

MAŁGORZATA WĘSIERSKA

Zakład Neurofizjologii

Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN

Pasteura 3, 02-093 Warszawa

e-mail: mwesier@nencki.gov.pl

SPECYFIKA ZACHOWAŃ EKSPLORACYJNYCH OPOSA (*MONODELPHIS DOMESTICA*) I SZCZURA (*RATTUS NORVEGICUS*) ODMIANY LONG-EVANS

Opos jest ssakiem z podgromady torbaczy. Torbacze, w odróżnieniu od ssaków łożyskowych nie wykształcają pełnego łożyska, w związku z czym młode rodzą się nie w pełni dojrzałe i rozwój ich odbywa się poza organizmem matki. Mimo tej niedoskonałości torbacze nie przegrały w ewolucyjnej konkurencji o przetrwanie ze ssakami łożyskowymi i istnieją w dziejach Ziemi do dzisiaj. Biorąc pod uwagę powyższe fakty zrozumiałe jest dążenie do poznania nie tylko ich biologii, ale również różnorodnych form zachowania, ze szczególnym uwzględnieniem elementarnych procesów zapamiętywania i uczenia się.

Pochodzący z Brazylii opos szary krótkogonowy (*Monodelphis domestica*), który w dalszej części artykułu będzie w skrócie nazywany oposem, od ponad dwudziestu lat jest hodowany przez człowieka i wykorzystywany jako zwierzę laboratoryjne (KRAUS i FADEM

1987). Niczym nie ograniczony dostęp do rozwijających się młodych spowodował, że oposy stały się doskonałym modelem do badań porównawczo-rozwojowych (IVANCO i współaut. 1996, MOLNAR i współaut. 1998, DJAVADIAN i współaut. 1999). Jednakże niewiele jest danych dotyczących ich zachowania się i zdolności poznawczych w porównaniu, na przykład, do szczura, ssaka łożyskowego, który zdominował laboratoria biologiczno-medyczne.

Głównym celem pracy jest zaprezentowanie zachowania oposów w testach opartych o naturalną tendencję zwierząt do badania i przeszukiwania otaczającej przestrzeni, czyli eksploracji. Wyniki porównywano z wynikami badań na szczurach i dyskutowano w aspekcie przystosowań specyficznych dla tego gatunku torbacza. Dane doświadczalne poprzedzono informacjami dotyczącymi biologii oposa.

CECHY BIOLOGICZNE OPOSA

Rycina 1 przedstawia oposa wyhodowanego w Instytucie Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego w Warszawie. Miejsce oposa według systematyki proponowanej przez APLINA i ARCHERA (1987) i rozwiniętej przez WILSONA i REEDERA (1993) przedstawia Tabela 1.

Opos należy do podgromady torbaczy, które pojawiły się w dziejach Ziemi w tym samym

okresie co pierwsze prymitywne ssaki łożyskowe, to znaczy w środkowej Kredzie, czyli około 100–140 milionów lat temu. Od tego momentu ich ewolucja przebiegała niezależnie od ewolucji ssaków, chociaż przyjmuje się istnienie wspólnego przodka dla obu tych podgromad. Współczesne badania genetyczne wykazały, że różne rzędy torbaczy charakteryzują się stałą, małą liczbą chromosomów. U oposa podwójna

Tabela. 1. Miejsce oposów i szczurów w gromadzie ssaków według najnowszej systematyki.

	Typ: Strunowce (Chordata)	
	Gromada: Ssaki (Mammalia)	
Podgromada: Prassaki (Prototheria)	Podgromada: Torbacze (Methateria)	Podgromada: Łożyskowce (Eutheria)
Rząd: Stekowce (Monotremata)	Rząd: Dydelfowate (Didelphimorphia)	Rząd: Gryzonie (Rodentia)
	Rodzina: Oposy (Didelphidae)	Rodzina: Myszowate (Muridae)
	Podrodzina: Didelphinae	Podrodzina: Murinae
	Rodzaj: <i>Monodelphis</i>	Rodzaj: <i>Rattus</i>
	Gatunek: opos krótkoogonowy <i>Monodelphis domestica</i>	Gatunek: szczur wędrowny <i>Rattus norvegicus</i>

liczba chromosomów wynosi $2n = 14$, podczas gdy u myszy z rodzaju *Mus*, w zależności od zamieszkiwanego przez nie regionu geograficznego, stwierdzono różną liczbę chromosomów (od $2n = 22$ do $2n = 44$) (HOPE 1993).

Dorosły samiec oposa waży od 80 do 150 g, samice są mniejsze, ważą od 60 do 100 g. Długość ciała samca wynosi około 15 cm, krótki ogon mierzy 6 cm, samice są trochę mniejsze. Głowa zakończona jest wydłużonym pyszczkiem. Jak wszystkie torbacze, oposy cha-

go. Włos bezpośrednio przy skórze oraz za uszami i w części brzusznej jest jaśniejszy. Ogon jest chwytny, słabo owłosiony, ciemno-szary. Kończyny przednie i tylne są podobnej długości, śródstopie jest niewiele dłuższe od śródreżca. Wszystkie kończyny zakończone są pięcioma palcami opatrzonymi w pazurki, za wyjątkiem palucha u stopy, który ma paznokieć i jest przeciwstawny do pozostałych palców. Oposy używają przednich łap do kopania, z łatwością też wspinają się i skaczą, w czym po-



Ryc. 1. Opos szary krótkoogonowy (*Monodelphis domestica*) wyhodowany w Instytucie im. M. Nenckiego w Warszawie. Foto © R. L. Djawadian.

rakteryzują się dużą liczbą zębów. W połowie górnej i dolnej szczęki mają po: 5 lub 4 siekaczy, 1 kieł, 3 zęby przedtrzonowe, 4 zęby trzonowe. Zęby oposa są krótkie, ale bardzo ostre. Dla człowieka ugryzienie oposa nie jest groźne. Nos oposa ma barwę czarno-szarą, oczy są duże, czarne i błyszczące. Uszy, stojące i słabo owłosione, znajdują się po bokach głowy. Futro jest gęste, krótkie, jedwabiste, koloru szare-

maga im chwytny ogon, który jednocześnie służy do przenoszenia drobnych elementów z otoczenia do domku, co niejednokrotnie obserwowaliśmy w naszych warunkach laboratoryjnych.

Naturalnym miejscem występowania oposa jest wyżynny region Caatinga w północno-wschodniej Brazylii, który porasta trawami i kolczastymi zaroślami. W ciągu

całego roku temperatura nie spada tam poniżej 20°C. Są to głównie tereny pasterskie o słabym zaludnieniu. Roślinność typu caatinga, kamienie, wydrążone pnie drzew są naturalnym siedliskiem dla oposa. Oposy spotyka się również w pobliżu siedzib ludzkich. Dorosłe oposy prowadzą życie samotnicze. Chociaż największą aktywność wykazują podczas pierwszych godzin wieczornych, światło nie jest czynnikiem ograniczającym ich poruszanie się. Jadłospis oposa stanowi zarówno pokarm roślinny jak i zwierzęcy. Oposy aktywnie polują, ich przysmakiem są na przykład pędraki i larwy owadów, czy oseski małych ssaków. Naturalnymi wrogami oposa są większe kręgowce.

Oposy żyją około trzech lat, a dojrzałość płciową osiągają w piątym miesiącu życia. Po 14–15 dniach ciąży, dwa razy do roku, samica rodzi od 4 do 14 młodych. Jak wszystkie torbaczki, oposy nie wykształcają kompletnego łożyska, co jest przyczyną, iż młode rodzą się we wczesnej fazie ontogenezy i dojrzewają poza organizmem matki. W momencie urodzenia embriony oposa odpowiadają rozwojem

14–15 dniowemu embrionowi szczura, ciężar ich wynosi 100 mg, a wielkość 10 mm. W tym stadium mają jedynie wykształcone przednie łapy, których palce zaopatrzone są w pazurki. Pomaga im to w aktywnym pełnieniu po owłosionym podbrzuszu matki od pochwy w kierunku sutek. Samica ma 14 sutek i w związku z tym mogą przeżyć tylko te młode, które uchwycą się pyszczkiem sutka. Zassany przez oseska sutek matki powiększa się i wypełnia jego pyszczek, a silne mięśnie pyszczka zabezpieczają młode przed odpadnięciem od sutka. Dzięki temu przez następnych 28 dni oposy stale pozostają uczone sutka matki. Matka, choć w tym czasie więcej przebywa w gnieździe, może swobodnie poruszać się z przysanymi młodymi, które pozostają całkowicie odsłonięte, ponieważ samica nie ma na brzuchu torby, ani nawet fałdów skóry po bokach ciała dla ich ochrony. Oczy i małżowiny uszne otwierają się u oposa w 5 tygodniu życia (PFLIEGER i współaut. 1996). W tym okresie młode stają się samodzielne, ale jeszcze przez dwa tygodnie pozostają przy matce, dokarmiają się mlekiem i podróżują z nią uczone grzbieta lub ogona.

OPOS JAKO ZWIERZĘ LABORATORYJNE

Hodowlę oposa rozpoczęto w Stanach Zjednoczonych Ameryki w 1978 r. ze schwytych na wolności dziewięciu osobników (KRAUS i FADEM 1987).

Dla hodowcy zwierząt laboratoryjnych ważne jest, aby zwierzę nie miało dużych wymagań jeżeli chodzi o warunki hodowli, łatwo się w nich rozmnażało, miało liczne potomstwo i nie stanowiło zagrożenia dla człowieka. Opos spełnia te warunki. Wymaga jednak ciepłego i wilgotnego powietrza, a od trzeciego miesiąca życia zwierzęta muszą być rozdzielone do oddzielnych klatek. Do karmienia stosuje się standardową suchą karmę produkowaną dla młodych kotów lub lisów, na zmianę z mięsnym paszтетem. Samica dwukrotnie w ciągu roku rodzi od 4 do 14 młodych. Zwierzęta te mają niewielkie wymiary ciała i są niegroźne dla człowieka. Dla porównania, pogryzienia dokonane przez oposa wirginijskiego (*Didelphis virginiana*), hodowanego również do celów laboratoryjnych, są bardzo niebezpieczne dla ludzi (informacje ustne).

Głównym światowym hodowcą i dostawcą oposów do laboratoriów i ogrodów zoologicz-

nych stała się Fundacja Badań i Edukacji działająca w University of Texas Health Science Center w San Antonio (VANDEBERG 1983). Pierwotną hodowlę, wywodzącą się z dziewięciu dzikich osobników podzielono na dwie, dodając do drugiej, po kilku latach, jeszcze dziesięć dzikich oposów. Wzięły z niej początek wszystkie obecne hodowle oposów na świecie. Hodowla oposów prowadzona w Instytucie Nenckiego w Warszawie wywodzi się z pierwszej populacji dziewięciu schwytych na wolności oposów. Tak więc, generalnie, u hodowanych oposów materiał genetyczny pochodzi z tej samej wyjściowej puli genowej, a genetyczną zmienność utrzymuje się dzięki kontrolowanemu rozrodowi.

Hodowanie oposów, poza znaczeniem komercyjnym, stało się ważne dla nauk biologicznych z kilku powodów. Po pierwsze, specyficzny rozwój oposów przebiegający poza organizmem matki stanowi wyjątkowo dogodny model w anatomicznych, fizjologicznych oraz behawioralnych badaniach porównawczo-rozwojowych. Po drugie, ciągła hodowla oposów umożliwia prowadzenie systematycznych ba-

dań nad biologią torbaczy. Ponadto, opisanie zachowania oposów po stosunkowo krótkim okresie hodowania w warunkach laboratoryjnych, może w przyszłości posłużyć do oceny ich udomowienia. Okazało się na przykład, że szczury laboratoryjne, po przeszło stu latach hodowli, różnią się zachowaniem od szczurów dzikich, z których wzięły początek. Różnice te dotyczą osłabienia zachowań defensywnych u szczura laboratoryjnego, co manifestuje się

wzrostem ruchliwości i obniżeniem unikania otwartej przestrzeni (BLANCHARD i współaut. 1986). Szczury laboratoryjne szybko oswajają się i nie uciekają, a wręcz przeciwnie, same podchodzą do ręki eksperymentatora. Oposy znacznie trudniej się oswajają, a samice są szczególnie płochliwe. Te ich cechy zobowiązują eksperymentatora do szczególnej uwagi podczas prowadzenia badań.

SZCZUR JAKO ZWIERZĘ LABORATORYJNE

Duża płodność, łatwość prowadzenia hodowli oraz wyraźne zdolności szczura laboratoryjnego w rozwiązywaniu różnorodnych testów behawioralnych sprawiły, że od dawna jest on niezwykle popularnym zwierzęciem doświadczalnym. Tabela 1 przedstawia miejsce szczura w systematyce według WILSONA i REEDERA (1993).

Przodkiem szczura laboratoryjnego jest najprawdopodobniej szczur wędrowny (*Rattus norvegicus*), choć nie jest wykluczone, że jest on efektem skrzyżowania szczura wędrownego i szczura śniadego (*Rattus rattus*). Trzy najbardziej znane odmiany szczurów laboratoryjnych to: albinotyczny Wistar, Sprague-Davley i Long-Evansa. Ten ostatni zwany jest często szczurem kapturowym. Hodowlę albinotycznego Wistara rozpoczęto w 1906 r. w Wistar Institute w Filadelfii. W 1925 r. Mayer rozpoczął selekcję szczurów z pigmentowanych Wistarów i wyprowadził nową linię szczurów, którą nazwał Sprague-Davley. Ze skrzyżowania hete-

rozygotycznego Sprague-Davley i albinotycznego Wistara wziął początek heterozygotyczny biało-czarny szczur, nazwany, od nazwisk hodowców, Long-Evans. Do dnia dzisiejszego z linii szczurów rasy Wistar wyprowadzono szereg szczepów różniących się wieloma cechami fizjologicznymi, takimi jak ciśnienie krwi (na przykład SHR – rasa o podwyższonym ciśnieniu krwi), czy zachowaniem (SAGVOLDEN i współaut. 1992), w szczególności szybkością uczenia się reakcji unikania (BRUSH i współaut. 1985).

Szczury laboratoryjne są niewielkimi zwierzętami, o ciężarze ciała około 300-400 g, dojrzałość płciową osiągają w trzecim miesiącu od urodzenia, żyją do dwóch lat. Są bardzo płodne. Samice po 22 dniach ciąży rodzą średnio 6 młodych, od 2 do 6 razy do roku. Szczury są zwierzętami stadnymi. Mają niewielkie wymagania pokarmowe, są wszystkożerne. Cechy te sprawiły, że spotykamy je w laboratoriach na całym świecie.

NEUROFIZJOLOGICZNE PODSTAWY OKREŚLONYCH ZACHOWAŃ OPOSÓW

Zachowanie się zwierząt, podobnie jak i ludzi, ma ścisły związek z budową i funkcjonowaniem ich układu nerwowego. Poniżej przedstawiono dane dotyczące specyficznych cech anatomicznych centralnego układu nerwowego oposów oraz wynikające z tego określone rodzaje zachowań.

Specyficzną cechą centralnego układu nerwowego oposa jest połączenie półkul mózgu jedynie za pośrednictwem wiązki włókien nerwowych tworzących spoidło przednie. Brak jest natomiast spoidła wielkiego charakterystycznego dla ssaków łożyskowych. Procentowy udział kory nowej w mózgu oposów jest mniejszy niż u łożyskowców. Kora ma charakterystyczną dla łożyskowców budowę sześci-

warstwową (BRÜCKNER i współaut. 1998). W mózgu oposa wykazano, podobnie jak u szczura, rozmieszczenie receptorów serotoniny, ważnego neuroprzekaźnika (DJAVADIAN i współaut. 1999).

W korze nowej, biorąc pod uwagę jej budowę cytoarchitektoniczną wyróżniono korę: wzrokową, somatosensoryczną, słuchową, ruchową, przedczołową, asocjacyjną i zawoju obręczy (WIELOPOLSKA i współaut. 2001). U oposa, tak jak u wszystkich ssaków, w pierwszorzędowej korze somatosensorycznej znajduje się reprezentacja czuciowa powierzchni przeciwległej połowy ciała. W obszarze reprezentacji twarzowej wyodrębniono okolicę, która odpowiada za ruchową reprezentację pyszczka. Ak-

sony z okolicy ruchowej kory nowej dochodzą tylko do pierwszego, względnie drugiego kręgu szyjnego, podczas gdy u ssaków łżyskowych w większości przypadków dochodzą aż do końca rdzenia kręgowego (IVANCO i współaut. 1996).

Układ ruchowy oposa nie jest w pełni rozwinięty w momencie urodzenia. Wykazano, że około 4 tygodnia życia oposy wykazują pełną koordynację ruchów w wodzie, natomiast na stałym podłożu koordynacja ruchów rozpoczyna się w 5 tygodniu życia, a dopiero od 7 tygodnia poruszają się one całkowicie swobodnie (PFLIEGER i współaut. 1996, CABANA 2000). Świadczy to o wcześniejszym dojrzewaniu układu nerwowego, odpowiedzialnego za koordynację ruchów łap, niż układu szkieletowo-mięśniowego podtrzymującego całe ciało. Podobnie przebiega rozwój układu ruchowego u szczurów, jednak kończy się on wcześniej, bo między 16–17 dniem życia (DONATELLE 1977). Mimo różnic anatomicznych i rozwojowych wzorce i repertuar zachowań obserwowanych u oposów podczas poruszania jest podobny do szczurzego. Dotyczy to również chwytania i przytrzymywania zdobyczy (IVANCO i współaut. 1996).

Torbacze słyszą gorzej niż większość ssaków. Opos wykazuje maksymalną czułość słuchu w granicach około 20 dB. Zakres odbieranych częstotliwości wynosi od 3,6 kHz do 77 kHz (FROST i MASTERTON 1994). Dla porównania maksymalna czułość słuchu szczura wynosi około 2 dB, a zakres odbieranych częstotliwości od 0,5 kHz do 80 kHz (KUŚMIEREK 1998).

Opisano interesujące zachowanie oposów związane z odbiorem informacji węchowych. Ocierając się bokami ciała i pierśią o otaczające je przedmioty oposy znaczą teren substancjami z gruczołów wydzielniczych. W swoim otoczeniu pozostawiają również drobiny kału i mocz. W ciepłym, suchym powietrzu wszystkie te substancje szybko zamieniają się w pył i trafiają do podłoża. Właśnie w takim stanie są one wykorzystywane przez oposy do komunikacji chemicznej. Oposy prezentują przy tym specyficzne zachowanie ryjaco-węszące polegające na stukaniu nosem w suche podłoże. W trakcie tego cząsteczki chemiczne dostają się do parzystych narządów przylemieszowych, znajdujących się w głębi podniebienia u nasady kości nosowej, których unerwienie dochodzi do dodatkowych opuszek węchowych (PORAN i współaut. 1993a). U niektórych gatunków ssaków, na przykład u jeleni, narząd przylemieszo-

wy służy głównie do odbioru informacji koniecznych do odnajdywania partnera w okresie godowym. U oposów to zachowanie ryjaco-węszące związane jest raczej z chemiczną komunikacją międzyosobniczą, niż z rozrodem. Podanie znakowanych radioaktywnie substancji zapachowych, nie mających znaczenia dla zachowań rozrodczych, powodowało silne wyznakowanie warstw nabłonka narządów przylemieszowych, a nie dróg węchowych. Wykazano ponadto, że oposy zapamiętują zapach. Kiedy w ich pobliżu znajduje się zapach im znany (niekoniecznie pochodzący od nich) oraz zapach nowy, dłużej wachają ten ostatni (PORAN i współaut. 1993b).

Badając zachowanie społeczne oposów wykazano, że już podczas dojrzewania płciowego zwierzęta te cechuje dymorfizm płciowy. Podczas heteroseksualnych kontaktów samce są bardziej aktywne niż samice, częściej znaczą teren. Samice przyjmują postawę grożącą, otwierają pyszczek, wydają dźwięki odstrasżające, syczą. Postawa ta zanika, jeżeli samica akceptuje samca. Do repertuaru zachowań przedkopulacyjnych należy u samca podążanie za samicą, chwytanie, obejmowanie i obwąchiwanie jej tyłu. W tym czasie zwierzęta kręcą się w koło. W kontaktach między sobą samce są agresywne, chwytają się, kásają, przewracają trzymając się razem (FADEM i CORBETT 1997).

Jak dotąd, poza poznanym repertuarem zachowań ryjaco-węszących i socjalno-seksualnych niewiele wiadomo na temat zdolności oposów do zapamiętywania. Zbadano jedynie funkcjonowanie ich pamięci przestrzennej stosując dwa najbardziej popularne testy do badania, między innymi, pamięci przestrzennej: basen Morrisa i labirynt promienisty Oltona. W pierwszym z nich, zwierzę jest wpuszczone do basenu, w którym w jednym miejscu pod nieprzezroczystą wodą znajduje się platforma. Może ono szybko wydostać się z wody, jeżeli zapamięta miejsce, gdzie ukryta jest platforma. Labirynt promienisty składa się najczęściej z ośmiu ramion, na końcach których umieszcza się kęsy smacznego pokarmu. Zadaniem zwierzęcia jest zapamiętanie, a następnie omijanie tych ramion, które podczas odwiedzin zostały opróżnione z pokarmu. Zwierzę, które wykorzysta informacje z otoczenia do wytworzenia mapy przestrzeni, czyli uformuje pamięć przestrzenną, szybko i poprawnie rozwiąże oba testy. Okazało się jednak, że w basenie oposy miały problem z odnajdywaniem ukrytej pod

wodą platformy, a w labiryncie miały problem z zapamiętaniem i omijaniem wcześniej opróżnionych z pokarmu ramion (KIMBLE i WHISHAW 1994). Wskazywałyoby to na upośledzenie zdolności oposów do rozwiązywania zadań wymagających funkcjonowania pamięci przestrzennej. Wyniki te są zastanawiające, wiadomo bowiem, że pamięć przestrzenna pełni niezwykle istotną rolę w życiu zwierząt (BURES i FENTON 2000; WĘSIERSKA 2000 a, b). Czym więc należy wytłumaczyć upośledzenie zdolności do rozwiązania zadań przestrzennych u oposów? Niestety istniejąca literatura

fachowa nie przynosi odpowiedzi na to pytanie, tak jak i na inne pytania dotyczące zachowania się oposów.

W celu uzupełnienia tej luki przeprowadzono badania nad zachowaniem eksploracyjnym oposów (WĘSIERSKA i TURLEJSKI 2000). Ze względu na podobieństwo oposa do szczura pod względem rozmiarów ciała i trybu życia (aktywność w godzinach wieczornych) wybrano dwa testy służące od wielu lat do analizy badawczego zachowania szczurów: test otwartej polu i test labiryntu „plus”. Uzyskane w nich wyniki są tematem dalszej części artykułu.

ZACHOWANIA EKSPLORACYJNE OPOSÓW I SZCZURÓW

ZNACZENIE EKSPLORACJI W ŻYCIU ZWIERZĄT

Termin „eksploracja” określa badawcze, poszukiwawcze zachowanie się zwierzęcia. Według słynnego etologa KONRADA LORENZA (1982) zwierzęta charakteryzują się ściśle wyspecjalizowanymi zachowaniami eksploracyjnymi, które mogą wiązać się z ich przystosowaniami do danych warunków życia. Wyróżnia się kilka form zachowań związanych z eksploracją: (i) zachowania związane z reakcją orientacyjną, (ii) ogólną, nie ukierunkowaną eksplorację ruchową, (iii) percepcję ukierunkowaną na pojedynczy obiekt, oraz (iv) różnorodne (ruchowe i percepcyjne) zachowania związane z eksploracją otoczenia (BERLYNE 1960, ŁUKASZEWSKA 1996). U ssaków badanie otoczenia odbywa się dzięki poruszaniu, przystawianiu i wachaniu, unoszeniu ciała i rozglądaniu się, jak też nasłuchiowaniu. Może towarzyszyć temu ocieranie się o elementy otoczenia oraz pozostawianie odchodów i wydzielin z gruczołów wydzielniczych. Niezależnie od formy eksploracji zdobyte informacje są pewnym kapitałem zwierzęcia, z którego może ono czerpać korzyści w przyszłości. Ważne informacje są zapamiętywane i wykorzystywane, a nieprzydatne odrzucane. W przypadku badania obiektu ważny jest czas, jaki zwierzę spędza badając go. Jednym z rodzajów pamięci formowanej podczas eksploracji, zarówno ruchowej jak i percepcyjnej, jest pamięć przestrzenna, manifestująca się szczególnie silnie na przykład u szczurów. Zachowania eksploracyjne mogą stać się również źródłem określonych reakcji. Jeżeli szczura umieścimy w klatce, w której znajduje się karmnik do którego pokarm dostarczony będzie po naciśnięciu przez zwie-

rzę dźwigni umieszczonej na ścianie klatki (klatka Skinnera), to do pierwszego, przypadkowego naciśnięcia dźwigni dochodzi właśnie w wyniku spontanicznego badania klatki przez szczura. Reakcja ta wzmocniona pokarmem lub wodą przekształca się w toku treningu w reakcję instrumentalną (WĘSIERSKA i ZIELIŃSKI 1985).

Badając nowe otoczenie zwierzęta narażają się co prawda na straty, ale mogą też czerpać zyski. Taką stratą może być atak drapieżnika, utrata pokarmu, a zyskiem – znalezienie pokarmu lub kryjówki. Intensywność zachowań eksploracyjnych będzie więc pewną wypadkową strachu przed nieznanym i ciekawości, która prowadzi do nagrody. Strach najsilniej manifestuje się podczas pierwszego kontaktu z nowym otoczeniem czy obiektem. Przy kolejnym kontakcie z otoczeniem wzorzec zachowania prezentowany przez zwierzę będzie już inny. Chociaż fizycznie otoczenie pozostaje takie samo to jednak dla zwierzęcia będzie ono inne – inne, gdyż zwierzę posiada już pamięć o nim. W wyniku funkcjonowania tej pamięci następuje zmiana zachowania polegająca na zmianie poprzedniego poziomu reagowania, co określa się jako habituację (ŁUKASZEWSKA 1996). Habituacja jest więc odzwierciedleniem pamięci uformowanej pod wpływem różnorodnych, niespecyficznych bodźców środowiskowych odbieranych podczas eksploracji. Jak już wspomniano, nowe otoczenie jest dla organizmu źródłem bodźców zarówno pozytywnych, jak i negatywnych, których ocena zależy od stanu motywacyjnego organizmu. Dlatego też analiza zachowań eksploracyjnych prezentowanych przez dany gatunek zwierząt podczas pierwszej ekspozycji na nowe otoczenie oraz ich po-

równanie z zachowaniami obserwowanymi podczas następnych ekspozycji, w powtarzalnych warunkach doświadczalnych, może wiele powiedzieć o stanie emocjonalnym zwierzęcia, napędzie ciekawości, strachu, czy wreszcie funkcjonowaniu pamięci. Nie należy natomiast łączyć bezpośrednio zachowania eksploracyjnego z rozrodem (LORENZ 1982).

TESTY SŁUŻĄCE DO BADANIA ZACHOWAŃ EKSPLOKACYJNYCH

Do badania zachowań eksploracyjnych w warunkach doświadczalnych powszechnie stosowany jest test otwartego pola (ang. open field, OF) i podwyższonego labiryntu o kształcie „plus” (ang. elevated „plus” maze, EPM).

Test otwartego pola wykorzystuje naturalną skłonność zwierząt do unikania nowego środowiska, a jednocześnie chęć badania go, czyli antagonizm pomiędzy napędem strachu a ciekawości. Był on wprowadzony początkowo do pomiaru emocjonalności u różnych ras szczurów, którą określano na podstawie ilości pozostawionego kału i moczu (HALL 1934). Następnie, wzbogacony o pomiary lokomocji poziomej i ilości stójek, czyli przystąpienia i uniesienia przednich łapek do góry, służył w szerokim zakresie do badania zachowań eksploracyjnych (DENENBERG 1969).

W naszych doświadczeniach do badania eksploracji otoczenia w teście otwartego pola służyła szara skrzynka o wymiarach metr na metr ustawiona bezpośrednio na podłodze. Do testowania zachowania zwierzęcia w odpowiedzi na nowość w centrum skrzynki umieszczano nowy obiekt – małą kostkę. Podczas badań otwarte pole było odizolowane od otoczenia i oświetlone światłem o niskim natężeniu. Po zakończeniu 10-minutowego testu z określonym zwierzęciem przemywano cały aparat rozcieńczonym alkoholem w celu usunięcia śladów zapachowych.

W labiryncie o kształcie „plus”, poza tendencją zwierzęcia do badania nowego otoczenia wykorzystuje się dodatkowo obserwowaną u szczurów preferencję do pozostawiania w zamkniętej przestrzeni (MONTGOMERY 1955). Aparat używany w naszych doświadczeniach składał się z czterech wąskich szarych ramion o

długości 0,5 metra. Dwa ramiona leżące naprzeciw siebie były otoczone ściankami bocznymi i łączyły się poprzez kwadrat centralny z dwoma całkowicie nieosłoniętymi ramionami. Aparat, który w efekcie przypomina kształtem znak „plus” ustawiony był ponad powierzchnią podłogi, stąd właśnie pochodzi nazwa testu – test podwyższonego labiryntu „plus”. Całość, podobnie jak skrzynka otwartego pola, była oświetlona światłem o niskim natężeniu i odizolowana od otoczenia oraz dokładnie myta rozcieńczonym alkoholem po przetestowaniu każdego zwierzęcia. W obu testach zachowanie zwierząt rejestrowano na taśmie wideo.

WSKA NIKI ZACHOWAŃ EKSPLOKACYJNYCH W TEŚCIE OTWARTEGO POLA I LABIRYNOCIE „PLUS”

Aby opisać jakościowo i ilościowo zachowanie zwierzęcia w otwartym polu, które polega na chodzeniu i badaniu otoczenia, określa się szczegółowo prezentowane przez nie akty zachowania (wskaźniki eksploracyjne), a następnie zlicza się je. W tym celu otwarte pole ukazujące się na ekranie monitora dzieli się umownie na 25 kwadratów, które tworzą trzy obszary: zewnętrzny, czyli peryferyjny w pobliżu ścianek (16 kwadratów), środkowy (8 kwadratów) i centralny (1 kwadrat). Zachowanie każdego zwierzęcia kwantyfikowano obliczając następujące wskaźniki: (i) poruszanie się poziome, czyli liczbę przejść przez kwadraty zewnętrzne, środkowe i kwadrat centralny oraz czas jaki zwierzę spędzało w centrum, (ii) liczbę stójek, czyli unoszenia przednich łapek i opierania ich o ścianki, (iii) liczbę i czas aktów mycia pyszczka i czyszczenia całego ciała określonych jako tak zwany grooming* oraz liczbę grudek kału pozostawionych na dnie aparatu. Za przejście przez pojedynczy kwadrat otwartego pola przyjmowano sytuację, w której wszystkie cztery łapy zwierzęcia znajdowały się w danym kwadracie. Dodatkowo zapisywano czas i liczbę kontaktów z kostką znajdującą się w centrum otwartego pola.

W teście labiryntu „plus” zwierzę postawione na kwadracie łączącym wszystkie ramiona mogło tam pozostać, bądź swobodnie do nich wchodzić. Badawcze zachowanie zwierząt kwantyfikowano więc obliczając następujące

*Grooming – jak dotąd brak powszechnie akceptowanego polskiego terminu opisującego specyficzne zachowanie polegające na myciu pyszczka i czyszczeniu całego ciała, dlatego stosuje się termin angielski.

wskaźniki: (i) procent wejść do nieosłoniętych ramion, w stosunku do wszystkich wejść; (ii) procent czasu spędzonego w nieosłoniętych ramionach bądź w centrum w stosunku do całkowitego czasu trwania doświadczenia (5 min); (iii) liczbę stójek oraz (iv) liczbę i czas trwania aktów groomingu. Sesje doświadczalne powtórzone sześciokrotnie, z 48 godzinną przerwą pomiędzy pierwszym dniem doświadczenia a następnymi. Również w tym teście notowano liczbę grudek pozostawionego kału.

Zachowanie określane jako „grooming”, w obu testach notowane jako wskaźnik eksploracji, jest złożonym zachowaniem, które pełni zróżnicowaną rolę w życiu wielu kręgowców, dlatego poniżej przedstawiamy więcej informacji na jego temat.

GROOMING – PRZYKŁAD SZCZEGÓLNEGO ZACHOWANIA EKSPLORACYJNEGO

Grooming to zachowanie opisane u różnorodnych zwierząt kręgowych, które składa się z szeregu następujących po sobie w stałej kolejności aktów ruchowych związanych z pielęgnacją ciała. Z analizy groomingu u różnych gatunków zwierząt wynika, że zachowanie to ma wiele cech wspólnych i że pojawiło się wczesnie w ewolucji. Podobnie jak inne wymienione powyżej rodzaje zachowań eksploracyjnych, grooming należy do repertuaru zachowań wrodzonych, specyficznych dla gatunku, które są regulowane na poziomie centralnego układu nerwowego. Łańcuch występujących po sobie ruchów nie zależy więc od treningu, czy instrukcji. U ptaków, na przykład pingwinów i kaczek, występuje podobne do groomingu zachowanie pielęgnacyjne nazwane łyskaniem (DELIUS 1988). Szczegółowy wzór groomingu opisano dla różnych gatunków gryzoni, jak na przykład szczurów, wiewiórek, gerbili (THIESEN i współaut. 1983). U szczurów zachowanie to składa się z 25 nieprzypadkowych działań związanych z czyszczeniem pyszczka, głowy i reszty ciała, które zorganizowane są w czterech następujących po sobie fazach o stałym porządku, podobnej amplitudzie i kierunku (zawsze od głowy do ogona) (BERRIDGE i WHISHAW 1992). Modelowy przebieg groomingu szczura polega na myciu pyszczka przednimi łapkami (pocieranie pyszczka), jednostronnym pocieraniu łapkami pyszczka, pocieraniu pyszczka i okolic uszu okrężnymi ruchami łapek i wreszcie pielęgnacji boków ciała, brzucha i genitalii poprzez lizanie i pocie-

ranie, głównie przednimi łapkami. Szczury do czyszczenia ciała wykorzystują również tylne łapy, głównie do drapania się, jednakże rzadko takie zachowanie wchodzi w skład sekwencji groomingu. Analizując aktywność ruchową szczurów wykazano, że składowe elementy groomingu występują w stosunku do siebie w stałej kolejności i powtarzane są zawsze począwszy od pierwszej fazy, to jest od mycia pyszczka. Natomiast zakończenie groomingu może nastąpić w dowolnej jego fazie. Dowiedziono, że uszkodzenie prądkowia, struktury kresomózgowia, wywołuje u szczurów trwałe uszkodzenie sekwencji faz groomingu oraz ich amplitudy, czyli zakresu wykonywanego ruchu (BERRIDGE i WHISHAW 1992).

Poza znaczeniem pielęgnacyjnym związanym z czyszczeniem ciała, obniżeniem temperatury ciała, czy zabezpieczeniem przed przemakaniem poprzez natłuszczenie piór u ptaków (u ptaków łyskanie jest wykonywane w kierunku od ogona do głowy), grooming może również odzwierciedlać stan emocjonalny zwierzęcia. Tego typu grooming ma miejsce, na przykład po umieszczeniu zwierzęcia w nowym dla niego, nieprzyjaznym otoczeniu (np. w otwartym polu lub w labiryncie „plus”), bądź po umieszczeniu nowego obiektu w znanym już otoczeniu (HUGHES 1968, JOLLES i współaut. 1979, WĘSIERSKA i TURLEJSKI 2000). Mówi się wtedy o tzw. „wymuszonym groomingu”, którego czas trwania i częstotliwość różnią się od groomingu pielęgnacyjnego wykonywanego samorzutnie przez zwierzę. „Wymuszony grooming” byłby wynikiem stresu wywołanego przez nowe otoczenie, czy nowe bodźce, a jego wykonanie prowadziło do rozładowania strachu. Miałyby więc działania relaksacyjne, prowadziłyby do przywrócenia homeostazy organizmu. Grooming wyrażający stres obserwowano u dzikich zwierząt trzymanych w warunkach znacznie odbiegających od warunków naturalnych (VON BORELL 1995). Określenie, na ile prezentowane zachowanie pielęgnacyjne odbiega od wzorcowego, świadczyłoby o stanie zdrowia zwierzęcia, mogłoby mieć więc znaczenie terapeutyczne.

Z uwagi na charakterystykę zachowań określonych jako „grooming”, na które składają się serie aktów ruchowych, które zależą od struktur zlokalizowanych w centralnym układzie nerwowym, uważa się, że poznanie mechanizmów odpowiedzialnych za to zachowanie u zwierząt może stać się modelem do rozwiązania problemu schorzeń obserwo-

wanych u ludzi i manifestujących się uporczywymi, powracającymi, obsesyjnymi reakcjami, jak na przykład obsesyjnym myciem rąk. Badania te mogłyby więc przyczynić się do zrozumienia korelacji pomiędzy mechanizmami fizjologicznymi, a ich konsekwencjami behawioralnymi.

GROOMING U OPOSA I INNYCH GATUNKÓW TORBACZY

Grooming, jako jedną z nielicznych form zachowania, opisano u paru gatunków torbaczy z rodziny Didelphidae, jednakże brak takich danych o oposie. U wspomnianego wcześniej oposa wirginijskiego (*Didelphis virginiana*) czyszczenie futra odbywa się przy użyciu łap tylnych, a pyszczka – przy użyciu łap przednich (McMANUS 1974). Opos wełnisty (*Caluromys derbianus*) używa natomiast tylko łap przednich do czyszczenia pyszczki, brzucha i bocznych części ciała oraz do manipulacji, tylna część ciała, jak i ogon, są czyszczone przez lizanie (BUCHER i HOFFMAN 1980). Brak dokładniejszych danych na temat sekwencji groomingu u tych zwierząt.

W testach badających eksplorację analizowano zazwyczaj grooming jako reakcję mycia/czyszczenia się zwierzęcia, bez analizy ilości i rodzajów elementów wchodzących w skład pojedynczej sekwencji. Aby dokładnie prześledzić i porównać grooming oposów i szczurów, zbadano to zachowanie w sytuacji wymuszonej, używając jako materiał cztery oposy i cztery szczury. W tym celu, dwa razy dziennie przez cztery dni, umieszczano pojedyncze zwierzę w pustej, przezroczystej klatce o takich samych wymiarach jak jego klatka domowa. Przez 10 minut nagrywano jego zachowanie na taśmę wideo, a następnie analizowano ilość i czas sekwencji groomingu, oraz ilość i rodzaj elementów, z których składał się łańcuch reakcji w obrębie każdej sekwencji.

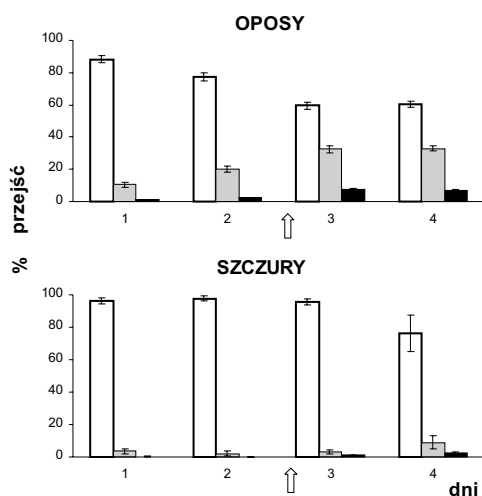
Na podstawie przeprowadzonych obserwacji okazało się, że opos, w odróżnieniu od szczura, rozpoczął kolejne sekwencje zachowania określonego jako grooming równie często od mycia pyszczki, jak i od lizania tylnej łapy, czy drapania się nią. Szczury rozpoczynały sekwencję łańcucha aktów ruchowych od czyszczenia pyszczki, a tylko sporadycznie od drapania się tylną łapą. Liczba sekwencji wykonywanych w tym samym okresie czasu (10 minut) była podobna w przypadku obu gatunków. Czas pojedynczej sekwencji był dłuższy w

przypadku szczurów. Rodzaj aktów ruchowych składających się na czyszczenie głowy był różny u obu gatunków. Oposy, przeciwnie niż szczury, po fazie czyszczenia pyszczki rzadko rozpoczynały mycie oczu czy uszu, natomiast często przechodziły do czyszczenia się tylną łapą. Łapy przednie, które oposy wykorzystywały głównie do mycia głowy, szczury wykorzystywały zarówno do mycia głowy, jak i reszty ciała. Nie znaczy to jednak, że szczury nie czyściły się przy użyciu łap tylnych. Każdy, kto obserwował szczury w klatkach domowych widział, jak drapią się właśnie łapami tylnymi. Jednakże takie zachowania zdarzały się u szczurów, w przeciwieństwie do oposów, poza łańcuchem aktów ruchowych składających się na sekwencje zachowania określonego jako grooming. Na podstawie przedstawionych wyników uważamy, że wzorzec zachowania typu grooming (ilościowy i jakościowy) prezentowany przez oposy jest różny od opisanego dla szczurów. W przypadku oposów czyszczenie przedniej części ciała nie dominuje nad czyszczeniem części tylnej, jak to ma miejsce u szczurów, dla których opisano już wcześniej wyraźny przednio-tylny gradient groomingu z dominacją czyszczenia głowy (BERRIDGE i WHISHAW 1992).

PORÓWNANIE ZACHOWANIA EKSPLORACYJNEGO OPOŚÓW I SZCZURÓW W OTWARTYM POLU

Eksplorację, czyli badawcze, poszukiwawcze zachowanie zwierząt określano analizując intensywność lokomocji, liczby wykonywanych stójek, jak też liczby aktów groomingu czy defekacji. Rycina 2 przedstawia, w kolejnych dniach doświadczenia, procentową liczbę przejść przez kwadraty zewnętrzne, wewnętrzne i centrum otwartego pola. Podczas pierwszego dnia wszystkie zwierzęta najczęściej poruszały się po zewnętrznej części otwartego pola, położonej w pobliżu jego ścianek. Jednakże już drugiego dnia oposy zmieniły strategię eksploracji i w odróżnieniu od szczurów częściej przechodziły przez wewnętrzną część pola oraz centrum. Podczas dwóch pierwszych dni oposy bardzo aktywnie badały ścianki skrzynki, przystawały, obwąchiwały je i dotykały łapkami. Wiązało się to z większą liczbą stójek wykonywanych przez oposy niż szczury (Ryc. 3). Całkowita liczba przejść przez kwadraty zewnętrzne, wewnętrzne i centrum otwartego pola zaobserwowana u oposów znacznie przewyższała wyniki uzyski-

wane przez szczury. Oposy podczas pierwszego dnia przechodziły przez kwadraty zewnętrzne średnio $276,1 \pm 34,0$ razy, a szczury $123,1 \pm 33,3$ razy. Ustawienie nowego obiektu na środku pola wywoływało jego badanie. Oposy częściej niż szczury wchodziły do kwadratu centralnego, podchodziły do kostki, wachały ją, wchodziły na nią i rozglądały się dookoła. Stopniowo malała ich aktywność w części peryferyjnej na korzyść części wewnętrznej i centralnej. Wydłużał się czas, jaki oposy spędzały w centrum.



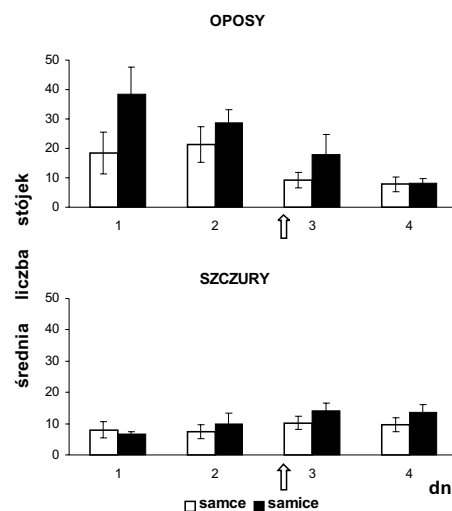
Ryc. 2. Eksploracja ruchowa oposów i szczurów w kolejnych dniach testu otwartego pola.

Liczba przejść przez kwadraty zewnętrzne (białe słupki), wewnętrzne (szare słupki) i kwadrat centralny (czarne słupki) wyrażona jest w procentach wszystkich zaobserwowanych przejść. Wstawienie nowego obiektu oznaczono strzałką. Nad słupkami zaznaczono wielkość średniego błędu standardowego (SEM).

Podczas czwartego dnia doświadczenia zdarzało się, że oposy skutecznie przeskakiwały ściankę skrzynki i uciekały z otwartego pola. Wskakiwanie nie łączyło się ze wzrostem liczby stójek, których oposy wykonywały najczęściej podczas pierwszego dnia doświadczenia, jak pokazano na Ryc. 3. Szczury nigdy nie wyskakiwały z otwartego pola.

Wyraźna preferencja części peryferyjnej otwartego pola zaobserwowana u szczurów nie jest niespodzianką, od dawna bowiem znana jest tendencja tych zwierząt do poruszania się przy ściankach, a zachowanie takie określa się czasem jako tzw. tigmotaksję. Szczury wykazywały większą ostrożność w badaniu otoczenia niż oposy. Nowy przedmiot badały dopiero podczas drugiej prezentacji. Wiązało się to z

dłuższym przebywaniem w centrum i było silniej wyrażone u samic. Więcej aktów groomingu wykonywały samce obu gatunków, różnice pomiędzy płciami u obu gatunków nie były istotne.



Ryc. 3. Stójki, jako przejaw eksploracji percepcyjno-ruchowej u oposów i szczurów w kolejnych dniach testu otwartego pola.

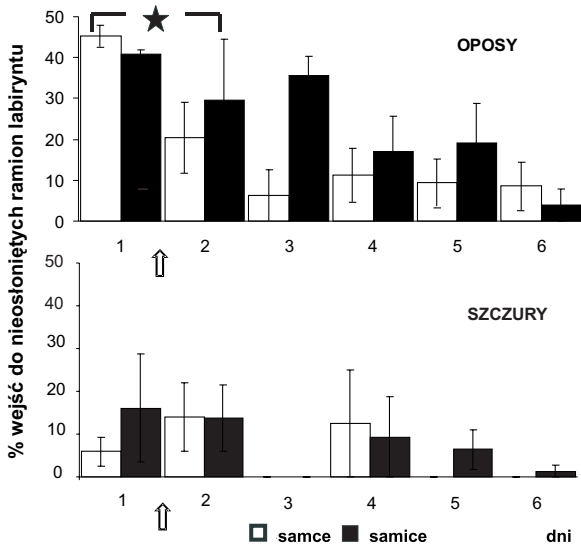
Średnia liczba stójek zaobserwowanych u samców (białe słupki) i samic (czarne słupki) obu gatunków. Pozostałe oznaczenia jak na Ryc. 2.

Podczas przebywania w otwartym polu zwierzęta pozostawiały kał i mocz. Oposy mają zwyczaj załatwiania swoich potrzeb fizjologicznych w jednym miejscu i tak też zachowywały się podczas doświadczenia. Szczury, przeciwnie, pozostawiały swoje wydaliny w różnych miejscach otwartego pola. Liczba defekacji była znacząco wyższa niż u oposów i nie ulegała habituacji.

PORÓWNANIE ZACHOWANIA EKSPLOKACYJNEGO OPOŚÓW I SZCZURÓW W LABIRYNCIE „PLUS”

W labiryncie „plus” eksplorację oceniano głównie analizując liczbę wejść i czas spędzony przez zwierzęta w nieosłoniętych ramionach, w porównaniu do ramion osłoniętych. Pomimo iż oba gatunki zwierząt chętniej przebywały w osłoniętych ściankami ramionach aparatu, to jednak zachowanie oposów różniło się wyraźnie od zachowania szczurów. W przypadku oposów podczas pierwszego dnia doświadczenia zaobserwowano wysoki procent wejść do nieosłoniętych ramion w stosunku do wejść do wszystkich ramion, co pokazują wyniki

umieszczone na Rycinie 4. Poziom ten dla oposów stopniowo obniżał się podczas kolejnych dni doświadczenia, podczas gdy dla szczurów już od pierwszego dnia testu był niski. Pomi-



Ryc. 4. Wejścia do nieosłoniętych ramion labiryntu „plus”, jako przejaw eksploracji ruchowej oposów i szczurów w kolejnych dniach testu.

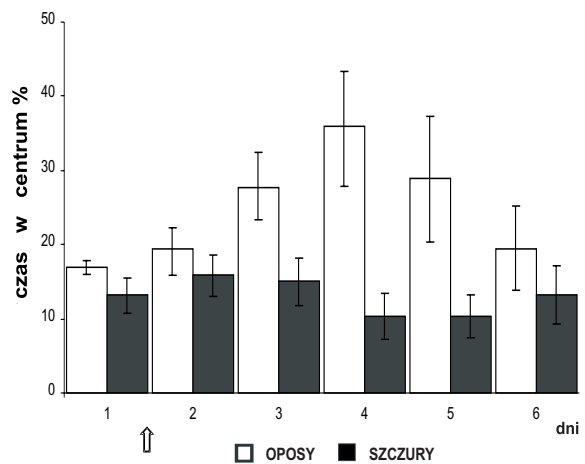
Liczba wejść do nieosłoniętych ramion zaobserwowana u samców (białe słupki) i samic (czarne słupki) obu gatunków wyrażona jest w procentach wejść do wszystkich ramion. Gwiazdka wskazuje, że w przypadku oposów liczba wejść zaobserwowanych w pierwszym i drugim dniu testu różniła się istotnie od liczby wejść zaobserwowanych w następnych dniach. Nad słupkami zaznaczono wielkość średniego błędów standardowych (SEM). Strzałka oznacza 48 godzinny przebieg w doświadczeniach.

mo, iż oposy unikały otwartych ramion (liczba wejść do otwartych ramion labiryntu „plus” malała w kolejnych dniach testu, w porównaniu do pierwszego dnia testu) (Ryc. 4), to jednak, w odróżnieniu od szczurów, nie unikały one otwartej przestrzeni. Widać to, kiedy porównujemy czas, jaki oba gatunki zwierząt spędziły w centralnym kwadracie łączącym ramiona labiryntu „plus” (Ryc. 5). Oposy znacznie dłużej niż szczury przebywały w centrum. Pozostawanie w centrum pozwalało zwierzętom obserwować dalsze otoczenie. Wyniki te ukazują, że w odróżnieniu od szczurów, oposy nie unikały otwartej przestrzeni. Liczba aktów groomingu prezentowanych przez oposy i szczury

nie różniła się. Stwierdzono natomiast, że oposy, w odróżnieniu od szczurów, wykonywały grooming w centralnym kwadracie. Liczba stójek była podobna u obu gatunków i malała w kolejnych dniach doświadczenia. Podobnie jak w teście otwartego pola, także i tym razem, szczury defekowały więcej niż oposy.

PORÓWNAWCZA INTERPRETACJA ZACHOWANIA EKSPLORACYJNEGO OPOSÓW I SZCZURÓW

Zachowanie eksploracyjne oposów, mimo pewnych podobieństw, było różne od zachowania szczurów. Podobieństwo dotyczyło przede wszystkim występowania podczas eksploracji takich samych aktów zachowania oraz tendencji do pozostawania w pobliżu ścianek podczas pierwszego kontaktu z warunkami doświadczalnymi (tak otwartego pola, jak i labiryntu „plus”). Natomiast zasadniczą cechą, różniącą zachowanie eksploracyjne oposów i szczurów była odmienna strategia badania otoczenia. Zachowanie badawcze oposów cechowała duża ruchliwość i zmiana wzorca ekspl-



Ryc. 5. Czas przebywania oposów (białe słupki) i szczurów (czarne słupki) w kwadracie łączącym ramiona osłonięte i nieosłonięte labiryntu „plus”.

Czas przebywania w centrum podano w procentach całkowitego czasu trwania doświadczenia. Pozostałe oznaczenia jak na Ryc. 4.

racji: przechodzenie od eksploracji części peryferyjnej do eksploracji całego otoczenia wraz z jego częścią centralną. Brak unikania części centralnej wskazuje na skłonność oposów do podejmowanie wysokiego ryzyka. Te obserwacje są zgodne z biologią oposów, które pędzą

samotniczy, drapieżny tryb życia. Podczas polowania oposy szybko poruszają się na otwartym terenie bądź wśród zarośli. Ryzykują wtedy, iż same staną się łupem. Obroną jest ucieczka do kryjówek, co wiąże się jednak z utratą pożywienia. Aktywność prowadząca do zdobycia pokarmu wiąże się z zyskiem, a jej zmiana w obecności zagrożenia pociąga za sobą z jednej strony stratę (pokarmu), z drugiej zaś strony zysk związany z uniknięciem zagrożenia. Aby gatunek mógł trwać, konieczny jest kompromis pomiędzy zyskami a stratami leżącymi u podstawy zachowania (KAVALIERS i CHOLERIS 2001). Wydaje się, że skłonność do podejmowania wysokiego ryzyka przez oposy w warunkach naturalnych okazała się na tyle dla nich korzystna, że została utrwalona jako stała, wartościowa cecha zachowania oposów.

Stąd obserwowana w doświadczeniach silna tendencja do eksploracji całego otoczenia wraz z jego częścią centralną, oraz w końcowej fazie chęć opuszczenia otwartego pola. Aktywną ucieczkę z otwartego pola obserwowano u wielu oposów w piątym dniu doświadczenia (na wykresach nie przedstawiono już wyników uzyskanych w tym dniu): oposy starały się wtedy przeskoczyć ścianki otaczające pole. Natomiast w labiryncie manifestowały czujność pozostając w jego centrum. Dążenie oposów do opuszczenia aparatu doświadczalnego było prawdopodobnie wynikiem poszukiwania kryjówki, w którą nie było wyposażone ani otwarte pole, ani labirynt „plus”. W warunkach domowych, podczas sprzątania klatek, w wyniku zadziałań nieoczekiwanych, gwałtownych bodźców, jak na przykład szybkiego ruchu ręki eksperymentatora, czy nagłego bodźca akustycznego oposy chowały się do domku w klatce domowej, lub wyskakiwały z otwartej klatki i szukały kryjówki w zakamarkach pokoju. Z obroną aktywną spotykaliśmy się u oposów również w testach na rozpoznawanie obiektów (nie opublikowane wyniki badań M.W.). Po wstępnej, krótkiej fazie biegania po platformie oposy rozpoczynały badanie ustawionych na niej obiektów takich jak butelka, słoik, odwrócona do góry dnem miseczka czy talerzyk. Początkowo krążyły i obwąchiwały je, a następnie sprawdzały pod kątem wykorzystania jako kryjówki. Usiłowały wejść pod miskę, która była podobna do ich domków w klatkach domowych. Wchodziły też na wyższe obiekty i rozglądały się wokół, badając dalsze otoczenie.

Zachowanie obronne (ang. defensive behavior), u podstawy którego leży strach i lęk

ma ścisły związek z procesem szacowania ryzyka (ang. risk assessment) (KAVALIERS i CHOLERIS 2001). Analizując zachowanie oposów pod względem napędu lękowego można przypuszczać, że jest on najsilniejszy w początkowej fazie eksploracji, a następnie dochodzi do przewagi napędu ciekawości, przy czym oba te napędy balansują na podobnym poziomie zabezpieczając zarówno zdobycie pożywienia, jak i efektywną ucieczkę przed wrogiem. Aby określić faktyczny poziom lęku, czy strachu konieczne byłoby przeprowadzenie badań nad zachowaniem eksploracyjnym oposów po podaniu leków obniżających lęk, na przykład diazepam.

Podczas testów z użyciem otwartego pola oraz labiryntu „plus” szczury prezentowały typowe, znane z literatury, zachowanie określone jako zachowanie bierno-obronne, przez cały czas wyraźnie preferowały obszar przy ściankach obu aparatów testowych, czyli wykazywały silną tigmotaksję (WĘSIERSKA i TURLEJSKI 2000). Ich zachowanie zmieniało się stopniowo, podchodzenie do centrum następowało w drugim dniu prezentacji nowego przedmiotu. Sugeruje to, iż w zachowaniu szczurów większą rolę odgrywa selektywne skupianie się na nowości otoczenia (puste otwarte pole), bądź przedmiotu (kostka w centrum otwartego pola). Nowość odbierana jest przez szczury jako zagrożenie: w warunkach naturalnych może to być przecież zatruty pokarm, pułapka itd. Dlatego też szczury stosują w odpowiedzi na nowość bierną obronę, czekają kryjąc się w labiryncie, będąc w grupie wysyłają zwiadowcę. Szczególnie silną reakcją bierno-obronną obserwuje się u szczurów dzikich, w nowym otoczeniu mniej i wolniej poruszających się w porównaniu do szczurów hodowlanych (BLANCHARD i współaut. 1986). Można przypuszczać, że przyjmowanie, przez szczury jako gatunek, postawy bierno-obronnej obniżało ryzyko utraty życia, a tym samym utrwaliło taktykę zmiennego, ale ostrożnego zachowania, całkowicie odmienną od taktyki prezentowanej przez oposy.

Podsumowując, zachowanie eksploracyjne zarówno oposów, jak i szczurów kontrolowane jest przez napęd ciekawości i strachu. Różnice w zachowaniu, począwszy od drugiej sesji doświadczalnej, świadczą, iż w zależności od gatunku napędy przejawiają się na różnym poziomie. W wyniku tego oposy i szczury ujawniają inne, choć stałe dla obu testów, taktyki związane z eksploracją otoczenia. Podobne ce-

chy zachowania oposów, prezentowane przez nie w obu testach, świadczą o utrwalonej genetycznie, a więc opłacalnej dla gatunku, taktyce zachowania charakteryzującej się podejmowaniem wysokiego ryzyka. Intensywne poruszanie się i badanie nowości, to taktyka dominująca w ich zachowaniu, która zapewniła im sukces ewolucyjny.

PODSUMOWANIE

Oposy dobrze znoszą warunki hodowli, łatwo się rozmnażają. Jak wszystkie torbacze nie wykształcają pełnego łożyska. Młode rodzą się pod postacią niedojrzałych embrionów i pozostają całkowicie nieosłonięte podczas dalszego rozwoju, który przebiega poza organizmem matki, dlatego stanowią łatwo dostępny materiał do badań porównawczo-rozwojowych. Procesy zapamiętywania i uczenia się oposów nie są dobrze poznane. Istniejące dane sugerują upośledzenie funkcjonowania ich pamięci przestrzennej.

Akty zachowań prezentowane podczas eksploracji przez oposy były podobne do obserwowanych u szczurów. Jednakże oposy wykazywały inną niż szczury strategię eksploracji ruchowej i ruchowo-percepcyjnej z wyraźną tendencją do opuszczenia poznanego otoczenia. Sugeruje to zależność eksploracji zarówno od napędu ciekawości, jak i od napędu strachu. Napęd ciekawości odpowiedzialny byłby za intensywne poruszanie się, oraz za szybkie przenoszenie uwagi ze znanych elementów otoczenia na nowe. Strach manifestowałby się jako tzw. „obrona czynna”, czyli poszukiwanie miejsca zapewniającego ukrycie się. Powtarzalność

Na uwagę zasługuje fakt, iż pomimo dwudziestoletniej hodowli oposów w warunkach sztucznych, w kontaktach z człowiekiem cechuje je nadal znacznie większa nieufność niż szczury. Czy zmieni się to z biegiem lat? Na to pytanie będą mogli odpowiedzieć inni.

zachowań eksploracyjnych sugeruje istnienie wrodzonego, nerwowego mechanizmu kontrolującego repertuar zachowań oposów.

Zachowanie pielęgnacyjne (grooming) u oposów składa się z takich samych aktów zachowań jak u szczurów. U oposów czas trwania sekwencji groomingu był jednak krótszy niż w przypadku szczurów, brak było też gradientu głowa – reszta ciała, znaczący okazał się udział tylnej łapy w czyszczeniu ciała. Neurobiologiczne podłoże zachowań określanых jako grooming nie zostało jeszcze u oposa zbadane.

Wysoka aktywność lokomotoryczna prezentowana przez oposy podczas badania otoczenia w testach na spontaniczną eksplorację wydaje się mieć ścisły związek z biologią wolno żyjących oposów, zwierząt małych, drapieżnych i wszystkożernych zarazem, żyjących samotniczo w północno-wschodniej części Brazylii.

Nadal otwartym tematem pozostaje poznanie zdolności oposów, jako przedstawicieli torbaczy, do formowania różnych form pamięci, strukturalne i emocjonalne podłoże ich zachowań eksploracyjnych oraz wpływ hodowli na udomowienie tych zwierząt.

SPECIES – SPECIFIC EXPLORATORY BEHAVIOR IN THE GRAY SHORT-TAILED OPOSSUM (*MONODELPHIS DOMESTICA*) AND RAT (*RATTUS NORVEGICUS*) LONG-EVANS STRAIN

S u m m a r y

The Brazilian gray short-tailed opossum (*Monodelphis domestica*) is a member of Didelphidae, the oldest extant family of marsupial mammals. In the wild they are solitary, omnivorous animals feeding also on insects and small vertebrates, captured as a result of active searching and hunting behavior. They are living in the semiarid tropical part of South America. This species was introduced as a laboratory animal only in the last twenty years. Gray opossum breeds easily in laboratory conditions. Females do not have a pouch (marsupium). Pups are born after about a 14 day gestation. This is a very early stage of development, which was the main reason of introducing this species as a model of developmental research. Little is known

about the behavior of wild opossums. Laboratory investigations have thus far been devoted mainly to their sexual and scent-marking behavior. This article describes the biology of the gray short-tailed opossum and laboratory investigations concerning exploratory behavior. Presented by them in the empty box test of grooming, the open field test (OF) and in the elevated plus maze test (EPM). The exploratory behavior of the opossums was compared with the behavior of Long-Evans rats. A common feature of both species was the higher level of ambulation in the peripheral part of the field than in the internal and center part of the OF, and avoidance of open arms in the EPM on the first exposition to the experimental situation. In the

subsequent expositions to the experimental conditions, opossums modified patterns of the open field and the EPM exploration. In the OF their locomotor activity was shifted from peripheral part of the field to its internal and center part, in the EPM they also spent more time in the center of the maze. In the OF test opossums showed higher number of contacts with the new object than rats. In both tests rats defecated more. Although both opossums and rats showed similar exploratory repertoire in both tests, strategy of exploration employed by the opossums was different from that employed by the rats. The pattern of grooming be-

havior observed in opossums and rats also showed important differences. On the basis of those results we interpret the opossum's behavior in terms of a species-specific balance of fear and curiosity, different than in the case of rats.

Serdecznie dziękuję doc. dr hab. Krzysztofowi Turlejskiemu za krytyczne uwagi w trakcie przygotowywania artykułu.

LITERATURA

- APLIN K., ARCHER M., 1987. *Recent advances in marsupial systematics with a new syncretic classification*. [W:] *Possums and Opossums: Studies in Evolution*. M. ARCHER (red.). Surrey Beatty and Sons and Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney, 15-22.
- BERLYNE D. E., 1960. *Conflict, Arousal and Curiosity*. McGraw-Hill. New York.
- BERRIDGE K. C., WHISHAW I. Q., 1992. *Cortex, striatum and cerebellum: control of serial order in a grooming sequence*. Exp. Brain Res. 90, 275-290.
- BLANCHARD R. J., FLANNELLY K. J., BLANCHARD D. C., 1986. *Defensive behaviours of laboratory and wild Rattus norvegicus*. J. Comp. Psychol. 100, 101-107.
- BRÜCKNER G., HÄRTIG W., SEEGER J., RÜBSAMEN R., REIMER K., BRAUER K., 1998. *Cortical perineuronal nets in the gray short-tailed opossum (Monodelphis domestica): a distribution pattern contrasting with that shown in placental mammals*. Anat. Embryol. 197, 249-262.
- BRUSH F. R., BARON S., FROELICH J. C., ISON J. R., PELLEGRINO L. J., PHILIPS D. S., SAKELLARIS P. C., WILLIAMS V. N., 1985. *Genetic differences in avoidance learning by Rattus norvegicus: escape /avoidance responding, sensitivity to electric shock, discrimination learning, and open-field behavior*. J. Comp. Psychol. 99, 60-73.
- BUCHER J., HOFFMAN R., 1980. *Mammalian Species No. 140*. American Society of Mammalogists.
- BURES J., FENTON A. A., 2000. *Neurophysiology of spatial cognition*. News Physiol. Sci. 15, 233-240.
- CABANA T., 2000. *The development of mammalian motor systems: The opossums Monodelphis domestica as a model*. Brain Res. Bull. 53, 615-626.
- DELIUS J. D., 1988. *Preening and associated comfort behavior in birds*. Ann. N.Y. Acad. Sci., 525, 428-437.
- DENENBERG V. H., 1969. *Open-field behavior in the rat: what does it mean?* Ann. N.Y. Acad. Sci. 159, 852-859.
- DJAVADIAN R. L., WIELOPOLSKA E., BIALOSKORSKA K., TURLEJSKI K., 1999. *Localization of the 5-HT1A receptors in the brain of opossums (Monodelphis domestica)*. Neuroreport 10, 3195-3200.
- DONATELLE J. M., 1977. *Growth of the corticospinal tract and the development of placing reactions in the postnatal rat*. J. Comp. Neur. 175, 207-232.
- FADEM B. H., CORBETT A., 1997. *Sex differences and the development of social behavior in a marsupial, the gray short-tailed opossum (Monodelphis domestica)*. Physiol. Behav. 61, 857-861.
- FROST S. B., MASTERTON R. B., 1994. *Hearing in primitive mammals: Monodelphis domestica and Marsomys elegans*. Hear Res. 76, 67-72.
- HALL C. S., 1934. *Emotional behavior in rats. I. Defecation and urination as measures of individual differences in emotionality*. J. Comp. Physiol. Psychol. 18, 385-403.
- HOPE R. M., 1993. *Selected features of marsupial genetics*. Genetica 90, 165-80.
- IVANCO T. L., PELLIS S. M., WHISHAW I. Q., 1996. *Skilled forelimb movements in prey catching and in reaching by rats (Rattus norvegicus) and opossums (Monodelphis domestica): relations to anatomical differences in motor system*. Behav. Brain Res. 79, 163-181.
- JOLLES J., ROMPA-BARENDREGT J., GISPEN W. H., 1979. *Novelty and grooming behavior in the rat*. Behav. Neur. Biol. 25, 563-572.
- HUGHES R. N., 1968. *Behaviour of male and female rats with free choice of two environments differing in novelty*. Anim. Behav. 16, 92-96.
- KAVALIERS M., CHOLERIS E., 2001. *Antipredator responses and defensive behavior: ecological and ethological approaches for the neurosciences*. Neurosci. Biobehav. Rev. 25, 577-586.
- KIMBLE D., WHISHAW I. Q., 1994. *Spatial behavior in the Brazilian short-tailed opossum (Monodelphis domestica): comparison with the Norway rat (Rattus norvegicus) in the Morris water maze and radial maze*. J. Comp. Psychol. 108, 148-155.
- KRAUS D., FADEM B. H., 1987. *Laboratory management of the gray short-tailed opossum II: Reproduction, development and physiology*. Lab. Anim. Sci. 37, 478-482.
- KUŚMIEREK P., 1998. *Słyszanie i lokalizacja dźwięków przez ssaki*. Kosmos 47, 359-369.
- LORENZ K. Z., 1982. *The Foundations of Ethology*. Simon & Schuster, New York.
- ŁUKASZEWSKA I., 1996. *Eksploracja i habituacja*. Kosmos 45, 375-389.
- MCMANUS J. J., 1974. *„Didelphis virginiana” Mammalian Species*. The American Society of Mammalogists, 40.
- MOLNAR Z., KNOTT G. W., BLAKEMORE C., SAUNDERS N. R., 1998. *Development of thalamocortical projections in the South American gray short-tailed o-*

- ssum (*Monodelphis domestica*). J. Comp. Neurol. 398, 491–514.
- MONTGOMERY K. C., 1955. *The relation between fear induced by novel stimulation and exploratory behavior*. J. Comp. Physiol. Psychol. 48, 254–260.
- PELIEGER J.-F., CASSIDY G., CABANA T., 1996. *Development of spontaneous locomotor behaviors in the opossum, Monodelphis domestica*. Behav. Brain Res. 80, 137–143.
- PORAN N. S., VANDOROS A., HALPERN M., 1993 a. *Nuzzling in the gray short-tailed opossum I: delivery of odors to vomeronasal organ*. Physiol. Behav. 53, 959–967.
- PORAN N. S., TRIPOLI R., HALPERN M., 1993 b. *Nuzzling in the gray short-tailed opossum II: familiarity and individual recognition*. Physiol. Behav. 53, 969–973.
- SAGVOLDEN T., HENDLEY E. D., KNARDAHL S., 1992. *Behavior of hypertensive and hyperactive rat strains: hyperactivity is not unitarily determined*. Physiol. Behav. 52, 49–57.
- THIESSEN D., PENDERGRASS M., YOUNG R. K., 1983. *Development and expression of autogrooming in the Mongolian gerbil, Meriones unguiculatus*. J. Comp. Psychol. 97, 187–190.
- VANDEBERG J. L., 1983. *The gray short-tailed opossum: A new laboratory animal*. ILAR News 26, 9–12.
- VON BORELL E., 1995. *Neuroendocrine integration of stress and significance of stress for the performance of farm animals*. Appl. Anim. Behav. Sci. 44, 219–227.
- WĘSIERSKA M., TURLEJSKI K., 2000. *Spontaneous behavior of the gray short-tailed opossum (Monodelphis domestica) in the elevated plus-maze: comparison with Long-Evans rats*. Acta Neurobiol. Exp., 60, 479–487.
- WĘSIERSKA M., 2000 a. *Behawioralne metody oceny pamięci przestrzennej u zwierząt*. Kosmos 49, 75–85.
- WĘSIERSKA M., 2000 b. *Wpływ różnorodnych czynników na kształtowanie się pamięci przestrzennej u zwierząt*. Kosmos 49, 87–96.
- WĘSIERSKA M., ZIELIŃSKI K., 1985. *Extinction, reinstatement, spontaneous recovery of the conditioned suppression and stability of the conditioned inhibitor performance*. Acta Neurobiol. Exp. 45, 1–24.
- WIELOPOLSKA E., DJAVADIAN R., KRUBITZER L., TURLEJSKI K., 2001. *Neocortical areas and their connections in the opossum Monodelphis domestica*. Acta Neurobiol. Exp. 61, 200.
- WILSON D. A., REEDER D. M., 1993. *Mammal Species of the World, A Taxonomic and geographical Reference*. Wydanie 2. Smithsonian Institution Press, Washington.