

IRENA ŁUKASZEWSKA

Zakład Neurofizjologii,

Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN

Pasteura 3, 02-093 Warszawa

EKSPLORACJA I HABITUACJA

Zachowanie określane jako eksploracja — badanie, poszukiwanie — występuje powszechnie u zwierząt, gdyż ma ono zasadnicze znaczenie dla życia w naturalnym środowisku. Eksploracja jest niezbędna do poznania otoczenia, miejsc niebezpiecznych i kryjówek oraz źródeł pożywienia. Przestrzeń ma strukturę wyznaczoną znajdującymi się tam obiektami, zwierzę musi więc je rozpoznawać, jak również znać ich wzajemne położenie. Znajomość własnego terytorium nigdy nie jest wystarczająca, gdyż ono podlega stale mniejszym lub większym zmianom, zachodzi więc konieczność jego patrolowania, dostrzegania zmian i dostosowania wiedzy do aktualnej sytuacji. Obecnie uważa się, że jedną z głównych funkcji eksploracji jest nabywanie informacji dla teraźniejszego i przyszłego użytku (np. RENNER 1990).

Zachowanie eksploracyjne jest od dawna przedmiotem badań laboratoryjnych prowadzonych głównie na gryzoniach, przede wszystkim na szczurach i myszach, a także na chomikach i gerbilach. Większość danych w tym artykule dotyczy eksploracji szczurów.

Można wyróżnić dwie podstawowe formy: eksplorację przestrzeni i przedmiotu. Wyróżnienie to odpowiada w pewnym stopniu podziałowi wprowadzonemu przez BERLYNE'A (1960) na eksplorację poznawczą (inspective), która jest wywołana i utrzymywana przez fizyczną obecność bodźca oraz poszukiwawczą (inquisitive) odnoszącą się do sytuacji, w której obecność bodźca nie jest natychmiastowo widoczna.

W badaniach eksploracji przestrzeni są stosowane proste pojemniki o różnej wielkości, tak zwane „otwarte pola” (open field). Otwarte pole, jako metoda badania eksploracji przestrzeni, było krytykowane za brak możliwości rozróżnienia między prawdziwą eksploracją wyrażającą się lokomocją i wspinaniem na ścianki, a chęcią ucieczki z sytuacji, do której zwierzę było zmuszone (forced exploration; WALSH i CUMMINS 1976). W dalszych badaniach stosowano niekiedy otwarte pole z wyciętym otworem, do którego przystawiano klatkę mieszkalną szczura (SCHENK 1989). Szczur mógł dobrowolnie wyjść z klatki i eksplorować otwarte pole, puste lub zawierające przedmioty (free exploration, np. SCHENK 1989).

Aktywność lokomocyjna w otwartym polu jest ogólnie uznawana za jeden ze składników eksploracji. Często w podłodze lub ścianie aparatu są umieszczone otwory stanowiące wtedy główny element eksploracji, a niekiedy wkłada się do nich małe przedmioty lub bodźce zapachowe poszerzając eksperyment o dodatkową jakość sensoryczną. Są stosowane również aparaty przestrzenne bardziej skomplikowane w postaci labiryntów, najczęściej w kształcie litery T lub Y. Tu też wprowadza się czasem dodatkowo bodźce wzrokowe umieszczając różne wzory na podłodze lub ścianach labiryntu (np. XAVIER i współaut. 1991).

Analizę eksploracji przedmiotu przeprowadza się umieszczając go w pojemniku pojedynczo lub w grupie kilku innych. Stosuje się dwa typy przedmiotów: manipulacyjne — dające się przesuwac oraz większe i cięższe przedmioty nie manipulacyjne. Czas poświęcony na eksplorację przedmiotu zależy od dwóch czynników: liczby kontaktów z przedmiotem oraz czasu ich trwania. Czynniki te nie są ze sobą związane i mogą zmieniać się niezależnie od siebie. CHEAL (1981) uważa, że są one wyrazem odmiennych procesów uwagi. Procesy te można rozdzielić farmakologicznie. Gerbille, którym podano skopolaminę (bloker receptora cholinergicznego) mają problemy z utrzymaniem uwagi, więc zbliżają się do bodźca często, ale kontakty są krótkie. Przy uszkodzonej zdolności do przeniesienia uwagi zwierzęta „persewują reakcje”, ich kontakty z przedmiotem są długie, jak gdyby nie mogły się od niego oderwać. O selektywności uwagi można z kolei wnosić na podstawie, na przykład, odmienności reakcji na bodziec nowy i znany. Selektywność uwagi dojrzewa około 21 dnia życia gerbili, co ma duże znaczenie adaptacyjne, ponieważ w tym czasie gerbille opuszczają gniazdo i stają się niezależne od rodziców (CHEAL 1987).

Reakcja eksploracyjna jest wywołana głównie przez nowe bodźce. Nowość ma właściwości stresogenne, wywołuje lęk i niepewność, lecz równocześnie budzi ciekawość i chęć poznania (MONTGOMERY 1955). Aktywność eksploracyjna wynika z interakcji między tendencją badawczą wywołującą chęć zbliżenia się do bodźca, a lękiem budzącym chęć oddalenia się. Jeśli bodziec wywołuje zbyt silny lęk, szczur wycofuje się, ale przy umiarkowanej intensywności lęku szczur podejmuje eksplorację. Prowadzi to do poznania bodźca i zmniejszenia lęku. MONTGOMERY (1955) wykazał, że szczury więcej eksplorowały labirynt ze ściankami niż labirynt odsłonięty, budzący większy lęk, ale w kolejnych ekspozycjach eksploracja odsłoniętego labiryntu wzrastała. Powodem tego było zmniejszanie się lęku na skutek nabywania informacji o otoczeniu odsłoniętego labiryntu nie kryjącego zagrożenia.

Mimo różnic w zachowaniu eksploracyjnym, wynikających z rodzaju bodźca, aparatury i innych cech metody, ogólny przebieg eksploracji u szczura jest podobny. Zwierzę umieszczone w aparacie, który jest dla niego nowym środowiskiem po pewnym, dość krótkim okresie znieruchomienia podejmuje intensywną działalność eksploracyjną. Porusza się szybko i nieregularnie, rozgląda dookoła, często staje na tylnych łapach, obwąchuje ścianki i podłogę aparatu oraz znajdujące się tu przedmioty. Typową cechą eksploracji jest to, że słabnie w czasie aż do osiągnięcia poziomu asymptotycznego. Jest to przejaw habituacji. Zakłada się, że asymptotyczny poziom eksploracji oznacza zakończenie w pewnym stopniu integracji cech charakterystycznych nowego środowiska (SAVE i współaut. 1992).

Eksploracja przedmiotu ma różne aspekty sensoryczne. Zwykle dostarcza szczurowi wielorakich bodźców wzrokowych, dotykowych, węchowych, termicznych a nawet smakowych. Interakcja z przedmiotem może przybierać różne formy (RENNER i SELTZER 1991). Może polegać na bezpośrednim kontakcie, dotykaniu nosem, jedną lub dwiema łapami, wspinaniu się. Zwierzę może przedmiot lizać, próbować go ugryźć lub przesuwać (w przypadku przedmiotu manipulacyjnego). Zachowanie eksploracyjne może polegać także na zatrzymaniu się przy przedmiocie i oglądaniu go lub węszeniu z pewnej, niewielkiej odległości (RENNER i SELTZER 1991). Zakres interakcji z przedmiotem zależy od wielu czynników, między innymi od wczesnego doświadczenia szczura (RENNER 1987). Jednak nawet dorosłe szczuryzymane przez okres 5 tygodni przed eksperymentem w tak zwanym wzbogaconym środowisku (grupowo w dużych klatkach wypełnionych różnymi przedmiotami) wykazywały większą różnorodność interakcji z nowym przedmiotem niż zwierzęta przebywające w zubożonym środowisku (pojedynczo w niewielkich pustych klatkach). Wpływ środowiska ujawnił się również w ogólnej wielkości eksploracji (INGLIS 1975).

Silny wpływ na charakter eksploracji ma stres. Szczury poddane szokom elektrycznym w łapy dwa dni przed właściwym eksperymentem wykazywały zmniejszoną różnorodność interakcji oraz mniejszą liczbę kontaktów z przedmiotem (ROSELLINI i WIDMAN 1989).

Zachowanie eksploracyjne pojawia się w bardzo wczesnym wieku. Jak podaje CHEAL (1987), nawet najmłodsze gerbille jeszcze przed otwarciem oczu, kiedy natkną się na miseczkę zatrzymują się, obwąchują ją i gryzą. Jednakże eksploracja przedmiotów i bodźców zapachowych osiąga poziom taki, jak u osobników dorosłych dopiero po 28 dniu życia. W wielu badaniach na szczurach stwierdzono, że osobniki stare (22–24-miesięczne) eksplorują mniej niż młode, dojrzałe zwierzęta (np. WILLIG i współaut. 1987). Należy jednak zauważyć, że słabsza eksploracja osesków lub starych szczurów mogła być odbiciem zależności od czynników środowiska, na przykład temperatury, separacji od współtowarzyszy lub słabszej reaktywności na właściwości bodźca.

Nie jest zupełnie jasne, czy płeć zwierząt ma wpływ na poziom i charakter eksploracji. Niewielka liczba badań tego typu i rozbieżności metodyczne utrudniają jednoznaczną odpowiedź.

Poziom zaspokojenia potrzeb biologicznych organizmu jest także istotnym czynnikiem wpływającym na eksplorację. Głodne lub spragnione szczury mniej eksplorują znany labirynt niż zwierzęta nasycone. Natomiast w nowym środowisku poziom eksploracji jest jednakowo wysoki, tak u szczurów głodnych, jak i nasyconych, ponieważ eksploracja prowadzi do poznania środowiska i wytworzenia poczucia bezpieczeństwa (MONTGOMERY 1953). W wielu eksperymentach stwierdzono, że nawet bardzo głodne szczury nie rozpoczną jedzenia pokarmu w nieznanym środowisku, zanim nie przeprowadzą odpowiedniej eksploracji (np. BOLLES i RAPP 1965). Potwierdzają to obserwacje własne (I. Ł.). Poczucie bezpieczeństwa jest więc podstawową potrzebą organizmu.

Wreszcie, poziom eksploracji u szczurów i prawdopodobnie u innych zwierząt zależy od rodzaju eksplorowanych bodźców. Ogólnie można powiedzieć, że im większa (do pewnego stopnia) różnorodność lub zmiana, tym bardziej jest nasiloną eksploracja. Przedmioty większe o rozbudowanych kształtach przycią-

gają większą uwagę niż małe i proste. To samo dotyczy płaskich wzorów (skomplikowane są eksplorowane chętniej), przestrzeni o wielu zakamarkach (np. wielokorytarzowy labirynt będzie eksplorowany dłużej niż prosta skrzynka o tej samej powierzchni; BERLYNE 1960, DENNY 1975, LEYLAND i współaut. 1976, RENNER i SELTZER 1991, SALES 1968). Bodźce nowe mają w tym względzie znaczną przewagę nad bodźcami znanymi. Ten sam przedmiot przedstawiony powtórnie po upływie krótkiego czasu wywoła znacznie słabszą reakcję eksploracyjną niż za pierwszym razem, co jest wyrazem habituacji. Widząc równocześnie przedmiot znany i nowy szczur będzie częściej i dłużej kontaktował się z przedmiotem nowym. BERLYNE (1950) wykazał, że po zastąpieniu jednego z trzech znanych przedmiotów przez przedmiot nowy, szczur znacznie dłużej eksplorował ten ostatni niż pozostałe dwa znane przedmioty. Szczur mając do wyboru skrzynkę, w której był trzymany przez kilka minut lub skrzynkę nową więcej czasu spędzi w nowej skrzynce (HUGHES 1968). Nowe bodźce społeczne również wywołują większą reakcję eksploracyjną. Młody szczur wpuszczony do klatki szczura dorosłego wywołał duże zainteresowanie. Szczur dorosły obwąchiwał go i dotykał, ale gdy po przerwie rzędu kilku minut konfrontowano dorosłego szczura ponownie z tym samym młodym osobnikiem zainteresowanie zniknęło. Dorosły szczur potrafi po upływie tego czasu odróżnić znanego młodego osobnika od pochodzącego z tej samej klatki osobnika nie znanego, którym będzie się żywo interesował (THOR i HOLLOWAY 1982).

Przykładem preferencji nowości może być zachowanie się określone jako spontaniczna alternacja (DEMBER i EARL 1957). Przy możliwości swobodnego wyboru jednego z dwóch ramion labiryntu w kształcie litery T lub Y, szczury, myszy i wiele innych zwierząt mają tendencje do alternacyjnego wyboru ramion w kolejnych wejściach (reakcje te nie są wzmacniane). Spontaniczna alternacja jest ogólnie uznawana za reakcję eksploracyjną skierowaną na bardziej nową alternatywę, to jest na ramię ostatnio nie odwiedzane. Podobnie jak w innych przypadkach reakcji na nowość i zmianę, poziom spontanicznej alternacji jest obniżony przez działanie bodźców awersyjnych (DEMBER i FOWLER 1958). Preferowanie nowości i zmiany zależy od stanu emocjonalnego zwierzęcia. Zwierzę przestraszone lub znajdujące się w dyskomforcie fizycznym będzie wolało bodźce znane niż nowe oraz nie zmienione niż zmienione. Na przykład, w takiej sytuacji szczury będą unikały alei, w której nastąpiła zmiana jasności i wybierały raczej tę, która pozostała nie zmieniona (GAFFAN 1972).

Oprócz dostarczania informacji eksploracja ma jeszcze inne znaczenie dla zwierząt — zaspokaja ich potrzebę stymulacji. Zwierzęta poszukują stymulacji sensorycznej. BERLYNE (1950) zakładał istnienie „curiosity drive” — napędu ciekawości. MONTGOMERY (1954) oraz MONTGOMERY i SEGALL (1955) wykazali, że szczury uczą się w prostym labiryncie drogi prowadzącej do skomplikowanego labiryntu, który mogą eksplorować w ciągu 2 min. Było to w tej sytuacji jedyne wzmocnienie dodatnie. SCHNEIDER i GROSS (1964) stwierdzili, że chomiki szybciej biegną prostą aleją, jeśli na jej końcu pojawiają się nowe bodźce. Małpy naciskały dźwignię, ażeby zwiększyć lub zmniejszyć oświetlenie pomieszczenia, w którym przebywały (MOON i LODAHL 1956).

Początkowe badania nad zachowaniem się szczura, prowadzone we wczesnych latach naszego wieku, dotyczyły głównie mechanizmów uczenia się w róż-

nych rodzajach labiryntów. Niektórzy badacze zauważyli, że szczur ucząc się określonej drogi w labiryncie poznaje jego ogólny plan, zdarzało się bowiem, że zwierzę wydostawało się na górę labiryntu i biegło wprost do celu. Według TOLMANA (1948) zwierzęta mogą stosować różne mechanizmy orientacyjne, żeby dotrzeć do pożądanego miejsca. Informacja może być zakodowana w postaci listy reakcji na sekwencję bodźców, na przykład wykonania skrętu w lewo lub w prawo przy odpowiednim obiekcie. Znacznie większe możliwości orientacyjne daje posługiwanie się „poznawczą mapą” przestrzenną (cognitive map) reprezentującą środowisko. Dzięki takiej mapie środowiska zwierzęta mogą swobodnie poruszać się w swoim terenie, wybierać najkrótszą drogę do celu, jak również dostosować się do ewentualnych zmian zachodzących w środowisku.

Wiele lat później ideę poznawczej mapy przestrzennej podjęli na nowo i znacznie ją rozwinęli O'KEEFE i NADEL (1978). TOLMAN opierał się na przesłankach behawioralnych, O'KEEFE (1976) miał podstawy elektrofizjologiczne. Autor ten stwierdził, że niektóre neurony w hipokampie szczura, głównie w polu CA1 są aktywne wtedy, gdy szczur znajduje się w określonym miejscu środowiska lub przechodzi z jednego miejsca do drugiego. Komórki tego rodzaju mogą przypuszczalnie stanowić neuronalną reprezentację poszczególnych miejsc w przestrzeni a przez wzajemne połączenia tworzyć mapę poznawczą, czyli neuronalną reprezentację tego środowiska.

Mapa środowiska określa wzajemne stosunki między różnymi bodźcami w kategoriach odległości i kierunków. Zależności te są postrzegane przez zwierzę lub człowieka jako stałe i niezależne od jego ruchu lub pozycji. Ten system służy do identyfikacji miejsca zajmowanego przez zwierzę w danej chwili, jak również do określenia położenia innych miejsc w znanym środowisku. Poznawcza mapa przestrzenna wytwarza się na podstawie eksploracji. W czasie poruszania się w danym terenie zwierzę nabywa informacje o bliższych i dalszych mijanych obiektach czy źródłach innych bodźców oraz o ich wzajemnych stosunkach przestrzennych. Zdolność ta została wykorzystana do stworzenia dwóch ważnych testów behawioralnych szeroko obecnie stosowanych do badania różnych zachowań szczura, zwłaszcza pamięci i wpływu różnych uszkodzeń mózgu oraz wpływu różnych środków farmakologicznych. Jednym z nich jest labirynt promienisty zaprojektowany przez OLTONA i SAMUELSONA (1976). Labirynt składa się z kilku lub kilkunastu ramion, na końcach których znajdują się kęsy pokarmu. Ponieważ opróżnione z pokarmu ramię pozostaje puste, szczur stara się go unikać. W krótkim czasie szczur uczy się wchodzić do danego ramienia tylko jeden raz. Jak wykazały badania OLTONA i współpracowników (1979) rozróżnienie opróżnionych ramion odbywa się w oparciu o rozpoznanie przedmiotów znajdujących się w danym pomieszczeniu. Szczur poznał te przedmioty w czasie poruszania się po ramionach labiryntu a więc na drodze „zdalnej” eksploracji bodźców zewnętrznych w stosunku do labiryntu.

Innym szeroko stosowanym testem jest „basen Morrisa” wypełniony nieprzezroczystym płynem. Wprowadzony do basenu szczur pływa tak długo, dopóki nie natrafi na ukrytą platformę, która pozwoli mu wyjść z wody. Po kilku lub kilkunastu próbach szczury szybko trafiają do platformy niezależnie od miejsca, z którego zostały wprowadzone do basenu. Tak jak w przypadku labiryntu promienistego umożliwia im to zespół bodźców zewnętrznych wchodzących wraz

z basenem i platformą w skład poznawczej mapy przestrzennej, wytworzonej przez szczura w czasie kolejnych prób (MORRIS 1984).

TOLMAN (1948) a także O'KEEFE i NADEL (1978) uważają, że główną funkcją aktywności eksploracyjnej zwierząt jest tworzenie poznawczej mapy nowego środowiska oraz uaktualnianie mapy już istniejącej. GRAY (1982) twierdzi, że zwierzęta poznawszy uprzednio charakterystykę jakiegoś środowiska przewidują jego stan i reagują na rozbieżności między oczekiwanym i aktualnym obrazem. Ilustrują to wyniki doświadczenia LUKASZEWSKIEJ (1978). Szczur miał możliwość zapoznać się z dwoma różnymi ramionami labiryntu T; jedno z nich było białe, a drugie czarne. Przy ponownym wprowadzeniu szczura do tegoż labiryntu zmieniono kolor jednego z ramion na przeciwny tak, że oba były białe lub czarne. Szczury w większości reagowały na zmianę i wchodziły do tego ramienia, w którym zmieniono kolor, reagując na rozbieżność między aktualną percepcją i mentalną reprezentacją tej sytuacji. Podobna rozbieżność wystąpiła w doświadczeniach XAVIERA i współpracowników (1991). Stwierdzili oni, że zmiana kolejności wzorów umieszczonych na ścianach alei, którą szczury biegły do pokarmu wywołała ogólną reakcję eksploracyjną. Usunięcie tylko jednego ze wzorów powodowało eksplorację tylko tego miejsca, gdzie był on poprzednio umieszczony, co oznacza, że szczur „spodziewał” się jego obecności w tym miejscu.

W znacznej liczbie eksperymentów badano reakcje szczurów, a także chomików i gerbili na zmianę konfiguracji uprzednio prezentowanych przedmiotów. THINUS-BLANC i współpracownicy (1987) umieszczali w pojemniku kilka przedmiotów, najczęściej cztery ustawione w kształcie kwadratu. Po zapoznaniu się chomika z daną sytuacją wprowadzali zmiany w ustawieniu przedmiotów. Odsunięcie tylko jednego przedmiotu zmieniające geometryczny kształt układu było zauważone przez chomiki powodując selektywną reeksplorację tego przedmiotu. Natomiast rozsunięcie wszystkich przedmiotów zwiększające odległości między nimi przy zachowaniu geometrycznego układu nie wywoływało reakcji zwierząt. Świadczy to, że chomiki traktują układ jako określoną całość. Kodowany jest prawdopodobnie kształt układu, a nie jego wielkość (przynajmniej do pewnego stopnia). Ta interpretacja jest zgodna z hipotezą CHENGA (1986), zakładającą istnienie u szczura czysto geometrycznych modułów kodujących tylko kształt geometryczny środowiska, natomiast cechy jakościowe miałyby być zawarte w oddzielnych rejestrach. Preferencja geometrycznych relacji jest widoczna w wielu doświadczeniach na ssakach. Są doniesienia, że występuje również u ptaków (VALLORTIGARA i współaut. 1990) oraz bezkręgowców (BEUSEKOM 1948). Zmiany w układzie przedmiotów, które tylko modyfikują aktualną konfigurację, wywołują eksplorację skierowaną na źródło modyfikacji (często jeden przedmiot) natomiast zmiany, które zniekształcają konfigurację, wywołują uogólnioną eksplorację skierowaną na wszystkie przedmioty (POUCET i współaut. 1986). Uogólnioną eksplorację wywołują również zmiany prowadzące do odmiennej konfiguracji. LUKASZEWSKA i KLEPACZEWSKA (1995) dawały szczurom do eksploracji trzy różne przedmioty ustawione w linii prostej. Następnie przedmiot środkowy odsuwały na pewną odległość przekształcając układ w formę trójkąta, a jeden z przedmiotów z krańca linii zamieniały na inny. Na skutek tych zmian każdy z przedmiotów miał inny walor: jeden był przedmiotem nowym, drugi występował w nowym miejscu, a trzeci — nie zmieniony pozostawał w dawnym miejscu.

Zmiany te wywołały reakcję eksploracyjną skierowaną w jednakowym stopniu na wszystkie trzy przedmioty, co świadczy, że szczury traktowały nowy „trójkątny” układ jako zupełnie nową sytuację i nie porównywały widzianych przedmiotów z ich reprezentacją, bowiem przy takim porównaniu bodziec nie zmieniony, pozostający w nie zmienionym miejscu powinien być najmniej eksplorowany. Powyższe doświadczenia wskazują na rozróżnienie między zmianą w układzie przedmiotów, która nastawia eksplorację na różnice między aktualną sytuacją bodźcową a jej mentalną reprezentacją oraz zmianą całego układu, a raczej zamianą jednej konfiguracji przedmiotów na inną, którą szczur traktuje jako nową sytuację i tworzy nową reprezentację przestrzenną, nie odwołując się do już istniejącej.

Wykrycie zmiany jest możliwe jedynie przez porównanie aktualnej sytuacji z wewnętrzną reprezentacją poprzedniej sytuacji, a więc przez odwołanie się do pamięci. Ten typ pamięci nosi nazwę pamięci rozpoznawczej. W rozmaitych formach testów pamięć rozpoznawcza jest badana często nie pod kątem eksploracji, lecz dla poznania funkcji danej struktury mózgowej, czy roli danego neuroprzekaźnika. Pamięć rozpoznawcza może dotyczyć miejsca lub przedmiotu. Różnice między pamięcią rozpoznawczą przedmiotu i przestrzeni stwierdzono w wielu eksperymentach. Uszkodzenia hipokampa i jego połączeń upośledzają pamięć przestrzenną, ale nie mają wpływu na pamięć przedmiotów (SAVE i WSPÓŁAUT 1992). Uszkodzenie tylnej kory ciemieniowej u małp upośledza przewodzenie informacji przestrzennych, nie związanych z cechami przedmiotu, podczas gdy uszkodzenie przyśrodkowego płata skroniowego zaburza informacje dotyczące przedmiotu (POHL 1973). Testy przestrzenne są zakłócone przez mniejszą dawkę scopolaminy niż rozpoznawanie przedmiotu (ENNACEUR i MELIANI 1992b). Stare zwierzęta mają w poważnym stopniu zaburzoną pamięć rozpoznawczą przestrzeni przy często nienaruszonej pamięci rozpoznawczej przedmiotu (CAVOY i DELACOUR 1993, ŁUKASZEWSKA i RADULSKA 1994). Rozpoznanie miejsca jest bardziej podatne na uszkodzenie prawdopodobnie dlatego, że opiera się na mniejszym zasobie informacji. Pamięć przedmiotu może dotyczyć wielu jego różnorodnych cech odnoszących się do różnych modalności sensorycznych. Nie można wykluczyć, że w różnych eksperymentach nie stwierdzono uszkodzeń pamięci rozpoznawczej przedmiotu ze względu na wytworzenie się silniejszej reprezentacji cech przedmiotu w korze mózgowej. Jednakże istnieje znaczna liczba danych wskazujących na anatomiczny rozdział przewodzenia informacji odnoszących się do percepcji cech przedmiotu i jego lokalizacji przestrzennej (DE YOE i VAN ESSEN 1988).

Nieodłączną cechą eksploracji jest habituacja czyli zmniejszanie się reakcji behawioralnej na bodziec ciągle lub powtarzany w krótkich odstępach czasu. Zwierzęta eksplorujące nowe środowisko czy przedmioty zmniejszają swoją aktywność eksploracyjną w ciągu pojedynczej sesji, jak również przy następnych ekspozycjach. Obniżenie aktywności w ciągu sesji eksperymentalnej określa się czasem jako krótkoterminową habituację, natomiast spadek aktywności obserwowany w następnej eksploracji tych samych bodźców jest określany jako habituacja długoterminowa (POUCET i WSPÓŁAUT. 1988). Czas jej trwania zależy od długości pierwotnej eksploracji i przerwy między nimi. Habituacja jest prostą formą długotrwałej plastyczności behawioralnej występującej powszechnie

w świecie zwierząt na wszystkich poziomach rozwoju. Habitucji ulegają odruchy i różne złożone formy zachowania się. Proces habituacji ma podstawowe znaczenie biologiczne, prowadzi bowiem do ignorowania bodźców, które nie są dla zwierzęcia istotne — jest wyrazem pewnej ekonomii zachowania się. THORPE (1963) określił habituację jako negatywne uczenie się — uczenie się nie wykonywania reakcji.

Habitucja reakcji behawioralnej i fizjologicznej na bodźce nie przynoszące pożytku lub nie stanowiące zagrożenia jest zjawiskiem często złożonym z kilku niezależnie zmieniających się składników. Dobrą ilustracją może być eksperyment ZBROŻYNY (1983) na kotach konfrontowanych z nieagresywnym psem. Kot wykazywał reakcję „groźną” (threatening response), na którą składało się rozszerzenie źrenic, piloerekcja (czyli zjeżenie sierści), wygięcie grzbietu i wokalizacja. W kolejnych konfrontacjach reakcje te zmniejszały się niezależnie od siebie, z różną szybkością i różnie u poszczególnych kotów. Taki sam wynik otrzymano na małych kotkach hodowanych w laboratorium, nie mających uprzedniego doświadczenia z psem. Poszczególne składniki zanikały na różnych etapach habituacji. Odnosi się to również do składników sercowo-naczyniowych reakcji (MARTIN i współaut. 1976). Badania te wskazują, że proces habituacji wywiera wpływ na struktury kontrolujące poszczególne składniki reakcji, a nie na hipotetyczny ośrodek integrujący całą reakcję.

Reakcje, które uległy habituacji mogą być reaktywowane albo samoistnie — po upływie znacznego czasu od ustania działania bodźca, lub też po zastosowaniu innego, silnego bodźca. Jest to tak zwana dyshabituacja (TIGHE i LEATON 1976). Dyshabituacja jest często uważana za jedną z podstawowych cech określających habituację. Wystąpienie dyshabituacji pozwala na odróżnienie habituacji od innych form zmniejszania się reakcji, na przykład wynikających z adaptacji receptora lub zmęczenia efektorów. SPENCER i współpracownicy (1966) przedstawili pierwszy dowód, że dyshabituacja odruchu (w ich badaniach był to odruch fleksji u kota z przeciętym rdzeniem) nie polega na zniesieniu czy przerwaniu habituacji, lecz jest specjalnym przypadkiem uwrażliwienia (sensitization), kiedy to silny bodziec wzmagá różne odruchy w tym także odruch, który uległ habituacji. Wynik ten był potwierdzony w eksperymencie, w którym badano odruch wzdrygnięcia u szczura (startle) w odpowiedzi na głośny ton (GROVES i THOMPSON 1970). Szereg zastosowań tonu w krótkich odstępach czasu prowadzi do habituacji tej reakcji. Jeśli jednak następnie zastosuje się błysk światła następuje wzrost reakcji, która szybko wraca do poziomu grupy kontrolnej. Dyshabituacja nie polega więc na zniesieniu procesu habituacji; habituacja i uwrażliwienie są oddzielnymi, nałożonymi na siebie procesami (teoria podwójnego procesu; GROVES i THOMPSON 1970). Zgodnie z tą teorią habituacja jest wynikiem interakcji dwóch niezależnych procesów: jeden działa hamująco, drugi ma charakter pobudzający.

THOMPSON i SPENCER (1966) przeprowadzili szczegółową charakterystykę habituacji i podali 9 jej kryteriów: (1) Powtarzanie bodźca powoduje zmniejszenie się reakcji. Spadek przyjmuje zwykle formę ujemnej krzywej wykładniczej. (2) Po zaprzestaniu działania bodźców następuje spontaniczna odnowa reakcji (dyshabituacja). (3) W kolejnych epizodach habituacji i dyshabituacji habituacja staje się coraz szybsza. (4) Im większa częstotliwość stymulacji tym szybsza i większa

habituacja. (5) Słaby bodziec powoduje szybszą i silniejszą habituację. Silne bodźce mogą wywoływać nieznaczną habituację. (6) Trening habituacyjny może powodować asymptotyczny poziom reakcji (to znaczy, że dostatecznie długie powtarzanie bodźca nie będzie już powodować dalszego zmniejszania się reakcji). (7) Występuje generalizacja bodźca — bodźce podobne mogą również powodować habituację reakcji. (8) Prezentacja innego (zwykle silnego) bodźca powoduje dyshabituację. (9) Powtarzanie dyshabitującego bodźca prowadzi do zmniejszania się dyshabituacji (habituacja dyshabituacji). Wymienione kryteria odnoszą się do teoretycznego procesu habituacji. Dane empiryczne mogą od nich odbiegać zależnie od dziedziny badań.

Szybkość habituacji zależy od wieku zwierzęcia. Bardzo młode i stare zwierzęta habitują wolniej niż dorosłe. Obserwowano nagłe przejście od słabej habituacji zachowania eksploracyjnego lub nawet jej braku u 15-dniowych szczurów do normalnego przebiegu typowego dla dorosłych szczurów między 18 a 25 dniem ich życia (np. FEIGLEY i współaut. 1972). Podobnie PARSONS i współpracownicy (1973) badając eksplorację tuby, do której szczury mogły wkładać głowę stwierdzili, że habituacja reakcji eksploracyjnej miała wolniejszy przebieg u 15-dniowych szczurów w stosunku do szczurów 25-dniowych, szczurów dorosłych (200–300 dni) oraz szczurów starzejących się. Nagłe przejście od braku habituacji do jej wystąpienia jest równoległe do rozwoju cholinergicznym mechanizmów przedomózgowia w ciągu 3-go i 4-go tygodnia po urodzeniu. WILLIAMS i współpracownicy (1975) stwierdzili podobne różnice ontogenetyczne w habituacji reakcji eksploracyjnej, ale nie znaleźli wyraźnej zależności między wiekiem szczura a habituacją odruchu wzdrygnięcia. Według tych autorów jest to jeden z dowodów na pewną odmienną habituacji w zachowaniu dowolnym (eksploracja) i odruchowym (odruch wzdrygnięcia).

BRENNAN i współpracownicy (1984) stwierdzili, że stopień złożoności środowiska wpływa na habituację reakcji eksploracyjnej u dorosłych (8-miesięcznych) myszy. Bardziej skomplikowane środowisko zmniejszało habituację między kolejnymi sesjami i zaburzało habituację wewnątrz sesji. Natomiast stare myszy (28-miesięczne) nie wykazywały habituacji reakcji eksploracyjnych niezależnie od stopnia złożoności środowiska. Autorzy twierdzą, że różnica między dorosłymi i starymi myszami jest spowodowana odmienną reaktywnością na wywołujące wzbudzenie (arousal) cechy nowego środowiska. Dużą rolę w przebiegu habituacji odgrywa również motywacja eksploracyjna. W badaniach własnych (ŁUKASZEWSKA i KLEPACZEWSKA, w przygotowaniu) zauważono, że szczury, które cechuje wysoki poziom eksploracji, wykazują słabszą habituację wewnątrzpróbową, wyrażoną mniejszym spadkiem liczby kontaktów z przedmiotem niż szczury o niskim poziomie reakcji eksploracyjnej.

Przebieg habituacji reakcji eksploracyjnej przedmiotu zależy też od tego, czy został on umieszczony w znanym czy też w nieznanym środowisku. RADULSKA 1993 (praca magisterska) badała ten problem i otrzymała następujące wyniki. W czasie krótkiej eksploracji przedmiotu przedstawionego w nieznanym otoczeniu nie występowała typowa habituacja wewnątrzpróbową, ponieważ szczur naprzemiennie eksplorował przedmiot i jego otoczenie (arenę). Już jednorazowe zapoznanie się z areną przed testem powodowało wcześniejsze zainteresowanie przedmiotem i dłuższy czas pierwszego z nim kontaktu. Pojawiła się typowa

habituaacja wewnątrzpróbową. Stopień znajomości areny nie wpłynął jednak na całkowity czas eksploracji, tylko na jej przebieg.

Znaczna większość badań nad neuroanatomicznym podłożem eksploracji i habituacji była powodowana odkryciem wpływu hipokampa na zachowanie przestrzenne, głównie przypisywanej mu roli w tworzeniu poznawczej „mapy przestrzennej”. Wyniki zostały wyczerpująco omówione w książce *Hipokamp jako mapa przestrzenna* (O'KEEFE i NADEL 1978). Wiele wcześniejszych badań dotyczyło upośledzenia przez uszkodzenia hipokampalne spontanicznej alternacji wyborów ramienia labiryntu T. Pomijając element przestrzenny testu, wynik może być tłumaczony jako obniżenie preferencji nowości, a nawet jej unikanie przez zwierzęta z uszkodzonym hipokampem.

Uszkodzenia hipokampa zmniejszały lub znosiły reakcję na zmianę. W badaniach MARKOWSKIEJ i ŁUKASZEWSKIEJ (1981) małe uszkodzenia w grzbietowej lub brzusznej części hipokampa znosiły reakcję na zmianę jasności w jednym z ramion labiryntu T. XAVIER i współpracownicy (1990) wykazali, że szczury z uszkodzonym hipokampem nie reagowały na zmianę położenia znanego wzoru. Podobnie SAVE i współpracownicy (1992) stwierdzili brak reakcji na zmianę położenia przedmiotu znajdującego się w określonej konfiguracji z innymi przedmiotami u szczurów z uszkodzonym hipokampem. W doświadczeniach przedstawionych powyżej, oprócz elementów nowości związanej ze zmianą w otoczeniu, występuje również element przestrzenny. Nie jest to jednak czynnik decydujący, bo inne doświadczenia nie miały przestrzennego charakteru, a jednak uszkodzenia hipokampalne wywierały szkodliwy wpływ na habituację reakcji eksploracyjnej. Zmniejszenie się szybkości habituacji lub zaburzenie jej przebiegu wystąpiło w doświadczeniach LEATONA (1965) i FOREMANA (1983). Wyniki zależą często od stosowanej metody, na przykład XAVIER i współpracownicy (1990) obserwowali prawidłowy przebieg habituacji u szczurów z uszkodzonym hipokampem. Po przerwaniu połączeń między hipokampem i korą mózgową szczury nie rozpoznawały zmienionego przedmiotu lub też różnice w reakcji na przedmiot znany i zmieniony były mniejsze niż u szczurów kontrolnych (MYHRER 1989).

Hipokamp jest powiązany anatomicznie z jądrami przegrody (*septum*). Duże uszkodzenie przegrody u szczurów znosiło spontaniczną alternację (DOUGLAS i RAPHELSON 1966) powodując raczej powtarzanie wyboru. Uszkodzenia części przyśrodkowej przegrody powodowały u szczurów preferencję małego pomieszczenia; szczury z tym uszkodzeniem nie eksplorowały otwartego pola dostępnego z klatki domowej (KOHLENER i SREBRO 1980). Autorzy uważają, że te wyniki wskazują na zmiany w emocjonalności. Operowane szczury mają nasilony lęk przed nowym miejscem i aktywnie go unikają. Uszkodzenie bocznej części przegrody nie wywoływało takich zmian. Preferencja nowego przedmiotu była zachowana po uszkodzeniu przegrody (ENNACEUR i MELIANI 1992a). FEIGLEY i HAMILTON (1971) wykazali, że uszkodzenie przyśrodkowego jądra przegrody zmniejsza szybkość habituacji do nowego otoczenia, a POUCKET (1989) stwierdził uszkodzenie habituacji reakcji eksploracyjnej przedmiotu i reakcji na zmianę przestrzenną u szczurów z takimi uszkodzeniami. Wiele wczesnych badań farmakologicznych poświęconych habituacji i eksploracji powstało pod wpływem opinii wyrażonej przez CARLTONA (1968), że w procesy behawioralnej habituacji jest włączy-

na acetylocholina (podobnie jak i w inne procesy behawioralne związane z hamowaniem reakcji). Stosowano najczęściej skopolaminę i atropinę — związki blokujące receptor cholinergiczny i w ten sposób uniemożliwiające działanie acetylocholiny. CARLTON wraz ze współpracownikami (WILLIAMS i współaut. 1974) rozróżnili habituację reakcji eksploracyjnej (emitted response) i habituację odruchu wzdrygnięcia (elicited reflex). Habituacja reakcji eksploracyjnej zależy od centralnego układu cholinergicznego, natomiast habituacja odruchu wzdrygnięcia — od serotoniny. Ponieważ przyśrodkowe jądro przegrody wysyła projekcję cholinergiczną do hipokampa, w wielu badaniach obserwowano podobieństwo wpływu uszkodzeń tych struktur oraz podawania środków antycholinergicznym. DOUGLAS i ISAACSON (1966) wykazali zmniejszenie spontanicznej alternacji do poziomu przypadkowości u szczurów po podaniu skopolaminy. Natomiast podanie fizostygminy (powodującej przejściowy wzrost zawartości acetylocholiny w mózgu) podniosło poziom spontanicznej alternacji (SQUIRE 1969). Podanie skopolaminy lub atropiny znacznie obniżało poziom reakcji szczurów na zmianę jasności jednego z ramion labiryntu T (ŁUKASZEWSKA i DŁAWICHOWSKA 1985, DŁAWICHOWSKA i ŁUKASZEWSKA 1986), natomiast fizostygmina przywracała reakcję na tę zmianę do normalnego poziomu (ŁUKASZEWSKA i DŁAWICHOWSKA 1990). FEIGLEY i HAMILTON (1971) obserwowali po podaniu skopolaminy zmniejszenie szybkości habituacji do nowego otoczenia, podobnie jak po uszkodzeniu przegrody. Skopolamina upośledzała odróżnienie nowego przedmiotu od przedmiotu znanego (ENNACEUR i MELIANI 1992b). SOFFIE i LAMBERTY (1988) podają, że po iniekcji skopolaminy dorosły szczur nie rozpoznawał młodego samca. W tym samym eksperymencie stwierdzono, że skopolamina wywoływała zaburzenia preferencji własnego zapachu, wydaje się więc, że upośledzenie rozpoznania społecznego ma to samo węchowe podłoże. W eksploracji przedmiotu przez szczury skopolamina skracała czas kontaktu z bodźcem (BUHOT i współaut. 1989, RENNER i współaut. 1992). CHEAL (1981) obserwowала u gerbili będących pod działaniem skopolaminy, że skróconym kontaktom z nowym przedmiotem towarzyszyło zwiększanie ich ilości, co jej zdaniem jest przejawem uszkodzenia uwagi, niemożności jej utrzymania przez taki okres czasu, jak u normalnych gerbili. Chociaż układ cholinergiczny był badany jako jeden z pierwszych i do tej pory skupia uwagę eksperymentatorów, są liczne doniesienia o znaczeniu innych systemów w zachowaniu eksploracyjnym, na przykład serotoniny (LIPSKA i współaut. 1992). Badano również efekt benzodiazepin (FILE 1985).

Szczególnie interesujący wydaje się związek eksploracji z endogennymi opioidami (KATZ i GELBART 1978, ARNSTEN i SEGAL 1979). Jak wykryto stosunkowo niedawno, każda nowa sytuacja powoduje uwolnienie w mózgu β -endorfiny. Powtórzenie tej samej sytuacji już nie wywołało zmiany w poziomie β -endorfiny (IZQUIERDO i współaut. 1984). Przyczyną uwalniania endorfiny w nowej sytuacji może być jej stresogenność. Jest sprawą znaną, że stres niezależnie od rodzaju aktywuje endogenny układ opioidowy. Stres wywiera taki sam wpływ na zachowanie eksploracyjne jak opioidy. W doświadczeniach ARNSTENA i współpracowników (1985) ucisk ogona, hałas lub skrępowanie ruchów powodowało zmiany w eksploracji podobne do tych, które występują po podaniu morfiny. Szczury miały mniejszą lokomocję, czas kontaktu z bodźcami otoczenia był bardzo ograniczony. Zmiany te były zablokowane przez małe dawki (0,1–0,25 mg/kg)

naloksonu, blokera receptora β -endorfiny. Sam nalokson znacznie przedłużał czas kontaktów z bodźcem. Również w wielu innych eksperymentach używano naloksonu do badań nad wpływem systemu endogennych opioidów na eksplorację. KATZ i GELBART (1978) stwierdzili na myszach, że nalokson obniżał eksplorację otworów w podłodze aparatu i liczbę przejść do nowego przedziału w aparacie. W tym samym badaniu nalokson obniżał również liczbę naciśnień dźwigni dla uzyskania sensorycznej stymulacji (światło i stuk). ŁUKASZEWSKA i KLEPACZEWSKA (1995) stwierdziły u szczurów po iniekcji naloksonu brak reakcji eksploracyjnej zarówno na zmianę przedmiotu, jak i jego położenie. Autorki sądzą, że nalokson powoduje upośledzenie procesów uwagi związanych z percepcją przestrzeni.

Opisane powyżej efekty uszkodzeń mózgowych i interwencji farmakologicznej stanowią zaledwie fragment obrazu badań w tej dziedzinie. Zachowanie eksploracyjne ma wiele aspektów, oddziałują nań różne czynniki, więc różne systemy neuronalne mają udział w ekspresji różnych składników eksploracji. Zachowanie eksploracyjne zwierząt, ich preferencja nowości oraz reagowanie na zmianę bodźców różnych modalności jest podstawą wielu nowoczesnych testów behawioralnych, stosowanych w badaniach funkcjonowania mózgu. Habitucja jest atrakcyjnym modelem w badaniach behawioralnych i fizjologicznych. Pozwala unikać wielu trudności metodycznych występujących w innych modelach.

EXPLORATION AND HABITUATION

Summary

Exploration of novel environments permits animals to sample and process information that may be of survival value. This phenomenon has been subject to many laboratory investigations performed mainly on rodents. Exploration can be elicited by novel stimuli or by a change in the familiar set of stimuli. The magnitude and characteristics of an individual's exploratory behaviour depend on several factors: age, previous experience, motivational state of the animal and the characteristics of the environment or the stimuli i. e. their salience and complexity.

The main function of the exploratory activity is to form a new "cognitive map" of the environment or to update the existing map. Novelty has rewarding properties. Many animals will learn when reinforced by an opportunity to explore novel stimuli.

Continuous or repeated exposure to the same stimulus results in habituation, i. e. in decrement of response to this stimulus. Habituated responses recover spontaneously if the stimulus is withheld; they can be dishabituated by presentation of another stimulus. Habituation is a simple and universal form of negative learning — learning to stop responding to nonsignificant stimuli. Exploration and habituation have been proved to be sensitive to brain damage and to various pharmacological treatments. Some examples are presented in the article.

LITERATURA

- ARNSTEN A. T., SEGAL D. S., 1979. *Naloxone alters locomotion and interaction with environmental stimuli*. Life Sci. 25, 1035–1042.
- ARNSTEN A. F. T., BERRIDGE C., SEGAL D. S., 1985. *Stress produces opioid-like effects on investigatory behavior*. Pharmacol. Biochem. Behav. 22, 803–809.
- BERLYNE D. E., 1950. *Novelty and curiosity as determinants of exploratory behaviour*. Br. J. Psychol. 41, 68–80.
- BERLYNE D. E., 1960. *Conflict, arousal and curiosity*. McGraw-Hill, New York, str. XII+350.
- BEUSEKOM G. VAN., 1948. *Some experiments on the optical orientation in *Philanthus triangulum* Fabr.* Behaviour 1, 195–225.

- BOLLES R. C., RAPP H. M., 1965. *Readiness to eat and drink: Effect of stimulus conditions*. J. Comp. Physiol. Psychol. 60, 93-97.
- BRENNAN M. J., ALLEN D., ALEMAN D., AZMITIA E. C., QUARTERMAIN D., 1984. *Age differences in within-session habituation of exploratory behavior: Effects of stimulus complexity*. Behav. Neural Biol. 42, 61-72.
- BUHOT M. C., SOFFIE M., POU CET B., 1989. *Scopolamine affects the cognitive processes involved in selective object exploration more than locomotor activity*. Psychobiology 17, 409-417.
- CARLTON P. L., 1968. *Brain acetylcholine and habituation*. [W:] BRADLEY P. B., FINK M. (red.) Amsterdam Elsevier. Prog. Brain Res. 28, 48-60.
- CAVOY A., DELACOUR J., 1993. *Spatial but not object recognition is impaired by aging in rats*. Physiol. Behav. 53, 527-530.
- CHEAL M. L., 1981. *Scopolamine disrupts maintenance of attention rather than memory processes*. Behav. Neural Biol. 33, 163-187.
- CHEAL M. L., 1987. *Attention and habituation: separation of specific components in development*. Physiol. Behav. 41, 415-425.
- CHENG K., 1986. *A purely geometric module in the rats spatial representation*. Cognition 23, 149-178.
- DEMBER W. N., EARL R. W., 1957. *Analysis of exploratory, manipulatory and curiosity behavior*. Psychol. Rev. 64, 91-96.
- DEMBER W. N., FOWLER H., 1958. *Spontaneous alternation behavior*. Psychol. Bull. 55, 412-428.
- DENNY N. S., 1975. *The rats long-term preference for complexity in its environment*. Anim. Learn. Behav. 3, 245-249.
- DE YOE E. A., VAN ESSEN D. C., 1988. *Concurrent processing streams in monkey visual cortex*. Trends Neurosci. 11, 219-226.
- DEŁAWICHOWSKA E., ŁUKASZEWSKA I., 1986. *Effects of atropine on response-to-change*. Acta Neurobiol. Exp. 46, 1-10.
- DOUGLAS R. J., ISAACSON R. L., 1966. *Spontaneous alternation and scopolamine*. Psychon. Sci. 4, 283-284.
- DOUGLAS R. J., RAPHELSON A. C., 1966. *Spontaneous alternation and septal lesions*. J. Comp. Physiol. Psychol. 62, 320-322.
- ENNACEUR A., MELIANI K., 1992a. *A new one-trial test for neurobiological studies of memory in rats. III. Spatial vs non-spatial working memory*. Behav. Brain Res. 51, 83-92.
- ENNACEUR A., MELIANI K., 1992b. *Effects of physostigmine and scopolamine on rats performances in object-recognition and radial-maze tests*. Psychopharmacology 109, 321-330.
- FEIGLEY D. A., HAMILTON L. W., 1971. *Response to novel environment following septal lesions or cholinergic blockade in rats*. J. Comp. Physiol. Psychol. 76, 496-504.
- FEIGLEY D. A., PARSON P. J., HAMILTON L. W., SPEAR N. E., 1972. *Development of habituation to novel environments in the rat*. J. Comp. Physiol. Psychol. 79, 443-452.
- FILE S. E., 1985. *What can be learned from the effects of benzodiazepines on exploratory behaviour?* Neurosci. Biobehav. Rev. 9, 45-54.
- FOREMAN N. P., 1983. *Head-dipping in rats with superior collicular, medial frontal cortical and hippocampal lesions*. Physiol. Behav. 30, 711-717.
- GAFFAN D., 1972. *Loss of recognition memory in rats with lesions of the fornix*. Neuropsychologia 10, 327-341.
- GRAY J. A., 1982. *The neurophysiology of anxiety*. Oxford: Clarendon Press. str. 548.
- GROVES P. M., THOMPSON R. F., 1970. *Habituation: A dual proces theory*. Psychol. Rev. 77, 419-450.
- HUGHES R. N., 1968. *Behaviour of male and female rats with free-choice of two environments differing in novelty*. Anim. Behav. 16, 92-96.
- INGLIS I. R., 1975. *Enriched sensory experience in adulthood increases subsequent exploratory behaviour in the rat*. Anim. Behav. 23, 932-940.
- IZQUIERDO I., SOUZA D. O., DIAS R. D., CARRASCO M. A., VOLKMER N., PERRY M. L. S., NETTO C. A., 1984. *Effects of various behavioral training and testing procedures on brain β -endorphin-like immunoreactivity, and the possible role of B-endorphin in behavioral regulation*. Psychopharmacology (Berlin) 79, 381-389.
- KATZ R. J., GELBART J., 1978. *Endogenous opiates and behavioral responses to environmental novelty*. Behav. Biol. 24, 338-348.
- KOHLER C., SREBRO B., 1980. *Effects of lateral and medial septal lesions on exploratory behavior in the albino rat*. Brain Res. 182, 423-440.
- LEATON R. N., 1965. *Exploratory behavior in rats with hippocampal lesions*. J. Comp. Physiol. Psychol. 59, 325-330.

- LEYLAND M., ROBBINS T., IVERSEN S. D., 1976. *Locomotor activity and exploration: the use of traditional manipulators to dissociate these two behaviours in the rat*. Anim. Learn. Behav. 4, 261-265.
- LIPSKA B. K., JASKIER G. E., ARYA A., WEINBERGER D. R., 1992. *Serotonin depletion causes long-term reduction of exploration in the rat*. Pharmacol. Biochem. Behav. 43, 1247-1252.
- ŁUKASZEWSKA I., 1978. *The effects of exposure time and retention interval on response to environmental change in rats*. Acta Neurobiol. Exp. 38, 323-331.
- ŁUKASZEWSKA I., DŁAWICHOWSKA E., 1985. *Scopolamine impairs response-to-change following observation of the environment but not after its exploration by the rat*. Physiol. Behav. 34, 625-629.
- ŁUKASZEWSKA I., DŁAWICHOWSKA E., 1990. *Memory restoration or memory block: differential effects of physostigmine depend on the age of the memory trace*. Acta Neurobiol. Exp. 50, 181-190.
- ŁUKASZEWSKA I., KLEPACZEWSKA A., 1995. *Naloxone impaired spatial attention in rats*. ENA Satellite Symposium. „Brain and behavioral approach to spatial processing and navigation in animal and man.” Amstcrsdam 1995.
- ŁUKASZEWSKA I., RADULSKA A., 1994. *Object recognition is not impaired in old rats*. Acta Neurobiol. Exp. 54, 143-150.
- MARKOWSKA A., ŁUKASZEWSKA I., 1981. *Response to stimulus change following observation or exploration by the rat: Differential effects of hippocampal damages*. Acta Neurobiol. Exp. 41, 325-338.
- MARTIN J., SUTHERLAND C. J., ZBROŻYNA A. W., 1976. *Habituation and conditioning of the defence reactions and their cardiovascular components in cats and dogs*. Pflg. Arch. 365, 37-47.
- MONTGOMERY K. C., 1953. *The effect of the hunger and thirst drives upon exploratory behavior*. J. Comp. Physiol. Psychol. 46, 315-319.
- MONTGOMERY K. C., 1954. *The role of the exploratory drive in learning*. J. Comp. Physiol. Psychol. 47, 60-64.
- MONTGOMERY K. C., 1955. *The relation between fear induced by novel stimulation and exploratory behavior*. J. Comp. Physiol. Psychol. 48, 254-260.
- MONTGOMERY K. C., SEGALL M., 1955. *Discrimination learning based upon exploratory drive*. J. Comp. Physiol. Psychol. 48, 225-228.
- MOON L. E., LODAHL T. M., 1956. *The reinforcing effect of changes in illumination on lever-pressing in the monkey*. Am. J. Psychol. 69, 288-290.
- MORRIS R. G. M., 1984. *Developments of water-maze procedure for studying spatial learning in the rat*. J. Neurosci. Methods 11, 47-60.
- MYHRER T., 1989. *Exploratory behavior, reaction to novelty and proactive memory in rats with temporo-entorhinal connections disrupted*. Physiol. Behav. 45, 431-436.
- O'KEEFE J., NADEL L., 1978. *The hippocampus as a cognitive map*. Oxford: University Press. Oxford, str. 570.
- O'KEEFE J., 1976. *Place units in the hippocampus of the freely-moving rat*. Exp. Neurol. 51, 78-109.
- OLTON D. S., BECKER J. T., HANDLEMAN G. E., 1979. *Hippocampus, space and memory*. Behav. Brain Sci. 2, 313-365.
- OLTON D. S., SAMUELSON R. J., 1976. *Remembrance of places passed: spatial memory in rats*. J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Processes 2, 97-116.
- PARSONS P. J., FAGAN T., SPEAR N. E., 1973. *Short-term retention of habituation in the rat: A developmental study from infancy to old age*. J. Comp. Physiol. Psychol. 84, 515-553.
- POHL W., 1973. *Dissociation of spatial discrimination deficits following frontal and parietal lesions in monkeys*. J. Comp. Physiol. Psychol. 82, 227-239.
- POUCET B., 1989. *Object exploration, habituation and response to a spatial change in rats following septal or medial frontal cortical damage*. Behav. Neurosci. 103, 1009-1016.
- POUCET B., CHAPUIS N., DURUP M., THINUS-BLANC C., 1986. *A study of exploratory behavior as an index of spatial knowledge in hamsters*. Anim. Learn. Behav. 14, 93-100.
- POUCET B., DURUP M., THINUS-BLANC C., 1988. *Short-term and long-term habituation of exploration in rats*. Behav. Processes 16, 203-211.
- RADULSKA A., 1993. *Habitualacja eksploracji przedmiotu jako model pamięci u szczura*. Praca magisterska. Uniwersytet Warszawski.
- RENNER M. J., 1987. *Experience dependent changes in exploratory behavior in the adult Rat (Rattus norvegicus): Overall activity level and interactions with objects*. J. Comp. Psychol. 101, 94-100.
- RENNER M. J., 1990. *Neglected aspects of exploratory and investigatory behavior*. Psychobiology 18, 16-22.
- RENNER M. J., DODSON D. L., LEDUC P. A., 1992. *Scopolamine suppresses both locomotion and object contact in a free-exploration situation*. Pharm. Biochem. Behav. 41, 625-636.

- RENNER M. J., SELTZER C. P., 1991. *Molar characteristics of exploratory and investigatory behavior in the rat (Rattus norvegicus)*. J. Comp. Psychol. 105, 326-339.
- ROSELLINI R. A., WIDMAN D. R., 1989. *Prior exposure to stress reduces the diversity of exploratory behavior of novel objects in the rat (Rattus norvegicus)*. J. Comp. Psychol. 103, 339-346.
- SALES S. M., 1968. *Stimulus complexity as a determinant of approach behavior and inspection time in the hooded rat*. Can. J. Psychol. 22, 11-17.
- SAVE E., POUCKET B., FOREMAN N., BUHOT M. C., 1992. *Object exploration and reactions to spatial and nonspatial changes in hooded rats following damage to parietal cortex or hippocampal formation*. Behav. Neurosci. 106, 447-456.
- SCHENK F., 1989. *A homing procedure for studying spatial memory in immature and adult rodents*. J. Neurosci. Methods. 26, 249-258.
- SCHNEIDER G. E., GROSS C. G., 1964. *Curiosity in hamster*. J. Comp. Physiol. Psychol. 59, 150-152.
- SOFFIE M., LAMBERTY Y., 1988. *Scopolamine effects on juvenile conspecific recognition in rats: Possible interaction with olfactory sensitivity*. Behavioural Processes 17, 181-190.
- SPENCER W. A., THOMPSON R. F., NEILSON D. R. Jr., 1966. *Response decrement of the flexion reflex in the acute spinal cat and transient restoration by strong stimuli*. J. Neurophysiol. 29, 221-239.
- SQUIRE L. R., 1969. *Effects of pretrial and posttrial administration of cholinergic and anticholinergic drugs on spontaneous alternation*. J. Physiol. Psychol. 69, 69-75.
- THINUS-BLANC C., BOUZOUBA L., CHAIX K., CHAPUIS N., DURUP M., POUCKET B., 1987. *A study of spatial parameters encoded during exploration in hamsters*. J. Exp. Psychol. Animal Behavior Processes. 13, 418-427.
- THOMPSON R. F., SPENCER W. A., 1966. *Habituation: A model phenomenon for the study of neural substrates of behavior*. Psychol. Rev. 73, 16-43.
- TIGHE T. J., LEATON R. N. (red.), 1976. *Habituation*. Lawrence Erlbaum, Hillsdale, New Jersey, str. 356.
- TOLMAN E. C., 1948. *Cognitive maps in rats and men*. Psychol. Rev. 55, 189-208.
- THOR D. H., HOLLOWAY W. R., 1982. *Social memory of the male laboratory rat*. J. Comp. Psychol. 96, 1000-1006.
- THORPE W. H., 1963. *Learning and instinct in animals* (2nd ed.) Cambridge, Massachusetts; Harvard University Press, str. X+558.
- VALLORTIGARA G., ZANFORLIN M., PASTI G., 1990. *Geometric modules in animals spatial representations: A test with chicks (Gallus gallus domesticus)*. J. Comp. Psychol. 104, 248-254.
- WALSH R. N., CUMMINS R. A., 1976. *The open-field test: A critical review*. Psychol. Bull. 83, 482-504.
- WILLIAMS J. M., HAMILTON K. W., CARLTON P. L., 1974. *Pharmacological and anatomical dissociation of two types of habituation*. J. Comp. Physiol. Psychol. 87, 724-732.
- WILLIAMS J. M., HAMILTON L. W., CARLTON P. L., 1975. *Ontogenetic dissociation of two classes of habituation*. J. Comp. Physiol. Psychol. 89, 733-737.
- WILLIG F., PALACIOS A., MONMAUR P., M'HARZI M., LAURENT J., DELACOUR J., 1987. *Short-term memory, exploration and locomotor activity in aged rats*. Neurobiol. Aging 8, 393-402.
- WOODS P. J., DAVIDSON E. H., 1964. *The behavioural effects of changes in environmental complexity*. Can. J. Psychol. 18, 23-37.
- XAVIER G. F., STEIN C., BUENO O. F. A., 1990. *Rats with dorsal hippocampal lesions do react to new stimuli but not to spatial changes of known stimuli*. Behav. Neural Biol. 54, 172-183.
- XAVIER G. F., SAITO M. I. P., STEIN C., 1991. *Habituation of exploratory activity to new stimuli, to the absence of a previously presented stimulus and to new contexts, in rats*. Q. J. Exp. Psychol. 43B (2), 157-175.
- ZBROŻYNA A. W., 1983. *Habituation of the threatening response in cats and kittens*. Acta Neurobiol. Exp. 43, 183-192.