

W JAKI SPOSÓB I DLACZEGO SZCZURY ZACZEŁY POROZUMIEWAĆ SIĘ W ZAKRESIE ULTRADŹWIĘKÓW?

Stefan M. Brudzyński (St. Catharines, Ontario, Kanada)

Szczur wędrowny (*Rattus norvegicus*) uważany jest za jeden z najbardziej znanych reprezentantów gryzoni, nie tylko dlatego, że należy do gatunków synantropijnych, tzn. przystosowanych do życia w środowiskach zamieszkałych przez ludzi i stale towarzyszących ludzkim osiedlom, ale także dlatego, że stał się modelowym zwierzęciem laboratoryjnym w ostatnim wieku. Do chwili obecnej opublikowano około 1,5 miliona naukowych publikacji o szczurach, więcej niż o jakimkolwiek innym gatunku zwierzęcia, nawet więcej niż o myszach (1,2 miliona publikacji). Nic też dziwnego, że niemal każdy aspekt życia szczurów i ich biologii jest względnie dobrze przestudiowany, chociaż bardzo wiele pozostaje jeszcze do zbadania.

Szczury są także jednym z najbardziej biologicznie prężnych i szybko adaptujących się gatunków ssaków i jak niektórzy twierdzą, mogą stanowić konkurencję dla naszego gatunku *Homo sapiens*. Szczury przystosowały się niemal do wszystkich środowisk, gdziekolwiek mieszkają ludzie (z wyjątkiem Arktyki, Antarktydy i Islandii). Szczury są wszystkożerne, umieją doskonale pływać, kopać podziemne schronienia, rozbudowały dobrze zorganizowane grupy społeczne i rozwinęły skomplikowany system wokalne komunikacji. Porozumiewanie się szczurów zasługuje na szczególną uwagę i jest celem tego artykułu, gdyż pozwala nam prześledzić etapy ewolucji porozumiewania się głosem i mechanizmy rządzące tą ewolucją. Stanowi to ważną podstawę do rozważania ewolucji ludzkiej mowy, która wyrosła z prostszego systemu zwierzęcej wokalizacji.

Interesującą cechą szczurzej wokalizacji jest fakt, że większość produkowanych dźwięków jest wydawana

w zakresie ultradźwięków, tzn. dźwięków niesłyszalnych dla ludzi (teoretycznie powyżej 20 kHz) i dla wielu innych gatunków zwierząt. Takie przesunięcie w zakresie częstotliwości ze słyszalnych pisków do niesłyszalnych dla nas ultradźwięków jest powszechnie uważane za adaptację, która zabezpiecza szczury przed drapieżnikami, gdyż naogół uniemożliwia im usłyszenie i zlokalizowanie osobnika wydającego te dźwięki. Szczury posiadają krtań (*larynx*) homologiczną do innych ssaków. Może ona produkować dźwięki w słyszalnym zakresie na takich samych zasadach jak ludzka krtań, tzn. przez wprawianie w wibrację fałdów głosowych przez przelatujący strumień powietrza tłoczony z płuc. Jednak szczury potrafią także emitować ultradźwięki.

Na wstępie należy jednak zastanowić się dlaczego szczury wybrały w ogóle dźwięki jako sposób porozumiewania się, a nie np. zmianę koloru ciała, emisję światła, czy feromony?

1. Dlaczego szczury komunikują się głosem?

Nie jest możliwe dokładne ustalenie kiedy ultradźwiękowa komunikacja pojawiła się w filogenezie szczurów, ale można rozważyć ten proces w przybliżeniu. Ssaki powstały i ewoluowały przez bardzo długi przeciąg czasu i jest bardzo trudno powiedzieć kiedy pierwszy ssak pojawił się na Ziemi. Jeśli uznamy, że ssaki łożyskowe powstały około 100 milionów lat temu, to gryzonie pojawiły się około 80–65 milionów lat temu. Ponieważ myszy i szczury pochodzą od wspólnego przodka sprzed 16–23 milionów lat i obydwie te grupy komunikują się ultradźwiękami, można sądzić, że zdolność produkcji

ultradźwiękowej wokalizacji istnieje przez co najmniej 16 milionów lat. Choć jest to bardzo długi przeciąg czasowy, 16 milionów lat to tylko ostatnie 16% czasu ewolucji łozyskowców. Jednak przez tak długi czas szczury rozbudowały swój system wokalizacji dość znacznie, używając dźwięków i ultradźwięków przez całe życie, już od pierwszych chwil po urodzeniu.

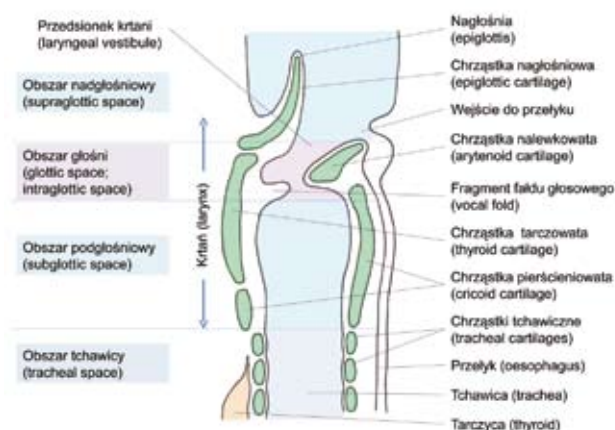
Wydawanie dźwięków ma wiele zalet w porównaniu do komunikacji wzrokowej, chemicznej, termicznej, czy świetlnej (bioluminescencja). Wydawane dźwięki nie pozostawiają żadnego śladu w środowisku i znikają zaraz po ich emisji. Po drugie, porozumiewanie się głosem nie wymaga światła dziennego i może odbywać się w ciemności. Po trzecie, dźwięki mogą przenosić się na pewną odległość i komunikujące się zwierzęta nie muszą się nawzajem widzieć. Po czwarte, wydawanie dźwięków w wyższych częstotliwościach może spowodować, że niektóre gatunki zwierząt nie będą w stanie ich usłyszeć, podczas gdy osobniki tego samego gatunku (osobniki konspecyficzne, ang. *consppecifics*) mogą łatwo odbierać te dźwięki. Po piąte, jeśli drapieżnik usłyszy wokalizację, dźwięki mogą być emitowane w taki sposób, aby utrudnić zlokalizowanie osobnika wydającego te dźwięki (np. przez monotony, stopniowo narastający dźwięk), co szczury zwykle robią w sytuacjach zagrożenia. Wreszcie, produkcja dźwięków umożliwia niemal nieograniczoną możliwość dodatkowego kodowania informacji przez zmiany takich parametrów jak czas trwania emisji, wysokość dźwięku, modulacja częstotliwości, itp. Z tych powodów porozumiewanie się dźwiękowe jest szczególnie rozpowszechnione w świecie zwierząt i zapewne powstało w ewolucji kilkakrotnie, niezależnie u bezkręgowców i kręgowców. Dodatkowe korzyści pochodzą z produkcji wyższych częstotliwości – ultradźwięków, które szczury rozwinęły do perfekcji. Produkcja ultradźwięków jest ważną adaptacją gryzoni.

Należy się teraz zastanowić w jaki sposób szczury mogą osiągnąć wysokość ultradźwięków i to w zakresie sięgającym aż do 100 kHz, czyli porównywalnym z zakresem częstotliwości dźwięków emitowanych przez nietoperze? Prawdopodobnie obie te grupy zwierząt mogą się nawzajem słyszeć z bliższej odległości.

2. Mechanizm produkcji ultradźwięków i ich charakterystyka

Na wstępie należy zaznaczyć, że szczury mogą wydawać zarówno słyszalne piski, jak i ultradźwiękowe wokalizacje. Który z tych zakresów częstotliwości

będzie przez szczura wybrany, zależy od sytuacji i jego stanu emocjonalnego. Słyszalne dźwięki służą do komunikowania się w bezpośrednim kontakcie i w wysoce emocjonalnych chwilach, np. odczucia nagłego bólu, podczas walki, albo podczas energicznej zabawy, w której młode szczury wskazują jeden na drugiego. Są one także emitowane z pewnej bliskiej odległości w bardziej dramatycznych chwilach bezpośredniego spotkania z drapieżnikiem (np. z kotem), kiedy ucieczka jest niemożliwa. Słyszalne piski będą wówczas kierowane bezpośrednio do drapieżnika jako ostrzeżenie, że szczur jest zdeterminowany na aktywną obronę. Podobnie w warunkach laboratoryjnych, kiedy szczur chce skomunikować się z człowiekiem, będzie emitował piski, a nie ultradźwięki, które są adresowane wyłącznie do innych szczurów.



Ryc. 1. Uproszczona anatomia krtani szczura i górnego odcinka dróg oddechowych pokazana na pośrodkowym przekroju strzałkowym krtani. Wiedza, błony i mięśnie krtani są pominięte. Nazwy anatomiczne podane są po polsku i po angielsku, gdyż nie wszystkie szczegóły mają powszechnie przyjęte polskie nazewnictwo. Obszar głoński (*glottic space*, jasny kolor fioletowy) obejmuje szparę głośni i przestrzeń bezpośrednio otaczającą fałdy głosowe (*intraglottic space*). Przestrzenie powyżej i poniżej głośni oznaczone są jasnym kolorem niebieskim (*supraglottic & subglottic space*). Fałdy głosowe nie są widoczne na tym przekroju z wyjątkiem małego przedniego fragmentu. Wszystkie chrząstki oznaczone są kolorem zielonym. Brzuszna strona zwierzęcia jest po stronie tarczycy (lewa strona diagramu), a przednia strona (rostralna) jest u góry diagramu. Porównaj lokalizację krtani na Ryc. 2. (Oryginalny rysunek oparty na kilku publikowanych przekrojach krtani szczura, n.p., Smith, Lab. Animals, 1977, 11(4): 223-228; Lewis & Prentice, J. Anat., 1980, 130(3): 617-632; Weber et al., J. Toxicol. Pathol., 2009, 22: 229-246.)

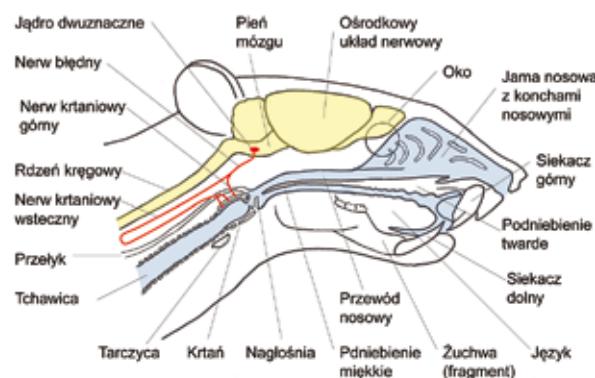
Zmiana emitowania dźwięków słyszalnych na ultradźwiękowe wymaga zmiany mechanizmu produkcji tych dźwięków. A zatem szczur ma dwa sposoby produkcji wokalizacji i może szybko przestawić się z jednego na drugi, ale nie może ich użyć jednocześnie. Z tego powodu dorosły szczur nigdy nie może emitować dźwięków słyszalnych i ultradźwiękowych jednocześnie. Jak wspomniałem, pierwszy, słyszalny dźwięk, jest oparty na wibracji fałdów głosowych, a drugi niesłyszalny, jest oparty na mechanizmie ultradźwiękowego gwizdka. Podczas gdy ludzie nauczyli

się gwizdać używając ust i warg, szczury gwizdzą ultradźwiękowo używając bezpośrednio krtani. Uproszczona anatomia krtani szczura pokazana jest na Ryc. 1.

Najnowsze badania na szczurach wykazały, że emisja ultradźwięków wymaga najpierw bardzo szczelnego zamknięcia fałdów głosowych, z wyjątkiem małego, niemal okrągłego otworu (średnicy mniejszej niż 1 mm), przez który będzie przepuszczane powietrze z płuc pod ciśnieniem. Średnica tego otworu i przestrzenie rezonacyjne decydują o wysokości dźwięków. Odpowiednie ukształtowanie fałdów głosowych jest aktywnym procesem regulowanym przez mięśnie krtani. Bardzo drobiazgowo studia elektromiograficzne z poszczególnych mięśni krtani szczurów podczas wokalizacji udowodniły, że główną rolę w produkcji ultradźwięków odgrywają dwa mięśnie, mięsień tarczowo-nalewkowy i pierścieniowo-tarczowy (*musculus thyroarytenoideus* i *m. cricothyreoideus*), czyli mięśnie związane ze zwężaniem przedsionka krtani i szpary głośni oraz napinaniem fałdów głosowych (Ryc. 1). Przecięcie nerwu krtaniowego wstecznego (*nervus laryngeus recurrens*, patrz Ryc. 2) powoduje odnerwienie wszystkich mięśni krtani z wyjątkiem mięśnia pierścieniowo-tarczowego i szczur wówczas nie może w ogóle wydawać ultradźwiękowych wokalizacji, ale może wokalizować w skali dźwięków słyszalnych. Mięsień pierścieniowo-tarczowy unerwiony jest przez nerw krtaniowy górny (*nervus laryngeus superior*, patrz Fig. 2). Dokładny fizyczny mechanizm użycia krtani jako gwizdka (geometryczny układ elementów produkujących gwizd) nie jest jeszcze w pełni wyjaśniony, ale nie ma wątpliwości, że ultradźwięki pochodzą w górnej części głośni (*glottis*), przedsionka krtani (ang. *laryngeal vestibule*, łac. *vestibulum laryngis*) i z dolnego obszaru nadgłośniowego (ang. *supraglottis*, patrz Ryc. 1).

Mięśnie krtani są unerwione przez motoneurony zlokalizowane w jądrze dwuznacznym (*nucleus ambiguus*), niewielkiej grupie komórek nerwowych zlokalizowanych w rdzeniu przedłużonym, które unerwiają mięśnie prążkowane gardła i krtani poprzez nerw błędny, dziesiąty nerw czaszkowy (*nervus vagus*, Ryc. 2). Inne neurony tego samego jądra dwuznacznego wpływają także na pracę serca przez układ parasympatyczny, oraz komunikują się z oskrzelowo-płucnym systemem regulacji przepływu powietrza. Ten skomplikowany system zapewnia zintegrowaną pracę układu oddechowego i sercowo-naczyniowego podczas wokalizacji, tak aby z jednej strony przedłużyć wydech podczas wokalizacji (czasem bardzo znacznie), a z drugiej, jednocześnie zmodyfikować pracę serca i ciśnienie krwi w taki sposób, aby

zapewnić wystarczający dopływ tlenu do organizmu. Szczegóły tego unerwienia i ich funkcje są ważne, gdyż pokazują, że proces produkcji odpowiednich ultradźwięków nie jest ani procesem biernym, ani przypadkowym, ale jest precyzyjnie sterowany centralnie przez ośrodkowe generatory wzorców ruchowych (ang. *central motor pattern generators*) w pniu mózgu, razem z równoległą modyfikacją pracy serca i oddychania. Dłuższa produkcja ultradźwięków jest procesem energetycznie kosztownym, a zatem emisja ultradźwięków musi być procesem ważnym dla szczura z biologicznego punktu widzenia.



Ryc. 2. Przekrój strzałkowy głowy szczura pokazujący górny odcinek układu oddechowego i jamę ustną (kolor niebieski) oraz główne elementy unerwienia krtani (czerwone linie). Ośrodkowy układ nerwowy zaznaczony jest na kolor żółty. Obszary zaznaczone kolorem niebieskim służą do produkcji i emisji ultradźwięków. Niektóre ważniejsze struktury anatomiczne opisane są na rysunku.

3. Charakterystyka emisji ultradźwiękowych wokalizacji

Szczury emitują ultradźwięki głównie przez pysk i w niewielkim stopniu przez jamy nosowe (Ryc. 2). Ultradźwięki mają nieco inną charakterystykę niż dźwięki słyszalne, gdyż tworzą wiązkę, która może być emitowana w określonym kierunku. Dokładniejsze obliczenia informują, że emitowana przez szczura wiązka ultradźwięków, zależnie od częstotliwości dźwięku i średnicy półotwartego pyska szczura, może rozchodzić się pod kątem 20°–50°. W obecności zlokalizowanego drapieznika, który jednak nie zauważył szczura, szczur może wykorzystywać cechę kierunkowości i wysyłać ultradźwięki w określoną stronę, np. do członków swojej grupy społecznej jako sygnał alarmowy, a nie w kierunku drapieznika. Słyszalne dźwięki nie dają takich możliwości.

Ultradźwięki słabną wraz z odległością od źródła dźwięku i szybko ulegają ugięciu i rozproszeniu na powierzchni ziemi, zwłaszcza porośniętej przez

roślinność. Rozproszenie staje się wyjątkowo silne, kiedy otaczające rośliny i obiekty mają większe rozmiary niż długość fali ultradźwiękowej (około 1 cm). Zatem szczury starają się najczęściej unikać pustych, otwartych przestrzeni i przebywają w bliskim kontakcie z innymi większymi przedmiotami i pionowymi obiektami (tzw. tigmotaksja). Z jednej strony zmniejsza to szanse usłyszenia lub zlokalizowania ultradźwiękowych wokalizacji przez drapieżnika (np. kota, który może słyszeć ultradźwięki), a z drugiej częściowo zabezpiecza szczury przed drapieżnikami atakującymi z powietrza (jak drapieżne ptaki, które co prawda nie słyszą ultradźwięków, ale mają wyjątkowo dobry wzrok).

Szczury są aktywne głównie w nocy, ale też częściowo za dnia, chociaż w dzień spędzają większość czasu pod ziemią w swoich gniazdach i podziemnych korytarzach. Ultradźwięki emitowane pod ziemią nie będą odbierane na powierzchni ziemi. Szczury mogłyby więc wrócić do produkcji słyszalnych dźwięków pod ziemią, ale tego nie robią. W warunkach tuneli, ultradźwięki rozchodzą się dalej niż na powierzchni ziemi z powodu fizycznej charakterystyki ścian tuneli i wokalizacje zachowują większą moc. Cechy te sprawiają, że ultradźwiękowa komunikacja jest nie tylko korzystna dla szczurów na powierzchni ziemi, ale także i pod ziemią.

Powstaje jednak następne pytanie, jakie były pierwotne biologiczne powody ewolucji całego systemu wokalnej komunikacji, tj., nie tylko rozbudowy samej krtani, ale i nerwowej regulacji mięśni krtani, oraz rozwoju słuchu umożliwiającego odbieranie tych dźwięków.

4. Pierwotne etapy ewolucji ultradźwiękowej komunikacji

Powszechnie uważa się, że pierwotnym powodem powstania komunikacji między osobnikami była komunikacja między matką i jej potomstwem. Dane embriologiczne wskazują, że jest to cecha nie tylko wszystkich czworonożnych kręgowców (*Tertrapoda*), ale występująca nawet u ryb kostnoszkieletowych, a więc cecha wyjątkowo dawna ewolucyjnie. Dlatego ośrodki nerwowe regulujące wydawanie wokalizacji są zlokalizowane głęboko w pniu mózgu, w filogenetycznie bardzo starej części mózgowia. Opieka nad potomstwem i jego bezpieczne wychowanie było wyjątkowo ważnym zadaniem od najdawniejszych czasów.

Nowonarodzone szczury potrafią wokalizować w ultradźwiękowych częstotliwościach, mimo, że są jeszcze nagie, ślepe, głuche (!), i nie mogą się

efektywnie poruszać. Noworodki zaczynają słyszeć dopiero po 2–3 dniach życia. Szczury określa się angielskim terminem *altricial species*, co oznacza gatunek, którego noworodki są całkowicie niezdolne do samodzielnego życia bez pomocy matki, która staje się nieodzowną opiekunką. Aktywność szczurzej matki jest krytyczna w karmieniu młodych, ułatwianiu im trawienia przez lizanie, w usuwaniu produktów przemiany materii, w termoregulacji, hormonalnej komunikacji, a także w funkcjach systemu immunologicznego. Podobnie jak ptasie pisklą, szczurzy noworodek, który wypadnie z gniazda nie ma żadnych szans na przeżycie. Noworodek, który zostanie niespodziewanie odizolowany od gniazda zużywa całą swoją energię na intensywną wokalizację spowodowaną głównie stresem termicznym i brakiem bezpośredniego węchowego kontaktu z rodzeństwem i matką. Taki odizolowany infant zachowuje się niemal jak automat, wydając ultradźwięki obejmujące zadziwiająco szerokie pasmo częstotliwości, od dolnej granicy ultradźwięków aż do wysokich ultradźwięków i powtarza je szybko w sposób podobny do wibrującej syreny ambulansu. Takie wokalizacje, czasem porównywane do płaczu innych noworodków ssaków, stanowią jeden z mechanizmów przyciągających uwagę matki i zapewniających transport spowrotem do gniazda.

Uważa się, że w rozwoju ewolucyjnym szczury zaczęły komunikować się ultradźwiękowo także i w późniejszym wieku, kiedy młode opuszczają gniazdo i zaczynają samodzielne życie (ang. *weaning*). Wokalizacje mogły być potrzebne do utrzymania kontaktu między matką i młodymi podczas wspólnego żerowania. Dźwięki emitowane przez szczury po 3–4 tygodniach życia mają zupełnie inną charakterystykę niż wokalizacje noworodków. Dorastające szczury już nie mogą liczyć na pełną matczyną pomoc i są bardzo ostrożne co do tego, kiedy i jak wydają dźwięki. Głównie w młodzieńczym wieku czycha na nie wielka liczba drapieżników należących do wszystkich grup kręgowców, ale głównie węże, ptaki drapieżne i wiele gatunków ssaków, które żywią się niemal wyłącznie gryzoniami.

Tak więc, poza zapewnieniem matczynej pomocy, sądzi się także, że ta znamienna presja drapieżników była drugim powodem ewolucyjnego rozwoju ultradźwiękowej komunikacji, zwłaszcza u dorastających i dorosłych szczurów. Jednym z pierwszych kategorii wokalizacji, które pojawiły się u dorosłych szczurów są wokalizacje alarmowe, stanowiące pewne zabezpieczenie przed nagłym pojawieniem się drapieżnika, gdyż ostrzegały wiele osobników przed zagrożeniem. Już kilkutgodniowe szczury mogą produkować takie wokalizacje i są one zawsze odbierane przez inne

szczury jako sygnał niebezpieczeństwa. Alarmowe wokalizacje stanowią monotonne, powtarzające się dźwięki, emitowane zwykle przez dłuższy czas. Eksperymenty przeprowadzone na hodowlach szczurów w laboratorium (używając systemu sztucznych nor i komór) wykazały, że w dobrze zorganizowanej grupie społecznej szczurów, wokalizacje alarmowe emitowane przez przywódcę grupy (szczur alfa) powodowały, że cała grupa szczurów uciekała do swoich nor, chowała się w nich głęboko i pozostawała w ukryciu aż do paru godzin. Szczury pozostające w ukryciu, także powtarzały wokalizacje alarmowe przez kilkanaście minut, nawet jeśli osobniki emitujące te wokalizacje w ogóle nie widziały drapieżnika, reagując tylko na alarm przywódcy. Takie skoordynowane zachowanie alarmowe jest wyższym etapem rozwoju zachowań defensywnych.

Wynik ten nasuwa przypuszczenie, że sama grupa społeczna mogła być czynnikiem sprzyjającym dalszej ewolucji wokalne komunikacji.

5. Społeczne etapy ewolucji ultradźwiękowej komunikacji

Obserwacje wokalizacji alarmowych w różnych grupach społecznych gryzoni i innych ssaków wykazały, że istotnie jest zależność między ilością osobników w grupie i złożonością wokalizacji, a także między złożonością grupy społecznej i złożonością wokalne komunikacji (tzn., zwiększoną ilością strukturalnie i funkcjonalnie różnych elementów wokalnych). Sądzi się, że rosnąca ilość osobników w grupie jest czynnikiem stymulującym komunikację, zwłaszcza wokalną. Wzrastająca ilość organizmów w grupie społecznej zwiększa ilość międzyosobniczych kontaktów i stwarza potrzebę rozpoznawania indywidualnych zwierząt, oraz pamiętania kontaktów z nimi z przeszłości. Proces ten prowadzi do rozwoju sygnałowych wokalizacji, umożliwiających odróżnianie poszczególnych osobników w grupie (ang. *signature vocalizations*, tzn. wokalizacje spełniające rolę indywidualnego podpisu każdego osobnika). Choć takich wokalizacji nie znaleziono u szczurów, jest prawdą, że każdy szczur ma nieznacznie inną akustyczną charakterystykę wokalizacji, tak jak każdy człowiek ma nieco inny ton głosu. Wstępne dane z badań nad niektórymi innymi gatunkami gryzoni

z wiewiórkowatych [susły, świszczki (ang. *groundhogs*) i nieświszczuki (pieski preriowe, ang. *prairie dogs*)], wskazują na istnienie sygnałowych wokalizacji u tych gryzoni.

Trzeba także wziąć pod uwagę, że wokalizacje szczurze wyrażają równocześnie ich wewnętrzny stan emocjonalny. Sygnalizowanie stanu emocjonalnego do innych osobników w grupie społecznej ma znamienne znaczenie adaptacyjne i to już od najwcześniejszych etapów życia. Rozpoznawanie stanów emocjonalnych innych osobników, jak też sygnalizowanie własnego stanu emocjonalnego ma ułatwiający wpływ na międzypersonalne interakcje. Zwierzę może przewidzieć zachowanie się innych z ich wokalizacji, jak też może wpływać na zachowanie innych osobników przez własne wokalizacje. Uważa się, że potrzeba przekazania osobniczych stanów emocjonalnych była kolejnym czynnikiem rozwoju systemu wokalizacji.

Skomplikowane oddziaływania wokalne w szczurzej grupie społecznej odzwierciedlają do pewnego stopnia tę część ludzkiej wokalne komunikacji niewerbalnej, która nazywana jest akustyczną prozodią. Są to wszystkie akustyczne elementy ludzkiej mowy, które nie są związane ze znaczeniem, treścią i strukturą języka, ale przekazują inne, pozajęzykowe informacje, głównie emocjonalne (np. intonacja głosu, akcent i iloczas, tzn. długość trwania wypowiedzianych głosek, sylab i słów). Badania rozwoju szczurzej wokalizacji przyczyniają się w znacznym stopniu do rozumienia rozwoju naszej własnej komunikacji głosem.