



ÁDÁM MIKLÓSI

ZACHOWANIE, EWOLUCJA I PROCESY POZNAWCZE PSA



G A L A K T Y K A

ÁDÁM MIKLÓSI

**ZACHOWANIE, EWOLUCJA
I PROCESY
POZNAWCZE PSA**

G A L A K T Y K A

Tytuł oryginalny: *Dog Behaviour, Evolution, and Cognition, second edition*

Dog Behaviour, Evolution, and Cognition, second edition was originally published in English in 2015.

This translation is published by arrangement with Oxford University Press.

Galaktyka is solely responsible for this translation from the original work

and Oxford University Press shall have no liability for any errors, omissions or inaccuracies

or ambiguities in such translation or for any losses caused by reliance thereon.

Wydanie oryginalne *Dog Behaviour, Evolution, and Cognition, wydanie drugie* zostało opublikowane w języku angielskim w 2015 r. Niniejsze tłumaczenie opublikowano za zgodą Oxford University Press. Wydawnictwo Galaktyka ponosi wyłączną odpowiedzialność za jego poprawność. Oxford University Press nie ponosi odpowiedzialności za ewentualne błędy, pominięcia, nieścisłości lub niejasności obecne w polskim tłumaczeniu.

© Ádám Miklósi 2015

All right reserved.

No part of this publication may be reproduced, stored in a retrieval system, or transmitted, in any form or by any means, without the prior permission in writing Oxford University Press, or as expressly permitted by law, by licence or under terms agreed with the appropriate reprographics right organization. Enquiries concerning reproduction outside the scope of the above should be sent to the Right Department, Oxford University Press, at the address above.

Wszelkie prawa zastrzeżone.

Żadna część niniejszej książki nie może być reprodukowana, przechowywana w systemach wyszukiwania ani przesyłana w żaden sposób bez wcześniejszej zgody na piśmie od Oxford University Press lub w sposób wyraźnie dozwolony przez prawo, na podstawie licencji lub na warunkach uzgodnionych z właściwą organizacją zajmującą się prawami reprograficznymi. Pytania dotyczące reprodukcji wykraczające poza powyższe należy kierować do Działu Prawego Oxford University Press.

© for the Polish edition Galaktyka Sp. z o.o., Łódź 2025

90-562 Łódź, ul. Żeligowskiego 35/37

tel.: 042 639 50 18, tel./fax 042 639 50 17

e-mail: info@galaktyka.com.pl

www.galaktyka.com.pl

ISBN 978-83-7579-989-7

Ilustracje na okładce: DepositPhotos

Przekład: mgr Beata Leszczyńska dipCABT (COAPE) (rozdz. 2, 4, 6, 8, 10, 14),

mgr Piotr Leszczyński dipCABT (COAPE) (rozdz. 1, 5, 9, 12, 13),

Ewa Pasikowska dipCABT (COAPE) (rozdz. 3, 7, 11, 15, 16)

Redakcja naukowa: dr inż. Magdalena Malec

Redakcja językowa: Marta Sobczak-Proga

Redakcja techniczna: Marta Sobczak-Proga

Korekta: Monika Ulatowska

Projekt okładki: Garamond

Skład: Garamond

Druk: Drukarnia READ ME

Koordinacja projektu: Marta Sobczak-Proga

UWAGA

Medycyna jest gałęzią nauki cechującą się stałym rozwojem wiedzy. Badania naukowe i trwały postęp w klinicznych metodach postępowania wywierają także wpływ na farmakoterapię. Autorzy niniejszego dzieła starali się przedstawić dokładne informacje i wskazówki dotyczące dawkowania różnych leków przy odpowiednim zastosowaniu oraz w zgodzie z aktualnym stanem wiedzy. Te wskazówki dawkowania są zgodne ze standardowymi przepisami i wskazaniami producentów. Mimo to, ani Autorzy, ani Wydawnictwo, nie mogą gwarantować prawidłowości dawkowania. Lekarzom praktykującym zaleca się, aby w każdym przypadku stosowania leków uwzględniali informacje producenta odnośnie dawkowania i przeciwwskazań. Podanie w niniejszej książce nazw użytkowych, nazw handlowych, oznakowań towarów itp. nie uprawnia do przypuszczeń, że takie nazwy można uznać za wolne w sensie ustawodawstwa o znakach fabrycznych i o ochronie prawnej znaków fabrycznych, czyli takie, które każdy może dowolnie używać. Niniejsze dzieło jest chronione prawem autorskim. Ugruntowane w ten sposób prawa, zwłaszcza prawo wykonywania przekładów, przedruków, wygłaszania wykładów i odczytów, wykorzystywania fotografii i tabel, przesyłania drogą radiową, mikrofilmowania lub powielania innymi sposobami oraz gromadzenia i magazynowania w zakładach przetwarzania danych, są zastrzeżone, z uwzględnieniem także wykorzystywania w postaci streszczenia. Powielanie niniejszego dzieła lub jego części jest, nawet w pojedynczym przypadku, dozwolone jedynie w granicach prawnych postanowień ustawy obejmującej prawo autorskie. Wykroczenia podlegają postanowieniom karnym wynikającym z ustawy o prawie autorskim.

Spis treści

1	Psy – perspektywa historyczna	1
1.1.	Wprowadzenie	1
1.2.	Od behawioryzmu do etologii poznawczej	1
1.2.1.	Początki: pierwsze psy w laboratorium	2
1.2.2.	Psychologia porównawcza	3
1.2.3.	Eksperymenty naturalistyczne	7
1.2.4.	Pies jako indywidualny byt	8
1.2.5.	Zagadnienie dziedziczenia u psów	9
1.2.6.	Badanie rozwoju zachowania u psów: geny kontra środowisko	10
1.2.7.	Porównanie: wilki i psy	11
1.2.8.	Rewolucja poznawcza a psy	11
1.3.	Uwagi praktyczne	12
1.4.	Wnioski i trzy wyzwania na przyszłość	12
	Dalsze lektury	13
	Bibliografia	13
2	Koncepcje w badaniu zachowania psów	17
2.1.	Dziedzictwo Tinbergena: cztery pytania plus jedno	17
2.1.1.	Opis zachowania	17
2.1.2.	Pierwsze pytanie: funkcja	17
2.1.3.	Drugie pytanie: ewolucja	18
2.1.4.	Trzecie pytanie: mechanizm	20
2.1.5.	Czwarte pytanie: rozwój	20
2.2.	Rozważania ewolucyjne	21
2.2.1.	Adaptacja i egzaptacja	21
2.2.2.	Homologia i konwergencja	22
2.3.	Antropomorfizm: jak to jest być psem?	23
2.4.	Lupomorfizm czy babymorfizm?	25
2.5.	Etologiczne podejście do systemów zachowań	26
2.5.1.	Modelowanie zachowania metodą odgórną (<i>top-down</i>) lub oddolną (<i>bottom-up</i>)	26
2.5.2.	Kanon Morgana	29
2.5.3.	Trudne do uchwycenia rozróżnienie procesów asocjacyjnych i poznawczych	29
2.5.4.	Porównanie treści i operacji umysłu	30
2.5.5.	Inteligencja osobników	30
2.5.6.	Epigeneza i socjalizacja	31
2.6.	Etokognitywny model mentalny psa	31
2.7.	Uwagi praktyczne	35
2.8.	Wnioski i trzy wyzwania na przyszłość	36
	Dalsze lektury	36
	Bibliografia	36
3	Kwestie metodologiczne w badaniu zachowania psów	41
3.1.	Wprowadzenie	41
3.2.	Odkrywanie zjawisk i zbieranie danych	41

3.3. Jak mierzyć zachowania psów?	43
3.3.1. Ilościowe pomiary zachowania	43
3.3.2. Jakościowa ocena zachowania	47
3.3.3. Narzędzia do pomiarów zachowania	48
3.4. Wybór właściwej procedury	50
3.5. Porównywanie zachowań	51
3.5.1. Wilki i psy	51
3.5.2. Porównywanie ras	52
3.5.3. Psy i dzieci	56
3.6. Wybór grup reprezentatywnych (<i>sampling</i>) i problem pojedynczych przypadków ($n = 1$)	58
3.7. Obecność ludzi podczas testów	58
3.8. Motywatory w nauce i zadaniach treningowych u psów	59
3.9. Ankiety	61
3.10. Uwagi praktyczne	64
3.11. Wnioski i trzy wyzwania na przyszłość	64
Dalsze lektury	64
Bibliografia	65
4 Psy w środowiskach antropogenicznych: rodzina i społeczeństwo	69
4.1. Wprowadzenie	69
4.2. Czynniki warunkujące współistnienie człowieka z psem	69
4.3. Modelowanie ogólnej struktury populacji psów	71
4.4. Psy w społeczeństwie ludzkim	72
4.4.1. Psy jako zwierzęta towarzyszące	74
4.4.2. Psy jako zwierzęta pomagające w pracy	74
4.4.3. Psy jako zwierzęta gospodarskie	75
4.4.4. Psy jako tabu i istoty duchowe	76
4.5. Interakcje między psami i ludźmi w miejscach publicznych	76
4.6. Psy w rodzinie	77
4.6.1. Psy jako członkowie rodziny	77
4.6.2. Psy jako część struktury rodzinnej	79
4.6.3. Interakcje behawioralne w rodzinach wielogatunkowych	79
4.6.4. Psy jako substytut rodziny	80
4.7. Psy a dobrostan ludzi	80
4.7.1. Bezpośredni społeczny wpływ psów	80
4.7.2. Pośredni stymulujący wpływ psów	81
4.8. Rywalizacja społeczna w grupach składających się z ludzi i psów oraz jej konsekwencje	81
4.8.1. Agresja między człowiekiem a psem w rodzinie	81
4.8.2. Badanie zjawiska „gryzących psów”	82
4.8.3. Identyfikacja zagrożeń	82
4.9. Psy wyrzucone z domów – życie w schroniskach dla zwierząt	86
4.9.1. Przyjęcie do schroniska	87
4.9.2. Życie w schronisku	87
4.9.3. Dobrostan w schronisku	87
4.9.4. Ocena i szkolenie	89
4.10. Wyzwania dla psów w społeczeństwie postmodernistycznym	91
4.11. Uwagi praktyczne	91
4.12. Wnioski i trzy wyzwania na przyszłość	91
Dalsze lektury	92
Bibliografia	93
5 Przegląd porównawczy gatunków z rodziny psowatych	97
5.1. Wprowadzenie	97
5.2. Taksonomia psowatych i ich krewnych	97
5.2.1. Taksonomia rodzaju <i>Canis</i>	97

5.2.2. Zmiany w taksonomii wilków	98
5.3. Rozmieszczenie geograficzne	99
5.3.1. Szakale i kojoty	99
5.3.2. Rozmieszczenie wilka (<i>Canis lupus</i>)	101
5.4. Ewolucja psowatych	103
5.4.1. Pierwsze 40 milionów lat	103
5.4.2. Ewolucja wilka	104
5.5. Ekologia i dynamika życia grupowego u przedstawicieli rodzaju <i>Canis</i>	107
5.5.1. Szakale i kojoty	108
5.5.2. Wilki	109
5.6. Biologia porównawcza rodzaju <i>Canis</i>	117
5.7. Uwagi praktyczne	118
5.8. Wnioski i trzy wyzwania na przyszłość	119
Dalsze lektury	119
Bibliografia	119
6 Historia udomowienia: dowody archeologiczne i filogenetyczne	123
6.1. Wprowadzenie	123
6.2. Udomowienie psów z perspektywy człowieka	123
6.2.1. Neolityczny sojusz	128
6.3. Archeologia w zderzeniu z filogenetyką	128
6.3.1. Wersja archeologów: spojrzenie na dowody z badań archeologicznych	129
6.3.2. Badania nad genetyką ewolucyjną: krótka historia	134
6.3.3. Dłuższa historia genetyki	138
6.4. Rozważania dotyczące biologii ewolucyjnej w odniesieniu do udomowienia psów	145
6.4.1. Populacje założycielskie	145
6.4.2. Zmiany w strategii reprodukcyjnej i jej wpływ na okres trwania pokoleń	145
6.5. Uwagi praktyczne	147
6.6. Wnioski i trzy wyzwania na przyszłość	147
Dalsze lektury	148
Bibliografia	148
7 Pojawienie się nowych cech fenotypowych	151
7.1. Wprowadzenie	151
7.2. Mechanizmy ewolucyjne powodujące zmianę w fenotypie	151
7.2.1. Mutacja	151
7.2.2. Hybrydyzacja	152
7.2.3. Selekcja pod kątem plastyczności fenotypowej	154
7.2.4. Selekcja kierunkowa	154
7.2.5. Heterochronia	158
7.2.6. „Tajemnicze” prawa korelacji	160
7.3. Wilk i pies: podobieństwa i różnice	162
7.3.1. Cechy morfologiczne	165
7.3.2. Porównanie zachowania	165
7.4. Uwagi praktyczne	166
7.5. Wnioski i trzy wyzwania na przyszłość	166
Dalsze lektury	166
Bibliografia	167
8 Wewnątrzgatunkowa organizacja społeczna psów i gatunków pokrewnych	169
8.1. Wprowadzenie	169
8.2. Czym jest zdziczały pies?	169
8.3. Dingo	171
8.3.1. Ekologia behawioralna i etologia	171
8.3.2. Porównanie dingo i wilków	172
8.4. Wolno żyjące psy bez właściciela	172
8.4.1. Ekologia zachowań i etologia	172

8.4.2. Porównanie wolno żyjących psów bez właściciela i wilków	174
8.5. Uwagi praktyczne	174
8.6. Wnioski i trzy wyzwania na przyszłość	176
Dalsze lektury	177
Bibliografia	178
9 Jak pies postrzega świat	179
9.1. Wprowadzenie	179
9.2. Perspektywy porównawcze	179
9.2.1. Poznawcze aspekty percepcji	180
9.2.2. Eksperymentalne podejście do badania zdolności percepcyjnych	183
9.3. Widzenie	183
9.3.1. Przetwarzanie fizyczne	183
9.3.2. Przetwarzanie neuronalne i zdolność widzenia	184
9.3.3. Percepcja i przetwarzanie złożonych obrazów wizualnych	185
9.4. Słuch	187
9.4.1. Przetwarzanie fizyczne	187
9.4.2. Przetwarzanie neuronalne i zdolność słyszenia	187
9.4.3. Percepcja złożonych form dźwiękowych	188
9.5. Węch	188
9.5.1. Przetwarzanie fizyczne	189
9.5.2. Przetwarzanie neuronalne bodźców węchowych	190
9.5.3. Behawioralne pomiary zdolności węchowych	192
9.5.4. Percepcja zapachów charakterystycznych dla osobników tego samego gatunku i zapachów naturalnych	192
9.5.5. Klasyfikowanie i porównywanie zapachów w sytuacjach roboczych	194
9.6. Uwagi praktyczne	196
9.7. Wnioski i trzy wyzwania na przyszłość	196
Dalsze lektury	197
Bibliografia	197
10 Fizyczno-ekologiczne rozwiązywanie problemów	201
10.1. Wprowadzenie	201
10.2. Nawigacja w przestrzeni	201
10.2.1. Podążanie za tropem	203
10.2.2. Sygnały nawigacyjne	203
10.2.3. Punkty orientacyjne	203
10.2.4. Orientacja egocentryczna	205
10.3. Rozwiązywanie złożonych problemów przestrzennych	206
10.4. Podążanie za obiektami poruszającymi się w przestrzeni	207
10.4.1. Znajdowanie obiektów poza zasięgiem wzroku w płaszczyźnie poziomej	207
10.4.2. Podążanie za znikającymi obiektami w płaszczyźnie pionowej	209
10.4.3. Stałość i solidność obiektów	209
10.4.4. Pamięć o ukrytych przedmiotach	210
10.5. Manipulowanie obiektami	211
10.6. Zdolność do oceny ilościowej	213
10.7. Uwagi praktyczne	215
10.8. Wnioski i trzy wyzwania na przyszłość	215
Dalsze lektury	216
Bibliografia	216
11 Afiliacyjne i agonistyczne relacje społeczne	219
11.1. Wprowadzenie	219
11.1.1. Rozumienie społecznych relacji psów jako sieci powiązań	219
11.1.2. Model kompetencji społecznych psów	220
11.1.3. Czynniki ewolucyjne	221
11.2. Etologiczna koncepcja przywiązania	222

11.3. Zastosowanie koncepcji przywiązania do relacji człowiek–pies	222
11.3.1. Procedura obcej sytuacji (<i>strange situation test</i> , SST) i pomiary przywiązania u ludzi	223
11.3.2. Zastosowanie SST u psów	223
11.3.3. Przywiązanie ludzi do psów	227
11.3.4. Wewnątrzgatunkowe przywiązanie u psów	228
11.3.5. Behawioralne przejawy zaburzeń w formowaniu relacji przywiązania	230
11.3.6. Kwestie ewolucyjne dotyczące przywiązania u psów	230
11.4. Agonistyczne aspekty społecznych relacji u psów	232
11.4.1. Funkcja agresji	232
11.4.2. Zdolność do kontrolowania zasobów	234
11.4.3. Czy istnieje etologiczny opis agresywnego zachowania psów?	235
11.4.4. Struktura i dynamika interakcji agresywnych	235
11.4.5. Skutki konfliktu, doświadczenie i uczenie się	236
11.4.6. Interakcje po konflikcie	236
11.4.7. Rola sygnałów komunikacyjnych w agresji	236
11.5. Wpływ procesu udomowienia na zachowania agresywne u psów	237
11.5.1. Eliminowanie lub wzmacnianie niektórych funkcji agresji na drodze selekcji	238
11.5.2. Zmiany w kontrolowaniu zachowań agresywnych	238
11.5.3. Uczenie się i plastyczność	239
11.5.4. Reakcje na agonistyczne sygnały człowieka	239
11.5.5. Społeczne relacje pomiędzy ludźmi a psami	239
11.5.6. Nieprawidłowości związane z agresywnym zachowaniem	240
11.6. Uwagi praktyczne	242
11.7. Wnioski i trzy wyzwania na przyszłość	243
Dalsze lektury	243
Bibliografia	243
12 Komunikacja, zabawa i współpraca	247
12.1. Komunikacja	247
12.1.1. Podstawowe pojęcia dotyczące komunikacji zwierząt	247
12.1.2. Forma sygnałów u psowatych	248
12.1.3. Funkcja sygnałów komunikacyjnych	250
12.1.4. Cykl komunikacyjny	253
12.1.5. Problem związany z definicją komunikacji zwierząt	256
12.1.6. Intencjonalność w komunikacji psów	261
12.2. Zabawa	264
12.2.1. Podstawowe koncepcje dotyczące zabawy	264
12.2.2. Różnice w zabawie między wilkiem a psem	266
12.2.3. Zabawa człowieka z psem	266
12.2.4. Zabawa społeczna i relacje społeczne	267
12.3. Współpraca	267
12.3.1. Kilka podstawowych koncepcji współpracy	267
12.3.2. Mechanizmy współpracy u psów	268
12.3.3. Szczególna forma współpracy, czyli szkolenie psów	269
12.4. Uwagi praktyczne	270
12.5. Wnioski i trzy wyzwania na przyszłość	270
Dalsze lektury	270
Bibliografia	271
13 Społeczne uczenie się i rozwiązywanie problemów	275
13.1. Wprowadzenie	275
13.2. Rozważania funkcjonalne dotyczące społecznego uczenia się	275
13.3. Uwaga społeczna	275
13.4. Procesy zaraźliwe: konformizm behawioralny i synchronizacja	279
13.5. Społeczne uczenie się	279

13.5.1. Kwestie metodologiczne w badaniu społecznego uczenia się	279
13.5.2. Społeczne przekazywanie preferencji żywieniowych	280
13.5.3. Nauka rozwiązywania zadań polegających na omijaniu przeszkód metodą obserwacji	280
13.5.4. Nauka manipulowania przedmiotami poprzez obserwację	281
13.5.5. Uczenie się zachowań od towarzysza	282
13.6. Przewidywanie społeczne	285
13.7. Rola nauczania w społecznym uczeniu się	286
13.8. Rozwiązywanie problemów z wykorzystaniem informacji publicznych	286
13.8.1. Społeczne odniesienia	286
13.8.2. Podglądanie: pozyskiwanie informacji z interakcji z innymi osobnikami	286
13.8.3. Zwracanie uwagi na sprzeczne informacje społeczne	288
13.9. Uwagi praktyczne	289
13.10. Wnioski i trzy wyzwania na przyszłość	289
Dalsze lektury	290
Bibliografia	290
14 Zmiany zachowania w czasie: od narodzin do śmierci	293
14.1. Wprowadzenie	293
14.2. Zmiany behawioralne na przestrzeni życia	293
14.2.1. Czym są „fazy rozwojowe”?	293
14.2.2. Prawa rozwoju	295
14.3. Okresy rozwojowe	296
14.3.1. Faza neonatalna (0.–12. dzień)	297
14.3.2. Okres przejściowy (13.–21. dzień)	297
14.3.3. Okres socjalizacji (22.–84. dzień)	298
14.3.4. Okres młodzieńczy (od 12. tygodnia do 1.–2. roku życia)	300
14.3.5. Dorosłość (od 1.–2. do 7.–9. roku życia)	300
14.3.6. Starość (7.–9. rok życia)	300
14.3.7. Uwagi na temat „okresu socjalizacji”	304
14.4. Po co są „okresy wrażliwe”?	305
14.4.1. Okres wrażliwy i systemy zachowań	305
14.4.2. Okresy wrażliwości u psów	306
14.5. Kształtowanie się przyciągania społecznego	309
14.6. Wczesne doświadczenia i ich wpływ na zachowanie	309
14.7. Przewidywanie zachowania: „testy szczeniąt”	310
14.8. Uwagi praktyczne	312
14.9. Wnioski i trzy wyzwania na przyszłość	313
Dalsze lektury	313
Bibliografia	313
15 Organizacja zachowania jednostki	317
15.1. Wprowadzenie	317
15.2. Konstruowanie wielowymiarowego behawioralnego modelu osobowości	318
15.2.1. Pomiary osobowości u psów	318
15.2.2. Struktura osobowości	321
15.3. Funkcjonalne rozumienie osobowości psa	324
15.3.1. Kwestie ekologiczne	325
15.3.2. Kwestie ewolucyjne	325
15.4. Mechanistyczne podejście do cech osobowości	330
15.4.1. Cechy osobowości i temperament	330
15.4.2. Cechy osobowości i emocje	331
15.4.3. Fizjologiczne korelaty cech osobowości i temperamentu	332
15.4.4. Asymetria w funkcjach mózgu i ich związek z indywidualnym zachowaniem	333
15.5. Rozwojowe aspekty osobowości	334
15.6. Uwagi praktyczne	334

15.7. Wnioski i trzy wyzwania na przyszłość	335
Dalsze lektury	335
Bibliografia	335
16 Genetyczne podłoże zachowań	339
16.1. Wprowadzenie	339
16.1.1. Definiowanie czynnika genetycznego i cech behawioralnych	339
16.1.2. Interakcje pomiędzy genotypem a środowiskiem	340
16.1.3. Ogólna struktura genomu psa	341
16.1.4. Genetyczna charakterystyka ras psów	341
16.2. Podejścia genetyczne: koncepcje i strategie	342
16.2.1. Dziedziczenie mendlowskie	342
16.2.2. Dziedziczenie poligeniczne (wielogenowe)	343
16.2.3. Dziedziczność	343
16.2.4. Pośrednia identyfikacja genów wpływających na cechy fenotypowe	346
16.2.5. Bezpośrednie badanie genów wpływających na cechy fenotypowe	350
16.3. Studium przypadku udomowienia: eksperyment z lisami	351
16.3.1. Lisy założycielskie i selekcja pod kątem zachowania	352
16.3.2. Zmiany we wczesnym rozwoju	354
16.3.3. Zmiany w cyklu reprodukcyjnym	354
16.3.4. Czy „udomowiliśmy” lisy?	356
16.4. Uwagi praktyczne	358
16.5. Wnioski i trzy wyzwania na przyszłość	358
Dalsze lektury	358
Bibliografia	359
Indeks	363

Tabela 9.1. Porównanie zdolności percepcyjnych psów i ludzi wykazane w testach behawioralnych. Niestety, zdolności percepcyjne psów i ludzi porównano tylko dla bardzo ograniczonego zestawu parametrów. Badania wykazały, że wartości uzyskane na podstawie wyników behawioralnych w dużej mierze zależą od metody i warunków eksperymentalnych, a także od indywidualnych różnic. Oznacza to, że psy i ludzi można porównywać bezpośrednio tylko wtedy, gdy obserwacje zostały przeprowadzone w porównywalnych warunkach. Indywidualne różnice w ostrości węchu zależą nie tylko od podłoża genetycznego, ale także od rzeczywistego stanu wewnętrznego (stan hormonalny, zdrowie itp.; np. Walker, Walker i Cavnar, 2006) zarówno w przypadku psów, jak i ludzi. Bardzo często w testach uczestniczył tylko jeden lub dwa psy, co stanowi problem, gdy celem jest porównanie gatunków (psy kontra ludzie).

Percepcja	Psy	Ludzie	Istota różnic	Źródła
Widzenie Długość fali czułości stożka	Widzenie dichromatyczne: przy 430 nm i 555 nm ok. 250° 135–150° / 30–60°	Widzenie trójdromatyczne z maksymalną czułością przy 420 nm, 534 nm i 564 nm ok. 180° 160°/140°	Psy nie rozróżniają średnich i długich długości fal (np. żółty vs czerwony)	Neitz, Geist i Jacobs (1989)
Ogólne pole widzenia ^a Pole jednooczne/dwuoczne	5°	0,5–0,7°	Psy mają szersze pole widzenia Psy mają bardziej ograniczone obuoczne pole widzenia	Sherman i Wilson (1975) Sherman i Wilson (1975)
Kąt pola najlepszego widzenia			Ludzie mają bardziej specyficzne obszary precyzyjnego widzenia w siatkówce (gęstość komórek zwojowych wynosi ponad 75%)	Heffner i Heffner (2003) (R) ^c
Ostrość widzenia Rozdzielczość czasowa (dla czopków/pręcików)	6,3–9,5 cykli/stopień 60–70 Hz / 20 Hz	67 cykli/stopień 50–60 Hz / 20 Hz	Ludzie widzą ostre kształty z większej odległości	Neuhass i Regenfuss (1967)
Rozróżnianie jasności (odcienie szarości)	Frakcja Webera (średnia) 0,22–0,27	Frakcja Webera (średnia) 0,11–0,14	Psy są bardziej wrażliwe na szybkie ruchy	Coile, Pollitz i Smith (1989)
Słuch Uszy			Psy są mniej wrażliwe na różne odcienie szarości	Pretterer, Bubna-Littitz i Windi-Schbauer (2004)
Zakres słyszenia	Ruchome małżowiny uszne	Stale małżowiny uszne	Psy mogą ustawić małżowiny uszne zgodnie z kierunkiem źródła dźwięku	Heffner (1983)
Najlepsza częstotliwość słyszenia	41–44,000 Hz 4000 Hz	31–17 600 Hz 8000 Hz	Psy słyszą w zakresie ultradźwięków	Heffner (1983)
Dokładność lokalizacji	8°	1,3°	Najlepsza częstotliwość jest niższa u psów	Heffner (1983)
Węch Próg (ppb) ^b dla kwasów karboksylowych z 3–7 atomami węgla Octan n-amylu	0,1–10 ppb (najniższe stężenie) 0,0001–0,0002 ppb (najniższe stężenie)	3,1–31,6 ppb (średnia) 9,1–167,5 ppb	Psy wydają się bardziej wrażliwe	Laska et al. (2004) (R) Walker i Jennings (1991) (R)
			Psy wydają się bardziej wrażliwe	Walker, Walker i Cavnar (2006)

^a Szerokość pola najlepszego widzenia = szacowana na podstawie gęstości komórek zwojowych siatkówki (Heffner i Heffner, 2003).

^b Część na miliard.

^c Przegląd.

9.2.2. Eksperymentalne podejście do badania zdolności percepcyjnych

Aby ustalić granice zdolności percepcyjnych z jakąkolwiek dokładnością, często konieczne jest postawienie psa w nieco nienaturalnej sytuacji, w której zarówno zadanie, jak i środowisko bodźca utrudniają mu ujawnienie swoich prawdziwych zdolności (tab. 9.1).

Po pierwsze, należy wziąć pod uwagę charakter bodźców i sposób ich prezentowania. Eksperymentatorzy często preferują bodźce proste. Reakcje na nie wskazują na konkretną zdolność zmysłową. Pozostaje to w sprzeczności z tym, co dzieje się w sytuacji naturalnej, gdzie zjawiska lub przedmioty prowadzą do powstania złożonych bodźców wpływających na różne zmysły, np. pies zwykle postrzega właściciela jako złożony, duży, poruszający się, hałaśliwy, śmierdzący „obiekt”, a w warunkach eksperymentalnych może być eksponowany tylko na obraz twarzy właściciela wyświetlany na wysokości jego twarzy (ryc. 9.2; Huber et al., 2013).

Po drugie, należy się upewnić, że psu prezentowany jest bodziec, na który tester chce go wystawić. Można to osiągnąć za pomocą specjalnego sprzętu do pomiaru fizycznych właściwości bodźców, np. podczas testowania widzenia kolorów prezentowane psu kolory nie powinny się różnić nasyceniem ani jasnością (np. Kasparson et al., 2013). Jeśli odtwarzane są naturalne dźwięki, eksperymentator powinien być pewny, że głośnik emituje ten sam zakres częstotliwości, które składają się na naturalny dźwięk. Do tej pory większość problemów w badaniach nad percepcją dotyczyła prezentacji bodźców węchowych, ponieważ istnieją tylko bardzo ograniczone możliwości kontrolowania jakości i ilości postrzeganych bodźców (podrozdz. 9.5.3; Schoon, 2005).

Kwestia ta jest szczególnie istotna, ponieważ obecnie powszechnie używa się ekranów komputerowych, monitorów LCD lub projektorów wideo do wyświetlania „prawdziwych” trójwymiarowych obiektów. Od dawna wiadomo, że psy reagują na sylwetki psów lub ich lustrzane odbicie (Fox, 1969), jednak nie wiadomo dokładnie, w jaki sposób postrzegają (i mentalnie przetwarzają) kość widzianą jako dwuwymiarowy obraz. W niedawnym eksperymencie Péter i jego zespół (2013) wstępnie dowiedli, że psy mogą odzyskać ukryte jedzenie w rzeczywistej sytuacji po obejrzeniu materiału wideo, na którym pokazano, gdzie je ukryto. Dzięki różnym wersjom tego zadania wykazano, że uwaga poświęcona faktycznemu nagraniu wideo może być czynnikiem ograniczającym, ponieważ psy znajdowały jedzenie tylko wtedy, gdy wideo nagrano w tym samym pomieszczeniu, w którym musiały szukać.

Po trzecie, naturalne zależności między różnymi modalnościami są często naruszane w paradygmatach eksperymentalnych. Wizualnie psy wydają się bardziej

wrażliwe na ruchome bodźce niż na nieruchome. Zatem wrażliwość wzrokowa na bodźce nieporuszające się może nie reprezentować maksymalnej wydajności układu wzrokowego. Podobnie, bodźce węchowe zwierząt lub ludzi często prezentuje się na zimnej, nienaturalnej powierzchni, co może zaciemniać zdolności percepcyjne psa.

Po czwarte, ważne jest również ustalenie, czy bodźce zostały rzeczywiście odebrane przez badanego psa. Może to być problematyczne w przypadku korzystania z ekranów dotykowych (np. Range et al., 2008), np. bodźce wzrokowe muszą być prezentowane z odpowiedniej odległości (umożliwiającej skupienie wzroku), a w przypadku bodźców węchowych pies powinien mieć możliwość lub nawet zostać „zmuszony” do spróbowania bodźca poprzez wąchanie. W zależności od kontekstu psy mogą preferować użycie jednego z narządów zmysłów lub przełączać się między nimi (Szetei et al., 2003).

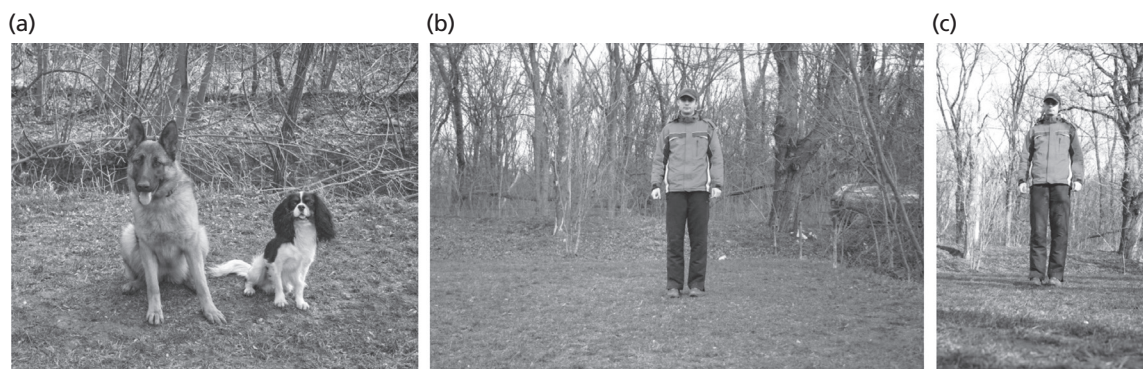
9.3. Widzenie

Pewne przesłanki wskazują, że drapieżny tryb życia wilków odcisnął piętno na zdolności widzenia psów. Eksperci zajmujący się zmysłem wzroku opisują psa jako wszechstronnego wzrokowca, wskazując, że jego oko jest zaprojektowane do funkcjonowania w najróżniejszych warunkach (Miller i Murphy, 1995). Główną funkcją układu wzrokowego psa jest ułatwienie polowania i interakcji społecznych z innymi zwierzętami i ludźmi. Choć szczyt aktywności występuje o świcie i o zmierzchu, psy (i wilki) są aktywne przez cały dzień. Mówiąc ogólnie, układ wzrokowy psa działa stosunkowo dobrze przy oświetleniu o niskim poziomie, i jest dość wrażliwy na ruch obiektów. Natomiast jest on mniej wrażliwy na wykrywanie szczegółów lub złożonych, wzorzystych i kolorowych bodźców.

9.3.1. Przetwarzanie fizyczne

Wydaje się, że istnieje związek między wielkością ciała a całkowitą średnicą oka (Peichl, 1992). McGreevy wraz z zespołem (2004) wykazał, że różnica w średnicy oka waha się od 9,5 mm do 11,6 mm, co koreluje zarówno z długością, jak i z szerokością czaszki. Wynosząca ok. 20% różnica jest dość znacząca. Ponadto większe oczy często uważa się za adaptację do widzenia w nocy, co sprawia, że interesującym zagadnieniem jest to, czy psy z większymi oczami (większymi źrenicami) widzą lepiej w ciemnościach.

Istnieje również znaczne zróżnicowanie w ustawieniu kątowym oczu, co determinuje pole widzenia. Jeśli przednia płaszczyzna gałek ocznych odchyła się pod niewielkim kątem, pole widzenia staje się większe, a częściowo nakładające się pole widzenia zmniejsza



Rycina 9.1. Świat percepcyjny psów i ludzi różni się w znacznym stopniu. a) W taki sposób ludzie postrzegają małe i duże psy. Perspektywa owczarka niemieckiego (b) i cavalier king charles spaniela (c) (w taki sposób psy wymienionych ras widzą ludzi)

się. Mniejsze nakładanie się ogranicza widzenie obuoczne, co może być niekorzystne dla drapieżnika wykorzystującego percepcję głębi. W zależności od kształtu głowy kąt całkowitego pola widzenia u psów osiąga ok. 250°, a pole widzenia obuocznego waha się od 30° do 60°. Ogólnie rzecz biorąc, psy o krótszych czaszkach (brachycefaliczne) mają oczy skierowane bardziej do przodu i szersze pole widzenia obuocznego niż psy o dłuższych czaszkach (dolichocefaliczne) (McGreevy et al., 2004) (ryc. 9.1).

Ruch zarówno ciała, jak i głowy zmienia odległość między bodźcem a siatkówką, co sprawia, że widziane obiekty stają się nieostre. Zmienny kształt soczewki (akomodacja) i wielkość źrenicy pozwalają lepiej skupić projekcję wirtualnego obrazu na siatkówce, co jest bardzo ważnym warunkiem ostrości widzenia. Zdolność ta jest stosunkowo ograniczona u psów, ponieważ nie mogą one zogniskować obrazu obiektu na siatkówce, jeśli znajduje się on bliżej niż 33–50 cm od ich oczu (ludzie zaś mogą zogniskować obraz na obiektach znajdujących się w odległości zaledwie 7–10 cm) (Miller i Murphy, 1995). Krótkowzroczność lub dalekowzroczność wynikają z braku zdolności prawidłowego ustawienia ostrości. Rezultaty niektórych badań sugerują, że problem ten dotyczy znacznej części populacji psów, u których wraz z wiekiem oba te zjawiska występują częściej.

Podczas obserwacji otoczenia lub obiektu psy, podobnie jak ludzie, wykonują oczami ruchy sakkadowe, które pozwalają umiejscowić obserwowane części obrazu w obszarze najlepszego widzenia na siatkówce (u ludzi jest to dołek). Mięśnie wokół gałki ocznej szybko przesuwają ją do różnych pozycji w celu uzyskania jak największej ilości informacji wizualnych. Kwantyfikacja ruchów gałek ocznych (śledzenie ich ruchu) może dostarczyć bardzo przydatnych informacji na temat tego, w jaki sposób psy mogą wizualnie oceniać swoje otoczenie. Metodę tę wykorzystywano w badaniu ludzi, a ostatnio została z powodzeniem zastosowana u psów (np. Téglás et al., 2012; podrozdz. 3.3.3). Mechaniczne

szczegóły skanujących ruchów gałek ocznych są prawdopodobnie specyficzne dla danego gatunku (np. sakkadowe ruchy gałek ocznych u kotów są wolniejsze niż u małp; Evinger i Fuchs, 1978), jednak nie przeprowadzono badań porównawczych dla psów. Zrozumienie natury ruchów gałek ocznych u omawianego gatunku znacznie przyczyni się do odkrycia, w jaki sposób psy przetwarzają złożone obrazy wizualne.

Specjalna warstwa odbijająca światło znajdująca się za siatkówką potwierdza, że psie oczy dobrze funkcjonują w słabo oświetlonym środowisku. Kierując światło z powrotem do pręcików i czopków siatkówki, *tapetum lucidum* (błona odbłaskowa) zwiększa zdolność widzenia w niekorzystnych warunkach oświetleniowych. Minimalny próg światła dla widzenia u psów jest niższy niż u ludzi.

9.3.2. Przetwarzanie neuronalne i zdolność widzenia

Postrzeganie kolorów

Siatkówka psa składa się z dwóch typów komórek receptorowych, które są rozmieszczone nierównomiernie. Pręciki, które stanowią 97% komórek receptorowych, są odpowiedzialne za widzenie monochromatyczne w słabym świetle. Maksymalna wartość czułości barwnika wzrokowego w pręcikach (rodopsyny) wynosi 506–510 nm, co wskazuje także na adaptację do warunków, w których oświetlenie jest bardzo słabe. Pozostałe 3% komórek receptorowych (czopki) można podzielić na dwie klasy w zależności od zawartości barwnika (jodopsyny). Czopki odpowiadają za widzenie kolorów, a maksymalna czułość ich jodopsyn wynosząca 429–435 nm lub 555 nm sugeruje, że u psów występuje widzenie dichromatyczne (ludzkie widzenie jest trichromatyczne, ponieważ ludzie posiadają stosunkowo więcej czopków, ok. 5%) (zob. Kasparson et al., 2013). Przyjmując ludzkie widzenie barw jako punkt odniesienia, należy uznać, że system wzrokowy psa postrzega dwa odcienie. Fale o długości z zakresu

fioletu i niebiesko-fioletowego są prawdopodobnie postrzegane jako niebieskawe, a fale, które my postrzegamy jako zielonkawo-żółte lub żółto-czerwone, są prawdopodobnie odbierane jako żółtawe. Fale o długości pomiędzy tymi częstotliwościami są prawdopodobnie postrzegane jako białe lub jasnoszare. Powyższe założenia są poparte obserwacją, że psy mają problemy z odróżnianiem kolorów zielono-żółtego, żółtego, pomarańczowego lub czerwonego, a także zielonkawo-niebieskiego od szarego (Neitz et al., 1989; Miller i Murphy, 1995).

Jasność

Wrażliwość na natężenie światła (wspomagana przez błonę odbłaskową) często ułatwia postrzeganie kolorowych wzorów, ponieważ naturalne kolory zwykle różnią się jasnością. Psy mają mniejszą drażliwość na różnice w odcieniach szarości niż ludzie. W zadaniu, w którym należało rozróżnić cele o różnej jasności w sytuacji podwójnego jednoczesnego wyboru, uzyskały one o połowę gorsze wyniki niż ludzie (Pretterer et al., 2004).

Ostrość wzroku

W ostatnim czasie powszechne stało się testowanie psów poprzez wyświetlanie obrazów na monitorach komputerowych o różnych rozmiarach lub na ścianach dzięki projektorom wideo. Jednak podczas stosowania tego rodzaju testów istotne znaczenie ma nabranie pewności, że pies jest w stanie zobaczyć ostry obraz. Niestety, przeprowadzono niewiele badań z tego zakresu, dlatego wciąż nie wiemy, co psy faktycznie widzą, patrząc na ekran (dotykowy) z odległości zaledwie kilku centymetrów.

Na poziomie neuronalnym ostrość widzenia zależy od tego, ile czopków jest połączonych z pojedynczą komórką zwojową. Stosunek czopków do komórek zwojowych wynoszący 1 : 1 zapewnia najwyższą ostrość i jest ograniczony do określonego obszaru siatkówki, zwanego u naczelnych dołkiem środkowym. W siatkówce kotów (i prawdopodobnie psów) najniższy stosunek komórek zwojowych do czopków wynosi 1 : 4 (Miller i Murphy, 1995). Pomiar obwodowej lub centralnej aktywności neuronalnej oraz wyniki testów sugerują, że ostrość wzroku psów jest ok. 3–4 razy gorsza niż u ludzi. Oznacza to, że zwierzęta te mogą rozróżnić szczegóły obiektu oddalonego o 6 m, podczas gdy człowiek może rozróżnić je z odległości nawet 22,5 m.

Większość czopków znajduje się w centralnej części siatkówki, gdzie ich stosunek może osiągnąć 10–20% całkowitej liczby fotoreceptorów (Koch i Rubin, 1972). U ludzi odpowiada to dobrze zdefiniowanemu okrągłemu obszarowi wysokiej ostrości widzenia w siatkówce (zob. wcześniej). Jednakże istnienie tego rodzaju struktury nie jest oczywiste u psów. Niemniej można u nich

zaobserwować większe stężenie czopków i komórek zwojowych w obszarach centralnych, ale ich rozmieszczenie jest bardziej podłużne (Mowat et al., 2008). Uważa się, że ta tzw. smuga wzrokowa, która występuje również u wilków, zapewnia dobre widzenie w wąskim zakresie płaszczyzny poziomej i może być korzystna dla drapieżnika poszukującego ofiary. Większa maksymalna liczba komórek zwojowych w tym obszarze u wilków sugeruje, że mają one lepszą ostrość widzenia niż psy. Co ciekawe, McGreevy i współpracownicy (2004) odkryli, że rozmiar smugi wzrokowej różni się w zależności od kształtu głowy. Psy o brachycefalicznych czaszkach z oczami skierowanymi bardziej do przodu mają bardziej okrągły obszar o wysokiej gęstości komórek zwojowych, który do złudzenia przypomina ludzki dołek środkowy.

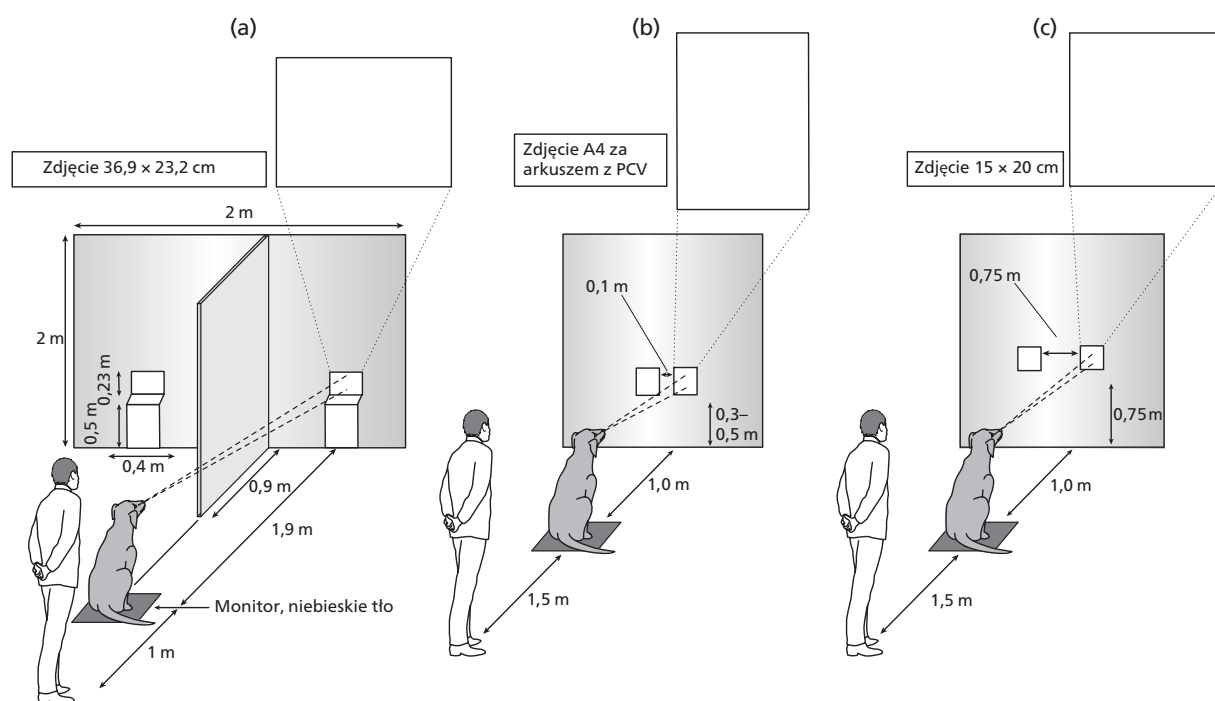
Wrażliwość na ruch

Mówiąc ogólnie, drapieżniki i ofiary powinny być drażliwe na ruch. Choć brakuje danych eksperymentalnych, sugeruje się, że psy mogą rozróżniać poruszające się obiekty z odległości 800–900 m. Jeśli obiekty są nieruchome, ich zasięg widzenia spada do 500–600 m. Wrażliwość psów na ruch potwierdzają również dane pokazujące, że ich oczy mają większą rozdzielczość czasową niż nasze, co oznacza, że są one w stanie dostrzec krótsze odstępy pomiędzy dwoma błyskami światła wytwarzanymi przez to samo źródło. Mogłoby to wyjaśniać, dlaczego psy nie mają problemu z oglądaniem telewizji (kineskopowej), w przypadku której częstotliwość odświeżania obrazu z przeplotem wynosi ok. 50–60 Hz (i jest dostosowana do ludzkiego oka). Dla psów optymalną wartością byłoby 70–80 Hz lub więcej (Coile et al., 1989), co w rzeczywistości odpowiada wartościom zapewnianym przez komercyjne projektory obrazu (zob. Pongrácz et al., 2003). Ta zwiększona drażliwość na ruch może odgrywać ważną rolę podczas eksperymentów laboratoryjnych z psami, w których mogą one dostrzegać drobne ruchy niezauważalne dla ludzi.

9.3.3. Percepcja i przetwarzanie złożonych obrazów wizualnych

Przekonanie, że psy mogą nauczyć się rozpoznawać różne kształty, takie jak okrąg i elipsa, sięga eksperymentów przeprowadzonych przez Pawłowa (1927). Psy można również wyszkolić do dokonywania wyboru między obiektami różniącymi się kształtem, takimi jak sześciątka lub pryzmat (Milgram et al., 2002).

Kasparson i jego zespół (2013) dowiedli, że jeśli psy mają do wyboru informacje o jasności i kolorze, to wolą polegać na wskazówkach dotyczących koloru. W treningu psów wykorzystano ciemnożółte i jasnoniebieskie kolory (lub alternatywne kombinacje), z których jeden był zawsze pozytywnym bodźcem dla



Rycina 9.2. Porównanie warunków eksperymentalnych wykorzystywanych podczas testowania zdolności psów do rozróżniania ludzkich twarzy. Ryciny za: a) Autier-Dérian, Deputte i Chalvet-Monfray (2013); b) Nagasawa et al. (2011); c) Huber, Racca i Scaf (2013). Należy zwrócić uwagę na różne odległości i skale w różnych eksperymentach. Szacunki oparte na dostarczonych pomiarach wskazują, że psy oglądają obraz pod kątem a) 6,8°; b) 16,4°; c) 11,3°. W rzeczywistości najbliższa prawdzie jest ostatnia wartość, ale nawet wtedy ludzka twarz znajduje się w odległości ok. 1,5 m. Odchylenie od kierunku patrzenia może również wpływać na wyniki eksperymentów, w których bodźce umieszcza się z boku, zaś testowanie kilku psów zwiększa margines błędu

konkretnego osobnika. Po treningu psom zaprezentowano przeciwne kombinacje (np. ciemnoniebieską i jasnożółtą) bez możliwości otrzymania nagrody po dokonaniu wyboru. Częściej niż przez przypadek psy wybierały wytrenowany kolor, a nie powiązaną z nim jasność, co sugeruje, że informacje o kolorze w niektórych sytuacjach są ważniejsze dla psów niż to, jak ciemny lub jasny jest bodziec.

Psy zapamiętują obraz wyświetlany wcześniej i chętniej patrzą na nowy, jeśli jest on prezentowany razem z innym wizerunkiem wcześniej pokazywanego im obrazu (patrzenie preferencyjne). Co ciekawe, efekt ten pojawia się tylko w przypadku obiektów nieożywionych i ludzi. W przypadku zdjęć psów badane osobniki wolą patrzeć na znane im zdjęcie (Racca et al., 2010). Choć przyczyna tego nie jest jasna, badacze założyli, że psy mogą inaczej przetwarzać wizerunki pysków swoich pobratymców. Ponadto mogą one mieć inną wartość społeczną dla badanych osobników.

W procedurze **jednoczesnej dyskryminacji** psy zostały przeszkolone w zakresie odróżniania zdjęć psów od zdjęć krajobrazów. Gdy podczas testu zaprezentowano im nowy zestaw zdjęć, uzyskane wyniki nie pogorszyły się. Badane zwierzęta potrafiły też dokonać prawidłowego wyboru, gdy zdjęcia innych osobników nałożono na obrazy krajobrazów (Range et al., 2008). Podczas gdy w tym eksperymencie psy

musiały dotknąć ekranu, aby wskazać odpowiedź, Autier-Dérian i współpracownicy (2013) wykorzystali układ przypominający labirynt w kształcie litery T, w którym psy musiały zbliżyć się do właściwego bodźca (ryc. 9.2). Chcieli się dowiedzieć, czy psy są w stanie odróżnić dowolnego psa od szeregu innych zwierząt (w tym ludzi) tylko na podstawie widoku twarzy. Pomimo dużej zmienności fenotypowej wyświetlanych obrazów psów, zwierzęta były w stanie odróżnić psy od pozostałej grupy. Wyniki obu eksperymentów sugerują, że psy są w stanie tworzyć pewnego rodzaju koncepcje lub kategoryzacje, takie jak „psowość”. Powyższe twierdzenie należy uznać za prawdziwe również w przypadku wielu innych gatunków zwierząt testowanych w podobny sposób (np. Herrnstein i Loveland, 1964). Co ważne, nie jest jednak jasne, w jaki sposób zwierzęta tworzą te kategorie umysłowe, jakie są cechy percepcyjne, na których opierają się te kategorie i w jaki sposób (lub czy w ogóle) przypominają one analogiczne kategorie obecne w ludzkim umyśle?

Huber wraz z zespołem (2013) wykorzystał procedurę systematycznej eliminacji, aby dowiedzieć się, dzięki jakim cechom psy rozróżniają ludzkie twarze. Psy rodzinne szkolono w taki sposób, by wybierały twarz (zbliżały się do niej) właściciela lub znanej im osoby. W kolejnych sesjach treningowych pokazywano

im zdjęcia tych twarzy, a następnie zdjęcia twarzy, na których zachowano tylko jej wewnętrzną część*. Jedynie dwa psy były w stanie nauczyć się tego zadania, co dowodzi, że przynajmniej niektóre z tych zwierząt potrafią wykorzystywać wewnętrzne cechy ludzkiej twarzy. Nagasawa i współpracownicy (2013) przetestowali zdolność psów do generalizowania wyuczonej preferencji rozróżniania uśmiechniętych i nieuśmiechniętych twarzy właściciela oraz podobnych twarzy należących do nieznanym. Ponownie, tylko kilka psów było w stanie rozwiązać ten problem, niemniej jednak uzyskane wyniki potwierdzają, że psy mogą zwracać uwagę na drobne cechy ludzkiej twarzy (ryc. 9.2).

Aby zrozumieć przetwarzanie bodźców wzrokowych, badacze często wykorzystują pojawienie się lateralności jako wskaźnik behawioralny (podrozdz. 15.4.4). Na przykład wiadomo, że u człowieka występuje tendencja do patrzenia w lewo podczas oglądania zdjęć twarzy, co często interpretuje się jako preferencję do przetwarzania obrazu za pomocą prawej półkuli (z powodu częściowego skrzyżowania nerwu wzrokowego), którą u ludzi uważa się za wyspecjalizowaną do radzenia sobie z bodźcami podobnymi do twarzy. Guo i zespół (2009) odkryli, że również psy wolą używać lewego oka podczas oglądania neutralnych twarzy, jednak efekt ten występował tylko w przypadku obrazów ludzi i nie zaobserwowano go, gdy psy oglądały zdjęcia innych psów. Tak więc lateralność w przetwarzaniu twarzy nie jest charakterystyczna tylko dla ludzi, ale faktyczne znaczenie tego zjawiska i stojące za nim mechanizmy mentalne pozostają nieznane (Racca et al., 2010).

9.4. Słuch

Niestety przeprowadzono nieliczne badania słuchu psów. Psy są drapieżnikami, które częściowo polegają na bodźcach słuchowych i mają bardzo szeroki zakres wrażliwości na dźwięki, co może być źródłem cennych informacji na temat funkcjonowania tego układu sensorycznego. W tej części słuch psów opisano pod kątem typowych biofizycznych operacji ucha zewnętrznego i wewnętrznego, wykorzystywanych przez psy do odbierania, wykrywania i wyodrębniania informacji oraz reagowania na mechaniczne wibracje w powietrzu.

9.4.1. Przetwarzanie fizyczne

Po usłyszeniu wystrzału lub uderzenia pioruna niektóre psy ustawiają swój aparat słuchowy w pozycji zapewniającej optymalną percepcję, co oznacza, że kierują uszy w stronę źródła dźwięku. Czułość słuchu wzrasta dzięki uchu zewnętrznemu (małżowinie usznej), która

kieruje fale dźwiękowe do kanału słuchowego. Bruzdy i inne cechy, takie jak rotacja małżowiny usznej przypominająca obrót wieży czołgu, mogą pomóc psu w wykryciu kierunku źródła dźwięku. Jedną z najbardziej uderzających cech u psów jest duża zmienność wielkości i kształtu ucha zewnętrznego.

Nie ma szczegółowych danych na temat tego, czy chirurgiczne zabiegi w obrębie ucha zewnętrznego mają wpływ na słuch i w jaki sposób opadające uszy modyfikują proces przetwarzania dźwięków. Pomiarów anatomicznych pokazują, że rozmiar błony bębenkowej u psów zmienia się proporcjonalnie do ich wielkości, jednak nie wydaje się, by znacząco wpływało to na jakość słyszenia (Heffner, 1983).

9.4.2. Przetwarzanie neuronalne i zdolność słyszenia

Zmiany ciśnienia powietrza (fale dźwiękowe) są przenoszone przez błonę bębenkową i kosteczki słuchowe do tak zwanego narządu Cortiego, który jest rurkową strukturą przypominającą kształtem ślimaka. Ostateczne dekodowanie częstotliwości i głośności odbywa się za pośrednictwem neuronów słuchowych znajdujących się w błonie podstawnej i wyczuwających zmiany ciśnienia poprzez wystające włoski (tzw. rzęski słuchowe). Te komórki mechanosensoryczne przekształcają energię fal dźwiękowych w impulsy elektryczne, które są przekazywane do mózgu za pośrednictwem nerwu słuchowego. Aktywacja poszczególnych neuronów zależy od częstotliwości dźwięku i lokalizacji neuronów wzdłuż błony. Komórki znajdujące się przy szerszej podstawie błony słuchowej lepiej odbierają dźwięki o wyższej częstotliwości.

Zakres częstotliwości słyszenia

Cechą słuchu jest zakres częstotliwości, który mogą odbierać neurony słuchowe. Korzystając z eksperymentów polegających na emitowaniu czystych tonów o konkretnym natężeniu (60 dB), można określić zakres słyszenia (audiogram) (Heffner i Heffner, 2003). Audiogramy różnych gatunków zwykle porównuje się poprzez podanie wartości najniższych i najwyższych częstotliwości oraz częstotliwości najlepszego słyszenia. Porównanie audiogramów psów i ludzi wykazuje podobieństwo w dolnym zakresie, jednak wskazuje także, że psy słyszą znacznie powyżej zakresu częstotliwości ludzi (psy: 41–44 000 Hz, ludzie: 31–17 600 Hz) (Heffner, 1998). Nie dysponujemy dokładnymi danymi dla wilków.

Lokalizacja

Choć słuch może być przydatny do rozpoznawania i identyfikowania niektórych osobników lub specjalnych sygnałów, jego podstawową funkcją u kręgowców

* W badaniu pokazywano psom środkową część twarzy, pozbawioną cech zewnętrznych, czyli włosów, czoła, uszu, brody i podbródka (przyp. tłum.).

ładowych jest prawdopodobnie możliwość zlokalizowania źródła dźwięku (np. ofiary). Od dawna wiadomo, że zwierzęta z małymi głowami (i mniejszą odległością między uszami znajdującymi się po obu stronach głowy) lokalizują azymut źródeł dźwięku i echa, a więc słyszą lepiej przy wysokich częstotliwościach. Jednym z powodów może być sposób, w jaki mózg ocenia umiejscowienie źródła dźwięku w stosunku do pozycji zwierzęcia, opierając się na różnicy w czasie nadejścia fali dźwiękowej do obu uszu (szczegółowe informacje zob. Heffner i Heffner, 2003). Cecha ta tworzy presję selekcyjną, aby rozszerzyć zakres słyszenia w kierunku wyższych częstotliwości (mniejsza różnica w czasie dotarcia fali dźwiękowej) u gatunków o małych głowach.

Zależność ta pozwala przewidywać wyższą maksymalną częstotliwość słyszenia u mniejszych ras (Heffner, 1983), jednak nie potwierdzono istnienia takiego związku. Najwyraźniej zarówno chihuahua, jak i bernardyn mają najwyższą częstotliwość słyszenia na poziomie 47 000 Hz. Wydaje się więc, że specyficzna dla gatunku zdolność słyszenia wysokich częstotliwości, która jest określana na poziomie receptorów słuchowych (rzęsek) w uchu wewnętrznym, nie zmieniała się podczas procesu selektywnej modyfikacji wielkości i kształtu ciała oraz głowy.

Stwierdzono interesujący związek między wielkością pola najlepszego widzenia (szacowaną na podstawie gęstości komórek zwojowych siatkówki) a zdolnością do lokalizowania dźwięków. Badania porównawcze różnych gatunków ssaków wykazały, że zwierzęta, które mają stosunkowo wąskie pole najlepszego widzenia, mogą dokładniej lokalizować źródła dźwięku (Heffner i Heffner, 2003). Wpisuje się w to także różnica między ludźmi i psami, ponieważ ludzie mogą odróżnić bodźce słuchowe, które są ustawione pod kątem $1,3^\circ$ z przodu, podczas gdy psy (które w większości mają wydłużone smugi widzenia, niższą ostrość widzenia i ogólnie szersze pole widzenia) prawidłowo identyfikują bodźce słuchowe tylko pod kątem 8° lub większym. Jak dotąd nie dokonano porównania poszczególnych ras.

9.4.3. Percepcja złożonych form dźwiękowych

Eksperymenty polegające na habituacji czy dyshabituacji do odtwarzanego dźwięku dostarczają pewnych dowodów na to, że psy są w stanie wyczuć różnicę zarówno między różnymi rodzajami szczeknięć wydawanych przez tego samego osobnika, jak i pomiędzy tego samego rodzaju szczeknięciami wydawanymi przez różne psy (Molnár et al., 2009). Heffner (1998) stwierdził, że psy są w stanie wyodrębnić dwie kategorie dźwięków (dźwięki psie i niepsie) po przeszkoleniu z wykorzystaniem zestawu różnych bodźców. Następnie psy z powodzeniem kategoryzowały dźwięki, na które nie były wystawiane podczas treningu (np. wycie).

Buytendijk i Fischel (1934) zbadali zdolność kilku psów do rozróżniania ludzkich słów. Po prawidłowym wykonaniu jakiejś czynności na komendę, psa obserwowano w szeregu testów, w których fonemy wypowiedzanego słowa były systematycznie zmieniane. Zauważono, że początek słów miał większe znaczenie, ponieważ psy częściej wykonywały zmodyfikowane polecenia niż w przypadku zmiany na końcu słowa. Prawdopodobnie psy zaczynają reagować, gdy tylko usłyszą znajome fonemy. Fukuzawa i współpracownicy (2005a) odkryli, że choć psy są w stanie nauczyć się reagować na komendy nagrane na taśmie (odtworzone przez eksperymentatora bez wykonywania jawnych ruchów ciała), to radzą sobie gorzej w przypadku zmiany fonemów (np. „Siad” na „Siedź”). Jednocześnie zaobserwowano również, że wyniki pozostawały dobre, jeśli początkowy fonem nie został zmieniony (np. „Siadać” zamiast „Siad”). Należy również podkreślić, że kontekst prezentacji, w tym odległość i widoczność (obecność) eksperymentatora, także wpływał na wyniki osiągnięte przez psy (Fukuzawa et al., 2005b).

Niektóre właściwości fizyczne złożonych dźwięków mogą mieć bardziej bezpośredni wpływ na zachowanie psów, np. muzyka klasyczna może uspokajać psy przebywające w schronisku (Kogan et al., 2012). Eksperymenty szkoleniowe wykazały, że psy można szybciej wyszkolić do wykonywania pasywnych czynności („Siad” i „Zostań”) dzięki zastosowaniu długiego dźwięku o malejącej częstotliwości podstawowej. Z kolei zadanie zbliżania się do trenera na komendę psy wykonywały szybciej, jeśli jako bodziec treningowy zastosowano sekwencję krótkich dźwięków o stopniowo rosnącej częstotliwości (McConnell, 1990; Mc Connell i Baylis, 1985).

9.5. Węch

Jednym z głównych celów badań nad węchem psów jest odkrycie związku między poszczególnymi częściami aparatu węchowego a zdolnością psów do wykrywania i rozpoznawania szerokiej gamy nawet niewielkich ilości substancji zapachowych. Rozmiar narządu, gęstość neuronów i obecność funkcjonalnych genów węchowych przyczyniają się do wysokiej wydajności, jednak złożona interakcja między tymi strukturami utrudnia wyodrębnienie poszczególnych elementów.

Percepcja węchowa jest również bardziej skomplikowana, ponieważ w przeciwieństwie do wzroku i słuchu, psy mają więcej niż jeden system sensoryczny zaangażowany w wykrywanie substancji chemicznych. Oprócz zdolności rozpoznawania większości zapachów przez receptory w jamie węchowej, zwierzęta te posiadają także narząd womeronasalny, który otwiera się do jamy nosowej, ma własną warstwę komórek

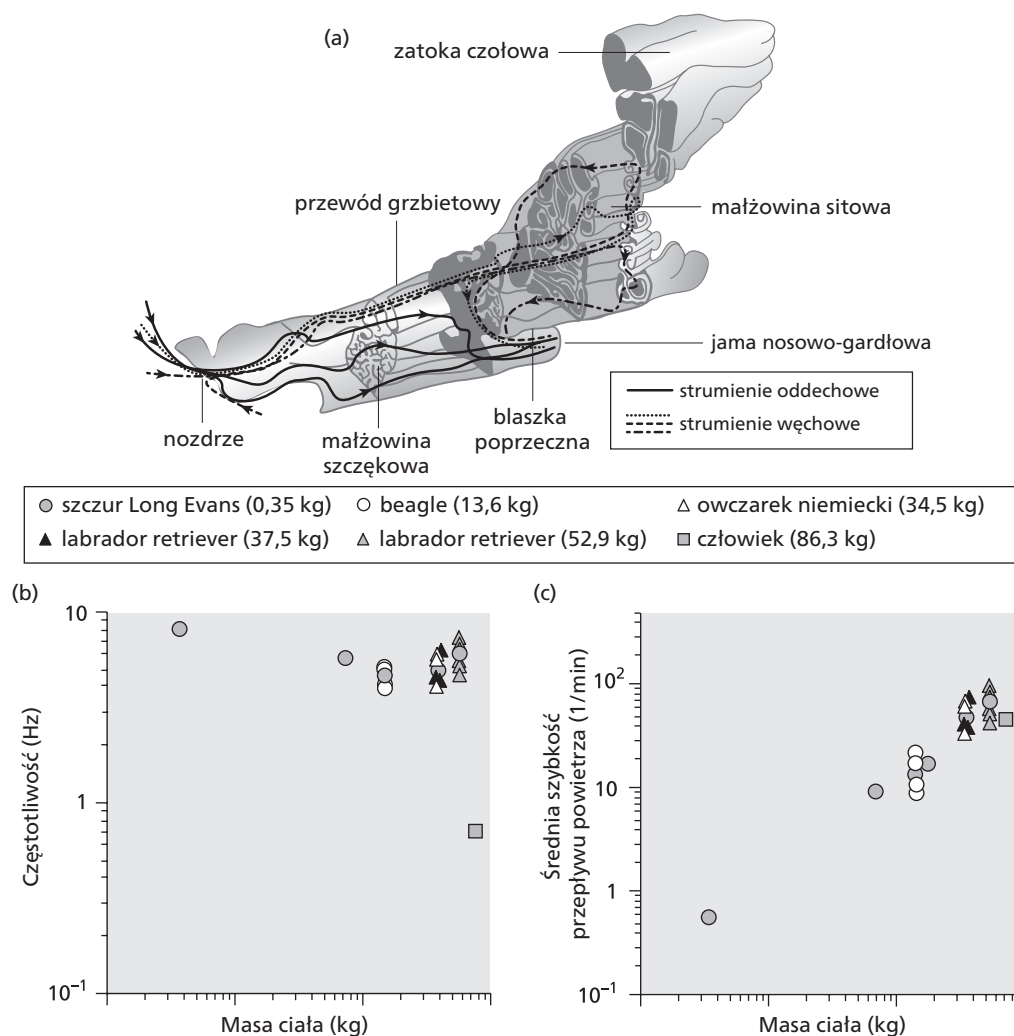
receptorowych i jest wyspecjalizowany do wykrywania sygnałów chemicznych charakterystycznych dla gatunku (np. feromonów płciowych). Nerw trójdzielny (unerwiający twarz) również bierze udział w procesach węchowych.

9.5.1. Przetwarzanie fizyczne

Opierając się na wcześniejszych hipotezach, Craven i współpracownicy (2010) przypisali duże znaczenie tzw. wnęcie węchowej. Jest to stosunkowo duża struktura rurowa zlokalizowana z tyłu jamy nosowej, której główną rolą jest zapewnienie dużej i twardej powierzchni dla nabłonka węchowego. U zwierząt ze słabym węchem (mikronosmia, np. u ludzi) wnętka węchowa na ogół nie występuje. Kolejną istotną cechą tej wklęsłej struktury jest to, że przechwytuje ona i zatrzymuje ok. 12–13% powietrza wdychanego przez psa, co wydłuża

czas kontaktu między cząsteczkami zapachowymi a receptorami. Craven wraz z zespołem (2010) wykazali, że wdychane cząsteczki zapachowe docierają do różnych części wnęki węchowej w zależności od ich rozpuszczalności, czemu odpowiada wrażliwość zlokalizowanych tam receptorów (Lawson et al., 2012) (ryc. 9.3).

Choć nie zawsze jest to oczywiste, olfakcja jest procesem aktywnym. Obwąchując źródło zapachu, zwierzę może zwiększyć stężenie cząsteczek w jamie nosowej, potęgując tym samym zdolność oddziaływania odorantu na komórki receptorowe w nabłonku węchowym (podrozdz. 9.5.2). Psy często zmieniają częstotliwość wąchania podczas poruszania się po śladach węchowych (Thesen et al., 1993). Częstsze węszenie zaobserwowano również podczas poszukiwań w ciemności (Gazit i Terkel, 2003). Craven i współpracownicy (2010) zarejestrowali częstotliwość węszenia na



Rycina 9.3. Badanie struktur anatomicznych istotnych w procesie węszenia u psów. a) Komputerowy model 3D jamy nosowej psa pomógł odtworzyć różne wzorce przepływu powietrza w nosie. Powietrze w układzie oddechowym przemieszcza się na dno jamy, a jego inny strumień krąży we wnęcie węchowej. Gwarantuje to, że na receptory węchowe w nabłonku działają substancje zapachowe obecne w strumieniu powietrza. b) Zależność między częstotliwością węszenia a wielkością ciała u psów, szczurów i ludzi (należy zwrócić uwagę na skalę logarytmiczną). c) Dodatnia korelacja między wielkością ciała a średnią szybkością przepływu powietrza w układzie oddechowym (należy zwrócić uwagę na skalę logarytmiczną) (ryciny na podstawie Craven et al., 2010)

poziomie 4–7 Hz dla psów, co jest dużo lepszym wynikiem niż wartości uzyskane dla ludzi (0,3–0,7 Hz).

Wewnętrzna powierzchnia jamy nosowej psów jest pokryta substancją śluzową, która wpływa na zatrzymywanie substancji chemicznych podczas węszenia, sprzyjając lepszej absorpcji odorantów hydrofilowych, a nie molekuł hydrofobowych. Tłumaczy to, dlaczego psy wyczuwają różne molekuły w różnych stężeniach.

W przypadku narządu womeronasalnego ruch języka w kierunku podniebienia, który jest równoznaczny z rozszerzeniem jamy ustnej, powoduje spadek ciśnienia powietrza. Dzięki temu zapachy obecne w powietrzu wymieszane ze śluzem docierają do receptorów tego narządu. U wielu gatunków nosi to nazwę *flehmen*, jednak nie ma zgody co do tego, czy zjawisko to u psów można porównać do tego obserwowanego u kotów lub koni (Pageat i Gaultier, 2003).

9.5.2. Przetwarzanie neuronalne bodźców węchowych

Zarówno w kategoriach bezwzględnych, jak i względnych psy mają duży nabłonek węchowy. Według różnych źródeł wielkość nabłonka węchowego psa waha się od 150 do 170 cm² (owczarek niemiecki), podczas gdy u ludzi zajmuje on ok. 5 cm². Różnica w liczbie neuronów węchowych jest odpowiednio duża (psy mają od 220 milionów do 2 miliardów neuronów węchowych, zaś ludzie od 12 do 40 milionów). Nie wiadomo do końca, w jaki sposób ta różnica przyczynia się do lepszych zdolności węchowych psów, choć można założyć, że odpowiada za bardziej precyzyjne wykrywanie zapachów lub wykrywanie bardziej złożonych zapachów.

Kluczowym aspektem wykrywania zapachów jest to, czy neurony węchowe znajdujące się w nabłonku mają na zewnętrznej powierzchni receptory białkowe wrażliwe na cząsteczki zapachów. Każdy neuron zawiera jeden typ receptora białkowego, a neurony posiadające ten sam typ receptorów wysyłają wiadomość do tej samej części mózgu. Na podstawie analizy porównawczej obejmującej ludzki genom, naukowcy oszacowali, że u psów w kodowanie receptorów w neuronach węchowych jest zaangażowanych ok. 1300 genów, co oznacza, że jest ich więcej o 30% niż u ludzi (Quignon et al., 2003). Większa liczba neuronów i receptorów węchowych u psów wskazuje, że w porównaniu z ludźmi mają one więcej neuronów zawierających ten sam typ receptora, a także neurony zawierające jakościowo różne receptory. Może to oznaczać, że w przypadkach, gdy ludzie i psy mają ten sam gen, psy mogą być bardziej wrażliwe na daną substancję chemiczną, gdyż mają więcej neuronów w nabłonku. Ponieważ jednak zarówno psy, jak i ludzie mają również unikatowe geny, wiele zapachów może być lepiej wyczuwalnych przez ludzi (Laska et al., 2004). Jako że psy mają większą pulę

receptorów, można założyć, że w przypadku arbitralnie wybranego zapachu z większym prawdopodobieństwem posiadają one receptor wykazujący pewne powinowactwo do tej substancji chemicznej.

W wynikach nowszych badań tej samej grupy badawczej wykazano (Robin et al., 2009), że istnieje stosunkowo wysoki poziom zmienności genetycznej między różnymi rasami w genach kodujących białka receptorów węchowych, a zjawisko to dotyczy również samych genów. Geny receptorów węchowych ewoluują stosunkowo szybko, a mutacje często sprawiają, że niektóre z tych genów są нефunkcjonalne (pseudogeny). Okazało się, że stosunek takich нефunkcjonalnych genów jest w rzeczywistości dwukrotnie większy u ludzi niż u psów (Niimura i Nei, 2007). Jednak pomimo rosnącej ilości dostępnych informacji na ich temat, związek tych genów z funkcją węchową pozostanie niejasny, dopóki nie zidentyfikujemy docelowych receptorów zapachowych (tab. 9.2).

Komórki węchowe umiejscowione w narządzie womeronasalnym zawierają specyficzną rodzinę receptorów białkowych. Ku zaskoczeniu badaczy, okazało się, że psy mają tylko dwa funkcjonalne geny (i 54 нефunkcjonalnych) w porównaniu z 106 i 110 genami u szczurów (Young et al., 2010). Ta pozornie ograniczona funkcjonalność wspomnianych receptorów węchowych kontrastuje ze złożoną rolą feromonów w życiu psa. Pewne znaczenie w tym kontekście mogło mieć również udomowienie, jednak aby to ustalić, należałoby pozyskać więcej danych od innych psów.

Choć jest to bardzo prawdopodobne, nie ma wielu dowodów na to, że psy oceniają zapachy na podstawie walencji („preferencji lub awersji”). Siniscalchi i współpracownicy (2011) wykazali, że do identyfikacji szeregu różnych zapachów (np. jedzenia, samicy w rui) psy wolą używać prawego nozdrza. Preferencja ta zmieniała się po wielokrotnych ekspozycjach na zapachy. Natomiast adrenalina i zapach potu znajomego lekarza weterynarii, które uznaje się za bodźce pobudzające, sprawiały, że psy nadal używały prawego nozdrza. Zdaniem badaczy odzwierciedla to dominujące zaangażowanie prawej półkuli (uwaga: nerwy węchowe nie krzyżują się) w kontrolę współczulną. Jednak małe zainteresowanie bodźcami oraz inne potencjalne czynniki rozpraszające podczas eksperymentu pozostawiają miejsce na alternatywne wyjaśnienia.

Układ węchowy zaczyna funkcjonować bardzo wcześnie u psów. Eksperymenty wykazały, że płody psów są w stanie uczyć się *in utero*, ponieważ po urodzeniu szczenięta preferowały pokarm, który podawano matce podczas ciąży (Hepper i Wells, 2006). Zdolność ta może służyć rozpoznawaniu bezpiecznego pożywienia, podobnie jak u gryzoni. Jednak taką wartość funkcjonalną można zakwestionować, ponieważ

Tabela 9.2. Mokra nos kontra e-nos. Najbardziej tajemniczym aspektem zdolności percepcyjnych psów jest węch. Różne psy wykazały się wysoką wydajnością w zadaniach związanych z wykrywaniem lub rozpoznawaniem zapachów. Systematyczne badania tego zagadnienia rozpoczęły się dopiero niedawno. Wiążą się one także z wysiłkami zmierzającymi do opracowania zmechanizowanych metod wykrywania zapachów (elektryczny nos lub e-nos); jak dotąd psy nadal są nieco lepsze (Furton i Myers, 2001). Nie należy jednak patrzeć na te badania jak na konkurencję między układami biologicznymi i technicznymi, ponieważ wiedza uzyskana dzięki pracy na psach może pomóc nie tylko w zrozumieniu, jak funkcjonuje węch, ale także w opracowaniu lepszego sprzętu. To ostatnie może być szczególnie przydatne, gdy praca jest niebezpieczna lub niezdrowa dla psów (np. wykrywanie narkotyków). W niniejszej tabeli przedstawiono niewyczerpującą listę najnowszych badań, w których testowano wydajność (niezawodność) psów w (różnorodnych lub symulowanych) warunkach terenowych w różnych zadaniach.

Charakter zadania	Rodzaj pracy	Użyty zapach, n = liczba obserwowanych psów (jesli dotyczy)	Odnosny wynik	Potencjalne problemy/ograniczenia	Źródło
Narkotyki	Wykrywanie	Produkt rozkładu aktywnej substancji narkotycznej		Toksyczny dla psów	Furton i Myers (2001) (R)
Materiały wybuchowe	Wykrywanie	Aktywne substancje chemiczne, rozpuszczalniki, zanieczyszczenia	80–90% poprawnie znalezionych miejsc ukrycia, skuteczność wykrywania 95%, w tym 5% fałszywych alarmów	Wykrywanie śladów zapachowych substancji, na które pies jest uwrażliwiony. Toksyczne dla psów	Furton i Myers (2001); Tripp i Walker (2003)
Materiały wybuchowe	Wykrywanie	Materiały wybuchowe (n = 7)	Psy przyzwyczajone do ścieżki, na której nie ma zapachu substancji wybuchowych, podążając nią przy ukrytej jednej substancji zapachowej, wykrywały zapach w 53% przypadków. Na nowej ścieżce z jedną substancją ich skuteczność sięgała 96%	Przyzwyczajenie do ścieżki obniża skuteczność wykrywania	Gazit, Goldblatt i Terkel (2005)
Materiały wybuchowe	Wykrywanie	Materiały wybuchowe (n = 7)	88% w ciemności, 94% przy świetle		Gazit i Terkel (2005)
Ludzie	Wykrywanie	Zapach żywego człowieka i/lub zwłok (n = 11 i 12)	50–80% skuteczności w różnego typu symulacjach	Trenowanie dwóch różnych zadań pogarsza skuteczność	Lit i Crawford (2006)
Nowotwór (czerniak)	Wykrywanie	Cząstki zapachowe układu zgodności tkankowej (?) Lotne próbki zapachowe tkanki czerniaka (?) (n = 2)	Prawidłowe rozpoznanie chorujących pacjentów 6/7 i 3/4	Nie jest jasne, czy psy można wykorzystać w badaniach przesiewowych do wykrywania czerniaka	Balseiro i Correia (2006) (R) Pickel et al. (2004)
Nowotwór (prostata)	Wykrywanie	Lotne związki organiczne w moczu (n = 1)	Prawidłowe rozpoznanie chorujących pacjentów 31/33	Psy mają potencjał do wczesnego wykrywania chorób nowotworowych	Cornu, Cancel-Tassin i Ondet (2011)
Cukrzyca	Wykrywanie	Próbka zapachowa ludzkiego ciała (?) (n = 37)	Psy nieszkolone, czujne (np. szczekanie) przed wystąpieniem epizodu hipoglikemii	Tylko osobniki o „właściwym temperamencie” nadają się do badania (38% pacjentów pracujących z psami)	Lim et al. (1992); zob. też Rooney et al. (2013)
Padaczka	Wykrywanie	Próbka zapachowa ludzkiego ciała (?)	Psy nieszkolone, duży niepokój przed napadem (szczekanie, wycie, skanie)	Tylko osobniki o „właściwym temperamencie” nadają się do badania (odpowiednio 5% do 30% pacjentów pracujących z psami)	Edney (1993); Daizel et al. (2003); Kirtton et al. (2008); Brown i Goldstein (2011) (R)
Indentyfikacja zapachu	Dopasowanie do próbki, wybór dwukierunkowy	Próbka zapachowa z różnych części ludzkiego ciała (n = 3)	Wyszkolone psy (n = 3, szansa 50%). Ręka opiekuna versus ręka obcej osoby 58%. Łokieć opiekuna versus dłoń opiekuna 76,8%	Psy mogą mieć problemy z dopasowaniem zapachu do różnych części ciała (niewykuczony wpływ specyfiki szkolenia)	Brisben i Austad (1991)
Indentyfikacja zapachu	Dopasowanie do próbki, wybór sześciokierunkowy	Próbka zapachowa z dłoni (n = 8)	Wyszkolone psy (szansa 16,6%) 31–58% poprawnych wyników	Skuteczność zależna od wdrożonej procedury eksperymentalnej	Schoon (1996)
Indentyfikacja zapachu	Dopasowanie do próbki, wybór sześciokierunkowy	Próbka zapachowa z dłoni i z kieszeni (n = 10)	Wyszkolone psy (szansa 16,6%) 100% poprawnych wyników w pracy ze świeżymi próbkami. W pracy ze starszymi próbkami 33–75%	Im starsza próbka zapachowa, tym gorsza skuteczność psów	Schoon (2005)
Indentyfikacja zapachu	Dopasowanie do próbki	Bliźnięta jednojajowe (n = 10)	Wyszkolone psy, skuteczność 100%		Pine et al. (2011)

szczenięta psów (i wilków) są przez dłuższy czas karmione mlekiem, następnie zjadają zwracany pokarm, a na końcu mięso. Wczesne uczenie się zapachów może być po prostu manifestacją cechy ogólnie występującej u ssaków i prawdopodobnie przyczynia się do nauki zapachów, które odgrywają istotną rolę w życiu społecznym.

9.5.3. Behawioralne pomiary zdolności węchowych

Psy rodzinne (nieszkolone) poddano testom wykrywania i rozróżniania zapachów, np. Salvin wraz z zespołem (2012) wykorzystywał techniki habituacji i dyshabituacji podczas testowania zdolności psów do wyczuwania zmian w stężeniu substancji zapachowych. W badaniu tym wykazano, że wystarczy pojedyncza ekspozycja na zapach, aby nastąpiła habituacja. Psy po raz pierwszy, przez średnio 3,5 min, wąchały specjalnie przygotowaną próbkę moczu osobnika tego samego gatunku, zaś za drugim razem tylko przez 1,5 min. Zwierzęta wykazały bardzo niejednoznaczną reakcję na nowy (dyshabituujący) bodziec, a więc nie wiadomo jeszcze, czy taka procedura może być wykorzystana w dokładniejszych badaniach.

Wydaje się, że psy rodzinne nie są zbyt wprawne w rozróżnianiu ilości na podstawie samych sygnałów węchowych (Horowitz et al., 2013), a szczególnie w przypadku rozwiązywania zadań, które opierają się na sygnałach węchowych. Ludzie wpływają na uzyskiwane przez nie wyniki, jeśli są bezpośrednio zaangażowani i manipulują targetami i zapachami lub oferują nagrody (Hall et al., 2013). W tej chwili badaczom zaleca się wykorzystywanie zadań opartych na treningu.

Ostrość węchu

Ostrość węchu odnosi się do najniższego wyczuwalnego stężenia substancji chemicznej. Wyniki wielu wczesnych badań są trudne do porównania ze względu na znaczne różnice w metodach eksperymentalnych, wykorzystywanych psach (rasa, wiek, doświadczenie) i badanych substancjach chemicznych. Walker i jego zespół (2006) opracowali procedurę umożliwiającą uzyskanie porównywalnych wyników, o ile będzie ona systematycznie stosowana z wykorzystaniem różnych psów i substancji chemicznych. Podczas szkolenia dwa psy nauczyły się, jak uzyskać próbkę zapachu, podnosząc małą pokrywkę pudełka, co umożliwiło im powąchanie umieszczonej w jego wnętrzu substancji, a następnie zasygnalizowanie jej obecności (poprzez siadanie).

W pierwszej fazie szkolenia zastosowano stałe stężenie octanu n-amylu (1 część na miliard [ppb], 1 na 10^9), w końcowych etapach stężenie substancji chemicznej zmniejszono do 0,03 ppb. Wrażliwość psów na ten

zapach badano w zakresie 6–0,2 części na bilion (ppt, 1 na 10^{12}). Podczas sesji testowej psy musiały wskazać, gdzie znajduje się zapach, siadając w pobliżu odpowiedniego pudełka po powąchaniu wszystkich pięciu pudełek. Poziom skuteczności psów był podobny. Stężenie progowe mieściło się w zakresie 1,1–1,9 ppt. Wartość ta jest około 10 000–100 000 razy niższa niż obserwowana u ludzi, ale mieści się w zakresie stwierdzonym u myszy (Walker et al., 2006). Wydajność psów jest wyjątkowo dobra, a zwierzęta wykryły niższe stężenia octanu n-amylu, niż wykazano we wcześniej przeprowadzonym badaniu (Krestel et al., 1984). Wadą tej metody jest długi czas szkolenia (ok. 6 miesięcy), choć można go skrócić po zdobyciu doświadczenia w stosowaniu tej procedury.

Rozpoznawanie zapachów

Inną ważną kwestią jest to, czy psy potrafią identyfikować niektóre przedmioty i bodźce wyłącznie na podstawie ich zapachu. Ma ona pewne znaczenie praktyczne, ponieważ ściśle wiąże się z zagadnieniem, czy (i w jaki sposób) psy mogą identyfikować ludzi na podstawie ich zapachu (podrozdz. 9.5.4).

W przypadku prostych zapachów psy osiągają dobre wyniki, jeśli muszą dopasować dowolny z wyćwiczonych zapachów do różnych zestawów wyćwiczonych i niewyćwiczonych zapachów (Williams i Johnston, 2002). Dzięki nieskomplikowanej procedurze treningowej polegającej na tym, że pies wskazuje odpowiedni zapach, siadając w miejscu, gdzie umieszczono próbkę, cztery psy poddano sekwencyjnej procedurze uczenia się. Trenowano je na 10 różnych zapachach, jeden po drugim. Do następnego zapachu zwierzęta przechodziły tylko wtedy, gdy wykazywały wysoki poziom dokładności dopasowania do wszystkich wcześniej wyuczonych zapachów. Ogólna skuteczność psów wyniosła ponad 85%, a co ciekawsze, potrzebowały coraz mniejszej liczby prób, aby osiągnąć taką wydajność. W przypadku pierwszego zapachu wysoki poziom wydajności uzyskiwano po 25–30 próbach, a w przypadku dziewiątego związku psy osiągały wyniki powyżej kryterium średnio po zaledwie 10 próbach (Williams i Johnston, 2002).

9.5.4. Percepcja zapachów charakterystycznych dla osobników tego samego gatunku i zapachów naturalnych

Choć jesteśmy przekonani, że psy żyją w „świecie zapachów”, dysponujemy stosunkowo niewielką ilością danych porównawczych dotyczących ich zainteresowania różnymi źródłami zapachów. Prowadzenie systematycznych badań z użyciem rozmaitych rodzajów substancji chemicznych mogłoby zapewnić wgląd w ten bardzo odmienny od naszego świat. Dalej

przedstawiono krótkie podsumowanie badań dotyczących zachowania węchowego psów w odniesieniu do różnych rodzajów zapachów biologicznych (ryc. 9.4).

Feromony płciowe

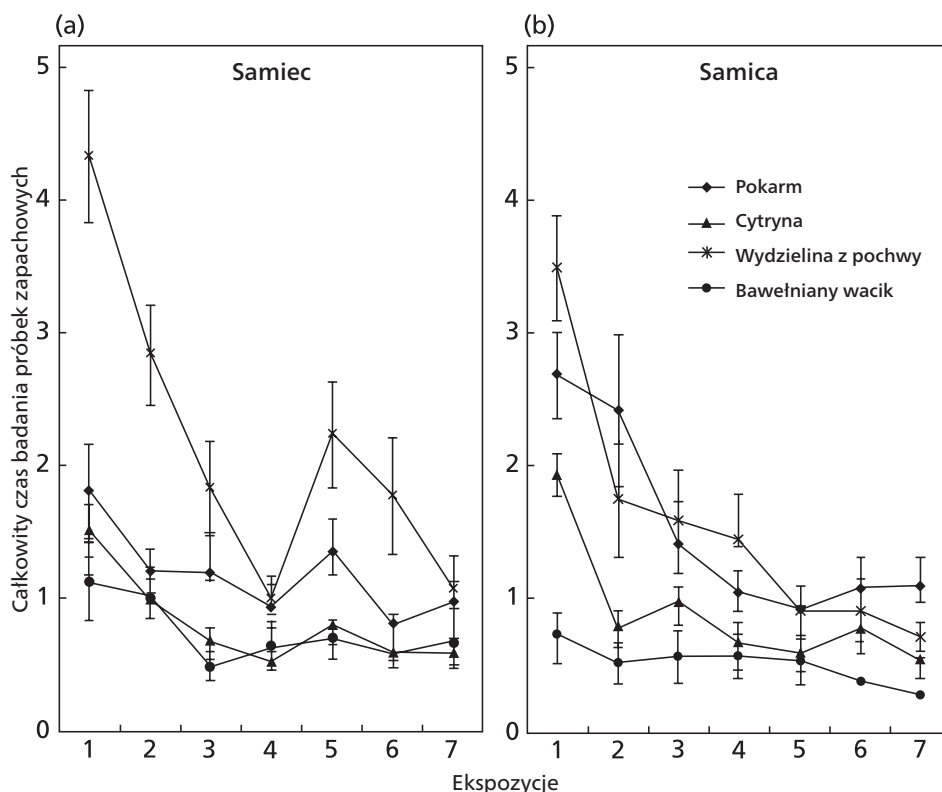
Zapachy, które są charakterystyczne dla tego gatunku, odgrywają główną rolę w sygnalizowaniu statusu reprodukcyjnego, a psy obu płci są w stanie rozróżnić feromony pochodzące z moczu, kału, pochwy, gruczołów okołoodbytowych i wielu innych narządów. Jednym ze składników substancji zapachowych wytwarzanych przez samice w okresie rui (Goodwin et al., 1979) i wywołujących u osobników płci przeciwnej zachowania godowe (On, 2002) jest metylo-p-hydroksybenzoesan. Samce psów wyraźnie preferują zapachy samic, a nie samców, jednak jeszcze większą preferencję wykazują dla zapachów wytwarzanych przez samice w rui. Podobna tendencja u samic występuje tylko wtedy, gdy są one w rui (Dunbar, 1977). Wyniki te ściśle odpowiadają zachowaniu psów żyjących w grupach (Le Boeuf, 1967).

Źródło zapachów wpływa na preferencje. U psów rasy beagle mocz samic w rui i wydzielina z pochwy są bardziej atrakcyjne dla samców niż próbki zapachu z gruczołów okołoodbytowych (Doty i Dunbar, 1974). Nie jest jednak jasne, czy zjawisko to wynika z różnic w jakości czy ilości substancji chemicznych. Co ważne, atrakcyjność zapachów seksualnych zależy od wielu

innych czynników, w tym doświadczenia i stanu wewnętrznego (np. stresu) odbiorcy i dawcy. W badaniu sześciu psów rasy beagle nie wykazano, by względne doświadczenie seksualne samców miało wpływ na preferencje zapachów zebranych od samic w rui (Doty i Dunbar, 1974), jednak samce wykazywały mniejsze zainteresowanie zapachami pochodzącymi od samic, jeśli dawcy podawano testosteron w okresie dorosłości. W przypadku estradiolu uzyskano odwrotny efekt (Dunbar et al., 1980).

Feromony gruczołu mlekowego

Gruczoł łojowy zlokalizowany w bruzdzie międzysutkowej w okresie ssania wytwarza mieszaninę kwasów tłuszczowych, tzw. feromon sutkowy (Pageat i Gaultier, 2003). Choć działanie tego feromonu (często określanego jako uspokajającego) nie jest do końca jasne, stwierdzono, że syntetyczny analog działa uspokajająco na psy w stresujących sytuacjach środowiskowych, w tym w przypadku hałasu wywołanego fajerwerkami (Sheppard i Mills, 2003), oczekiwania w gabinecie weterynaryjnym (Mills et al., 2006) lub pobytu w schronisku (Tod et al., 2005). Feromon tego gruczołu pomaga niewidomym szczeniętom ssącym odszukać sutek i uspokoić się; nie wiemy jednak, jak ten biologiczny mechanizm działa u dorosłych psów. Istnieje również duża indywidualna zmienność pod względem jego skuteczności w zależności od wieku i rasy, a największa



Rycina 9.4. Różnice w węchowych zachowaniach badawczych u samców (a) i u samic (b) psów w kierunku różnych zapachów. Zapachy nanoszono na kawałek bawełny umiejscowiony na wysokości psiego nosa (za: Siniscalchi, Sasso i Pepe, 2011)

skuteczność prawdopodobnie występuje u szczeniąt (Denenberg i Landsberg, 2008). Dopóki nie zrozumiemy pierwotnej funkcji biologicznej tego feromonu w okresie ssania, jego praktyczna przydatność będzie ograniczona (metaanaliza; Frank et al., 2010).

Zapachy charakterystyczne dla poszczególnych osobników

U psów sygnały węchowe odgrywają ważną rolę w rozpoznawaniu krewnych i niespokrewnionych osobników. Jednakże Mekosh-Rosenbaum z zespołem (1994), badając szczenięta w wieku 20–24 dni, odnotował jedynie niewielką preferencję własnego podłoża nad podłożem pochodzącym od innego miotu. Dodatkowo zdolność ta malała wraz z wiekiem (66–72 dni). Hepper (1994) stwierdził, że szczenięta (28–35 dni) były w stanie odróżnić własną i obcą podściółkę. Rozbieżność tę można wytłumaczyć tym, że w pierwszym badaniu wszystkie psy trzymane w tym samym pomieszczeniu i karmiono tak samo, zaś czynników tych nie uwzględniono w drugim badaniu. Hepper (1994) uznał również, że dorosłe psy żyjące oddzielnie od siebie nie zachowują wspomnień o rodzeństwie. Z kolei w relacji pomiędzy matką a potomstwem wykazano wyraźną wzajemną preferencję, która utrzymywała się przez ponad dwa lata po separacji. Zarówno matki, jak i ich potomstwo wybierają zbliżanie się do krewnego w sytuacji dwukierunkowego wyboru. Hepper (1994) dowodził, że w faworyzowaniu rodzeństwa pomaga znajomość pewnych wskazówek, częściowo determinowanych przez wspólne geny, które sygnalizują pokrewieństwo, podczas gdy rozpoznawanie matki może się opierać na zestawie indywidualnych wskazówek.

Ludzkie zapachy

Niewiele wiadomo na temat znaczenia ludzkich zapachów dla psów. Wydaje się, że w trakcie eksploracji węchowej psy preferują pewne obszary ciała dziecka. Millot wraz z zespołem (1987) stwierdzili, że psy częściej wąchały twarz i kończyny górne dziecka, co może wskazywać, że zapachy wytwarzane w różnych częściach ciała są albo bardziej wyczuwalne, albo dostarczają konkretnych informacji. Psy mogą wykorzystywać zapachy typowe dla płci do rozróżniania samców i samic, a ze względu na ewentualne podobieństwa mogą być również wyczulone na zapachy towarzyszące owulacji u kobiet. Zakłada się, że psy ostrzegające o napaściach padaczkowych i cukrzycy reagują na zmiany zapachu ciała pacjentów.

Ziołowe substancje zapachowe

Jak dotąd niewiele wiadomo na temat reakcji psów na różne ziołowe substancje zapachowe, które mają

biologiczny wpływ na ludzi. Niemniej jednak można się spodziewać pewnych podobieństw. Konieczność przeprowadzenia badań z tego zakresu uzasadniają potencjalne korzyści związane z dobrostanem psów. W celu wzbogacenia środowiska zwierząt schroniskowych Graham wraz z zespołem (2005) przetestowali wpływ różnych naturalnie występujących substancji zapachowych na ich ogólne zachowanie. Naukowcy wykazali, że przez kilka dni, podobnie jak u ludzi, lawenda i rumianek miały relaksujący wpływ na psy przebywające w odosobnieniu, dzięki temu że wydłużały czas odpoczynku zwierząt.

9.5.5. Klasyfikowanie i porównywanie zapachów w sytuacjach roboczych

Pies napotyka dwa rodzaje problemów podczas badania śladów zapachowych (Bekoff, 2001). Może on być zainteresowany tym, czy zapach, który właśnie napotkał, należy do określonej klasy znajomych zapachów (np. samice w rui), lub tym, czy zapach jest taki sam jak inny zapach wąchany w pobliżu kilka sekund wcześniej. Pierwszy przypadek można opisać jako zdolność do rozpoznawania kategorii, podczas gdy w drugim celem psa jest ustalenie dopasowania dwóch bodźców. W zadaniu polegającym na wykrywaniu pies musi wskazać obecność określonego (wyuczonego) zapachu (zapachów) na tle innych neutralnych zapachów. Wykonując je, polega na swojej pamięci wyuczonych zapachów. Aby ułatwić zwierzęciu to zadanie, wyspecjalizowane psy poszukiwawcze wykorzystuje się tylko do określonego rodzaju pracy (ryc. 9.5), np. niektóre psy poszukują materiałów wybuchowych, inne środków odurzających lub substancji łatwopalnych. Pomijając procedurę szkoleniową, sukces tych zwierząt zależy głównie od substancji chemicznych używanych podczas treningu, np. w przypadku psów szkolonych do wykrywania materiałów wybuchowych celem treningu jest zapoznanie ich z jak największą ilością substancji chemicznych, które mogą być użyte w dowolnym stężeniu i kombinacji do produkcji broni (Furton i Myers, 2001). Problem polega jednak na tym, że materiały pomocnicze wykorzystywane do tego celu często dostarczają bardziej wyraźnych bodźców węchowych niż aktywny składnik. W przypadku substancji biologicznie czynnych bodźce zapachowe mogą powstawać w wyniku degradacji chemicznej, co oznacza, że związki te należy włączać do zestawu treningowego (Furton i Myers, 2001). Lazarowski i Dorman (2014) osiągnęli znacznie lepsze wskaźniki wykrywalności, kiedy psy były szkolone również na mieszkankach zapachów.

Z tego względu liczba zapachów niezbędnych do przeprowadzenia szkolenia jest dość duża, a sama procedura szkoleniowa powinna być zróżnicowana, by



Rycina 9.5. Psy w służbie człowieka. a) Trening wyszukiwania materiałów wybuchowych, b) wykrywanie narkotyków, c) próba identyfikacji ludzkiego zapachu, d) trening podążania za śladami zapachowymi

w pamięci psa utrwalił się szeroki zakres potencjalnych próbek. Dobrze wyszkolone zwierzęta osiągają wskaźnik wykrywalności materiałów wybuchowych na poziomie ponad 95%, co wydaje się absolutnym maksimum w warunkach naturalnych. Dzięki takiej wydajności psy są skuteczniejsze w podobnych zadaniach niż sztuczne lub elektroniczne nosy, w przypadku których poziom błędu wynosi ok. 10% (Tripp i Walker, 2003). Jednym z problemów dotyczących psów poszukiwawczych jest to, że nawet jeśli niczego nie znajdują, przyzwyczajają się do tras poszukiwań. Mogą wtedy przeoczyć nowe, potencjalnie niebezpieczne źródło zapachu, zwłaszcza gdy są regularnie wykorzystywane do monitorowania tego samego obszaru (Gazit et al., 2005).

Z perspektywy poznawczej dopasowywanie zapachów jest bardziej złożonym procesem niż ich wykrywanie. Nie wystarczy wyszkolić psa na serii zapachów. Musi nauczyć się, że pomimo całej wiedzy na temat znaczenia zapachów, jaką posiada, jego najważniejszym zadaniem jest potwierdzenie lub zaprzeczenie, że dwa porównywane zapachy pochodzą z tego samego źródła. Przez wiele lat psy były wykorzystywane przez policję w różnych krajach do potwierdzania zgodności między *corpus delicti* (niektóre dowody znalezione na miejscu zbrodni) a próbką uzyskaną od osoby podejrzanej (Schoon, 1996). Oprócz prawnego problemu,

w jaki sposób takie dowody mogą lub powinny być wykorzystywane w sądzie, zadanie to jest trudne z punktu widzenia percepcji węchowej. W najprostszym przypadku próbki zapachu pobrane z tej samej części ciała w krótkim czasie powinny być identyczne. Jeśli zapewnimy wyszkolonym psom takie warunki pracy, będą one działać bardzo niezawodnie, osiągając 100% poprawnych wyników (np. Schoon, 2005). Niestety wiemy zbyt mało o zapachach ludzkiego ciała, ich składnikach i o tym, jak zmieniają się one w czasie. Indywidualność ludzkiego zapachu zależy od kilku czynników, z których część ma wyraźne podłoże genetyczne (np. płeć, rasa lub składniki układu odpornościowego; Boehm i Zufall, 2006), natomiast inne pochodzą ze środowiska. Do tej drugiej grupy zalicza się dietę (a także palenie tytoniu lub przyjmowanie leków), odzież albo działanie bakterii na powierzchni skóry (Schoon, 1996). W badaniu mającym na celu rozdzielenie czynników genetycznych i środowiskowych wpływających na zapach człowieka Hepper (1988) wykazał, że wyszkolone psy potrafiły prawidłowo odróżnić bliźnięta dwujajowe, a także bliźnięta jednojajowe, nawet w wieku dorosłym i bez względu na rodzaj diety. Jednak psy osiągały granice swoich zdolności odróżniania zapachu, kiedy musiały wybierać pomiędzy jedzącymi to samo bliźniętami jednojajowymi. Odkrycie to zostało

zakwestionowane przez Pinca i jego zespół (2011), który dowiódł, że stosując procedurę dopasowania do próbki, każdy z 10 wyszkolonych psów był w stanie zidentyfikować bliźnięta jednojajowe, które mieszkają w tym samym gospodarstwie domowym i tak samo się odzywały.

Badanie zdolności węchowych psów ma duże znaczenie praktyczne. Psy szkolono między innymi do wykrywania rui u krów (Hawk et al., 1984), drobnoustrojów w budynkach (Kauhanen et al., 2002), pasożytów roślin (Nakash et al., 2000) oraz rzadkich, chronionych zwierząt (Smith et al., 2003). Są one również wykorzystywane jako pomoc w badaniach przesiewowych osób chorych na nowotwory (np. Walczak et al., 2012). Choć nie można lekceważyć praktycznej przydatności tych odkryć, to, czy psy będą regularnie odwiedzać szpitale lub centra badań przesiewowych, pozostaje kwestią wątpliwą (ramka 4.6). Nowsze argumenty przemawiają za podejściem inspirowanym biologią. Praca z psami mogłaby umożliwić identyfikację kluczowych składników chemicznych w złożonych zapachach, które następnie dałoby się wykryć i zidentyfikować za pomocą zaawansowanej analizy chemicznej (Cornu et al., 2011). W tym kontekście psy powinny być traktowane jako czujniki biologiczne, które zapewniają funkcjonujący model dla określonego sprzętu inżynierskiego.

9.6. Uwagi praktyczne

Nie ma wątpliwości, że – w porównaniu z zainteresowaniem zdolnościami umysłowymi psów – praktycznie nie ma badań dotyczących funkcjonowania zmysłów i percepcji tych zwierząt. Wszystkie artykuły przeglądowe lub komentarze ekspertów na temat zdolności percepcyjnych psów odnoszą się do badań przeprowadzonych dekadę lub więcej temu, które nie zostały powtórzone ani rozszerzone w ostatnim czasie.

Być może nieinwazyjna neuronauka z udziałem psów mogłaby stać się przedmiotem większego zainteresowania, jednak na wiele pytań można odpowiedzieć, wykorzystując tradycyjne metody behawioralne. Ostatni artykuł Kasparsona i jego współpracowników (2013) dobrze przedstawia możliwy kierunek dalszych badań.

Ten względny brak zainteresowania jest zaskakujący, ponieważ psy słyną z niezwykłych zdolności detekcyjnych (a przynajmniej niektóre utalentowane osobniki). Również społeczność ekspertów zajmujących się psami pracującymi mogłaby zyskać na lepszym zrozumieniu takich zdolności. Preferencjom oraz fobiom związanym z określonymi bodźcami należy poświęcić więcej uwagi, ponieważ są one ściśle związane ze szkoleniem psów.

Wiele osób nadal uważa, że psy żyją w „świecie zapachów”, a inne zmysły odgrywają u nich drugorzędną rolę. Przekonanie to należy zweryfikować poprzez dostarczenie solidnych danych, które dowiodą, że zależność psów od stymulacji percepcyjnej może się wiązać z kontekstem lub innymi czynnikami, takimi jak indywidualne doświadczenie, szkolenie czy rasa. Badanie psiego węchu ma również wymiar technologiczny, ponieważ zrozumienie, w jaki sposób psy rozróżniają zapachy, może pomóc w wyizolowaniu konkretnych związków, które różnią się od siebie w próbkach pobranych od osób zdrowych i chorych. Wiedza tego typu byłaby nieoceniona i pomogłaby w opracowaniu specjalistycznych e-nosów przeznaczonych do tego samego zadania, przy czym szczególnie interesujące jest wczesne diagnozowanie raka.

9.7. Wnioski i trzy wyzwania na przyszłość

Niezależnie od ich praktycznej użyteczności, wciąż wiadomo bardzo niewiele o zdolnościach percepcyjnych psów w ogóle*. Lepsza wiedza z tego zakresu zwiększyłaby szansę na znalezienie psów lepiej radzących sobie z konkretnymi zadaniami. Ponadto głębsza wiedza na temat zdolności sensorycznych i percepcyjnych psów jest niezbędna do lepszego zrozumienia ich zdolności umysłowych.

Jak wskazują obecnie dostępne dane, psy i ludzie mają tylko częściowo pokrywające się zakresy sensoryczne w obrębie wzroku i słuchu i prawdopodobnie bardzo różny rodzaj węchowej przestrzeni sensorycznej. Badania porównawcze mogą wyjaśnić, w jaki sposób wpływa to na relację pomiędzy nami a psami. Olfakcja wydaje się najbardziej interesującą dziedziną, szczególnie ze względu na szeroki zakres możliwych zastosowań.

1. Niewiele wiadomo na temat tego, czy wzbogacenie środowiska lub ekspozycja na określone bodźce poprawia zdolności percepcyjne. Wczesne uczenie się percepcyjne może mieć pozytywny wpływ na psy, zwłaszcza gdy oczekujemy, że będą polegać na swoich umiejętnościach węchowych w praktyce.
2. Badania nad niewidomymi i/lub niesłyszącymi psami mogą ujawnić, czy i w jaki sposób zwierzęta te kompensują utracone zdolności oraz czy wydajność pozostałych zdolności sensorycznych zmienia się w czasie.
3. Duża zmienność morfologiczna stwarza bardzo interesującą możliwość testowania fizycznych (cielesnych) wpływów na zdolności percepcyjne, oprócz wpływu czynników genetycznych.

* Od momentu opublikowania oryginalnego wydania niniejszej książki powstały artykuły na ten temat (przyp. kons.).

Dalsze lektury

Lindsay (2001) przedstawił podsumowanie zdolności percepcyjnych psów, w tym smaku, dotyku i bólu, w odniesieniu do niektórych mechanizmów neuronalnych.

Podobny opis porównawczy z uwzględnieniem wilków opracowali Harrington i Asa (2003).

Bibliografia

- Adachi I., Kuwahata H., Fujita K., *Dogs recall their owner's face upon hearing the owner's voice*, „Animal Cognition” 2007, 10, 17–21.
- Autier-Dérian D., Deputte B.L., Chalvet-Monfray K. et al., *Visual discrimination of species in dogs (Canis familiaris)*, „Animal Cognition” 2013, 16, 637–51.
- Balserio S.C., Correia H.R., *Is olfactory detection of human cancer by dogs based on major histocompatibility complex dependent odour components? – A possible cure and a precocious diagnosis of cancer*, „Medical Hypotheses” 2006, 66, 270–272.
- Bekoff M., *Observations of scent-marking and discriminating self from others by a domestic dog (Canis familiaris): tales of displaced yellow snow*, „Behavioural Processes” 2001, 55, 75–79.
- Blough D.S., Blough P.M., *Animal psychophysics*, [w:] Honig W.K., Staddon J.E.R. (eds.), *Handbook of operant behavior*, Englewood Cliffs, New Jersey 1977, 514–539.
- Boehm T., Zufall F., *MHC peptides and the sensory evaluation of genotype*, „Trends in Neurosciences” 2006, 29, 100–107.
- Le Boeuf B.J., *Interindividual associations in dogs*, „Behaviour” 1967, 29, 268–295.
- Brisben Jr. I.L., Austad S.N., *Testing the individual odour theory of canine olfaction*, „Animal Behaviour” 1991, 42, 63–69.
- Brown S.W., Goldstein L.H., *Can Seizure-Alert Dogs predict seizures?*, „Epilepsy Research” 2011, 97, 236–42.
- Buytendijk F.J.J., Fischel W., *Über die Reaktionen des Hundes auf menschliche Wörter*, „Archives der Physiologie” 1934, 19, 1–19.
- Coile D.C., Pollitz C.H., Smith J.C., *Behavioral determination of critical flicker fusion in dogs*, „Physiology & Behavior” 1989, 45, 1087–1092.
- Colombo M., D'Amato M.R., *A comparison of visual and auditory short-term memory in monkeys (Cebus apella)*, „Quarterly Journal of Experimental Psychology” 1986, 38, 425–448.
- Cornu J.-N., Cancel-Tassin G., Ondet V. et al., *Olfactory detection of prostate cancer by dogs sniffing urine: a step forward in early diagnosis*, „European Urology” 2011, 59, 197–201.
- Craven B.A., Paterson E.G., Settles G.S., *The fluid dynamics of canine olfaction: unique nasal airflow patterns as an explanation of macrosmia*, „Journal of the Royal Society, Interface” 2010, 7, 933–943.
- Dalziel D.J., Uthman B.M., McGorray S.P., Reep R.L., *Seizure-alert dogs: a review and preliminary study*, „Seizure” 2003, 12, 115–120.
- Denenberg S., Landsberg G.M., *Effects of dogappeasing pheromones on anxiety and fear in puppies during training and on long-term socialization*, „Journal of the American Veterinary Medical Association” 2008, 233, 1874–1882.
- Doty R.L., Dunbar I., *Attraction of beagles to conspecific urine, vaginal and anal sac secretion odors*, „Physiology & Behavior” 1974, 12, 825–833.
- Dunbar I.F., *Olfactory preferences in dogs: the response of male and female beagles to conspecific odors*, „Behavioral Biology” 1977, 20, 471–481.
- Dunbar I., Buehler M., Beach F.A., *Developmental and activation effects of sex hormones on the attractiveness of dog urine*, „Physiology & Behavior” 1980, 24, 201–204.
- Edney A., *Dogs and human epilepsy*, „The Veterinary Record” 1993, 132, 337–338.
- Evinger C., Fuchs A.F., *Saccadic, smooth pursuit, and optokinetic eye movements of the trained cat*, „Journal of Physiology” 1978, 285, 209–229.
- Faragó T., Pongrácz P., Miklósi Á. et al., *Dogs' expectation about signalers' body size by virtue of their growls*, „PLoS ONE” 2010, 5, e15175.
- Fox M.W., *Behavioral effects of rearing dogs with cats during the critical period of socialization*, „Behaviour” 1969, 35, 273–280.
- Frank D., Beauchamp G., Palestrini C., *Systematic review of the use of pheromones for treatment of undesirable behavior in cats and dogs*, „Journal of the American Veterinary Medical Association” 2010, 236, 1308–1316.
- Fukuzawa M., Mills D.S., Cooper J.J., *More than just a word: non-semantic command variables affect obedience in the domestic dog (Canis familiaris)*, „Applied Animal Behaviour Science” 2005a, 91, 129–141.
- Fukuzawa M., Mills D.S., Cooper J.J., *The effect of human command phonetic characteristics on auditory cognition in dogs (Canis familiaris)*, „Journal of Comparative Psychology” 2005b, 119, 117–120.
- Furton K.G., Myers L.J., *The scientific foundation and efficacy of the use of canines as chemical detectors for explosives*, „Talanta” 2001, 54, 487–500.
- Gazit I., Terkel J., *Domination of olfaction over vision in explosives detection by dogs*, „Applied Animal Behaviour Science” 2003, 82, 65–73.
- Gazit I., Goldblatt A., Terkel J., *The role of context specificity in learning: the effects of training context on explosives detection in dogs*, „Animal Cognition” 2005, 8, 143–150.
- Goodwin M., Gooding K., Regnier F., *Sex pheromone in the dog*, „Science” 1979, 203, 559–561.
- Graham L., Wells D.L., Hepper P.G., *The influence of olfactory stimulation on the behaviour of dogs housed in a rescue shelter*, „Applied Animal Behaviour Science” 2005, 91, 143–153.
- Guo K., Meints K., Hall C. et al., *Left gaze bias in humans, rhesus monkeys and domestic dogs*, „Animal Cognition” 2009, 12, 409–418.
- Hall N.J., Smith D.W., Wynne C.D.L., *Training domestic dogs (Canis lupus familiaris) on a novel discrete trials odor-detection task*, „Learning and Motivation” 2013, 44, 218–228.
- Harrington F.H., Asa C.S., *Wolf communication*, [w:] Mech D., Boitani L. (eds.), *Wolves: behaviour, ecology and conservation*, University of Chicago Press, Chicago 2003, 66–103.
- Hawk H.W., Conley H.H., Kiddy C.A., *Estrus-related odors in milk detected by trained dogs*, „Journal of Dairy Science” 1984, 67, 392–397.
- Heffner H.E., *Hearing in large and small dogs: Absolute thresholds and size of the tympanic membrane*, „Behavioral Neuroscience” 1983, 97, 310–318.
- Heffner H.E., *Auditory awareness*, „Applied Animal Behaviour Science” 1998, 57, 259–268.
- Heffner H.E., Heffner R.S., *Audition*, [w:] Davis S.F. (ed.), *Handbook of research methods in experimental psychology*, Blackwell Publishing Ltd, Oxford 2003, 413–440.
- Hemmer H., *Domestication: the decline of environmental appreciation*, Cambridge University Press, Cambridge 1990.
- Hepper P.G., *The discrimination of human odour by the dog*, „Perception” 1988, 17, 549–554.
- Hepper P.G., *Long-term retention of kinship recognition established during infancy in the domestic dog*, „Behavioural Processes” 1994, 33, 3–14.

Zachowanie, ewolucja i procesy poznawcze psa to pierwsza książka na polskim rynku wydawniczym, która w kompleksowy sposób przedstawia dotychczasową wiedzę dotyczącą psów domowych, a także ich dzikich krewnych. Ádám Miklósi umiejętnie łączy perspektywę etologiczną z kognitywną, prezentując zarówno historyczne, jak i nowsze dane empiryczne. Autor przedstawia nie tylko historię badań nad zachowaniem psów czy proces ich udomowienia, ale również kwestie związane z wyjątkową zdolnością tych zwierząt do międzygatunkowej komunikacji i nawiązywania relacji z człowiekiem. Omawia także zachowanie psa z perspektywy biologii tego gatunku, jego ewolucji, genetyki i środowiska, w którym żyje. To obszerne interdyscyplinarne kompendium wiedzy o biologii i zachowaniu psów z pewnością stanie się lekturą obowiązkową dla szerokiego grona odbiorców – od etologów, lekarzy weterynarii, zoopsychologów i behawiorystów po hodowców psów i zwykłych miłośników zwierząt.

dr inż. MAGDALENA MALEC

Uniwersytet Rolniczy w Krakowie,
behawiorysta zwierząt, instruktor szkolenia psów,
specjalistka psiej rekreacji

Dzięki tej książce:

- zyskasz unikalne spojrzenie na zachowanie psów i relację pomiędzy nimi a ludźmi, które wyrasta z ewolucyjnych podstaw, rozwoju behawioralnego tych zwierząt oraz z ich procesów poznawczych,
- poznasz kierunki przyszłych badań i najważniejsze odniesienia dotyczące badań nad naczelnymi i ludźmi,
- dowiesz się, jaką rolę w społeczeństwie ludzkim odgrywają psy,
- nie tylko zrozumiesz mowę ciała, emocje i zachowanie psów, ale także pogłębisz więź i poprawisz komunikację z tymi wyjątkowymi zwierzętami.

