

**Tadeusz Zajac**

Instytut Ochrony Przyrody PAN

ul. Lubicz 46

31-512 Kraków

**Ewolucja kulturowa w badaniach  
śpiewu ptaków****I. Badania zmienności przekazu  
kulturowego**Cultural evolution in studies  
of bird song**I. Studies of variability of cultural  
transmission****1. Wstęp**

Istnienie pamięci i zdolności do uczenia się daje możliwość nabywania i gromadzenia w systemie nerwowym informacji o otoczeniu. Jeżeli wszystkie osobniki w populacji posiadają zdolność uczenia się, to osobniki młodsze przejmą od swoich rodziców różnego rodzaju zachowania, jak również osobniki nie spokrewnione mogą także je naśladować. Zatem tego typu wyuczone wiadomości, zwane cechami kulturowymi, będą przekazywane innym osobnikom. Na skutek błędów powstałych w czasie uczenia się mogą one podlegać zmianom. Bardzo dobrze obrazuje to zabawa w „głuchy telefon”: słowo przekazywane „na ucho” kolejno między uczestnikami zabawy zostaje często zmienione zarówno pod względem budowy, jak i znaczenia.

Niektóre z tych zmienionych kopii mogą być łatwe do nauczenia się i spełniać korzystną dla organizmu funkcję – zostaną więc zapamiętane, a pozostałe osobniki nauczą się ich. Natomiast inne, obarczone błędami niwelującymi ich funkcję lub utrudniającymi przekaz do innych osobników, będą zanikać. Jest to więc rodzaj doboru pomiędzy cechami kulturowymi, a proces ich zmiany, „przeżywania” i zanikania nazywa się „ewolucją kulturową” (Dawkins 1976, Cavalli-Sforza i Feldman 1981). Jednostki informacji podlegające owej ewolucji określa się jako „memy”. Obrazowymi przykładami ewolucji kulturowej w społeczeństwie ludzkim może być moda – gdy nowy sposób ubierania się powstaje, rozpowszechnia się na drodze naśladownictwa, podlega zmianom, pewne jego formy mogą pozostać w użyciu, inne zanikają. Podobnie jest z językami narodowymi, gramami zręcznościowymi, różnymi rodzajami sportu itp. Cecha kulturowa nie musi mieć bezpośredniego wpływu na przeżywanie i rozrodczość – np. trudno o coś bardziej bezsensownego niż żucie gumy, a jednak ta cecha kulturowa bardzo się rozpowszechniła.

Podobnie jak w przypadku ewolucji genów, łatwo można sobie wyobrazić, że cechy kulturowe podlegają dryfowi, efektowi założyciela i migracjom. Można by



obliczyć ich „dostosowanie” – względną częstość cechy kulturowej w ciągu wielu jej pokoleń.

## 2. Badania nad śpiewem ptaków

Badania związane z przekazywaniem cech kulturowych i ich ewolucją prowadzi się w świecie zwierząt najczęściej na śpiewie ptaków. Jest to przekaz informacji bardzo wygodny do śledzenia, bowiem jego elementy można łatwo zarejestrować przy pomocy zapisu częstotliwości dźwięku w czasie (sonogram, rys. 1), a następnie na tej podstawie wyróżnić oraz śledzić ich zmiany.

U niektórych gatunków zdolność do śpiewu godowego wynika z uwarunkowań genetycznych – osobniki wychowane bez kontaktu z innymi potrafią śpiewać w sposób charakterystyczny dla swojego gatunku (Kroodsma 1984). U innych śpiew jest wyuczony. W przypadku niektórych spośród nich, według badań laboratoryjnych, dokładność powielania śpiewu starszych osobników przez młodsze nie jest idealna (Slater 1986), powstają zatem błędy (mutacje kulturowe) mogące być podstawą ewolucji.

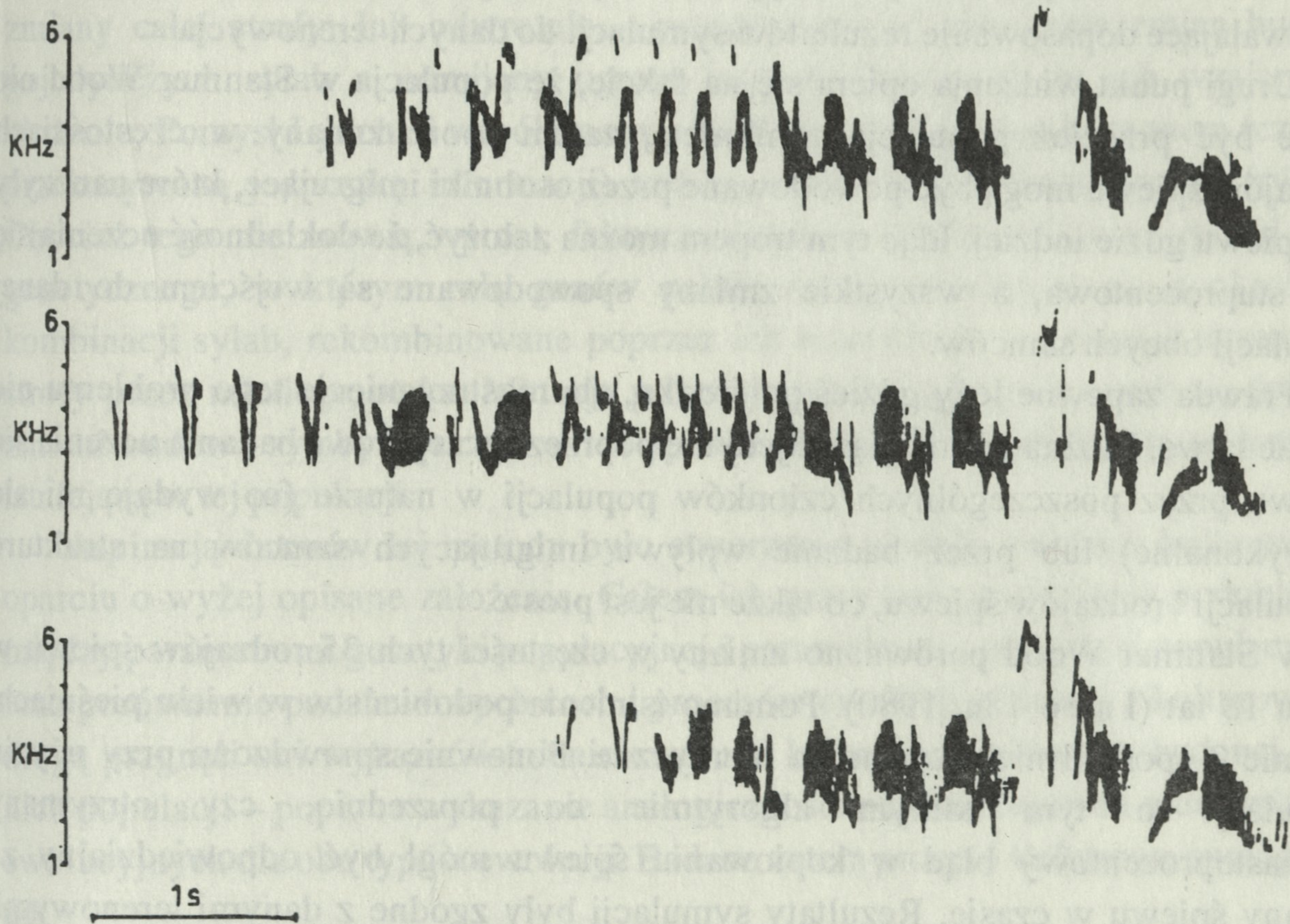
W przypadku zięby *Fringilla coelebs*, która jest najczęstszym przedmiotem tego typu badań, młode uczą się dość dokładnie od innych osobników śpiewu o jednakowej długości i ustalonej kolejności sylab. Dzieje się to wkrótce po wylocie z gniazda lub następnej wiosny, jeżeli wcześniej nie było ku temu odpowiednich warunków. Przyczyną powstawania ewentualnych bardzo drobnych zmian w budowie strofy jest prawdopodobnie opóźnienie nauki śpiewu przez niektóre osobniki do następnego sezonu (Slater 1986).

## 3. Badania zmienności przekazu kulturowego

Przykładem badań przekazu kulturowego między pokoleniami są badania Slatera i in. (1980) dotyczące śpiewu zięb w Stanmer Great Wood, w Sussex w Wielkiej Brytanii. Wykazano tam istnienie 35 rodzajów śpiewu, przy czym repertuar jednego ptaka obejmował średnio 2,9 rodzaju. Najpospolitszy rodzaj śpiewu był wykonywany przez połowę populacji (22 osobniki), z kolei 21 najrzadszych rodzajów śpiewu wykonywały jedynie pojedyncze osobniki. Powstaje pytanie, jaka jest przyczyna takiego rozkładu częstości tych rodzajów, dlaczego nie ma tylko jednego rodzaju śpiewu?

Autorzy udzielają odpowiedzi na te pytania z dwu punktów widzenia. Pierwszy z nich przyjmuje losowe błędy podczas uczenia się za przyczynę zróżnicowania rodzajów śpiewu. W symulacji komputerowej omawianej populacji zięb założono 40% śmiertelności w ciągu roku. Na miejscu opuszczonym po śmierci osobnika osiedlał się nowy ptak, który „uczył się” śpiewu od innego losowo wybranego z tej populacji. Dokładność tego „uczenia się” ustalano arbitralnie. Jeżeli błąd wynosił 10%, to w populacji było zbyt wiele osobników wykonujących tylko jeden rodzaj





Rys. 1. Przykładowy zapis sonograficzny trzech rodzajów śpiewu samca zięby *Fringilla coelebs*, zarejestrowanych na Wyspach Orkney. Zapis ten jest wykresem zależności między częstotliwością wydawanych przez ptaka dźwięków a czasem. Cała zwrotka śpiewu jest w tym artykule nazywana strofą, jej poszczególne elementy sylabami, a wyróżnialna sekwencja sylab – frazą.

Przedostatni i ostatni element pierwszej strofy składa się z nagłego wzrostu częstotliwości dźwięku, która następnie spada. Taką samą budowę mają końcówki każdej z pozostałych strof. W pierwszej strofie jej początkowe elementy są różne od analogicznych elementów w pozostałych. Podobnie jest z drugim w kolejności rodzajem sylab w pierwszej strofie. Trzeci z kolei rodzaj sylab w pierwszej strofie jest taki sam we wszystkich strofach. Strofa przedostatnia różni się wyraźnie od ostatniej obecnością frazy „wtrąconej” w środkowej części przedostatniej strofy.

Tego typu zmiany, chociaż wydają się nieznaczne, mogą być użyte do badania zmienności przekazu kulturowego jeżeli są stałe w czasie. (Sonogramy te pokazują dzięki uprzejmości P. J. B. Slatera)

An example of sonogram of three different song types sung by male chaffinches *Fringilla coelebs* recorded in the Orkney Islands. It is a plot of frequency of sounds emitted by bird against time.

All three of songs shown on the figure have the same end phrase and also elements immediately before it are identical. The second song differs from third by the presence of extra phrase in the middle of it. In first song first elements are different than in the remaining songs.

Though slight, such changes are consistent and are used in studies of cultural transmission. (Sonograms were generously supplied by P. J. B. Slater)



śpiewu, w porównaniu z danymi terenowymi. Gdy błąd zwiększono do 20%, zbyt mało ptaków wykonywało najpospolitszy rodzaj śpiewu, a zbyt wiele reprezentowało indywidualny rodzaj pieśni. Piętnastoprocentowy zakres błędu dawał zadowalające dopasowanie rezultatów symulacji do danych terenowych.

Drugi punkt widzenia opiera się na fakcie, że populacja w Stanmer Wood nie może być przecież populacją zamkniętą, zatem spore zmiany w częstościach rodzajów śpiewu mogą być powodowane przez osobniki imigrujące, które nauczyły się śpiewu gdzie indziej. Idąc tym tropem można założyć, że dokładność uczenia się jest stuprocentowa, a wszystkie zmiany spowodowane są wejściem do danej populacji obcych samców.

Prawda zapewne leży gdzieś po środku, ale rozstrzygnięcie tego problemu nie będzie łatwe. Można go rozwiązać jedynie poprzez szczegółowe badania uczenia się śpiewu przez poszczególnych członków populacji w naturze (co wydaje mi się niewykonalne) lub przez badanie wpływu imigrujących samców na strukturę „populacji” rodzajów śpiewu, co także nie jest proste.

W Stanmer Wood porównano zmiany w częstości tych 35 rodzajów śpiewu w ciągu 18 lat (Ince i in. 1980). Pomimo istnienia podobieństw w wielu pieśniach, jedynie 3 spośród nich uznano za identyczne. Ponownie sprawdzono przy użyciu symulacji o tym samym algorytmie co poprzednio, czy otrzymany piętnastoprocentowy błąd w kopiowaniu śpiewu mógł być odpowiedzialny za zmiany śpiewu w czasie. Rezultaty symulacji były zgodne z danymi terenowymi. Przy założeniu piętnastoprocentowego błędu uczenia się, średnio 3,2 rodzaju śpiewu powinno pozostać bez zmian w ciągu 18 lat w tej populacji.

Interpretację powyższych badań oparto na założeniu, że za zmiany w strukturze śpiewu w populacji odpowiedzialne są błędy w uczeniu się. Gish i Morton (1981) udowodnili, że w przypadku strzyżyka kalifornijskiego budowa strofy jest ściśle dostosowana do warunków akustycznych w danym siedlisku. Czy w badaniach tego typu jak zmienność śpiewu w czasie, gdzie brane są pod uwagę tak drobne mutacje śpiewu, można całkowicie wykluczyć wpływ zmiany cech akustycznych siedliska w czasie, warunków atmosferycznych, wieku osobników, na co zięby mogą odpowiadać zmianami cech śpiewu? Za zmiany we wzorcach śpiewu w populacji mogą być odpowiedzialne migracje, przesunięcia zasięgów populacji, a nie błędy powstałe w trakcie uczenia się śpiewu. Należy dodać, że symulacja świadczy jedynie o logicznej spójności mechanizmu przez nią opisywanego. Nie wykazuje ona jak jest naprawdę w populacji – to zadanie dla badań terenowych.

Można zadać pytanie o kryteria rozpoznawania zmian w śpiewie i metody ich analizowania. Wielu autorów przyjmuje jako jednostkę przekazywanej informacji całą strofę (np. Slater i in. 1980, Payne i in. 1988) lub drobniejsze elementy (typy poszczególnych sylab – rys. 1), które podlegają zmianom. Tak czynią to



Lynch i in. (1989), którzy wypracowali nową metodę analizy zmienności przekazu kulturowego w śpiewie ptaków. Uważają oni, że w dotychczasowych badaniach śpiewu ptaków niedoceniane jest znaczenie pojedynczych sylab – jeżeli badamy zmiany całej strofy; lub odwrotnie – przeceniane jest znaczenie zmian budowy pojedynczych sylab a pomijany ogrom informacji zawarty w ich wzajemnym ułożeniu. Pomysł Lyncha i współpracowników polegał na uznaniu za mem (czyli za przekazywaną jednostkę informacji) każdej możliwej kombinacji sylab (rys. 2). Chociaż tego nie mówią wprost, faktycznie uznają strofę śpiewu za rodzaj kodu genetycznego, w którym rolę genów pełnią memy składające się z określonej kombinacji sylab, rekombinowane poprzez ich rearanżację w procesie uczenia się strofy przez młodego ptaka. Mutacja powstaje wtedy, gdy ptak ucząc się śpiewać zmieni budowę sylaby tworząc w ten sposób nową lub zmieniając ją w inną, już istniejącą w tej populacji.

Aspiracją autorów tej metody było stworzenie modelu ewolucji kulturowej w oparciu o wyżej opisane założenia. Celem ich pracy było znalezienie podobieństw między parametrami genetyki populacyjnej i parametrami „memetyki populacyjnej” oraz porównanie podstawowych cech i procesów ewolucji genowej z kulturową. Tą drogą pragnęli oni wykazać istnienie ewolucji kulturowej śpiewu w badanej przez nich populacji – poprzez wykazanie analogiczności najważniejszych mechanizmów ewolucyjnych dla obu typów ewolucji. Badano zatem procesy kulturowe analogiczne do:

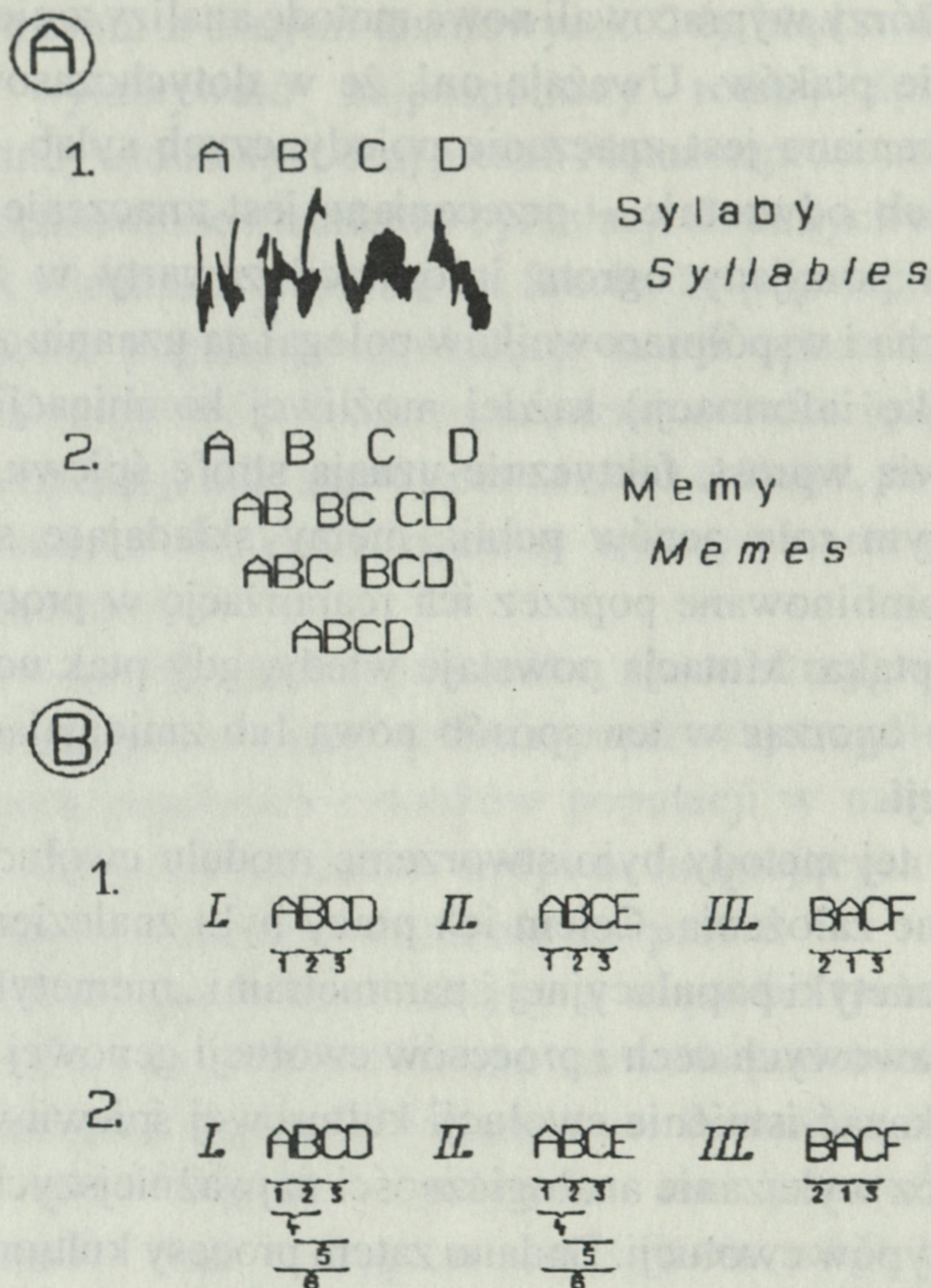
– mutacji: tempo mutacji memów, do którego oceny użyto metody Ewensy (1972) wynosiło ok. 25 sylab na tysiąc, znacznie więcej niż w badaniach Slatkera i in. (1980);

– przepływu genów między populacjami: zwykle populacje leżące blisko siebie mają więcej wspólnych genów niż populacje od siebie odległe. Według wyników Lyncha i in. (l.c.) z memami śpiewu zięb jest podobnie. Tempo przepływu memów między populacjami oszacowano metodą Slatkina (1985). Okazało się, że w ciągu jednego pokolenia dwa rodzaje śpiewu opuszczają populację i tyle samo nowych do niej wchodzi. Jest to więc tempo umiarkowane, sugerujące, że istniejące w badanej populacji różnicowanie memów jest powodowane przez inne procesy, jak np. mutacje.

Ponadto stwierdzono, że tempo mutacji memów zależy od ich wielkości – im większy mem, tym większe prawdopodobieństwo jego mutacji w inny.

Wysunięto teoretyczne wnioski dotyczące ewolucji kulturowej memów w porównaniu do ewolucji genowej. W klasycznej genetyce populacyjnej nawet względnie niski poziom przepływu genów między populacjami zapobiega powstaniu różnicowania między tymi populacjami. Dryf genetyczny nie różnicuje populacji między sobą, dopóki iloczyn efektywnej wielkości każdej z populacji i tempa





**Rys. 2.** Schemat metody klasyfikacji i analizy elementów śpiewu ptaków opracowany przez Lynch a i in. (1989). Polega on na wyróżnieniu w postaci memów nie tylko sylab różniących się strukturą sonogramu, ale także na uznaniu za mem każdej możliwej kombinacji sylab, których budowa nie została zmieniona a są one łącznie przekazywane podczas uczenia się. Kombinacje te mogą podlegać zmianom podobnie jak struktura sylab

A – w strofie składającej się z czterech sylab o odmiennej i charakterystycznej budowie (A1) można wyróżnić nie 4 memy (w oparciu o cztery sylaby) ale 10 (A2), jeżeli weźmiemy pod uwagę ich wzajemne ułożenie;

B – według metodyki poprzedzającej badania Lynch a i in. (1989), jeżeli rozważylibyśmy podobieństwo strof I, II i III, mają one wszystkie po 3 sylaby wspólne, są więc jednakowo podobne (B1). Jednakże gdy rozważymy ich wzajemne ułożenie to okaże się, że strofy I i II są bardziej podobne do siebie (6 memów wspólnych) niż każda z nich do strofy III (B2)

A scheme of classification and analysis of bird song elements elaborated by Lynch et al. (1989). Not only syllables which have differences in structure are regard as a "meme", but also each possible combination of unchanged, linked during transmission syllables, is taken as a meme

A – in phrase composed of 4 syllables of different and characteristic structure not only 4 memes (analogous to 4 syllables) can be found, but one can differentiate 10 memes, if take into account their linkages;

B – according to the methods used before Lynch et al. (1989) findings, if we consider similarity of phrases I, II and III then all of them share 3 syllables, so they are equally similar. If we take into account their mutual position then we can notice that phrases I and II are more similar to each other than each of them to phrase III



migracji nie osiąga wartości mniejszej od jedności. Tempo mutacji genetycznych jest zwykle za niskie, aby różnicować populacje między sobą. Przeciwnie jest w przypadku wyników Lynch i in. (l.c.). Nawet umiarkowany przepływ memów nie jest w stanie ujednolicić pul memowych odrębnych populacji, ponieważ wyższe tempo mutacji kulturowych i namnażania się ich kopii wywołuje nagromadzenie nowych „mutantów” w danych populacjach, zanim migracje mogą je wystarczająco rozproszyć. W ten sposób mutacje znacząco przyspieszają proces ewolucji kulturowej, prowadząc do swego rodzaju „specjacji” śpiewów.

#### 4. Ewolucja czy też tylko zmienność?

Proces ewolucji biologicznej polega na generowaniu przez mutacje i rekombinacje zmienności, która jest selekcjonowana przez zróżnicowaną rozrodczość. Bez doboru trudno mówić o ewolucji; tymczasem dwa powyższe przykłady, w których nie wskazano żadnych mechanizmów doboru, aspirują do badania mechanizmu ewolucji kulturowej, cytuje się je w pracach przeglądowych jako przykłady badań tego typu ewolucji (np. Slater 1986), w przypadku drugiego z nich budowany jest nawet model ewolucji kulturowej. Wielu badaczy uważa, że ewolucja kulturowa na tym właśnie polega, na bezkierunkowych zmianach cech kulturowych wywołanych procesami losowymi.

Tymczasem badania śpiewu ptaków mogą służyć jedynie poznaniu zmienności, która ewentualnie mogłaby być podstawą działania doboru kulturowego. Elementy śpiewu ptaków są przekazywane drogą kulturową, poprzez uczenie się, jednakże są one neutralne wobec ewentualnego doboru kulturowego – żadna z form tego śpiewu nie jest częściej powielana przez osobniki. Sami badacze tego problemu traktują je jako analogi alleli neutralnych w ewolucji genowej (sensu Kimura 1983). Wszystkie formy śpiewu są równoważne i brak jest doboru różnicującego ich trwanie w czasie, co zostało zauważone przez wielu badaczy (Payne i in. 1981, Slater i in. 1980, 1984). Ponadto badania zmienności polegające na określeniu tempa mutacji czy też przepływu genów zarówno w genetyce, jak i w „memetyce” można wykonywać jedynie na allelach/memach neutralnych, gdyż w przypadku istnienia doboru można wykryć jedynie te mutacje, które nie zostaną przez dobór wcześniej wyeliminowane.

Zatem badania śpiewu ptaków polegają na opisie zmienności, o której nie wiadomo, czy kiedykolwiek w jakichkolwiek warunkach może być przedmiotem doboru kulturowego. Jeżeli zmienność ta jest dla takiego doboru „niedostrzegalna”, to mimo woli nasuwa mi się analogia między zmiennością genetyczną a środowiskową. Czy przypadkiem nie mamy do czynienia ze zmiennością, która nigdy nie będzie podstawą jakiegokolwiek procesu ewolucyjnego? Czy gdyby badać zmienność środowiskową cech organizmów żywych, podobnie jak to uczynili



Lynch i in. (1989) dla cech śpiewu, to czy nie otrzymalibyśmy podobnego modelu ewolucji jak ten, który oni proponują dla ewolucji kulturowej? Rzecz można posunąć aż do absurdu i niedługo ktoś zacznie badać zmienność obrazu na ekranie zepsutego telewizora twierdząc, że opisuje jego ewolucję.

Najrozsądniejsze wydaje się przestrzeganie dyscypliny nazywania rzeczy po imieniu – opisane tutaj badania śpiewu ptaków są jedynie badaniami zmienności przekazu kulturowego i tak powinny być określane, ponieważ nie ma podstaw do nazywania tych procesów „ewolucją”.

### Piśmiennictwo

- Cavalli-Sforza L. L., Feldman M. W. 1981 – Cultural transmission and evolution. A quantitative approach – Monogr. in Popul. Biol. No. 16, Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Dawkins R. 1976 – The selfish gene – Oxford Univ. Press, Oxford.
- Ewens W. J. 1972 – The sampling theory of selectively neutral alleles – Theor. Popul. Biol. 3: 87–112.
- Gish S. L., Morton E. S. 1981 – Structural adaptations to local habitat acoustics in Carolina wren songs – Z. Tierpsychol. 56: 74–84.
- Ince S. A., Slater P. J. B., Weismann C. 1980 – Changes with time in the songs of a population of chaffinches – Condor, 82: 285–290.
- Kimura M. 1983 – The neutral theory of molecular evolution – Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Kroodsma D. E. 1984 – Song of the alder flycatcher (*Empidonax alnorum*) and willow flycatcher (*E. traillii*) are innate – Auk, 101: 13–24.
- Lynch A., Plunkett G. M., Baker A. J., Jenkins P. F. 1989 – A model of cultural evolution of Chaffinch song derived with the meme concept – Am. Nat. 133: 634–653.
- Payne R. B., Payne L. L., Doehlert S. M. 1988 – Biological and cultural success of song memes in indigo buntings – Ecology, 69: 104–117.
- Payne R. B., Thompson W. L., Fiala K. L., Sweany L. L. 1981 – Local song traditions in indigo buntings: cultural transmission of behaviour patterns across generations – Behaviour, 77: 199–221.
- Slater P. J. B. 1986 – The cultural transmission of bird song – TREE, 1: 94–97.
- Slater P. J. B., Clemens F. A., Goodfellow D. J. 1984 – Local and regional variations in chaffinch song and the question of dialects – Behaviour, 88: 76–97.
- Slater P. J. B., Ince S. A., Colgan P. W. 1980 – Chaffinch song types: their frequencies in the population and distribution between repertoires of different individuals – Behaviour, 75: 207–218.
- Slatkin M. 1985 – Rare alleles as indicators of gene flow – Evolution, 39: 53–65.

### Summary

In recent years the phenomenon of cultural evolution has received increased attention from theoretical biologists who tried to construct framework for nongenetic transmission of cultural traits. Most of this work was done with human culture in mind, but in last years studies of animal cultural evolution have been developed. Most of the studies focus on bird song, which is cultural trait acquired by social learning. In general, it is assumed that evolution of bird song is driven by the same basic forces that affect cultural evolution in general.

Bird song seems to be an excellent trait for studying cultural evolution because it is easy to record in the field as hard copy, easy to differentiate a separate elements and forms of song in which changes can be easily analyzed (Fig. 1). Accuracy of song copying varies considerably and potentially could lead to gradual, evolutionary change.



As an example of variation in cultural transmission of bird song the studies of Slater et al. (1980), Ince et al. (1980) can be quoted. They tried to show that changes in song structure of chaffinch result from learning errors. Lynch et al. (1989), who elaborated new method of song analyzing (Fig. 2) tried to construct model of cultural evolution based on the studies of chaffinch song. They compared basic processes leading to evolutionary change in biological and cultural traits. As a result we get the picture of very high rate and changeability of cultural transmission in comparison to genetic one.

All of those papers analyze only the basis for assumed cultural evolution, they do not prove their existence. There is nothing like directional change or cultural selection or macroevolutionary change. Analogy to environmental variation in genetic system should be considered.

(wpłynęło: 19 IV 1993 r.)