadanie to zastosowano także w badaniach innych gatunków kręgowców – gołębi (Gray i in., 2004), szczurów (Tommasi & Thinus-Blanc, 2004) oraz ludzkich dzieci (Tommasi & Giuliano, 2014).

Wyniki uzyskane w ramach przeprowadzonego badania wskazują na zdolność osobników *A. domesticus* do skutecznej nauki odnajdywania zlokalizowanego centralnie celu w symetrycznych arenach w warunkach niedostępności informacji wzrokowej. Symetryczność areny stanowiła decydujący czynnik różnicujący uzyskane wyniki – we wszystkich badanych symetrycznych arenach w trakcie kolejnych sesji treningowych zaobserwowano statystycznie istotny przyrost czasu spędzanego u celu oraz redukcję latencji odnajdywania celu. Tym samym, uzyskane wyniki charakteryzują się wysokim stopniem zbieżności z osiąganymi w podobnych testach przez przedstawicieli kręgowców (Gray i in., 2004; Tommasi & Giuliano, 2014; Tommasi & Thinus-Blanc, 2004). Mimo że nie stanowi to przesłanki na rzecz zbliżonego charakteru procesów nawigacyjnych pomiędzy tymi grupami zwierząt, świadczy jednak o ich zbliżonej skuteczności, co można wnioskować już na podstawie kilkakrotnie przedstawianych w niniejszej pracy porównań sukcesu ewolucyjnego obu grup zwierząt. Ponadto, jak odnotowano, za zwiększenie odsetku czasu spędzanego u celu odpowiadać może stosowanie heurystycznej rutyny przeszukiwania przestrzeni, niemniej jednak, w takim wypadku nie powinna być obserwowana redukcja latencji (Foucaud i in., 2010).

Danych pozwalających na dokładniejszą charakterystykę procesów nawigacyjnych odpowiedzialnych za obserwowaną skuteczność badanych osobników w rozwiązywaniu zadania testowego dostarczyła analiza odcinków trajektorii owadów poprzedzających odnalezienie celu. Wykazano, że owady nie polegały wyłącznie na jednej określonej strategii, ale na spektrum obejmującym zarówno wyszukiwanie heurystyczne, jak i bezpośrednią

lokomocję do celu. Zgodnie z przypuszczeniami sformułowanymi powyżej, strategie heurystyczne nie stanowiły kategorii dominującej – większość z udanych epizodów odnalezienia celu poprzedzało wykorzystanie strategii bezpośredniej. Tym samym, uwzględniając nieobecność wskazówek innych niż dotykowa percepcja lokalizacji ściany areny, można założyć, że podstawową wskazówką dla nawigacji badanych owadów stanowił całościowy kształt środowiska. Można ponadto przypuszczać, że reprezentacja poznawcza tego kształtu miała charakter abstrakcyjny. Wynika to z proksymalnego charakteru informacji taktylnej – w danym momencie osobnik dotyka bardzo niewielkiego fragmentu areny. Na tej podstawie można więc wnioskować, że przed dokonaniem przemieszczenia się do celu, fragmentaryczna informacja dotykowa powinna zostać zintegrowana do postaci reprezentacji poznawczej wyższego rzędu. Tego rodzaju integracja mogłaby być przeprowadzana w trakcie obserwowanej fazy podążania w bliskiej odległości do ściany, którą badane owady wykonywały przed przemieszczeniem się do celu. W tej sytuacji, regularna geometria środowiska stanowiłaby czynnik ułatwiający zapamiętanie kształtu aren. Nie zachodziłoby to w przypadku kształtów niesymetrycznych, co może dostarczać wyjaśnienia obserwowanej niskiej skuteczności wykonywania zadania na arenie niesymetrycznej – trapezoidalnej.

W ramach kontynuacji badań w zakresie potencjalnego wykorzystywania przez *A. domesticus* uogólnionych, czy też abstrakcyjnych reprezentacji układów przestrzennych, przeprowadzono doświadczenie mające na celu przetestowanie zdolności do odnoszenia wyuczonej zdolności nawigacyjnej do nowego kontekstu sensorycznego. Ponownie wykorzystano układ Tennessee Willaimsa z wprowadzonymi modyfikacjami procedury treningowej, które szerzej opisano w rozdziałach dot. Badania III. Uzyskane wyniki wskazują na odmienny charakter odpowiedzi na zmiany kontekstu sensorycznego kiedy dochodzi do nich w odniesieniu do aren symetrycznych – tylko w ich wypadku zaobserwowano istotne statystycznie różnice. Chociaż nie stanowi to bezpośredniego dowodu na obecność i wykorzystanie międzymodalnych modeli rozkładu przestrzennego środowiska, bezsprzecznie wskazuje jednak na wrażliwość strategii nawigacyjnych owadów (również w ujęciu międzymodalnym) na symetrię układu przestrzennego. Uzyskane w rozprawie wyniki w istotny sposób rozszerzają stan wiedzy na temat percepcji symetrii przez owady, która wcześniej ograniczała się do kontekstu

postrzegania pojedynczych obiektów (Møller, 1995), zaniehbując kontekst większych układów przestrzennych. Dodatkowo, percepcja symetrii badana była wyłącznie z wykorzystaniem modalności wzrokowej.

Zaprezentowane w ramach niniejszej rozprawy wyniki warto rozpatrzyć w perspektywie debaty dotyczącej „wysokopoziomowych” zdolności nawigacyjnych owadów (Dhein, 2023). Jak jak już wspomniano w rozdziale wprowadzającym, w odniesieniu do owadów debata dotycząca internalnych reprezentacji przestrzennych wciąż pozostaje nierozstrzygnięta, w szczególności odnośnie potencjalnej obecności i wykorzystania reprezentacji spełniających założenia definicji map kognitywnych E. Tolmana. W tej perspektywie, uzyskane w ramach niniejszej pracy wyniki mogą zostać zinterpretowane jako przesłanki odnośnie występowania form pamięci przestrzennej o charakterze nieprzystającym do modelu „skrzynki z narzędziami” (opisanego w rozdziale 1.7.3) mechanizmów nawigacyjnych. Można o tym wnosić na podstawie obserwowanego uogólnienia wiedzy o rozkładzie przestrzennym środowiska: w warunkach zastosowanego układu doświadczalnego badane owady nie miały możliwości polegania na poszczególnych, niskopoziomowych wskazówkach lub mechanizmach. Możliwe układy odniesienia zostały ograniczone do egocentrycznego (na podstawie którego można opisywać m.in. obserwowane strategie heurystyczne odnajdywania celu) oraz allocentrycznego, realizowanego jednak nie na podstawie partykularnych wskazówek środowiskowych, lecz konstrukt pamięciowego odtworzonego z fragmentarycznej informacji taktylnej. Uzasadnionym wydaje się założenie, że niezależnie od poszczególnych mechanizmów nawigacyjnych owady mogą dysponować swoistego rodzaju zintegrowaną reprezentacją przestrzeni. Należy zaznaczyć, że postulowana reprezentacja może drastycznie różnić się od typowej mapy kognitywnej, gdyż na podstawie uzyskanych danych nie sposób wnioskować m.in. o jej topograficznym charakterze. Zgodnie z uzyskanymi wynikami, postulowana reprezentacja powinna jednak pozostawać wrażliwa na cechy geometryczne układów przestrzennych. Niekoniecznie implikuje to zdolność do bezpośredniego postrzegania cech geometrycznych środowiska, która może być realizowana w ramach kompresji konstrukt pamięciowego na drodze generalizacji doświadczeń zmysłowych. Postulat ten mogą wspierać badania dotyczące zdolności przetwarzania przez

owady bodźców sensorycznych w sposób zintegrowany. Dotyczy to tak diametralnie różnych parametrów jak wspomniana już liczebność (Howard i in., 2019; Skorupski i in., 2018), ale także awersja/atraktancja poszczególnych bodźców (Gibbons i in., 2022; Münch i in., 2022). Uzyskane w ramach niniejszej rozprawy wyniki wpisują się w dynamicznie rosnący zasób obserwacji, sugerujących obecność u gatunków z gromady Insecta zdolności poznawczych o złożonym charakterze – w opozycji do dominującego w poprzednich dziesięcioleciach poglądu mechanistyczno-behawiorystycznego (Chittka, 2022; Gibbons i in., 2022). W szczególności, prezentowane wyniki są istotne w kontekście potencjalnej obecności poznawczych map przestrzeni u owadów. O ile w przypadku kręgowców, a przynajmniej ssaków, debata ta zdaje się już rozstrzygnięta (Czajkowski i in., 2014; Moser i in., 2015), w przypadku owadów do wyciągnięcia kategorycznych wniosków potrzeba niewątpliwie dalszych badań, wykorzystujących zarówno pomiary behawioralne, jak i elektrofizjologiczne.

## 5.1. Konkluzje

Na podstawie wyników uzyskanych w toku przeprowadzonych badań oraz zinterpretowania ich w oparciu o dane dostępne w piśmiennictwie można sformułować następujące wnioski niniejszej rozprawy doktorskiej, które są odpowiedzią na postawione szczegółowe cele badawcze:

- Paradygmat Tennessee Williamsa w wariacie niewizualnym może służyć jako cenne narzędzie w badaniach nad wykorzystaniem geometrii przestrzennej przez owady.
- Kształt areny nie wpływa na charakterystykę eksploracji spontanicznej w odniesieniu do przebytego dystansu i czasu spędzonego w bezruchu. Czynnikiem modulującym czas spędzony w bezruchu jest obecność kątów.
- Osobniki *Acheta domestica* uczą się odnajdywania centralnie zlokalizowanego niewidocznego celu, bez udziału wskazówek wizualnych.
- Symetria środowiska stanowi istotny czynnik, wspomagający szybkość i skuteczność nauki odnajdywania celu.



- Badane osobniki stosowały zarówno heurystyczne, jak i celowe (potencjalnie wykorzystujące zapamiętany rozkład przestrzenny środowiska) strategie nawigacyjne.
- Badanie skuteczności nawigacyjnej w zmiennym kontekście sensorycznym wskazuje, że pamięć rozkładu przestrzennego środowiska, w odniesieniu do aren symetrycznych może mieć charakter międzymodalny.

Niniejsza praca obejmuje kompleksowy opis zoptymalizowanych metod badawczych pozwalających na kompleksowe badanie zachowań przestrzennych *A. domesticus*. Na podstawie uzyskanych wyników można przyjąć, że badane owady są zdolne do postrzegania geometrii otoczenia i nawigowania na jej podstawie. Co więcej, zdolność ta prawdopodobnie opiera się na mechanizmach generalizacji multimodalnej, co wskazuje na potencjalną obecność formy zintegrowanej pamięciowej reprezentacji otoczenia u *A. domesticus*.

## 6. Bibliografia

- Adamski, P., & Witkowski, Z. (2006). Male patrolling modes in Apollo butterfly *Parnassius apollo* [L.]: Simulation of optimal choice [Lepidoptera: Papilionidae]. *Nature and Conservation*.  
<https://www.semanticscholar.org/paper/Male-patrolling-modes-in-Apollo-butterfly-apollo-of-Adamski-Witkowski/da74047a73321b28807d8a078a31a48328ac2191>
- Anderson, M. L. (2010). Neural reuse: A fundamental organizational principle of the brain. *Behavioral and brain sciences*, 33(4), 245–266.
- Anderson, M. L. (2021). *After phrenology: Neural reuse and the interactive brain*. MIT Press.
- Ardin, P. B., Mangan, M., & Webb, B. (2016). Ant Homing Ability Is Not Diminished When Traveling Backwards. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 10.  
<https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnbeh.2016.00069>
- Avarguès-Weber, A., Dyer, A. G., & Giurfa, M. (2010). Conceptualization of above and below relationships by an insect. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1707), 898–905. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1891>
- Avarguès-Weber, A., & Giurfa, M. (2013). Conceptual learning by miniature brains. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1772), 20131907.

<https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1907>

- Baran, B., Krzyżowski, M., Rádai, Z., Francikowski, J., & Hohol, M. (2022). Geometry-based navigation in the dark: Layout symmetry facilitates spatial learning in the house cricket, *Acheta domesticus*, in the absence of visual cues. *Animal Cognition*.  
<https://doi.org/10.1007/s10071-022-01712-7>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). *Fitting linear mixed-effects models using lme4*. *J Stat Softw*.
- Bell, W. J. (1990). Central place foraging. W. W. J. Bell (Red.), *Searching Behaviour: The behavioural ecology of finding resources* (s. 171–187). Springer Netherlands.  
[https://doi.org/10.1007/978-94-011-3098-1\\_12](https://doi.org/10.1007/978-94-011-3098-1_12)
- Bennet-Clark, H. (1987). The tuned singing burrow of mole crickets. *The Journal of Experimental Biology*.  
<https://www.semanticscholar.org/paper/The-tuned-singing-burrow-of-mole-crickets-Bennet-Clark/ca666d350c1e070ffa6aa89ed6038bb5322ac54c>
- Bennet-Clark, H. C. (1970). The Mechanism and Efficiency of Sound Production in Mole Crickets. *Journal of Experimental Biology*, 52(3), 619–652.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.52.3.619>
- Bernstein, S., & Bernstein, R. A. (1969). Relationships between foraging efficiency and the size of the head and component brain and sensory structures in the red wood ant. *Brain Research*, 16(1), 85–104. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(69\)90087-0](https://doi.org/10.1016/0006-8993(69)90087-0)
- Bivand, R., Rundel, C., Pebesma, E., Stuetz, R., Hufthammer, K. O., & Bivand, M. R. (2017). Package ‘rgeos’. *The Comprehensive R Archive Network (CRAN)*.
- Blodgett, H. C. (1929). The effect of the introduction of reward upon the maze performance of rats. *University of California Publications in Psychology*, 4, 113–134.
- Boguszewski, P. (2022, maj 30). *BehaView 0.0.23*. <https://www.pmbogusz.net/?a=behaview>
- Bowen, A. C. (1983). Menaechmus versus the Platonists: Two theories of science in the early academy. *Ancient philosophy*, 3(1), 12–29.
- Boyer, C. B., & Merzbach, U. C. (2011). *A history of mathematics*. John Wiley & Sons.
- Brożek, B., & Olszewski, A. (2011). The mathematics of the transcendental ego. *Copernicus Center Reports*, 2, 75–124.
- Buehlmann, C., Wozniak, B., Goulard, R., Webb, B., Graham, P., & Niven, J. E. (2020). Mushroom Bodies Are Required for Learned Visual Navigation, but Not for Innate Visual Behavior, in Ants. *Current Biology*, 30(17), 3438-3443.e2.  
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.07.013>

- Burgess, N. (2014). The 2014 Nobel Prize in Physiology or Medicine: A Spatial Model for Cognitive Neuroscience. *Neuron*, *84*(6), 1120–1125.  
<https://doi.org/10.1016/j.neuron.2014.12.009>
- Burnett, N. P., Badger, M. A., & Combes, S. A. (2022). Wind and route choice affect performance of bees flying above versus within a cluttered obstacle field. *PLOS ONE*, *17*(3), e0265911. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0265911>
- Butterworth, B. (2022). *Can Fish Count?: What Animals Reveal about Our Uniquely Mathematical Mind*. Hachette UK.
- Campeau, W., Simons, A. M., & Stevens, B. (2022). The evolutionary maintenance of Lévy flight foraging. *PLoS Computational Biology*, *18*(1), e1009490.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1009490>
- Cartwright, B. A., & Collett, T. S. (1987). Landmark maps for honeybees. *Biological Cybernetics*, *57*(1–2), 85.
- Chen, C.-C., Wu, J.-H., & Wu, C.-C. (2011). Reduction of Image Complexity Explains Aesthetic Preference for Symmetry. *Symmetry*, *3*(3), Article 3.  
<https://doi.org/10.3390/sym3030443>
- Cheng, K. (1986). A purely geometric module in the rat's spatial representation. *Cognition*, *23*(2), 149–178. [https://doi.org/10.1016/0010-0277\(86\)90041-7](https://doi.org/10.1016/0010-0277(86)90041-7)
- Chittka, L. (2022). *The mind of a bee*. Princeton University Press.
- Chittka, L., Shmida, A., Troje, N., & Menzel, R. (1994). Ultraviolet as a component of flower reflections, and the colour perception of hymenoptera. *Vision Research*, *34*(11), 1489–1508. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(94\)90151-1](https://doi.org/10.1016/0042-6989(94)90151-1)
- Chrastil, E. R., & Warren, W. H. (2015). Active and passive spatial learning in human navigation: Acquisition of graph knowledge. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *41*, 1162–1178.  
<https://doi.org/10.1037/xlm0000082>
- Collett, M. (2012). How Navigational Guidance Systems Are Combined in a Desert Ant. *Current Biology*, *22*(10), 927–932. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.03.049>
- Collett, M., Chittka, L., & Collett, T. S. (2013). Spatial memory in insect navigation. *Current Biology*, *23*(17), R789–R800.
- Collett, M., & Collett, T. S. (2009). Local and global navigational coordinate systems in desert ants. *The Journal of Experimental Biology*, *212*(Pt 7), 901–905.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.024539>
- Collett, M., Collett, T. S., Chameron, S., & Wehner, R. (2003). Do familiar landmarks reset

- the global path integration system of desert ants? *The Journal of Experimental Biology*, 206(Pt 5), 877–882. <https://doi.org/10.1242/jeb.00176>
- Collett, T. S., & Cartwright, B. A. (1983). Eidetic images in insects: Their role in navigation. *Trends in Neurosciences*, 6, 101–105. [https://doi.org/10.1016/0166-2236\(83\)90048-6](https://doi.org/10.1016/0166-2236(83)90048-6)
- Collett, T. S., Collett, M., & Wehner, R. (2001). The guidance of desert ants by extended landmarks. *The Journal of Experimental Biology*, 204(Pt 9), 1635–1639. <https://doi.org/10.1242/jeb.204.9.1635>
- Couclelis, H., Golledge, R. G., Gale, N., & Tobler, W. (1987). Exploring the anchor-point hypothesis of spatial cognition. *Journal of Environmental Psychology*, 7(2), 99–122. [https://doi.org/10.1016/S0272-4944\(87\)80020-8](https://doi.org/10.1016/S0272-4944(87)80020-8)
- Cymborowski, B. (1973). Control of the circadian rhythm of locomotor activity in the house cricket. *Journal of Insect Physiology*, 19(7), 1423–1440. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(73\)90173-X](https://doi.org/10.1016/0022-1910(73)90173-X)
- Cymborowski, B., & Muszyńska, M. (1974). The effect of some psychotropic drugs on the circadian rhythm of locomotor activity of *Acheta domesticus* L. *Journal of Interdisciplinary Cycle Research*, 5(3–4), 362–370. <https://doi.org/10.1080/09291017409359451>
- Czajkowski, R., Jayaprakash, B., Wiltgen, B., Rogerson, T., Guzman-Karlsson, M. C., Barth, A. L., Trachtenberg, J. T., & Silva, A. J. (2014). Encoding and storage of spatial information in the retrosplenial cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(23), 8661–8666. <https://doi.org/10.1073/pnas.1313222111>
- Dacke, M., Baird, E., Byrne, M., Scholtz, C., & Warrant, E. (2013). Dung Beetles Use the Milky Way for Orientation. *Current biology : CB*, 23. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.12.034>
- Daws, A. G., Bennet-Clark, H. C., & Fletcher, N. H. (1996). The mechanism of tuning of the mole cricket singing burrow. *Bioacoustics*, 7(2), 81–117.
- Dehaene, S. (2011). *The number sense: How the mind creates mathematics*. OUP USA.
- Dehaene, S., & Brannon, E. M. (2010). Space, time, and number: A Kantian research program. *Trends in cognitive sciences*, 14(12), 517–519.
- Deipolyi, A., Santos, L., & Hauser, M. D. (2001). The role of landmarks in cotton-top tamarin spatial foraging: Evidence for geometric and non-geometric features. *Animal Cognition*, 4, 99–108. <https://doi.org/10.1007/s100710100103>
- Demiński, B. (2010). *Późny Platon i Stara Akademia*. Wydawnictwo Marek Derewiecki.
- Descartes, R. (1976). Conversation with Burman. *The Philosophical Writings of Descartes vol.*

- Dhein, K. (2023). The cognitive map debate in insects: A historical perspective on what is at stake. *Studies in History and Philosophy of Science*, 98, 62–79.  
<https://doi.org/10.1016/j.shpsa.2022.12.008>
- Dittmar, L., Stürzl, W., Jetzschke, S., Mertes, M., & Boeddeker, N. (2014). Out of the box: How bees orient in an ambiguous environment. *Animal Behaviour*, 89, 13–21.  
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.12.007>
- Dolins, F., & Mitchell, R. (2010). *Spatial cognition, spatial perception: Mapping the self and space*.  
<https://www.semanticscholar.org/paper/Spatial-cognition%2C-spatial-perception-%3A-mapping-the-Dolins-Mitchell/3532b6d9a0711e35e8c6a6ef0ffa469fd87aab1e>
- Dorigo, M., & Stützle, T. (2019). Ant Colony Optimization: Overview and Recent Advances. W M. Gendreau & J.-Y. Potvin (Red.), *Handbook of Metaheuristics* (s. 311–351). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-91086-4\\_10](https://doi.org/10.1007/978-3-319-91086-4_10)
- Duran, N. D., Dale, R., & Kreuz, R. J. (2011). Listeners invest in an assumed other's perspective despite cognitive cost. *Cognition*, 121(1), 22–40.  
<https://doi.org/10.1016/j.cognition.2011.06.009>
- Duval, A. (2019). The representation selection problem: Why we should favor the geometric-module framework of spatial reorientation over the view-matching framework. *Cognition*, 192, 103985. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2019.05.022>
- Dzbyński, A. (2014). From Seeberg to Colmar: Early mathematical concepts in prehistoric Europe at the interface between material culture, technology and metaphors. *Præhistorische Zeitschrift*, 89(1), 1–11.
- Eichenbaum, H., & Cohen, N. J. (2004). *From conditioning to conscious recollection: Memory systems of the brain*. Oxford University Press on Demand.
- Erregger, B., & Schmidt, A. K. D. (2018). Anthropogenic calling sites boost the sound amplitude of advertisement calls produced by a tropical cricket. *Animal Behaviour*, 142, 31–38. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.05.021>
- Eysenck, H. (2018). *Intelligence: A new look*. Routledge.
- Farris, S. M., & Schulmeister, S. (2010). Parasitoidism, not sociality, is associated with the evolution of elaborate mushroom bodies in the brains of hymenopteran insects. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1707), 940–951.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2161>
- Féron, J., Gentaz, E., & Streri, A. (2006). Evidence of amodal representation of small numbers across visuo-tactile modalities in 5-month-old infants. *Cognitive Development*, 21, 81–92. <https://doi.org/10.1016/j.cogdev.2006.01.005>

- Flavell, J. H. (1963). *The developmental psychology of Jean Piaget*.
- Fleischmann, P. N., Grob, R., & Rössler, W. (2020). Magnetoreception in Hymenoptera: Importance for navigation. *Animal Cognition*, 23(6), 1051–1061. <https://doi.org/10.1007/s10071-020-01431-x>
- Foucaud, J., Burns, J. G., & Mery, F. (2010). Use of spatial information and search strategies in a water maze analog in *Drosophila melanogaster*. *PloS One*, 5(12), e15231. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0015231>
- Freas, C. A., & Spetch, M. L. (2023). Varieties of visual navigation in insects. *Animal Cognition*, 26(1), 319–342. <https://doi.org/10.1007/s10071-022-01720-7>
- Freudenthal, H. (1971). Geometry between the devil and the deep sea. *The teaching of geometry at the pre-college level: Proceedings of the second CSMP international conference co-sponsored by Southern Illinois University and Central Midwestern Regional Educational Laboratory*, 137–159.
- Frisch, K. von. (1993). *The dance language and orientation of bees*. Harvard University Press.
- Fyhn, M., Molden, S., Witter, M. P., Moser, E. I., & Moser, M.-B. (2004). Spatial representation in the entorhinal cortex. *Science (New York, N.Y.)*, 305(5688), 1258–1264. <https://doi.org/10.1126/science.1099901>
- Gallistel, C. R. (1989). Animal Cognition: The Representation of Space, Time and Number. *Annual Review of Psychology*, 40(1), 155–189. <https://doi.org/10.1146/annurev.ps.40.020189.001103>
- Gallistel, C. R. (1990). *The organization of learning* (s. viii, 648). The MIT Press.
- Garthe, A., Behr, J., & Kempermann, G. (2009). Adult-Generated Hippocampal Neurons Allow the Flexible Use of Spatially Precise Learning Strategies. *PLOS ONE*, 4(5), e5464. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0005464>
- Gibbons, M., Versace, E., Crump, A., Baran, B., & Chittka, L. (2022). Motivational trade-offs and modulation of nociception in bumblebees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(31), e2205821119.
- Ginosar, G., Aljadeff, J., Burak, Y., Sompolinsky, H., Las, L., & Ulanovsky, N. (2021). Locally ordered representation of 3D space in the entorhinal cortex. *Nature*, 596(7872), Article 7872. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03783-x>
- Gould, J. L. (1986). The locale map of honey bees: Do insects have cognitive maps? *Science (New York, N.Y.)*, 232(4752), 861–863. <https://doi.org/10.1126/science.232.4752.861>
- Gouteux, S., Vauclair, J., & Thinus-Blanc, C. (1999). Reaction to spatial novelty and

- exploratory strategies in baboons. *Animal Learning & Behavior*, 27, 323–332.  
<https://doi.org/10.3758/BF03199731>
- Górska-Andrzejak, J., & Wojtusiak, J. (2003). A Comparative Study of the Level of Locomotor Activity Throughout Postembryonic Development of Two Cricket Species: *Acheta domesticus* L. and *Gryllus bimaculatus* De Geer (Ensifera: Gryllidae). *Journal of Insect Behavior*, 16(6), 845–857.  
<https://doi.org/10.1023/B:JOIR.0000018324.48914.0c>
- Gray, E. R., Spetch, M. L., Kelly, D. M., & Nguyen, A. (2004). Searching in the Center: Pigeons (*Columba livid*) Encode Relative Distance From Walls of an Enclosure. *Journal of Comparative Psychology*, 118, 113–117.  
<https://doi.org/10.1037/0735-7036.118.1.113>
- Griesbauer, E.-M., Manley, E., Wiener, J. M., & Spiers, H. J. (2022). London taxi drivers: A review of neurocognitive studies and an exploration of how they build their cognitive map of London. *Hippocampus*, 32(1), 3–20. <https://doi.org/10.1002/hipo.23395>
- Grieves, R. M., Jedidi-Ayoub, S., Mishchanchuk, K., Liu, A., Renaudineau, S., Duvelle, É., & Jeffery, K. J. (2021). Irregular distribution of grid cell firing fields in rats exploring a 3D volumetric space. *Nature Neuroscience*, 24(11), Article 11.  
<https://doi.org/10.1038/s41593-021-00907-4>
- Guanella, A., & Verschure, P. F. M. J. (2007). Prediction of the position of an animal based on populations of grid and place cells: A comparative simulation study. *Journal of Integrative Neuroscience*, 06(03), 433–446.  
<https://doi.org/10.1142/S0219635207001556>
- Halford, G. S., Wilson, W. H., & Phillips, S. (2010). Relational knowledge: The foundation of higher cognition. *Trends in Cognitive Sciences*, 14(11), 497–505.  
<https://doi.org/10.1016/j.tics.2010.08.005>
- Heath, T. L. (1970). *Mathematics in Aristotle [1949]*. Oxford.
- Heinze, S. (2017). Unraveling the neural basis of insect navigation. *Current Opinion in Insect Science*, 24, 58–67. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.09.001>
- Heinze, S. (2020). Visual Navigation: Ants Lose Track without Mushroom Bodies. *Current Biology*, 30(17), R984–R986. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.07.038>
- Heinze, S., Narendra, A., & Cheung, A. (2018). Principles of Insect Path Integration. *Current Biology*, 28(17), R1043–R1058. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.04.058>
- Heller, M. (2015). *Bóg i geometria: Gdy przestrzeń była Bogiem*.
- Hermer, L., & Spelke, E. (1996). Modularity and development: The case of spatial reorientation. *Cognition*, 61(3), 195–232.

[https://doi.org/10.1016/s0010-0277\(96\)00714-7](https://doi.org/10.1016/s0010-0277(96)00714-7)

- Hermer, L., & Spelke, E. S. (1994). A geometric process for spatial reorientation in young children. *Nature*, *370*(6484), 57–59. <https://doi.org/10.1038/370057a0>
- Herzmann, D., & Labhart, T. (1989). Spectral sensitivity and absolute threshold of polarization vision in crickets: A behavioral study. *Journal of Comparative Physiology A*, *165*(3), 315–319. <https://doi.org/10.1007/BF00619350>
- Hohol, M. (2019). *Foundations of geometric cognition*. Routledge.
- Hohol, M., Baran, B., Krzyżowski, M., & Francikowski, J. (2017). Does Spatial Navigation Have a Blind-Spot? Visiocentrism Is Not Enough to Explain the Navigational Behavior Comprehensively. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, *11*. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2017.00154>
- Hoinville, T., & Wehner, R. (2018). Optimal multiguide integration in insect navigation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *115*(11), 2824–2829. <https://doi.org/10.1073/pnas.1721668115>
- Howard, S. R., Avarguès-Weber, A., Garcia, J. E., Greentree, A. D., & Dyer, A. G. (2019). Numerical cognition in honeybees enables addition and subtraction. *Science Advances*, *5*(2), eaav0961. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aav0961>
- Hulse, B. K., Haberkern, H., Franconville, R., Turner-Evans, D., Takemura, S., Wolff, T., Noorman, M., Dreher, M., Dan, C., Parekh, R., Hermundstad, A. M., Rubin, G. M., & Jayaraman, V. (2021). A connectome of the *Drosophila* central complex reveals network motifs suitable for flexible navigation and context-dependent action selection. *eLife*, *10*, e66039. <https://doi.org/10.7554/eLife.66039>
- Hyder, D. J. (2009). The determinate world. W *The Determinate World*. de Gruyter.
- Inhelder, B. (1967). *The child's conception of space*. London: Routledge & K. Paul.
- Inoue, N., & Watanabe, S. (2012). Mice recognize the center of an enclosure. *Behavioural Processes*, *91*(2), 141–144. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2012.06.009>
- Izard, V., Sann, C., Spelke, E. S., & Streri, A. (2009). Newborn infants perceive abstract numbers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *106*(25), 10382–10385. <https://doi.org/10.1073/pnas.0812142106>
- Kaushik, P. K., & Olsson, S. B. (2020). Using virtual worlds to understand insect navigation for bio-inspired systems. *Current Opinion in Insect Science*, *42*, 97–104. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2020.09.010>
- Kelly, D. M., & Spetch, M. L. (2001). Pigeons encode relative geometry. *Journal of Experimental Psychology. Animal Behavior Processes*, *27*(4), 417–422.



- Knaden, M., & Wehner, R. (2005). Nest mark orientation in desert ants *Cataglyphis*: What does it do to the path integrator? *Animal Behaviour*, *70*(6), 1349–1354. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.03.030>
- Knowles, E. E. M., Carless, M. A., de Almeida, M. A. A., Curran, J. E., McKay, D. R., Sprooten, E., Dyer, T. D., Göring, H. H., Olvera, R., Fox, P., Almasy, L., Duggirala, R., Kent Jr., J. W., Blangero, J., & Glahn, David. C. (2014). Genome-wide significant localization for working and spatial memory: Identifying genes for psychosis using models of cognition. *American Journal of Medical Genetics Part B: Neuropsychiatric Genetics*, *165*(1), 84–95. <https://doi.org/10.1002/ajmg.b.32211>
- Koffka, K. (2013). *Principles of Gestalt psychology* (T. 44). routledge.
- Kozlovsky, D. Y., Poirier, M.-A., Hermer, E., Bertram, S. M., & Morand-Ferron, J. (2022). Texas field crickets (*Gryllus texensis*) use visual cues to place learn but perform poorly when intra- and extra-maze cues conflict. *Learning & Behavior*, *50*(3), 306–316. <https://doi.org/10.3758/s13420-022-00532-6>
- Kócsi, Z., Murray, T., Dahmen, H., Narendra, A., & Zeil, J. (2020). The Antarium: A Reconstructed Visual Reality Device for Ant Navigation Research. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, *14*. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnbeh.2020.599374>
- Krause, F., Bekkering, H., & Lindemann, O. (2013). A Feeling for Numbers: Shared Metric for Symbolic and Tactile Numerosities. *Frontiers in Psychology*, *4*, 7. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00007>
- Kropff, E., Carmichael, J. E., Moser, M.-B., & Moser, E. I. (2015). Speed cells in the medial entorhinal cortex. *Nature*, *523*(7561), 419–424. <https://doi.org/10.1038/nature14622>
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. B. (2017). lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *Journal of Statistical Software*, *82*, 1–26. <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>
- Lachenicht, M. W., Clusella-Trullas, S., Boardman, L., Le Roux, C., & Terblanche, J. S. (2010). Effects of acclimation temperature on thermal tolerance, locomotion performance and respiratory metabolism in *Acheta domesticus* L. (Orthoptera: Gryllidae). *Journal of Insect Physiology*, *56*(7), 822–830. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2010.02.010>
- Laczó, J., Parizkova, M., & Moffat, S. D. (2018). Spatial navigation, aging and Alzheimer's disease. *Aging (Albany NY)*, *10*(11), 3050–3051. <https://doi.org/10.18632/aging.101634>
- Lamberts, K., & Shanks, D. (2013). *Knowledge concepts and categories*. Psychology Press.
- Lenoir, T. (1979). Descartes and the geometrization of thought: The methodological

- background of Descartes' géométrie. *Historia Mathematica*, 6(4), 355–379.
- Lent, David. D., Graham, P., & Collett, T. S. (2010). Image-matching during ant navigation occurs through saccade-like body turns controlled by learned visual features. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(37), 16348–16353. <https://doi.org/10.1073/pnas.1006021107>
- Levinson, S. C. (1996). Frames of reference and Molyneux's question: Crosslinguistic evidence. W *Language and space* (s. 109–169). The MIT Press. <https://doi.org/10.1146/annurev.anthro.25.1.353>
- Lochmatter, T., Roduit, P., Cianci, C., Correll, N., Jacot, J., & Martinoli, A. (2008). Swistrack-a flexible open source tracking software for multi-agent systems. *Intelligent Robots and Systems, 2008. IROS 2008. IEEE/RSJ International Conference on*, 4004–4010.
- Mandelbrot, B. B. (1982). *The fractal geometry of nature* (T. 1). WH freeman New York.
- Margolis, E., & Laurence, S. (2015). *Conceptual Mind*. MIT Press Cambridge, MA.
- Marlair, C., Pierret, E., & Crollen, V. (2021). Geometry intuitions without vision? A study in blind children and adults. *Cognition*, 216, 104861. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2021.104861>
- Mathis, A., Mamidanna, P., Cury, K. M., Abe, T., Murthy, V. N., Mathis, M. W., & Bethge, M. (2018). DeepLabCut: Markerless pose estimation of user-defined body parts with deep learning. *Nature Neuroscience*, 21(9), Article 9. <https://doi.org/10.1038/s41593-018-0209-y>
- Mathis, A., Stemmler, M. B., & Herz, A. V. (2015). Probable nature of higher-dimensional symmetries underlying mammalian grid-cell activity patterns. *eLife*, 4, e05979. <https://doi.org/10.7554/eLife.05979>
- Matthews, R. W., & Matthews, J. R. (2010). *Insect behavior* (Numer QL 785.5 I5 2010). Springer.
- McLean, D. J., & Skowron Volponi, M. A. (2018). trajr: An R package for characterisation of animal trajectories. *Ethology*, 124(6), 440–448. <https://doi.org/10.1111/eth.12739>
- McNamara, T. P., Hardy, J. K., & Hirtle, S. C. (1989). Subjective hierarchies in spatial memory. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 15, 211–227. <https://doi.org/10.1037/0278-7393.15.2.211>
- Menzel, R., & Fischer, J. (2011). *Animal thinking: Contemporary issues in comparative cognition* (T. 8). MIT press.
- Mizunami, M., Weibrecht, J. M., & Strausfeld, N. J. (1998). Mushroom bodies of the

- cockroach: Their participation in place memory. *Journal of Comparative Neurology*, 402(4), 520–537.  
[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-9861\(19981228\)402:4<520::AID-CNE6>3.0.CO;2-K](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-9861(19981228)402:4<520::AID-CNE6>3.0.CO;2-K)
- Møller, A. P. (1995). Bumblebee preference for symmetrical flowers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 92(6), 2288–2292.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.92.6.2288>
- Morris, J. (1973). Descartes' natural light. *Journal of the History of Philosophy*, 11(2), 169–187.
- Morris, R. G. M. (1981). Spatial localization does not require the presence of local cues. *Learning and Motivation*, 12(2), 239–260.  
[https://doi.org/10.1016/0023-9690\(81\)90020-5](https://doi.org/10.1016/0023-9690(81)90020-5)
- Moser, M.-B., Rowland, D. C., & Moser, E. I. (2015). Place cells, grid cells, and memory. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 7(2), a021808.  
<https://doi.org/10.1101/cshperspect.a021808>
- Münch, D., Goldschmidt, D., & Ribeiro, C. (2022). The neuronal logic of how internal states control food choice. *Nature*, 607(7920), Article 7920.  
<https://doi.org/10.1038/s41586-022-04909-5>
- Murawski, R. (2017). *Filozofia matematyki: Zarys dziejów*. Wydawnictwo Naukowe Uniwersytetu im. Adama Mickiewicza.
- Murawski, R., & Woleński, J. (2018). *Problemy filozofii matematyki i informatyki*. Wydawnictwo Naukowe Uniwersytetu im. Adama Mickiewicza.
- Murphy, G. (2004). *The big book of concepts*. MIT press.
- Nardi, D., Singer, K. J., Price, K. M., Carpenter, S. E., Bryant, J. A., Hatheway, M. A., Johnson, J. N., Pairitz, A. K., Young, K. L., & Newcombe, N. S. (2021). Navigating without vision: Spontaneous use of terrain slant in outdoor place learning. *Spatial Cognition & Computation*, 21(3), 235–255.  
<https://doi.org/10.1080/13875868.2021.1916504>
- Negrello, M. (2014). Valentino Braitenberg: From neuroanatomy to behavior and back. *Biological Cybernetics*, 108(5), 527–539. <https://doi.org/10.1007/s00422-012-0533-3>
- Netz, R. (2022). *A New History of Greek Mathematics*. Cambridge University Press.
- Neven, L. G. (2000). Physiological responses of insects to heat. *Postharvest Biology and Technology*, 21(1), 103–111. [https://doi.org/10.1016/S0925-5214\(00\)00169-1](https://doi.org/10.1016/S0925-5214(00)00169-1)
- Newcombe, N. S., & Huttenlocher, J. (2000). *Making Space: The Development of Spatial*

- Representation and Reasoning*. <https://doi.org/10.7551/mitpress/4395.001.0001>
- O'Keefe, J., & Dostrovsky, J. (1971). The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain Research*, 34(1), 171–175. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(71\)90358-1](https://doi.org/10.1016/0006-8993(71)90358-1)
- O'Leary, M. L. (2010). *Revolutions of geometry*. John Wiley & Sons.
- O'Meara, D. J. (2017). *Cosmology and politics in Plato's later works*. Cambridge University Press.
- Oppel, J. J. (1855). Über geometrisch-optische Tauschungen. *Jahresbericht des physikalischen Vereins zu Frankfurt am Main*.
- Paffhausen, B. H., Petrasch, J., Wild, B., Meurers, T., Schülke, T., Polster, J., Fuchs, I., Drexler, H., Kuriatnyk, O., Menzel, R., & Landgraf, T. (2021). A Flying Platform to Investigate Neuronal Correlates of Navigation in the Honey Bee (*Apis mellifera*). *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 15. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnbeh.2021.690571>
- Panadeiro, V., Rodriguez, A., Henry, J., Wlodkowic, D., & Andersson, M. (2021). A review of 28 free animal-tracking software applications: Current features and limitations. *Lab Animal*, 50(9), Article 9. <https://doi.org/10.1038/s41684-021-00811-1>
- Pegel, U., Pfeiffer, K., Zittrell, F., Scholtyssek, C., & Homberg, U. (2019). Two Compasses in the Central Complex of the Locust Brain. *Journal of Neuroscience*, 39(16), 3070–3080. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0940-18.2019>
- Petherick, J. C. (2007). Spatial requirements of animals: Allometry and beyond. *Journal of Veterinary Behavior*, 2(6), 197–204. <https://doi.org/10.1016/j.jveb.2007.10.001>
- Pfeffer, S. E., & Wittlinger, M. (2016). Optic flow odometry operates independently of stride integration in carried ants. *Science*, 353(6304), 1155–1157. <https://doi.org/10.1126/science.aaf9754>
- Piaget, J. (1959). *The language and thought of the child* (T. 5). Psychology Press.
- Pisula, W. (2003). *Psychologia zachowań eksploracyjnych zwierząt*. Gdańskie Wydawnictwo Psychologiczne.
- Plato Translated by B. Jowett. (2018). *Meno*. CreateSpace Independent Publishing Platform.
- Posner, M. I. (2005). Timing the Brain: Mental Chronometry as a Tool in Neuroscience. *PLOS Biology*, 3(2), e51. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0030051>
- Powell, R. A. (2012). Diverse perspectives on mammal home ranges or a home range is more than location densities. *Journal of Mammalogy*, 93(4), 887–889. <https://doi.org/10.1644/12-MAMM-5-060.1>

- Pringle, J. W. S. (1997). The gyroscopic mechanism of the halteres of Diptera. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 233(602), 347–384. <https://doi.org/10.1098/rstb.1948.0007>
- Reeve, R., Webb, B., Horchler, A., Indiveri, G., & Quinn, R. (2005). New technologies for testing a model of cricket phonotaxis on an outdoor robot. *Robotics and Autonomous Systems*, 51(1), 41–54. <https://doi.org/10.1016/j.robot.2004.08.010>
- Riotte-Lambert, L., & Matthiopoulos, J. (2020). Environmental Predictability as a Cause and Consequence of Animal Movement. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(2), 163–174. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.09.009>
- Riveros, A. J., & Gronenberg, W. (2009). Learning from learning and memory in bumblebees. *Communicative & Integrative Biology*, 2(5), 437–440. <https://doi.org/10.4161/cib.2.5.9240>
- Ronacher, B., Gallizzi, K., Wohlgemuth, S., & Wehner, R. (2000). Lateral optic flow does not influence distance estimation in the desert ant *Cataglyphis fortis*. *The Journal of Experimental Biology*, 203(Pt 7), 1113–1121. <https://doi.org/10.1242/jeb.203.7.1113>
- Rosati, A. G. (2017). Foraging Cognition: Reviving the Ecological Intelligence Hypothesis. *Trends in Cognitive Sciences*, 21(9), 691–702. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2017.05.011>
- Ruchty, M., Romani, R., Kuebler, L. S., Ruschioni, S., Roces, F., Isidoro, N., & Kleineidam, C. J. (2009). The thermo-sensitive sensilla coeloconica of leaf-cutting ants (*Atta vollenweideri*). *Arthropod Structure & Development*, 38(3), 195–205. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2008.11.001>
- Sarda-Espinosa, A. (2019). dtwclust: Time series clustering along with optimizations for the dynamic time warping distance. *R package version*, 5(6).
- Schmitz, A., Sehrbrock, A., & Schmitz, H. (2007). The analysis of the mechanosensory origin of the infrared sensilla in *Melanophila acuminata* (Coeloptera; Buprestidae) adduces new insight into the transduction mechanism. *Arthropod Structure & Development*, 36(3), 291–303. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2007.02.002>
- Schober, M. F. (2009). *Spatial Dialogue between Partners with Mismatched Abilities* (K. R. Coventry, T. Tenbrink, & J. Bateman, Red.; s. 23–39). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199554201.003.0003>
- Schultheiss, P., Buatois, A., Avarguès-Weber, A., & Giurfa, M. (2017). Using virtual reality to study visual performances of honeybees. *Current Opinion in Insect Science*, 24, 43–50. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.08.003>
- Schwarz, S., Mangan, M., Zeil, J., Webb, B., & Wystrach, A. (2017). How Ants Use Vision When Homing Backward. *Current Biology*, 27(3), 401–407.

<https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.12.019>

- Seelig, J. D., & Jayaraman, V. (2015). Neural dynamics for landmark orientation and angular path integration. *Nature*, *521*(7551), Article 7551. <https://doi.org/10.1038/nature14446>
- Shapiro, S., & Wainwright, W. J. (2005). *The Oxford handbook of philosophy of mathematics and logic*. OUP USA.
- Shusterman, A., & Li, P. (2016). A Framework for Work on Frames of Reference. W D. Barner & A. S. Baron (Red.), *Core Knowledge and Conceptual Change* (s. 0). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780190467630.003.0011>
- Siegel, A. W., & White, S. H. (1975). The Development of Spatial Representations of Large-Scale Environments. W H. W. Reese (Red.), *Advances in Child Development and Behavior* (T. 10, s. 9–55). JAI. [https://doi.org/10.1016/S0065-2407\(08\)60007-5](https://doi.org/10.1016/S0065-2407(08)60007-5)
- Simmons, L. W. (1988). The calling song of the field cricket, *Gryllus bimaculatus* (de geer): Constraints on transmission and its role in intermale competition and female choice. *Animal Behaviour*, *36*(2), 380–394. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(88\)80009-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(88)80009-5)
- Skorupski, P., MaBouDi, H., Galpayage Dona, H. S., & Chittka, L. (2018). Counting insects. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *373*(1740), 20160513. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0513>
- Solstad, T., Boccara, C. N., Kropff, E., Moser, M.-B., & Moser, E. I. (2008). Representation of geometric borders in the entorhinal cortex. *Science (New York, N.Y.)*, *322*(5909), 1865–1868. <https://doi.org/10.1126/science.1166466>
- Solvi, C., Gutierrez Al-Khudhairi, S., & Chittka, L. (2020). Bumble bees display cross-modal object recognition between visual and tactile senses. *Science (New York, N.Y.)*, *367*(6480), 910–912. <https://doi.org/10.1126/science.aay8064>
- Sotelo, M. I., Alcalá, J. A., Bingman, V. P., & Muzio, R. N. (2020). On the transfer of spatial learning between geometrically different shaped environments in the terrestrial toad, *Rhinella arenarum*. *Animal Cognition*, *23*(1), 55–70. <https://doi.org/10.1007/s10071-019-01315-9>
- Sovrano, V. A., Bisazza, A., & Vallortigara, G. (2003). Modularity as a fish (*Xenotoca eiseni*) views it: Conjoining geometric and nongeometric information for spatial reorientation. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *29*, 199–210. <https://doi.org/10.1037/0097-7403.29.3.199>
- Spelke, E. S., & Lee, S. A. (2012). Core systems of geometry in animal minds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *367*(1603), 2784–2793. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0210>
- Srinivasan, M. V. (2015). Where paths meet and cross: Navigation by path integration in the

- desert ant and the honeybee. *Journal of Comparative Physiology A*, 201(6), 533–546.  
<https://doi.org/10.1007/s00359-015-1000-0>
- Srinivasan, M. V., Zhang, S., Altwein, M., & Tautz, J. (2000). Honeybee Navigation: Nature and Calibration of the „Odometer“. *Science*, 287(5454), 851–853.  
<https://doi.org/10.1126/science.287.5454.851>
- Strausfeld, N. J. (2012). *Arthropod brains: Evolution, functional elegance, and historical significance*. Harvard University Press.
- Stumpner, A., & von Helversen, D. (2001). Evolution and function of auditory systems in insects. *Naturwissenschaften*, 88(4), 159–170. <https://doi.org/10.1007/s001140100223>
- Stürzl, W., Cheung, A., Cheng, K., & Zeil, J. (2008). The information content of panoramic images I: The rotational errors and the similarity of views in rectangular experimental arenas. *Journal of Experimental Psychology. Animal Behavior Processes*, 34(1), 1–14.  
<https://doi.org/10.1037/0097-7403.34.1.1>
- Sutton, J. E., & Newcombe, N. S. (2014). The hippocampus is not a geometric module: Processing environment geometry during reorientation. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00596>
- Taube, J. S., Muller, R. U., & Ranck, J. B. (1990). Head-direction cells recorded from the postsubiculum in freely moving rats. I. Description and quantitative analysis. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 10(2), 420–435. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.10-02-00420.1990>
- Taylor, G. J., Paulk, A. C., Pearson, T. W. J., Moore, R. J. D., Stacey, J. A., Ball, D., van Swinderen, B., & Srinivasan, M. V. (2015). Insects modify their behaviour depending on the feedback sensor used when walking on a trackball in virtual reality. *The Journal of Experimental Biology*, 218(Pt 19), 3118–3127.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.125617>
- Thinus-Blanc, C., Chabanne, V., Tommasi, L., Peruch, P., & Vauclair, J. (2010). The encoding of geometry in various vertebrate species. *Spatial Cognition, Spatial Perception: Mapping the Self and Space*, 99–116.
- Tinbergen, N. (1972). On the orientation of the digger wasp *Philanthus triangulum* Fabr. I. *The animal in its world*, 1, 103–127.
- Tolman, E. C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychological Review*, 55, 189–208.  
<https://doi.org/10.1037/h0061626>
- Tolman, E. C. (1951). *Purposive behavior in animals and men*. Univ of California Press.
- Tommasi, L., Chiandetti, C., Pecchia, T., Sovrano, V. A., & Vallortigara, G. (2012). From natural geometry to spatial cognition. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 36(2),

799–824. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2011.12.007>

- Tommasi, L., & Giuliano, A. (2014). Evidence of a relational spatial strategy in learning the centre of enclosures in human children (*Homo sapiens*). *Behavioural Processes*, *106*, 172–179. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.06.004>
- Tommasi, L., & Thinus-Blanc, C. (2004). Generalization in Place Learning and Geometry Knowledge in Rats. *Learning & Memory*, *11*(2), 153–161. <https://doi.org/10.1101/lm.60904>
- Tommasi, L., & Vallortigara, G. (2000). Searching for the center: Spatial cognition in the domestic chick (*Gallus gallus*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *26*(4), 477–486. <https://doi.org/10.1037/0097-7403.26.4.477>
- Tommasi, L., Vallortigara, G., & Zanforlin, M. (1997). Young chickens learn to localize the centre of a spatial environment. *Journal of Comparative Physiology. A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, *180*(5), 567–572. <https://doi.org/10.1007/s003590050073>
- Webb, B. (2019). The internal maps of insects. *Journal of Experimental Biology*, *222*(Suppl\_1), jeb188094. <https://doi.org/10.1242/jeb.188094>
- Webb, B., & Scutt, T. (2000). A simple latency-dependent spiking-neuron model of cricket phonotaxis. *Biological Cybernetics*, *82*(3), 247–269. <https://doi.org/10.1007/s004220050024>
- Webb, B., & Wystrach, A. (2016). Neural mechanisms of insect navigation. *Current Opinion in Insect Science*, *15*, 27–39. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2016.02.011>
- Wedberg, A. (1955). *Plato's philosophy of mathematics*.
- Wehner, R. (1990). On the brink of introducing sensory ecology: Felix Santschi (1872–1940)—Tabib-en-Neml. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *27*, 295–306.
- Wehner, R. (2003). Desert ant navigation: How miniature brains solve complex tasks. *Journal of Comparative Physiology. A, Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, *189*(8), 579–588. <https://doi.org/10.1007/s00359-003-0431-1>
- Wehner, R., & Menzel, R. (1990). Do Insects Have Cognitive Maps? *Annual Review of Neuroscience*, *13*(1), 403–414. <https://doi.org/10.1146/annurev.ne.13.030190.002155>
- Wehner, R., & Srinivasan, M. (2003). Path integration in insects. W *The Neurobiology of Spatial Behaviour* (s. 9–30). <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198515241.003.0001>
- Wei, X.-X., Prentice, J., & Balasubramanian, V. (2015). A principle of economy predicts the functional architecture of grid cells. *eLife*, *4*, e08362.



<https://doi.org/10.7554/eLife.08362>

- Werner, S., Krieg-Brueckner, B., Mallot, H., Schweizer, K., & Freksa, C. (1997). Spatial Cognition: The Role of Landmark, Route, and Survey Knowledge in Human and Robot Navigation. [http://www.cosy.informatik.uni-bremen.de/spp/SPP\\_onlines/ProjektD/gi97.pdf](http://www.cosy.informatik.uni-bremen.de/spp/SPP_onlines/ProjektD/gi97.pdf). [https://doi.org/10.1007/978-3-642-60831-5\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-642-60831-5_8)
- Wessnitzer, J., Mangan, M., & Webb, B. (2008). Place memory in crickets. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1637), 915–921. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1647>
- Wignall, A. E., Heiling, A. M., Cheng, K., & Herberstein, M. E. (2006). Flower Symmetry Preferences in Honeybees and their Crab Spider Predators. *Ethology*, 112(5), 510–518. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01199.x>
- Wills, T. J., Cacucci, F., Burgess, N., & O’Keefe, J. (2010). Development of the Hippocampal Cognitive Map in Preweanling Rats. *Science*, 328(5985), 1573–1576. <https://doi.org/10.1126/science.1188224>
- Wilson, A. D. M., Whattam, E. M., Bennett, R., Visanuvimol, L., Lauzon, C., & Bertram, S. M. (2010). Behavioral correlations across activity, mating, exploration, aggression, and antipredator contexts in the European house cricket, *Acheta domestica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(5), 703–715. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0888-1>
- Wittlinger, M., Wehner, R., & Wolf, H. (2006). The ant odometer: Stepping on stilts and stumps. *Science (New York, N.Y.)*, 312(5782), 1965–1967. <https://doi.org/10.1126/science.1126912>
- Wolfer, D. P., & Lipp, H.-P. (2000). Dissecting the Behaviour of Transgenic Mice: Is it the Mutation, the Genetic Background, or the Environment? *Experimental Physiology*, 85(6), 627–634. <https://doi.org/10.1111/j.1469-445X.2000.02095.x>
- Wundt, W. M. (1898). *Die geometrisch-optischen Täuschungen* (T. 24). BG Teubner.
- Wystrach, A., & Beugnon, G. (2009). Ants Learn Geometry and Features. *Current Biology*, 19(1), 61–66. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.11.054>
- Wystrach, A., & Graham, P. (2012). View-based matching can be more than image matching: The importance of considering an animal’s perspective. *I-Perception*, 3(8), 547–549. <https://doi.org/10.1068/i0542ic>
- Yadav, P., & Shein-Idelson, M. (2021). Polarization vision in invertebrates: Beyond the boundaries of navigation. *Current Opinion in Insect Science*, 48, 50–56. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2021.09.005>

- Yagi, R., Mabuchi, Y., Mizunami, M., & Tanaka, N. K. (2016). Convergence of multimodal sensory pathways to the mushroom body calyx in *Drosophila melanogaster*. *Scientific Reports*, 6(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/srep29481>
- Yamano, H., Watari, Y., Arai, T., & Takeda, M. (2001). Melatonin in drinking water influences a circadian rhythm of locomotor activity in the house cricket, *Acheta domesticus*. *Journal of Insect Physiology*, 47(8), 943–949. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(01\)00067-1](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(01)00067-1)
- Yamawaki, Y., & Ishibashi, W. (2014). Antennal pointing at a looming object in the cricket *Acheta domesticus*. *Journal of Insect Physiology*, 60, 80–91. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2013.11.006>
- Zakon, H. H. (2016). Electric fields of flowers stimulate the sensory hairs of bumble bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(26), 7020–7021. <https://doi.org/10.1073/pnas.1607426113>
- Zars, T. (2000). Behavioral functions of the insect mushroom bodies. *Current Opinion in Neurobiology*, 10(6), 790–795. [https://doi.org/10.1016/S0959-4388\(00\)00147-1](https://doi.org/10.1016/S0959-4388(00)00147-1)
- Zeil, J., & Fleischmann, P. N. (2019). The learning walks of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 29, 93–110. [https://doi.org/10.25849/myrmecol.news\\_029093](https://doi.org/10.25849/myrmecol.news_029093)
- Zentall, T. R., Wasserman, E. A., Lazareva, O. F., Thompson, R. K. R., & Rattermann, M. J. (2008). Concept learning in animals. *Comparative Cognition & Behavior Reviews*, 3, 13–45. <https://doi.org/10.3819/ccbr.2008.30002>