

MACIEJ STASIAK

Zakład Neurofizjologii

Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego, PAN

Pasteura 3, 02-093 Warszawa

e-mail: stasiakm@nencki.gov.pl

ROLA CZYNNIKÓW ŚRODOWISKOWYCH W ROZWOJU PAMIĘCI I MOTYWACJI U ZWIERZĄT

UWAGI WSTĘPNE

Każdy organizm posiada zbiór cech określonych genetycznie. Jednak rozwój zachowania się zwierząt, którego biologiczną podstawą jest rozwój mózgu, może podlegać różnorodnym modyfikacjom w zależności od wpływów środowiska zewnętrznego (SHATZ 1992). Pewne cechy mogą przejawiać się z mniejszym lub większym natężeniem, niektóre wrodzone tendencje mogą się nawet nie ujawnić podczas ontogenezy. Innymi słowy, zakres i funkcje fenotypu są określone przez genotyp, ale zdolność do ujawniania się cech uwarunkowanych genotypem zależy w znacznej mierze od środowiska. Z tym twierdzeniem zapewne zgodzi się większość biologów. Tym niemniej, kłopoty

rozpoczynają się zazwyczaj przy przechodzeniu do konkretów. Weźmy pod uwagę przeczytany przed chwilą zwrot „w znacznej mierze”. Gdybyśmy usiłowali dokładnie określić co to znaczy, jeżeli zaczęlibyśmy wymagać np. procentowego określenia, co jest wyłącznie rezultatem wpływu środowiska a co nim nie jest, to odpowiedź na tak postawiony problem w obecnym stanie wiedzy biologicznej nie byłaby w pełni możliwa. Przybliżonej odpowiedzi na pytanie, jaka jest rola środowiska w przejawianiu się cech uwarunkowanych genotypem udzielają wyniki badań eksperymentalnych z zastosowaniem deprywacji.

POJĘCIE DEPRYWACJI I ZAKRES STOSOWANIA

Pochodzenie wyrazu „deprywacja” wywodzi się ze średniowiecznego języka łacińskiego: „*privatio*” oznaczało „pozbawienie” a przedrostek „*de*” w złożeniach miał charakter wzmacniający znaczenie wyrazu. W literaturze anglojęzycznej, dominującej we współczesnej nauce, występuje wyraz „*deprivation*” i stąd polski wyraz „deprywacja” w bezpośrednim tłumaczeniu oznacza „pozbawienie czegoś” lub „izolację od czegoś”. Owo pozbawienie lub odizolowanie jest stosowane w szerokim zakresie w różnych dziedzinach wiedzy. W biologii deprywacja oznacza brak, usunięcie, zablo-

kowanie, wycofanie, utratę czegoś, uniemożliwienie lub zmniejszenie dopływu (redukcję, ograniczenie) jakiegoś istotnego czynnika bądź czynników. Należy w tym miejscu zaznaczyć, że wyraz „*deprivation*” bywa stosowany zamiennie z wyrazem „*impoverishment*” (MORGAN i KING 1971). Użycie terminu „deprywacja” jest powszechne i znajduje zastosowanie w różnorodnych dyscyplinach biologicznych, począwszy od genetyki i biochemii, poprzez fizjologię, skończywszy na naukach behawioralnych. Przykładowo, istnieje deprywacja genu *COX-2* od jego substratu poprzez

supresję ekspresji cPLAmRNA, deprywacja od interleukiny-3, deprywacja opioidów z receptorów, deprywacja od czynnika wzrostu, deprywacja od androgenów wskutek kastracji, deprywacja od glukozy, a nawet deprywacja od matki. Listę zastosowań pojęcia deprywacji można znacznie wydłużyć, lecz opisane przykłady wystarczająco wskazują na szeroki zakres użycia tego określenia.

Deprywacja wskazuje na czynność, np. ograniczanie dostępności jakiegoś czynnika, lub na stan, np. wynik ograniczenia dostępności tego czynnika. Deprywacja może dotyczyć określonej modalności czuciowej (sensorycznej), np. deprywacja wzrokowa, słuchowa bądź smakowa. Deprywacja może być całkowita (ang. total deprivation), np. totalna deprywacja od światła wskutek hodowania w ciemności, lub częściowa (ang. partial deprivation), np. deprywacja od kolorów. Deprywacja może być długa, czyli chroniczna (ang. chronic deprivation), krótka (ang. short-term deprivation) lub powtarzalna (ang. repeated deprivation). Poddane deprywacji mogą być narządy symetryczne, np. deprywacja obuoczna czyli binokularna, lub tylko jeden z nich, np. deprywacja jednooczna czyli monokularna.

Osobną kwestię stanowi określenie, czy deprywacja już się dokonała, czy jeszcze trwa. W języku polskim termin deprywacja występuje jedynie w formie niedokonanej. Precyzując – ogólne stwierdzenie, że mamy do czynienia ze zwierzęciem deprywowanym, nie wyjaśnia

nam, czy organizm jest nadal poddawany działaniu deprywacji (np. czy nadal jest hodowany stale w ciemności), czy już okres deprywacji ma za sobą (np. organizm już nie przebywa cały czas w ciemności i badane są skutki uprzedniej deprywacji, czyli pobytu w ciemności). Aczkolwiek użyteczne byłoby wprowadzenie formy dokonanej: zwierzę zdeprywowane, forma ta dotychczas nie przyjęła się.

Deprywacja jest określana przymiotnikowo, np. deprywacja smakowa – i rzeczownikowo, np. deprywacja od smaku pokarmu. W ostatnich przykładach określenie „deprywacja smakowa” zawiera w sobie informację ogólną, tzn. informuje o deprywacji od smaku, bez sprecyzowania jego źródła, natomiast określenie „deprywacja od smaku pokarmu” implikuje istnienie doznań smakowych innych aniżeli pokarmowe, np. smaku lizanej przez zwierzę własnej sierści lub sierści innego zwierzęcia.

Deprywacja może odnosić się do zwierząt dorosłych i zwierząt młodych. Treścią niniejszego artykułu będą deprywacje przeprowadzone we wczesnym okresie życia – wzrokowa oraz smakowa – i ich wpływ na zachowanie się zwierząt w okresie późniejszym. Szczególny nacisk położony zostanie na wyniki badań behawioralnych otrzymanych na kotach domowych (ang. domestic cats) w Zakładzie Neurofizjologii Instytutu Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN. Najpierw jednak zostanie poruszony problem skutków deprywacji od warunków życia na wolności.

WPLYW WARUNKÓW HODOWLANÝCH NA ROZWÓJ BEHAVIORU ZWIERZĄT LABORATORYJNYCH

Warunki hodowli laboratoryjnej odbiegają zasadniczo od warunków środowiskowych życia na wolności, w których zwierzęta przebywają w stanie dzikim lub półdzikim. Środowisko laboratoryjne jest w znacznej mierze ochronne (ang. highly protective) dla zwierząt (LESTER 1973). Przykładowo, koty hodowane w zwierzętarniach i przeznaczone do badań behawioralnych, pobierają pokarm bez polowania, a co za tym idzie – wyeliminowana jest konkurencja. Koty nie muszą utrzymywać sprawności w wyszukiwaniu i zdobywaniu pokarmu i nie są zmuszone walczyć między sobą o pożywienie, ofiarę bądź padlinę, w sytuacji niedoborów pokarmowych w środowisku. Będąc pod stałą opieką weterynaryjną nie podlegają doborowi naturalnemu. Można stwierdzić, że nie istnieje w tych warunkach presja

środowiska zewnętrznego zagrażająca przetrwaniu, a dopływ i różnorodność bodźców środowiskowych są zmniejszone w stosunku do dopływu i różnorodności bodźców obecnych w warunkach życia w stanie dzikim lub półdzikim.

Czy taki rodzaj deprywacji – deprywacji od warunków życia na wolności – wpływa na wyniki testów behawioralnych? Odpowiedź na to pytanie przedstawimy na podstawie doświadczeń z zastosowaniem tzw. reakcji odroczonej (ang. delayed response task). Test reakcji odroczonej służy badaniu pamięci krótkotrwałej i polega na reagowaniu na śladach działania bodźca oraz wyborze reakcji instrumentalnej. Bodźcem warunkowym jest bodziec zespołowy składający się z dwu elementów: przemiatającego śladu pamięciowego bodźca przygoto-

wawczego, określającego wybór reakcji, oraz bodźca zwalniającego, po którym reakcja zachodzi. Bodźce przygotowawcze są różne, bodziec zwalniający jest zawsze taki sam; odroczenie (czas odroczenia lub okres odroczenia) występuje pomiędzy bodźcem przygotowawczym a zwalniającym, tj. w obrębie tej samej próby.

Zatrzymajmy się w tym miejscu, aby krótkiemu rozpatrzeniu poddać użyty termin „pamięć krótkotrwała”. Literatura dostarcza ogromnej ilości danych dotyczących nazewnictwa różnych rodzajów pamięci i systemów pamięciowych w mózgu (KONORSKI 1969, KALAT 1992, MCGAUGH 2000, ROLLS 2000b). W niniejszym artykule posługiwać się będę terminami pamięci krótkotrwałej, czyli przemijającej lub dynamicznej (KONORSKI 1969) – trwającej sekundy lub minuty, oraz pamięci długotrwałej – trwającej przez dłuższy czas i charakteryzującej się względną nieprzemijalnością.

Doświadczenia przeprowadzono w tzw. Aparacie Testowym Nenckiego (ang. Nencki Testing Apparatus). W obszernym pomieszczeniu znajduje się platforma startowa i trzy karmniki; na każdym z nich znajduje się głośnik i lampka. Przed dokonaniem wyboru kot przebywa na uwięzi na platformie; w tym czasie z jednego z głośników wydobywa się sygnał dźwiękowy (w doświadczeniach z użyciem bodźców słuchowych) albo świetlny (w doświadczeniach z użyciem bodźców wzrokowych). Bodziec słuchowy albo wzrokowy jest bodźcem przygotowawczym. Po upływie sekund lub minut (odroczenie reakcji) zwierzę zostaje uwolnione (bodziec zwalniający) i po zwolnieniu ma dokonać wyboru, polegającego na zbliżeniu się do karmnika, z którego uprzednio działał sygnał. Po poprawnym wyborze zwierzęciu zostaje automatycznie podsunięta miseczka z pokarmem. Po spożyciu pokarmu, kot powraca na platformę startową, co kończy próbę.

W opisanym zadaniu kot korzysta z dwu rodzajów pamięci. Pamięć krótkotrwała jest niezbędna do dokonania poprawnego wyboru jednego z trzech karmników, sygnalizowanego w obrębie danej próby. Pamięć długotrwała jest zaś konieczna do ogólnej orientacji w sytuacji doświadczalnej, np. do tego, aby pamiętać, że podejście do karmnika powoduje otrzymanie nagrody. Do określenia, czy kot nauczył się zadania, użyć można miary nazywanej kryterium wykonania reakcji. W analizowanych poniżej badaniach (STASIAK i ŻERNICKI 1991, 1993) zastosowano kryterium 10% lub mniej błędnych wyborów w trakcie pięciu kolejnych 12-próbowych sesji.

Doświadczenia przeprowadzono na kotach „zwierzętarnianych”, tj. urodzonych i wychodowanych w zwierzętarni (ang. control cats, C), i kotach które młodość spędziły na wolności (ang. normal cats, N). Koty C początkowo przebywały ze swoimi matkami w klatkach rodzinnych a następnie żyły w obszernych klatkach przeznaczonych specjalnie dla grupy dorastających zwierząt. Po 6 miesiącach życia przeniesione zostały do indywidualnych standardowych klatek mieszkalnych, gdzie przebywały stale oprócz czasu przeznaczonego na sesje eksperymentalne. Koty N 4–5 pierwszych miesięcy życia spędzały na wolności. Trening instrumentalny rozpoczynano, gdy zwierzęta ukończyły 6,5 miesiąca. Wyniki rozwiązania testu reakcji odroczonej różnią się zasadniczo w obu grupach kotów: koty C miały ogromne kłopoty z rozwiązaniem testu – wskutek popełniania ogromnej liczby błędnych wyborów – już przy odroczeniu rzędu kilku-kilkunastu sekund, natomiast koty N rozwiązywały zadanie bez trudności, nawet przy odroczeniach trwających minuty (STASIAK i ŻERNICKI 1991, 1993). Powstaje problem, czy zastosowanie deprywacji wzrokowej u kotów zwierzętarnianych wpłynie na wykonanie tego testu, gdy zastosuje się bodźce wzrokowe albo słuchowe.

DEPRYWACJA WZROKOWA

Jest to powszechnie stosowany rodzaj deprywacji czuciowej. Zwierzętami doświadczalnymi są tu najczęściej koty, u których układ wzrokowy jest dobrze rozwinięty. Sposoby deprywacji odnosić się mogą do całkowitego pozbawienia światła (hodowanie w zupełnej ciemności) lub pozbawienia dopływu pewnych bodźców wzrokowych. W tej drugiej mo-

żliwości zawiera się wiele odmian deprywacji związanych z hodowlą zwierząt w różnorodnych warunkach; przykładowo: hodowla w rozmaitych stopniach ciemności (HILGARD i współaut. 1975), deprywacja od kolorów (BRENNER i współaut. 1990) wskutek hodowania w warunkach „dalekiej czerwieni” (ang. far red illumination), czy deprywacja od różno-

rodności kształtów wskutek zastosowania specyficznego treningu wzrokowemu w środowisku zawierającym wyłącznie linie pionowe lub poziome (HUFFMAN i współaut. 1994). W Instytucie Nenckiego stosowane jest obuoczne deprywowanie (ang. binocular deprivation, BD) zwierząt od światła w ten sposób, że uniemożliwia się widzenie przedmiotów za pomocą zakładanych na głowę kota białych płóciennych maseczek (ŻERNICKI 1991). Koty BD pochodzą z tych samych miotów co koty kontrolne (C), opisane w poprzednim rozdziale, i hodowane są w tych samych warunkach i przez tak samo długi czas. Stwierdzono, że koty BD wykazują dramatyczne zaburzenie rozwiązywania skomplikowanych zadań dotyczących różnicowania reakcji na bodźce wzrokowe, np. na bodźce mało różniące się pod względem kontrastu barwy (ZABŁOCKA i ŻERNICKI 1991), w przeciwieństwie do kotów C, jak i N (opisanych w poprzednim rozdziale). Deprywacja za pomocą maseczek nie prowadzi jednak do zaburzeń rozwiązywania zadań prostych. Przykładowo, w sytuacji potrójnego wyboru w Aparacie Nenckiego, nie powoduje ona zaburzenia reakcji podejścia do karmnika na bodziec aktualny. Dotyczy to zarówno bodźców świetlnych (ŁAWICKA 1989), jak i akustycznych (STASIAK i ŻERNICKI 1993). Tym niemniej, jeśli zadanie potrójnego wyboru zostanie skomplikowane, tzn. trenowana jest reakcja odroczone, to koty BD są niezdolne do rozwiązania testu wymagającego reakcji na śladach bodźca, już przy bardzo krótkich odroczeniach. Koty N nie mają natomiast żadnych trudności z rozwiązaniem tego testu, zarówno w odpowiedzi na bodźce wzrokowe (STASIAK i ŻERNICKI 1991), jak i słuchowe (STASIAK i ŻERNICKI 1993). Na podkreślenie zasługuje opisany uprzednio fakt, iż

koty BD podobnie szybko rozwiązują zadanie z aktualnymi bodźcami słuchowymi, jak koty N i C. Wiadomo, że pewien obszar korowy, tj. obszar wzrokowy przedniego ektosylwiusza (AEV) podlega reorganizacji pod wpływem długotrwałej deprywacji wzrokowej i znaczna część neuronów tej okolicy zaczyna reagować również na bodźce słuchowe (RAUSCHECKER 1996). Można by więc przypuszczać, że koty wzrokowo deprywowane będą szybciej rozwiązywać zadanie wymagające zaangażowania układu słuchowego, aniżeli koty nie poddane takiej deprywacji. Tak się jednak nie dzieje w wypadku opisanego testu reakcji odroczonej (STASIAK i ŻERNICKI 1993), prawdopodobnie z powodu zastosowania łatwych do rozróżnienia, kierunkowych bodźców słuchowych i odpowiadającej im reakcji kierunkowej.

Opisując skutki deprywacji wzrokowej i deprywacji od warunków życia na wolności na rozwój pamięci, skupiłem się na układach, które można nazwać usługowymi. Mam tu na myśli fakt, że dobrze rozwinięty wzrok i pamięć służyć osiągnięciu przez zwierzę jakiegoś celu, np. służą znalezieniu i zjedzeniu smacznego pokarmu. Jednak posiadanie dobrze rozwiniętych układów usługowych (do wzroku i pamięci można dodać słuch i inne) nie jest wystarczające, jeśli uszkodzony jest układ, który można nazwać decyzyjnym lub podstawowym. Na przykład, zwierzę opornie rozwiązuje nawet prosty test behawioralny, gdyż wartość nagrody pokarmowej jest oceniana wadliwie. Innymi słowy, zwierzę z upośledzonym układem napędowym (motywacyjnym, emocjonalnym) ma problemy z zadaniem, ponieważ ma osłabioną motywację do jego rozwiązywania, np. nie potrafi określić, czy pokarm będący nagrodą jest atrakcyjny, czy jest smaczny.

DEPRYWACJA SMAKOWA

Na początku zajmiemy się skutkami totalnej deprywacji od smaku pokarmu we wczesnym okresie życia. Metoda tej deprywacji została opracowana i wprowadzona w Instytucie Nenckiego do badań na kotach (STASIAK i ŻERNICKI 2000). Jedna grupa kotów (ang. deprived cats, D) jest karmiona sondą dożołądkową przez pierwszych 75 dni ich życia. Inne osobniki są karmione za pomocą smoczka przez taki sam okres (ang. control cats, C). Koty D i C są oddzielane od matki (ang. maternal deprivation), a jej rolę przejmuje eks-

perymentator. Pozostałe koty (ang. normal cats, N) są wychowywane przez matkę naturalną. Po okresie deprywacji koty D i C poddawano dwutygodniowemu okresowi normalnego jedzenia, po czym rozpoczynano trening instrumentalny. Zadanie polega na tym, że w danej próbie kot podchodzi do bramki, otwiera ją i zjada porcję surowej wołowiny (nagroda) znajdującej się za bramką; zastosowaną nagrodę (wołowinę) stanowi pokarm powszechnie stosowany w doświadczeniach warunkowych na kotach ponieważ jest uznawany za smaczny.

Każda sesja składała się z 10 prób. Koty N i C uczyły się zadania równie szybko i obie grupy kotów można dlatego traktować jako jedną grupę. Oznacza to, że deprivacja od matki nie ma wpływu na rozwiązanie testu, a więc w opisywanym doświadczeniu eksperymentator – człowiek jest tak samo dobrą matką dla kotów, jak kocia matka dla swych kotów. Koty D różnią się zasadniczo wykonaniem zadania od kotów N i C. Eksperymentator musiał im pomagać w osiągnięciu nagrody. Pomoc polegała np. na ręcznym nakierowywaniu zwierzęcia w odpowiednią stronę, uchylaniu bramki i poruszaniu porcji pokarmu. Pomimo pomocy koty D często nie jadły nagrody w początkowym okresie treningu i osiągnęły kryterium (minimum 45 poprawnych reakcji, bez pomocy i z jedzeniem, w czasie 5 kolejnych sesji) po zdecydowanie dłuższym treningu aniżeli koty N i C. Można stwierdzić, że u kotów D odczuwanie nagrody jako smacznej stopniowo wzrasta i dlatego przemijają początkowe ogromne trudności z nauczeniem się reakcji instrumentalnej. Innymi słowy, u kotów totalnie deprivowanych od smaku pokarmu we wczesnym okresie życia, mechanizm dotyczący nagrody pokarmowej nie jest dostatecznie rozwinięty.

Obecnie przejdę do problemu preferencji smakowych, w aspekcie wpływu środowiska we wczesnym okresie życia na rozwój tych preferencji w ontogenezie. Preferencję smakową można odnosić do wyboru określonego pokarmu (pamiętając o innych czynnikach wpływających – oprócz smaku pokarmu – na preferencję pokarmową, tj. strukturę pokarmu, jego zapach i temperaturę), i różnie zdefiniować (STASIAK 2001). Przedstawię Czytelnikowi badania behawioralne, w których preferencję pokarmową określono jako: (1) ilość pokarmu spożytego przez zwierzę mające możliwość wyboru pokarmu, albo (2) wartość nagrody (ang. reward value) pokarmowej w sytuacji uczenia się instrumentalnego. Zdecydowana większość prac wykonana została z użyciem definicji (1).

Przeprowadzanie badań z zastosowaniem definicji (2) wiąże się z pokonywaniem problemu występującego powszechnie podczas warunkowania instrumentalnego. Mianowicie, aby zwierzę nauczyło się wykonywania reakcji instrumentalnej nagradzanej pokarmem, konieczne jest istnienie odpowiedniej motywacji. Innymi słowy, zwierzę musi być zmotywowane do spożycia nagrody podczas eksperymentu, gdyż przy braku takiej motywacji reak-

cja instrumentalna nie zostanie wytworzona. Należy w tym miejscu podkreślić różnorodność behawioralnych procedur motywujących zwierzę do konsumpcji nagrody. W jednej z takich procedur, w aparacie eksperymentalnym podaje się pokarm – stanowiący nagrodę – który jest smaczniejszy od pokarmu stanowiącego pożywienie w klatce mieszkalnej zwierzęcia (ŁAWICKA 1989, STASIAK i ŻERNICKI 2000). W innej procedurze wzrost motywacji pokarmowej jest osiągnięty przez zmniejszenie codziennych racji pokarmowych (ZIELIŃSKI i współaut. 1993). Zastosować można również podawanie pokarmu wyłącznie w aparacie doświadczalnym podczas codziennych sesji (STASIAK i MASTERTON 1996), albo nie podawać pokarmu po sesji, jeśli w czasie jej trwania zwierzę nie zjada nagrody (STASIAK 2001). Podane przykłady uzmysławiają nam istotę problemu, który ma charakter szerszy i który można podsumować twierdzeniem, że bez motywacji nie ma skutecznego działania. Obecnie wróćmy do kwestii zmienności motywacji w aspekcie rozwojowym.

Studia nad rozwojem preferencji pokarmowych w trakcie ontogenezy wykazują, że selekcja pokarmu jest zależna od tendencji wrodzonych, ale podlegać może wpływom społecznym polegającym na naśladownictwie oraz wpływowi wczesnego doświadczenia z określonymi rodzajami pokarmów (BRADSHAW i współaut. 1996; VAN DEN BOS i współaut. 2000; WYRWICKA 1988, 2001). W niniejszej pracy zajmę się rolą wczesnego doświadczenia (ang. early experience) z jednym rodzajem pokarmu na rozwój nawyków (ang. habits) preferencji pokarmowych w późniejszym okresie życia. Literatura przedmiotu dostarcza danych, iż zwierzęta posługują się dwiema strategiami. Jedną z nich polega na tym, że zwierzę w późniejszym wieku preferuje pokarm, z którym miało do czynienia we wczesnym okresie życia. Piśmiennictwo anglojęzyczne taki wpływ wczesnego doświadczenia na późniejszą preferencję określa jako „primacy effect” (BURGHARDT 1967, WYRWICKA 1988). Nazwijmy ten efekt, z braku odpowiednika terminu w języku polskim, „dominacją przyzwyczajenia”. Oprócz dominacji przyzwyczajenia, opisane zostało przeciwstawne zjawisko, w którym zwierzę wybiera pokarm, z którym dotychczas nie spotkało się; literatura opisuje to jako „novelty effect” (MUGFORD 1977, FERRELL 1984). Można ten efekt nazwać „dominacją nowości”. Istnienie tych przeciwstawnych strategii zostało udoku-

mentowane wieloma badaniami. Na marginesie dodam, że aczkolwiek autorzy publikacji wskazujących na dominację nowości odnoszą się w swoich pracach do publikacji poświęconych dominacji przyzwyczajenia, to autorzy opisujący dominację przyzwyczajenia poprzestają na opisie tej ostatniej. Z naukowego punktu widzenia postępowanie polegające na pomijaniu całego wachlarza istotnych danych jawić się może jako zagadkowe. Po tej dygresji przeanalizujemy oba efekty.

DOMINACJA PRYZWYCZAJENIA

Doświadczenia wykonane na gadach (żółwiach i węzach) wykazały, że pokarm zjadany we wczesnym okresie życia jest preferowany w okresie późniejszym. Otrzymane wyniki wskazywały na przewagę przyzwyczajenia nad nowością, tzn. w sytuacji wyboru, spożywany był ten pokarm, który zwierzę zjadało we wczesnym okresie życia, a pokarm nowy był pomijany. Jednak zasada taka nie obowiązywała zawsze, tj. pewne pokarmy preferowane były niezależnie od ich spożywania we wczesnym okresie życia (BURGHARDT i HESS 1966, BURGHARDT 1967); poza tym obserwowano odwracalność (ang. reversibility) procesu (FUCHS i BURGHARDT 1971). W eksperymentach przeprowadzonych na ptakach (szpakach, ziębach i bażantach), również wykazano, że w większości wypadków dominuje przyzwyczajenie (KUO 1967), a dominacja ta była na tyle silna, że dotyczyła nawet pokarmów, które nie były preferowane w warunkach naturalnych (CAPRETTA 1969, RABINOWITCH 1969).

Znane są też doświadczenia wykonane na ssakach, wskazujące na dominację przyzwyczajenia. Szczury, hodowane z użyciem standardowego pokarmu laboratoryjnego w postaci peletek, jadły mało nowego pokarmu, nawet jeśli był on uznawany za smaczne pożywienie (ROLLS i ROLLS 1973, BORSINI i ROLLS 1983). Podobne wyniki otrzymano w eksperymentach przeprowadzonych na psach (KUO 1967).

DOMINACJA NOWOŚCI

Efekt ten, odniesiony do problematyki smakowej, oznacza, iż zupełnie nowe, tzn. nieznanne, smaki pokarmów są preferowane w stosunku do smaków już zwierzęciu znanych (HILL 1978). Za istnieniem dominacji nowości, zjawiska najwyraźniej przeciwnego dominacji

przyzwyczajenia, przemawia szereg danych eksperymentalnych. Doświadczenia wykonane na szczurach, z użyciem różnie smakujących pokarmów, ujawniły wyraźną tendencję do spożywania pożywienia nowego (BRONSON 1966, VALLE 1970), a nawet prób gryzienia („smakowania”) nowych, niejadalnych substancji (WELKER i KING 1962). Dane otrzymane z doświadczeń na psach (MUGFORD 1977, FERRELL 1984) również wskazują na istnienie dominacji nowości, w przeciwieństwie do dominacji przyzwyczajenia.

Preferencja nowości ma charakter szerszy, tzn. nie ogranicza się do kwestii smakowych i nie dotyczy wyłącznie wpływów wczesnego doświadczenia. Z jednej strony nowość wywołuje lęk i niepewność, lecz równocześnie budzi ciekawość i chęć poznania; preferowanie nowości zależy od emocjonalnego bądź motywacyjnego stanu zwierzęcia – szczury znajdujące się w sytuacji bezpiecznej (nie przestraszone i nie będące w dyskomforcie fizycznym) kierują się ku bodźcom nowym (ŁUKASZEWSKA 1996).

Analiza przedstawionych rezultatów licznych eksperymentów na wielu gatunkach doprowadza do wniosku, że problem jest wciąż nierozwiązany. Z uwagi na nacisk kładziony w tym artykule na badania dotyczące kotów, prześledźmy bardziej szczegółowo doświadczenia przeprowadzone na tych zwierzętach. Aczkolwiek znowu będziemy mieli do czynienia z przeciwnymi – a przez to kontrowersyjnymi – wynikami, ostatnie badania rzucają nowe światło na problem podejmowany od dziesięcioleci.

DOMINACJA PRYZWYCZAJENIA KONTRA DOMINACJA NOWOŚCI U KOTÓW: CZY PROBLEM JEST ROZWIĄZANY?

Na podstawie badań KUO (1967), MUGFORDA (1977) i STASIAKA (2001), zajmę się obecnie wyjaśnieniem problemu zasygnalizowanego w tytule podrozdziału. KUO (1967) odizolował koty od matek tuż po urodzeniu i podzielił na trzy grupy. Pierwsza grupa kotów karmiona była soją, druga makrelami z ryżem, trzecia otrzymywała różnorodne pożywienie. Po 6 miesiącach testowano reakcję na nowe pokarmy. W grupie pierwszej i trzeciej zaobserwowano jednoznaczną dominację przyzwyczajenia. W grupie drugiej uwidoczniło się zjawisko polegające początkowo na kompletnym pomijaniu większości jakichkolwiek ryb, a następ-

nie – preferowaniu wyłącznie dwu specyficznych pokarmów: puszkowanych sardynek i czerwonych łososi. Zamierzano wyjaśnić eksperymentalnie to niewątpliwie ciekawe zjawisko, lecz niepomysłne okoliczności polityczne (badania przeprowadzano w Chinach w latach 1927– 1936) zablokowały realizację tego zamiaru (KUO 1967).

MUGFORD (1977) karmił koty specyficznymi pokarmami przez 16 tygodni bezpośrednio po okresie naturalnego karmienia mlekiem matki. Pożywienie stanowiły trzy rodzaje smacznego puszkowanego pokarmu dla kotów: kurczak, wątroba i pokarm Whiskas; każda z trzech grup zwierząt karmiona była jednym z wymienionych pokarmów. U kotów karmionych kurczakiem albo wątrobą występowała jednoznaczna dominacja nowości. U kotów karmionych pokarmem Whiskas, a następnie Kitekat zaobserwowano również dominację nowości, ale efekt był krótkotrwały, tzn. zwierzęta powróciły do preferowania pokarmu Whiskas, co potwierdziło obserwację Mugforda, że pokarm ten jest smaczniejszy dla osobników „naiwnych” (ang. naive cats). Autor konkluduje, że karmienie młodych kotów jednym pokarmem nie powoduje dominacji przyzwyczajenia, lecz przeciwnie – powoduje zmniejszenie smaczności tego pokarmu (MUGFORD 1977). Zwróćmy uwagę na użyte określenia: smaczny (ang. palatable) i smaczność (ang. palatability). Chociaż terminy te rozpatrywane są z różnych punktów widzenia (YOUNG i CHAPLIN 1945, GRIFFIN i BEIDLER 1984, BERRIDGE 1996, VAN DEN BOS i współaut. 2000, MARKISON 2001), w tym artykule posługuję się praktycznym ich rozumieniem: preferencja zwierząt do pewnych pokarmów jest interpretowana jako wskazówka, że zwierzęta uznają je za smaczne.

Przedstawione wyniki badań na kotach (KUO 1967, MUGFORD 1977) są wzajemnie sprzeczne. Zaistniała zatem potrzeba przeprowadzenia doświadczeń, w których podjęto by próbę rozwiązania tej sprzeczności. STASIAK (2001) hodował koty stosując we wczesnym okresie ich życia jedno specyficzne, kompletne odżywczo pożywienie. Podkreślić należy tutaj odżywczą kompletność użytego pożywienia, gdyż znane są badania (ALTMAN 1970), w których stwierdzono, iż zwierzęta mogą uporczywie spożywać pokarmy nie zapewniające zaspokojenia potrzeb fizjologicznych (czyli odżywczo niekompletne), lecz atrakcyjne ze względu na ich smaczność. Pokarm zastosowa-

ny w badaniach STASIAKA (2001) był to wystandaryzowany pokarm Whiskas z wołowiną (ang. Whiskas with beef, WB) dla jednej grupy kotów, i Whiskas z tuńczykiem (ang. Whiskas with tuna, WT) dla drugiej. Zastosowanie wyłącznie jednego pokarmu, WB albo WT, implikuje, iż koty były deprywowane od różnorodności smaków pokarmów; w odróżnieniu od kotów karmionych za pomocą sondy dożołądkowej i w ten sposób totalnie deprywowanych od smaku pokarmów (STASIAK i ŻERNICKI 2000). Koty karmione WB odżywiane były tym pokarmem początkowo, tj. w czasie pierwszych sześciu miesięcy życia (B), jak i później, tj. w okresie nabywania reakcji instrumentalnej (B); zwierzęta te nazwano BB. Koty karmione wyłącznie WT nazwano TT. W doświadczeniu użyto jeszcze trzeciej grupy kotów, które początkowo karmione były różnorodnymi pokarmami (ang. a variety of foods, V); następnie połowa zwierząt karmiona była WB i nazwana VB, a pozostałe karmiono WT i nazwano VT. Podsumowując, w przeciwieństwie do kotów deprywowanych od różnorodności smaków pokarmów we wczesnym okresie życia, czyli kotów BB i TT, koty VB i VT nie były poddane takiej deprywacji. Z uwagi na liczbę zastosowanych skrótów, aby ułatwić Czytelnikowi analizę niniejszego eksperymentu – dane dotyczące pokarmu i nazw grup podane są w poniższej tabeli.

Tabela 1

Pokarm	Grupa kotów	
Pierwszych sześć miesięcy	Nabywanie reakcji instrumentalnej	
WB (Whiskas z wołowiną)	WB	BB
WT (Whiskas z tuńczykiem)	WT	TT
V (Różnorodne pokarmy)	WB	VB
V (Różnorodne pokarmy)	WT	VT

Trening instrumentalny rozpoczęto kiedy koty ukończyły 6,5 miesiąca życia; start warunkowania instrumentalnego w tym punkcie czasowym wynika z tradycji prowadzenia badań

rozwojowych w Instytucie Nenckiego (STASIAK i ŻERNICKI 1991, 1993; ŻERNICKI 1991). Doświadczenia przeprowadzono w aparacie, w którym kot miał za zadanie otworzenie (popchnięcie) jednej z dwu bramek i spożycie nagrody. Nagrodę stanowił kęs (porcja) WB dla kotów BB i VB, albo kęs WT dla kotów TT i VT. Na eksperyment składały się z 3 fazy: trening wstępny, trening właściwy i retrening. W treningu wstępnym (pretreningu) zastosowano najprostszą wersję zadania polegającą na otwieraniu bramki (jednej bądź drugiej) i spożywaniu porcji pokarmu. W treningu właściwym na obu bramkach umieszczone były bodźce (patterny) i zwierzę, po poprawnym wyborze znajdowało nagrodę. Kryterium stanowiło maksimum 10 błędnych wyborów i minimum 90 zjeżeń nagrody podczas 5 kolejnych 20-próbowych sesji doświadczalnych. W retreningu badano utrzymanie (retencję) nauczanej reakcji, testując nowy pokarm stanowiący nagrodę. Retrening liczył maksimum 6 stadiów (1–6), w których stosowano jeden albo drugi pokarm (WB albo WT): w stadium 1 nagrodę stanowił WB dla kotów TT i VT, a WT dla kotów BB i VB, w stadium 2 – WT dla kotów TT i VT, a WB dla kotów BB i VB, itd. Wyniki wskazały, że WB i WT posiadały różną wartość jako nagrody pokarmowe dla kotów BB i TT, i zjawisko to ujawniło się już w okresie trenowania (pretrening i trening właściwy). Koty często nie jadły WB, wskutek czego zwierzęta grupy BB długo nie były w stanie osiągnąć założonego kryterium. Koty TT osiągały kryterium zdecydowanie szybciej. Podkreślić należy, że zwierzęta BB i TT nie różniły się między sobą pod względem liczby poprawnych wyborów, zatem to nie trudności w rozróżnieniu bodźców i nie trudności w różnicowaniu reakcji instrumentalnych, lecz różnica w wartości nagrody pokarmowej była przyczyną różnicy w długości uczenia do kryterium przez koty deprywowane. Dla kontrastu, u kotów nie poddanych deprywacji od różnorodności od smaku pokarmów, czyli kotów VB i VT, nie ujawniła się różnica w wartości nagrody; innymi słowy, nagrody WB i WT miały tę samą wartość. W okresie testowania, pokarmy WB i WT posiadały nadal tę samą wartość nagrodową dla kotów VB i VT. Natomiast różnica w wartości nagrody pokarmowej dla kotów BB i TT stawała się w fazie retreningu coraz większa w kolejnych stadiach. Należy w tym miejscu powtórzyć, że zastosowane w eksperymencie pokar-

my WB i WT były całkowicie kompletne pod względem odżywczym. Zatem to nie różnica w wartości odżywczej (ang. nutritive value), lecz różnica w wartości nagrody (ang. reward value) stanowiła o zróżnicowanej atrakcyjności WB i WT. Można więc powiedzieć o większej smaczności WT w stosunku do WB dla kotów deprywowanych (BB i TT), i równej smaczności WT i WB dla kotów niedeprywowanych (VB i VT).

Ze względu na wagę otrzymanych wyników, w celu potwierdzenia, że dla kotów poddanych różnorodności smaków pokarmów we wczesnym okresie życia, WB i WT są tak samo smaczne, wykonano testy preferencyjne na wszystkich dostępnych dorosłych kotach w zwierzętarni Instytutu Nenckiego. Rezultaty wskazały, że WB i WT są tak samo preferowane przez dorosłe koty nie poddane deprywacji od różnorodności smaków pokarmów.

Podsumowując, jest sprawą bezsporną, iż dwa alternatywne efekty wystąpiły u kotów deprywowanych: dominacja nowości u zwierząt BB i dominacja przyzwyczajenia u zwierząt TT. Trzeba przypomnieć, że dotychczas opisywano występowanie *je d n e g o* z dwu efektów; *a l b o* dominacji przyzwyczajenia (KUO 1967) *a l b o* dominacji nowości (MUGFORD 1977); *tertium non datur*. W ostatnich badaniach (STASIAK 2001) udowodniono jednak wystąpienie *o b u* efektów: przyzwyczajenia i nowości; zatem trzecia możliwość stała się faktem. Co w takim wypadku jest rzeczywiście istotne w aspekcie wpływu wczesnego doświadczenia ze specyficznym pokarmem na późniejsze preferencje pokarmowe? Który efekt jest decydujący: dominacja przyzwyczajenia czy dominacja nowości? A może sprzeczność między efektami jest pozorna?

Można stwierdzić, że jeśli środowisko smakowe jest heterogenne we wczesnym okresie życia zwierzęcia, to znaczy bogate pokarmowo (zwierzę ma doświadczenia z wieloma różnymi pokarmami) – to potencjana, czyli wrodzona (ang. potential or innate) smaczność pewnych pokarmów może być zamaskowana lub przysłonięta (ang. masked or overshadowed). Przeciwnie, jeżeli zwierzę miało wczesne doświadczenie z jednym pokarmem, czyli środowisko jest smakowo homogenne, to znaczy zubożone lub zdeprywatowane (ang. impoverished or deprived), to wrodzona smaczność lub wrodzone poczucie smaczności pewnych pokarmów może się ujawnić w późniejszym

wieku, po okresie deprywacji, gdy zwierzę styka się z nowymi pokarmami. Powyższe wnioski wypływają z eksperymentów przeprowadzonych na kotach urodzonych i wyhodowanych w warunkach laboratoryjnych, w których to eksperymentach, aby określić preferencję pokarmową, zastosowano procedurę warunkowania instrumentalnego z użyciem nagrody, którą stanowił pokarm Whiskas z wołowiną albo Whiskas z tuńczykiem (STASIAK 2001). Wnioski te, na razie ograniczone do powyższych badań, można bardziej uogólnić, gdy przeprowadzi się doświadczenia z innymi pokarmami stanowiącymi nagrodę i zastosuje się inne warianty procedur behawioralnych. W ten sposób otwiera się nowe, obszerne pole nieinwazyjnych badań eksperymentalnych, ce-

lem których jest wyjaśnienie wczesnych wpływów środowiskowych na rozwój motywacji smakowej u kotów.

W ostatniej części niniejszego rozdziału, dotyczącej przyzwyczajenia i nowości, unikam użycia terminów „zwierzęta (koty) kontrolne” i „zwierzęta (koty) normalne”. Terminy te były jednak używane w poprzednich rozdziałach, w znaczeniach mogących wzbudzać zakłopotanie Czytelnika, gdy porówna nazewnictwo grup kontrolnych zastosowane przy opisach deprywacji wzrokowej i totalnej deprywacji od smaku pokarmu. Ponieważ nazewnictwo grup kontrolnych może budzić kontrowersje, zostanie mu poświęcony osobny rozdział.

ZAGADNIENIE NAZEWNICTWA ZWIERZĄT KONTROLNYCH

Określenie cech, którymi powinna charakteryzować się grupa kontrolna, jest jednym z podstawowych zadań eksperymentatora zmierzającego do rozstrzygnięcia słuszności postawionej hipotezy roboczej. Ważny jest więc sposób określenia grup kontrolnych za pomocą nadawania tym grupom odpowiednich nazw. Ze względu na wagę problemu, skupię się wyłącznie na nazewnictwie zastosowanym w niektórych publikacjach rozpatrywanych w niniejszym artykule. Dwie grupy kotów kontrolnych z doświadczeń poświęconych deprywacji wzrokowej za pomocą maseczek (STASIAK i ŻERNICKI 1993) i deprywacji smakowej za pomocą sondy (STASIAK i ŻERNICKI 2000) są nazywane kotami N (ang. normal) i C (ang. control). Jednak określenie kotów normalnych (N) różni się zasadniczo w obu publikacjach. Koty N z publikacji z 2000 r. są to koty urodzone i wychowane w zwierzętarni przez kocią matkę (koty zwierzętarniane), a tak wyhodowane koty określone są jako koty C w pracy z 1993 r. Z kolei koty C z pracy z 2000 r. są to koty wyhodowane za pomocą smoczka. Podane przykłady uzmysławiają Czytelnikowi, że terminy „koty normalne” i „koty kontrolne” nie są terminami uniwersalnymi. W publikacji poświęconej skutkom deprywacji od różnorodności smakowej (STASIAK 2001) problem ten nie występuje: poszczególne grupy kotów nazywane są w taki sposób, że nazwy jednoznacznie, tzn. w uniwersalny sposób, określają każdą grupę (VB, VT, BB, TT; por. opis tych grup w

poprzednim rozdziale); w tej sytuacji uniknięto wieloznaczności terminologicznej.

Problem nazewnictwa ma charakter szerszy i odnosi się również do kotów hodowanych w domach (BRADSHAW i współaut. 2000); koty te (ang. house cats) można nazwać „mieszkaniowymi”. Koty mieszkaniowe mogą być potraktowane jako grupa pośrednia między kotami zwierzętarniowymi a dzikimi bądź półdzikimi. Koty hodowane w mieszkaniach mają środowisko zdecydowanie bardziej urozmaicone niż koty hodowane w klatkach laboratoryjnych; z drugiej strony środowisko mieszkaniowe jest zdecydowanie łagodniejsze od tego, w którym koty żyją w warunkach pełnej swobody (w stanie dzikim lub półdzikim).

Poruszone w niniejszym rozdziale zagadnienia nomenklaturowe dotyczą jeszcze innego problemu, który zamierzam jedynie zasygnalizować. Wiadomo, że pewne prawa biologiczne mają szerokie zastosowanie, tj. obowiązują u różnych gatunków zwierząt. Jednak przenoszenie wszystkich praw odkrytych na określonych gatunkach, na inne gatunki, np. ze szczurów lub psów na koty, jest z biologicznego punktu widzenia wielce ryzykowne. Należy również z naciskiem podkreślić, że prawa dotyczące behawioru określonego gatunku zwierzęcia odnoszą się do konkretnych warunków środowiskowych, w których zwierzę przebywało i przebywa; ta kwestia została zilustrowana na przykładzie kotów domowych, które mogą funkcjonować w: warunkach swo-

body, warunkach hodowli w klatkach laboratoryjnych i warunkach mieszkaniowych – zachowując się odmiennie w zależności od śro-

dowiska, w którym żyją (aczkolwiek wymienione trzy warunki są, w pewnym sensie, normalne).

PODSUMOWANIE I PERSPEKTYWY

Nie jest zakoczeniem, że zwierzęta urodzone i wychowane w zubożonym środowisku zewnętrznym są inne od zwierząt nie poddanych takiemu środowisku. Jednak na podkreślenie zasługuje skala tej odmienności. Koty urodzone i wychowane na wolności (koty F, feral; aby uniknąć terminologicznych niejasności, zrezygnuję w tym rozdziale z symboli N oraz C), czyli nie poddane działaniu zubożonego środowiska, nie wykazują żadnych zaburzeń w wykonaniu testu służącego badaniu pamięci krótkotrwałej, tj. testu reakcji odroczonej, nawet przy odroczeniu sięgającym minut (STASIAK i ŻERNICKI 1991, 1993). W przeciwieństwie do nich, koty nie zmuszone do zdobywania pokarmu, urodzone i wychowane w warunkach laboratoryjnych (koty L, lab), mają ogromne kłopoty z rozwiązaniem zadania reakcji odroczonej – już przy czasie odroczenia rzędu kilku-kilkunastu sekund. Zastosowanie dodatkowego czynnika ograniczającego, tj. obuocznej deprywacji wzrokowej (koty BD), nie pogarsza wykonania tejże reakcji. Z drugiej strony, zarówno koty L jak i BD nie wykazują żadnych zaburzeń w nabywaniu prostej reakcji instrumentalnej na bodziec działający aktualnie, czyli nie wykazują żadnych zaburzeń w wykonaniu zadania angażującego pamięć długotrwałą, wykonując test tak samo sprawnie i szybko jak koty F (STASIAK i ŻERNICKI 1991, 1993).

Koty deprywowane totalnie od smaku pokarmu we wczesnym okresie życia (koty TD, ang. tastely deprived) mają ogromne kłopoty z nabywaniem prostej reakcji instrumentalnej na bodziec aktualny (STASIAK i ŻERNICKI 2000). W przeciwieństwie do kotów TD, ani koty karmione i wychowane przez matkę, czyli „matkowe” (koty M, ang. mother) ani koty karmione za pomocą smoczka i butelki (koty B, ang. bottle), nie wykazują żadnego zaburzenia w nabywaniu tejże reakcji; w tym zadaniu koty M i B można traktować jako jedną grupę kotów.

Koty nie poddane środowisku zubożonemu smakowo (koty VB i VT; nazwy wyjaśnione w rozdziale „Deprywacja smakowa”), tj. karmione wieloma pokarmami we wczesnym

okresie życia, wykazują brak preferencji do pokarmu jednoznacznie preferowanego przez koty poddane deprywacji od różnorodności smakowej (koty BB i TT; nazwy wyjaśnione w rozdziale „Deprywacja smakowa”), tj. karmione tylko jednym pokarmem we wczesnym okresie życia (STASIAK 2001). Koty VB i VT można potraktować jako jedną grupę kotów, natomiast koty BB i TT stanowią grupy zupełnie różne pod względem ich preferencji pokarmowych.

Korową strukturą mózgową biorącą udział w procesach pamięci i motywacji jest kora przedczołowa (ROLLS 2000 a, b; FUSTER 2001). U kotów i psów kora przedczołowa grzbietowa jest zaangażowana w poprawnym nabywaniu reakcji odroczonej (DIVAC 1973, KONORSKI 1975). Możliwe, że kora przedczołowa przyśrodkowa jest zaangażowana w procesach motywacyjnych, przy założeniu podobieństwa okolicy korowej kotów i psów – u tych ostatnich kora przyśrodkowa odpowiada korze przedczołowej oczodołowej małp (KONORSKI 1975), która bierze udział w procesach odnoszących się do nagrody smakowej (ROLLS 2000a). Można przypuszczać, że kora przedczołowa rozwija się gorzej, gdy zwierzę hodowane jest w zubożonym środowisku.

Kończąc rozważania na temat wpływu różnorodnych typów deprywacji we wczesnym okresie życia na rozwój pamięci i rozwój motywacji, możemy stwierdzić, iż problematyka ta jest daleka od definitywnego wyjaśnienia. Potrzebne są następne doświadczenia behawioralne, które pogłębią naszą wiedzę o wpływie środowiska zewnętrznego na zachowanie się zwierząt. Szczególną rolę odegrać mogą badania wpływu doświadczeń smakowych we wczesnym okresie życia na rozwój motywacji, w aspekcie preferencji pokarmowych w późniejszym okresie życia. Zastawanie warunkowania instrumentalnego z użyciem nagrody pokarmowej umożliwia nam łączne badanie procesów pamięciowych i motywacyjnych. Wyniki takich badań mogą mieć, oprócz poznawczego, również znaczenie aplikacyjne.

THE ROLE OF ENVIRONMENTAL FACTORS IN THE DEVELOPMENT OF MEMORY AND MOTIVATION IN ANIMALS

S u m m a r y

The processes related to memory and motivation are necessary for the preservation of the animal's integrity. This review describes behavioral investigations concerning the role of some deprivations in early infancy on the development of memory and motivation in cats. The emphasis of this review is on the influence of (i) lab-rearing conditions and/or visual deprivation on the performance of the delayed response, and (ii) total deprivation of the taste of food on a simple discrimination learning for food reward. Special attention is paid to the influence of the early deprivation of a variety of food tastes on later food

preferences; the results are presented in a broader investigative context in that they include behavioral data obtained both on precocial and altricial species. The contradiction between the primacy effect and the novelty effect is described, and there is an attempt to explain these contradictory or alternative effects on the basis of the latest discoveries. The utility of instrumental conditioning for food reward is presented as an important means to gain a better understanding of the behavioral aspect of development of food preferences.

LITERATURA

- ALTMAN J., 1970. *Biologiczne podstawy zachowania*. PWN, Warszawa.
- BERRIDGE K., 1996. *Food reward: brain substrates of wanting and liking*. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 20, 1-25.
- BORSINI F., ROLLS E. T., 1983. *Role of noradrenaline and serotonin in the basolateral region of the amygdala in food preferences and learned taste aversion in the rat*. *Physiol. Behav.* 33, 37-43.
- BRADSHAW J. W. S., GOODWIN D., LEGRAND-DEFRETIN V., NOTT H. M. R., 1996. *Food selection by the domestic cat, an obligate carnivore*. *Comp. Biochem. Physiol. A - Physiol.* 114A, 205-209.
- BRADSHAW J. W. S., HEALEY L. M., THORNE C. J., MACDONALD D. W., ARDEN-CLARK C., 2000. *Differences in food preferences between individuals and populations of domestic cats *Felis silvestris catus**. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 68, 257-268.
- BRENNER E., CORNELISSEN F., NUBDER W., 1990. *Striking absence of long-lasting effects of early color deprivation on monkey vision*. *Dev. Psychobiol.* 23, 441-448.
- BRONSON G., 1966. *Evidence of the lack of influence of early diet on adult food preferences in rats*. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 62, 162-164.
- BURGHARDT G. M., 1967. *The primacy effect on the first feeding in the snapping turtle*. *Psychon. Sci.* 7, 383-384.
- BURGHARDT G. M., HESS E. H., 1966. *Food imprinting in the snapping turtle, *Chelydra serpentina**. *Science* 151, 108-109.
- CAPRETTA J. P., 1969. *The establishment of food preferences in chicks *Gallus gallus**. *Anim. Behav.* 17, 229-231.
- DIVAC I., 1973. *Delayed response in cats after frontal lesions extending beyond the gyrus preceus*. *Physiol. Behav.* 10, 717-720.
- FERRELL F., 1984. *Effects of restricted dietary flavor preference before weaning on postweaning food preference in puppies*. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 8, 191-198.
- FUCHS J. L., BURGHARDT G. M., 1971. *Effects of early feeding experience on the responses of garter snakes to food chemicals*. *Learn. Motiv.* 2, 271-279.
- FUSTER J. M., 2001. *The prefrontal cortex - an update: time is of the essence*. *Neuron* 30, 319-333.
- GRIFFIN R. W., BEIDLER L. M., 1984. *Studies in canine olfaction, taste and feeding: a summing up and some comments on the academic-industrial relationship*. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 8, 261-263.
- HILGARD E. R., ATKINSON R. C., ATKINSON R. L., 1975. *Introduction to psychology*. Harcourt Brace Jovanovich, New York.
- HILL W. F., 1978. *Effects of mere exposure on preferences in nonhuman primates*. *Psychol. Bull.* 85, 1177-1178.
- HUFFMAN K., VERNON M., VERNON J., 1994. *Psychology in action*. Wiley, New York.
- KALAT J. W., 1992. *Biological psychology*. Books/Cole, Pacific Grove.
- KONORSKI J., 1969. *Integracyjna działalność mózgu*. PWN, Warszawa.
- KONORSKI J., 1975. *Niektóre hipotezy dotyczące funkcjonalnej organizacji kory przedczołowej*. *Acta Physiol. Pol.* XXVI (Supl. 11), 3-22.
- KUO Z. Y., 1967. *The dynamics of behavior development. An epigenetic view*. Random House, New York.
- LESTER D., 1973. *Comparative psychology. Phyletic differences in behavior*. Alfred Publishing, New York.
- ŁAWICKA W., 1989. *Delayed response to light stimuli in binocularly deprived cats*. *Acta Neurobiol. Exp.* 49, 73-92.
- ŁUKASZEWSKA I., 1996. *Habitacja i eksploracja*. *Kosmos* 45, 375-389.
- MARKISON S., 2001. *The role of taste in the recovery from specific nutrient deficiencies*. *Nutr. Neurosci.* 4, 4-14.
- MCGAUGH J. L., 2000. *Memory - a century of consolidation*. *Science* 258, 248-251.
- MORGAN C. F., KING R. A., 1971. *Introduction to psychology*. McGraw-Hill Book Comp., New York.

- MUGFORD R. A., 1977. *External influences on the feeding of carnivores*. [W:] *The Chemical Senses and Nutrition*. KARE M. R., MALLER O. (red.). Academic Press, New York, 25–50.
- RABINOWITCH V., 1969. *The role of experience in the development and retention of seed preferences in Zebra finches*. Behaviour 33, 222–236.
- RAUSCHECKER J. P., 1996. *Substitution of visual by auditory inputs in the cat's anterior ectosylvian cortex*. Progr. Brain Res. 112, 313–323.
- ROLLS E. T., 2000a. *The orbitofrontal cortex and reward*. Cereb. Cortex 10, 284–294.
- ROLLS E. T., 2000b. *Memory systems in the brain*. Annu. Rev. Psychol. 51, 599–630.
- ROLLS E. T., ROLLS B. J., 1973. *Altered food preferences after lesions in the basolateral region of the amygdala in the rat*. J. Comp. Physiol. Psychol. 83, 248–259.
- SHATZ C. J., 1992. *Rozwijający się mózg*. Świat Nauki 11, 33–40.
- STASIAK M., 2001. *The effect of early specific feeding on food conditioning in cats*. Dev. Psychobiol. 39, 205–215.
- STASIAK M., ŻERNICKI B., 1991. *Delayed response learning to visual stimuli in cats*. Acta Neurobiol. Exp. 51, 63–66.
- STASIAK M., ŻERNICKI B., 1993. *Delayed response learning to auditory stimuli is impaired in cage-reared cats*. Behav. Brain Res. 53, 151–154.
- STASIAK M., MASTERTON R. B., 1996. *Auditory quality cues are more effective than auditory location cues in a R – no R (go – no go) differentiation: the extension of the rule to primitive mammals (American opossum, Didelphis virginiana)*. Acta Neurobiol. Exp. 56, 949–953.
- STASIAK M., ŻERNICKI B., 2000. *Food conditioning is impaired in cats deprived of the taste of food in early life*. Neurosci. Lett. 279, 190–192.
- VALLE F. P., 1970. *Flavor preference in laboratory rats*. Psychon. Sci. 21, 31–32.
- VAN DEN BOS R., MEIJER M. K., SPRUIJT B. M., 2000. *Taste reactivity patterns in domestic cats (Felis silvestris catus)*. Appl. Anim. Behav. Sci. 69, 149–168.
- WELKER W. I., KING W. A., 1962. *Effects of stimulus novelty on gnawing and eating by rats*. J. Comp. Physiol. Psychol. 55, 838–842.
- WYRWICKA W., 1988. *Brain and feeding behavior*. Thomas Publisher, Springfield.
- WYRWICKA W., 2001. *Naśladownictwo w Zachowaniu się Ludzi i Zwierząt*. PWN, Warszawa.
- YOUNG P. T., CHAPLIN J. P., 1945. *Studies of food preference, appetite and dietary habit. III. Palatability and appetite in relation to bodily need*. Comp. Psychol. Monogr. 18, 1–45.
- ZABŁOCKA T., ŻERNICKI B., 1991. *Brightness-discrimination learning in cats is influenced by early visual deprivation*. Behav. Brain Res. 44, 221–224.
- ZIELIŃSKI K., WALASEK G., WERKA T., WĘSIERSKA M., GRĄDKOWSKA M., ODERFELD-NOWAK B., 1993. *Effects of partial lesion of dorsal hippocampal afferent and GM1 ganglioside treatment on conditioned emotional response and hippocampal afferent markers in rats*. Behav. Brain Res. 55, 77–84.
- ŻERNICKI B., 1991. *Visual discrimination learning in binocularly deprived cats: 20 years of studies in the Nencki Institute*. Brain. Res. Rev. 16, 1–13.