

# Variasjonens rolle i seleksjon ved konsekvenser

Line F. Widmark

Høgskolen i Oslo og Akershus

---

Seleksjon er mekanismen bak endring i alle systemer der liv er involvert, inkludert utvikling av arter, atferd eller kulturer, som beskrevet i Skinners *Selection by consequences* (1981). For at en seleksjonsprosess skal kunne lede til utvikling må noen bestemte forutsetninger være til stede: en seleksjonsenhet med evne til variasjon, reproduksjon og retensjon, og et varierende miljø. Denne kommentaren til Skinners *Selection by consequences* har som mål å fremheve og diskutere rollen variasjon spiller i seleksjonsprosessen, med særlig vekt på at kilder til variasjon ikke er tilstrekkelig beskrevet på operant nivå.

I naturlig seleksjon ansees gener ofte som seleksjonsenhet (Dawkins, 1976). Gener som koder for egenskaper som gjør individer, bestander eller arter bedre tilpasset kritiske forhold i miljøet vil være hyppigere representert i neste generasjon, ettersom individene med disse genene vil ha bedre muligheter enn konkurrentene til å leve opp og få avkom. Dersom miljøet endrer seg, slik det ofte gjør, vil gener som tidligere ga tilpasningsmessige fordeler kanskje gi ulemper eller mindre fordeler, og dermed utkonkurreres. Slik kan arter og bestander overleve miljøendringer og utvikle nye egenskaper. Et nøkkelelement i denne endringsprosessen, hvis relevans ikke kan overdrives, er variasjon. Uten variasjon vil ikke noe kunne selekteres fremfor noe annet, og dermed vil ikke endring eller utvikling kunne forekomme. Viktigheten av variasjon kan belyses ved følgende eksempel:

---

Korrespondanse vedrørende denne artikkelen kan sendes til [linefwidmark@gmail.com](mailto:linefwidmark@gmail.com)

En bestand vinterhvite harer er godt tilpasset sine miljøbetingelser så lenge det faller snø om vinteren. Egenskapen å endre pelsvalør med årstidene må antas å være fylogenetisk fremselektert og utviklet over utallige generasjoner på grunnlag av adaptive fordeler, som f.eks. kamuflasje for rovdyr. Dersom det slutter å falle snø om vinteren vil sannsynligvis de hviteste harene være lettere å oppdage for rovdyr, og de vil ha mindre sjanse for å leve opp. Svært små fenotype variasjoner i pelsvalør vil kunne avgjøre hvilke gener som videreføres, og det er nettopp *variasjonen* i gener som gjør at bestanden eller arten vil kunne bestå tross endringer i deres miljø. En litt mørkere pelsvalør tilbyr kanskje en liten fordel fremfor en hvitere konkurrent, og seleksjonsprosessen utvikler gradvis populasjonen i takt med miljøendringene. Dersom bestanden var fullstendig homogen ville miljøendringer kunne ha ledet til dens ekstinksjon.

Det er i hovedsak to kilder til variasjon i naturlig seleksjon; nye sammensetninger av eksisterende gener og helt nye genvarianter. Den førstnevnte forekommer gjennom seksuell reproduksjon, mens sistnevnte skjer gjennom mutasjon. Epigenetikk kan også tenkes å være en kilde til variasjon, ettersom gener kommer ulikt til uttrykk avhengig av tidligere generasjoners miljøinteraksjon, men det tilføres ikke noe nytt i en arts totale genom, som ved mutasjon. Det forekommer altså seleksjon på fenotyp-nivå, men ettersom det ikke forekommer endringer av genotyp leder ikke denne seleksjonen til noen evolu-

sjon. Denne brikken har ennå ikke helt falt på plass i det evolusjonsteoretiske puslespill, dog samles det mye spennende empiri på dette området.

Ved operant seleksjon formes individers atferdsrepertoar gjennom miljøinteraksjon. Atferd opprettholdes eller utslukkes gjennom individets livsløp relativt til konsekvensene den produserer i miljøet. Atferd vi opplever som lønnsom bedriver vi hyppigere, mens atferd som straffer seg enten gjennom å produsere noe vi opplever som aversivt eller ved å ikke endre miljøet i det hele tatt, og dermed være bortkastet energi, forekommer sjeldnere. Seleksjonsenheten er atferd, og denne selekteres og repeteres på grunnlag av hvor adaptiv den er i organismens aktuelle omgivelser.

En kilde til variasjon på operant nivå, analogt til seksuell reproduksjon i naturlig seleksjon, er adduksjon, eller nye sammensetninger av eksisterende atferdstyper. Stimulus- og responsgeneralisering er også eksempler på kilder til atferdsvariasjon uten at unik atferd etableres eller oppstår. Å beskrive et prinsipp tilsvarende mutasjon ved operant seleksjon, altså hvordan noe helt nytt oppstår i et atferdsrepertoar, er vanskeligere. Forsterkning er ofte forbundet med økt atferds-stereotypi (for et kreativt eksempel, se Iversen, 2002). Tolkninger av funn fra flere studier har imidlertid antydning at variasjon er en egen operant klasse (Neuringer, 2009; Page & Neuringer, 1985; Prior, Haag & O'Reilly, 1969). Det foreslås at forsterkning kan gjøres kontingent på å gjøre noe nytt, variere atferd eller å utøve svært uforutsigbar atferd. Problemet med disse fortolkningene er at forsterkning ikke kan gjøres kontingent på variasjon uten at repetisjon av tidligere forsterkede responser er under ekstinksjon. Det vil dermed være vanskelig å avgjøre hvilken del av kontingenzen økningen i variabilitet bør tilskrives. Et annet problem med å behandle variabilitet som en egen operant klasse er at denne ikke kan avgrenses ved hverken funksjon, altså at atferden opererer likt på miljøet, eller

ved topografi, altså at atferden arter seg likt (Holth, 2012). Atferdsvariabilitet har en tendens til å øke under ekstinksjonsbetingelser. Et liknende prinsipp er beskrevet i naturlig seleksjon. Arter som kan utføre både kjønn og ukjønn formering vil typisk lage avkom gjennom kloning når miljøet er raust, antageligvis fordi dette innebærer lav kostnad for organismen. I ressursfattige miljø vil samme organisme øke den genetiske variasjonen blant avkommene, og dermed også potensialet for tilpasning, gjennom seksuell reproduksjon. Det er adaptivt å preservere energi gjennom å repetere det som fungerer og å først risikere kostbar variasjon når miljøet gjør det nødvendig.

Det kan være hensiktsmessig å betrakte atferdsvariabilitet som en egenskap fremselektert på fylogenetisk nivå og som ligger nærmere artstypisk atferd hva kontrollforhold angår, som ved fixed action patterns og reflekser. Selv om graden av variasjon i atferd påvirkes av forsterkning og ekstinksjonsbetingelser, fremstår det som vanskelig å bestemme nøyaktig hva som er opphav til variasjonen, og hvilken karakter den har.

En fugl som bygger rede gjør dette under kontroll av stimulusendringer i miljøet, men forholdene mellom disse stimulusendringene og redebyggeatferd er ikke fremselektert i organismens læringshistorie. Det er fylogenetisk selektert atferd, fremelsket gjennom fuglens artshistorie på grunnlag av adaptive fordeler. Redebygging kan ha et uendelig antall ulike topografier, og det opprettholdes ikke av noen funksjon erfart i enkeltorganismens livsløp. Muligens utløses atferdsvariabilitet på samme måte; individer som har hatt mindre stereotyp atferd har vært mer tilpasningsdyktige ved miljøendringer der tidligere forsterket atferd har vært under ekstinksjon, og dermed har egenskapen å variere atferd under ekstinksjonsbetingelser blitt en sterkt representert egenskap ved operant atferd. Et tilsvarende seleksjonspress på variabilitet kan rent hypotetisk ha forekommet i naturlig seleksjon også. Det

er mulig at en predisposisjon for mutasjoner kan ha gitt arter aller bestander en adaptiv fordel, ettersom høyere grad av variasjon øker sjansen for tilpasning i et skiftende miljø, på tross av at de fleste mutasjoner ikke har heldige utfall for enkeltorganismen. Atferdsvariabilitet bør kanskje studeres som en interaksjon mellom fylogenetisk- og operant betinget atferd, hvor det som læres på ontogenetisk nivå er en raskere ekstinksjon fremfor variabilitet som en egen operant klasse. Raskere ekstinksjon vil, under kontingenser som krever atferdsvariabilitet, gi mer variabel atferd. Det er ikke variabilitet som egen operant klasse som forsterkes.

Med systematisk avl som unntak er teorien om naturlig seleksjon i hovedsak basert på post hoc-forklaringer. Vi kan som oftest ikke direkte observere de miljøfaktorene som har fremselektert spesifikke trekk hos en art, men spekulerer ofte i sammenhenger mellom miljøfaktorer og spesifikke egenskaper. Ved operant seleksjon kan derimot selve seleksjonen av operanter observeres, og ikke minst demonstreres, i sanntid, gjennom for eksempel en shaping-prosedyre. I denne forstand er ikke beskrivelsen av seleksjon på operant nivå bare en adaptasjon av analoge prinsipper fra et nivå til et annet, men underbygger seleksjon ved konsekvenser som modell for endring. En sømløs fusjon av nivåene forutsetter at alle elementene er analoge og kan beskrives fullstendig på alle nivå, og det er per i dag ikke tilfellet.

Ny atferd er en forutsetning for utvikling av atferdsrepertoar både hos individer og kulturer. Kunnskapen om kilder til tilfeldig, ny atferd, tilsvarende mutasjonsmekanismen i naturlig seleksjon, er mangelfull, og det finnes stort potensiale for både konseptuell diskusjon og empiriske studier av tematikken.

## Referanser

- Dawkins, R., 1976, *The selfish gene*, Oxford: Oxford University Press
- Holth, P. (2012). Variability as an operant? *The Behavior Analyst*, 35, 243-248.
- Iversen, I. H., (2002). Response-initiated imaging of operant behavior using a digital camera. *Journal of the experimental analysis of behavior*, 283-300
- Neuringer, A. (2009). Operant variability and the power of reinforcement. *The Behavior Analyst Today*, 10, 319-343.
- Page, S., & Neuringer A. (1985). Variability is an operant. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 11, 429-452.
- Pryor, K.W., Haag, R., & O'Reilly, J. (1969). The creative porpoise: Training for novel behavior. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, 12, 653-611.
- Skinner, B. F. (1981). Selection by consequences. *Science*, 213, (4507), 501-504. doi: 10.1126/science.7244649