

Algemene artikels

Leervermoë en geheue

P.A.J. Ryke

Buro vir Navorsing, Potchefstroomse Universiteit, Potchefstroom 2520

Ontvang 22 September 1988, aanvaar 20 Januarie 1989

UITTREKSEL

Binne die raamwerk van wat normaalweg as deel van 'n leerproses beskou word, is daar 'n hele verskeidenheid leertipes. Net soos daar nie eenstemmigheid oor die definisie van leer is nie, bestaan daar ook nie een aanvaarde klassifikasiestel van leerkategorieë nie. Leertipes wat algemeen erken word, is: Habituasie, sensitisering, klassieke kondisionering, operante kondisionering, gis en vergissing, smaakrenons, latente leer, waarnemingsleer, stempelafdrukking, insigleer, leeringesteldheidleer en instink.

Die term "geheue" moet minstens twee aparte prosesse insluit. Dit behels aan die een kant die leer van iets, en aan die ander kant die herinnering daarvan in 'n later stadium. Tussen die leerproses en die onthouaksie moet daar 'n permanente rekord — 'n geheuespoor — in die brein wees. Geheue bestaan uit minstens twee vorme: geheue vir baie resente gebeure (korttermyngeheue) wat relatief labiel is en maklik versteur kan word, en langtermyngeheue wat stabiel is. Nie alles wat die korttermyngeheue binnegaan, word in die langtermynbewaringsplek gebêre nie; 'n filtreermeganisme selekteer sekere dinge wat belangrik is en raak van die res ontslae.

*Die uitdaging om 'n "translasie" van die psigologiese prosesse van leer en onthou na neurobiologiese prosesse van sellulêre en biochemiese gebeure te ontdek, bly fassinerend, en dit is hier — indien iewers — waar ons waarskynlik die gaping tussen brein en verstand (gees) sal oorbrug. Drie tipes modelstelsels het veral belangrike bydraes tot geheuestelsels gelewer. Die eerste modelstelselbenadering het navorsing op werweldiere laat vaar en die ondersoek op ongewerweldes met eenvoudige senuweestelsels toegespits. Navorsers het presies bepaal watter senukringbane by eenvoudige response betrokke is, soos die kieuterugtrekkingsrefleks by die seeslak *Aplysia*; hulle het ook die ioonveranderinge wat in sleutelsinapse binne hierdie kringbane tydens die leerproses plaasvind, bestudeer.*

Die tweede benadering het te make met ondersoeke van die breine van diere wat meer soos dié van die mens is. Hierdie navorsers het heel organismes oorboord gegooi en meer reduksionisties te werk gegaan deur slegs 'n deel van die soogdierbrein (die hippokampus) wat by geheue betrokke is, te ondersoek. Elektriese pulse van bepaalde frekwensies produseer langdurende veranderinge in die afvuureienskappe van die selle in 'n sny van die hippokampus, 'n verskynsel bekend as langtermynpotensiasie.

Die derde benadering is toegespits op leerprosesse waar selveranderinge waarskynlik groot en maklik bestudeerbaar is. Jong diere het besondere meriete vir sodanige ondersoeke en daar word veral van voëls wat pas die nes verlaat het, gebruik gemaak. Dit is vasgestel dat die leerproses groot veranderinge in die seleienskappe van bepaalde breinareas teweegbring, veral ten opsigte van sinapsstruktuur wat onder die elektronmikroskoop sigbaar is. Hierdie veranderinge kan ook aangetoon word deur middel van radioaktiewe of immunologiese merkers, asmede deur breinopnames wat na eksperimentele afrigting van die voëls gemaak is. Met behulp van al hierdie benaderings begin ons 'n goeie idee kry van die neuronale, neurochemiese, molekulêre en biofisiese substrate van geheue by sowel invertebraat- as vertebratstelsels.

ABSTRACT

Learning and memory

Under various circumstances and in different species the outward expression of learning varies considerably, and this has led to the classification of different categories of learning. Just as there is no generally agreed on definition of learning, there is no one system of classification. Types of learning commonly recognized are: Habituation, sensitization, classical conditioning, operant conditioning, trial and error, taste aversion, latent learning, cultural learning, imprinting, insight learning, learning-set learning and instinct.

The term memory must include at least two separate processes. It must involve, on the one hand, that of learning something and on the other, at some later date, recalling that thing. What lies between the learning and the remembering must be some permanent record — a memory trace — within the brain. Memory exists in at least two forms: memory for very recent events (short-term) which is relatively labile and easily disruptable; and long-term memory, which is much more stable. Not everything that gets into short-term memory becomes fixed in the long-term store; a filtering mechanism selects things that might be important and discards the rest.

The challenge of discovering a translation of the psychological processes of learning and memory into the neurobiological ones of cellular and biochemical events remains fascinating, and it is here, if anywhere, that we might bridge the gap between mind and brain. Three types of model system have proved particularly powerful in memory

research. The first approach has been to abandon vertebrates entirely in favour of animals with apparently simpler nervous systems. Researchers have precisely defined the neural circuits involved in some simple responses such as the gill withdrawal reflex in the sea mollusc *Aplysia*; they have also studied the ionic changes that occur in key synapses in these circuits during learning.

The second approach abandons whole organisms entirely in favour of artificially maintained slices of a particular region of the mammalian brain, the hippocampus, a region believed to be involved in the storage of memories. Electrical pulses of particular frequencies produce long-lasting changes in the firing properties of the cells in a slice of hippocampus, a phenomenon known as long-term potentiation.

The third approach has been a study of learning in very young animals, an instance of learning in which the cellular changes are likely to be large and readily studied. The act of learning in young birds produces profound changes in the cellular properties of particular regions of the brain — changes in the structure of synapses, visible under the electron microscope, in biochemistry which show up with radioactive or immunological markers, and in physiology as revealed by recording from the brain of chicks after training. By means of all these approaches the neuronal, neurochemical, molecular and biophysical substrates of memory are beginning to be understood in both invertebrate and vertebrate systems.

Een van die merkwaardigste eienskappe van die brein is dat dit slegs 'n fraksie van 'n sekonde neem om iets te leer, maar die herinnering daaraan kan die individu vir altyd bybly. Binne die klein volume van die mensbrein is daar 'n geheuestelsel wat kragtig genoeg is om die afbeelding van 'n gesig wat net met 'n enkele oogopslag waargeneem is, vas te lê; wat ruim genoeg is om die ervarings en belewenisse van 'n leeftyd te bêre en waarvan die herinneringsvermoë sodanig is dat sintuiglike waarnemings en emosies wat met gebeure gepaard gegaan het, na baie jare weer opgeroep kan word. Die groot vraag is egter hoe hierdie geheuestelsel werk. Hoe is dit moontlik dat ons kan leer en onthou? Waar en hoe word herinneringe gebêre? Hierdie biologiese meganismes van geheue is en bly nog 'n glipperige maar fassinierende aspek van neurobiologie. Vordering in die ontrafeling van die geheimenisse hierrondom word egter steeds gemaak.

Geheue en die leerproses is so naverwant dat dit eksperimenteel moeilik onderskeibaar is. Eintlik is geheue 'n noodsaaklike komponent van alle leerprosesse en dit is een van die redes waarom dit so moeilik is om leervermoë te definieer. In die alledaagse lewe beteken leer die verwerwing van nuwe vaardighede en kennis, maar daar is al talle pogings aangewend om dit op 'n wetenskaplike wyse te definieer. Volgens Hofstätter¹ en Hilgard & Bower² kan die term gebruik word wanneer die waarskynlikheid van die voorkoms van sekere gedragspatrone in bepaalde stimulusituasies verander het as 'n direkte gevolg van vroeëre ondervindings met hierdie of ander soortgelyke stimulusituasies (wat nie aan die grootwordproses — maturasie — of vermoeienis toegeskryf kan word nie). Hinde³ konsentreer in sy definisie op die uitsluitende deel van hierdie definisie en definieer leervermoë as veranderinge wat nie aan volwasewordingsprosesse in die sensustelsel, vermoeienis of sensoriese aanpassings toegeskryf kan word nie. Adaptiewe gedragswysiging is 'n definisie wat dikwels gebruik word, maar dit is miskien te wyd om bruikbaar te wees;^{4,5,6} hierdie wysigings varieer van eenvoudige sensitiserings- en habitueringsprosesse tot komplekse versterkingsleerpatrone en kan van groot belang vir die oorlewing van die individu wees.⁷

'n Algemeen aanvaarde definisie van die leerproses bestaan nog nie, maar die volgende voldoen aan die

meeste vereistes: Dit is 'n spesifieke verandering of modifikasie van gedrag waarby die senuweestelsel betrokke is en is die resultaat van 'n ervaring met 'n eksterne gebeurtenis of reeks gebeure tydens die lewe van 'n individu.⁸ Leergedrag word dus deur 'n individu verwerf as gevolg van ondervindings in die verlede. Sommige leertipes is spesiegebonde en as dit eers gevestig is, verander dit nie. Ander tipes word deur soepelheid gekenmerk: wat geleer word, kan van individu tot individu verskil en die voortspruitende gedrag kan gewysig word na gelang van omgewingsomstandighede. Dit is natuurlik so dat 'n aangeleerde gedragspatroon nie oorerflik is nie, maar die vermoë om te leer is sekerlik oorerflik.

GESPESIALISEERDE LEERVERMOËNS

Die leervermoë van sekere diere is in baie opsigte groter as wat vermoed is en hierdie vermoë kon in baie gevalle 'n hoë seleksiewaarde gehad het.⁹ Ons aanvaar as vanselfsprekend dat sosiale soogdiere soos leeuus hulle jagvaardighede eers na 'n lang tydperk van toekyk, na-aap en oefen verwerf. Daarenteen word dikwels veronderstel dat voëls hoofsaaklik instinktief reageer en swak leerders is. Maar as 'n mens die implikasies van Werner & Sherry¹⁰ se werk oor die voedingspesialisasies van voëls wat in die wêreld se spesierykste habitats — die kontinentale tropiese reënwoede — voorkom, beskou, is dit duidelik dat sulke diere nie slegs met instink kan oorleef nie.

'n Inseketende voël in 'n tropiese reënwood word gekonfronteer met duisende of selfs honderde-duisende lokale insekspesies, insluitende meer as 'n duisend verskillende kewerspesies in een boomsoort (volgens T. Erwin, *Coleopt. Bull.* 36:74-75, 1982). Baie van hierdie spesies is giftig of oneetbaar stekelig; ander is nie giftig nie, maar boots die voorkoms van giftiges na, terwyl sommige gekamoefleer, versteek of ontwykend is. Elke spesie lewer 'n ander probleem vir die voël op ten opsigte van opsoek, vangs of vermyding. Op 'n soortgelyke wyse word 'n vrugtevreterende voël gekonfronteer met honderde vrugtesoorte, sommige voedsaam, ander giftig en sekere nie-giftig maar met 'n lae voedingswaarde.^{11,12} Daarbenewens verskil die kleur van die vrugtesoorte wanneer hulle ryp is om gevreet te word. 'n Voël in 'n tropiese woud moet dus in staat

wees om hierdie enorme hoeveelheid plaaslike inligting deur waarneming baie vinnig baas te raak om te kan oorleef. 'n Entomoloog of plantkundige wat in 'n tropiese streek werk, moet sy hele professionele lewe aan 'n leerproses wy, om maar 'n fraksie van die lokale flora of insekfauna met sekerheid van mekaar te kan onderskei.

Omdat aanvaar kan word dat die leervermoë van diere 'n belangrike rol in oorlewing speel, is Johnston¹³ van mening dat dit verband hou met ekologiese faktore in die tuisgebied van die spesie. Vir baie jare het psigoloë die leerproses as 'n meerdoelige vermoë beskou wat 'n dier kan gebruik vir die oplossing van 'n wye verskeidenheid probleme waarmee hy in die omgewing gekonfronteer word. Die meeste aanhangers van hierdie siening het leerprosesse in 'n laboratorium bestudeer wat ver verwyder is van die natuurlike toestande waarin diere hulle bevind. Nieteenstaande die nie-ekologiese aard van die meeste navorsers se ondersoek na leervermoëns by diere, was daar altyd 'n klein aantal ondersoekers wat van mening was dat leervermoë ook vanuit 'n ekologiese perspektief bestudeer moet word.¹⁴ Met so 'n benadering word dit duidelik dat die leerproses nie 'n meerdoelige vermoë is wat diere in 'n mindere of meerdere mate besit nie, maar dat dit eerder uit 'n aantal vermoëns vir spesiale doeleindes bestaan wat die vereistes waaraan 'n dier in sy omgewing moet voldoen, weerspieël.

Die bekendste voorbeeld van sulke spesiale vermoëns is die verskynsel van smaakrenons,^{11,12} maar daar is talle ander voorbeelde.¹⁵ Baie voëlspesies bêre bv. groot hoeveelhede sade wanneer voedsel volop is en herwin hierdie voorrade later wanneer voedsel skaars is.¹⁶ Bogenoemde voëls in 'n tropiese reënwood is elkeen gespesialiseer in bepaalde rigtings, wat hulle kanse op oorlewing maksimaliseer. Johnston¹³ meen dat die mens se leerprosesse ontwikkel het uit sulke meer gespesialiseerde leervermoëns wat tipies is van dié wat ons vandag by diere aantref. Hoe meer navorsing oor leerprosesse gedoen word, hoe meer beskou outeurs dit tans as 'n baie diverse verskynsel wat groot uitdagings aan bioloë en psigoloë bied.

LEERKATEGORIEË

Leervermoë is 'n algemene verskynsel wat dit vir die individu moontlik maak dat sekere interne wysingte tot verandering kan lei wat of met die spesifieke aard van motoriese patrone of met die filtreerprosesse waarvolgens die individu op bepaalde prikkels reageer, verband hou. Binne die raamwerk van wat normaalweg as deel van 'n leerproses beskou word, is daar egter 'n hele verskeidenheid leertipes.^{6,8,17,18,19} Eerstens is dit nuttig om twee basiese leerkategorieë te onderskei, naamlik *begeleide* (assosiatiewe) en *onbegeleide* (nie-assosiatiewe) leerprosesse. Onbegeleide leerprosesse is die resultaat van ondervinding met 'n enkele gebeure tipe soos in die geval van habituasië en sensitisasië. Begeleide leerprosesse is die resultaat van die verbinding van twee of meer gebeure soos in die geval van klassieke en instrumentele kondisionering.

Net soos daar nie eenstemmigheid oor die definisie van leer is nie, bestaan daar ook nie een aanvaarde

klassifikasiesetel van die minstens 10 verskillende leerkategorieë nie. Of elkeen van hierdie tipes werklik uniek is of slegs variasies van 'n enkele, meer algemene, onderliggende proses, is 'n kwessie waarvoor nog hewig gedebatteer word. In baie situasies is daar beslis oorvleueling en kombinasies van leertipes.

Habituasië

Habituasië (gewoontevorming) is een van die eenvoudigste en primitiefste aangeleerde gedragstipes. Dit behels 'n geleidelike afname in reaksie (respons) op onbeduidende stimuli wat aanhoudend herhaal word. Die individue leer om sekere prikkels wat geen gevaar vir hom inhou of wat van geen waarde is nie, mettertyd te ignoreer. Die stimulus is gewoonlik iets nuuts of onbekends vir die organisme. 'n Voorbeeld is die blootstelling van wilde voëls aan 'n harde knalgeluid; eers sal hulle wegvlieg, maar herhaling daarvan sal later geen reaksie meer uitlok nie. Dit is 'n verskynsel wat by feitlik alle dierspesies en die mens voorkom en is 'n belangrike manier om 'n oorweldigende hoeveelheid sensoriese insette vanaf die omgewing te hanteer, die meeste waarvan irrelevant vir die individu.^{20,21,22} Deur van sekere stimuli gebruik te maak, kan navorsers ook 'n gehabituëerde respons van 'n dier weer laat toeneem, 'n verskynsel bekend as *dishabituasië*.²³

Sensitiserings (sensibilisasië)

Ten opsigte van uiterlike voorkoms is sensitiserings (gevoeligmaking) min of meer die teenoorgestelde van habituasië. Tydens die sensitiseringsproses toon die individu 'n verhoogde reaksie met elke herhaling van 'n bepaalde prikkeltipe. Dit is dus 'n verlengde versterkingsproses van 'n reeds bestaande respons as gevolg van die toediening van 'n opvolgende stimulus wat skadelik is. Terwyl habituasië vereis dat 'n dier moet leer om 'n bepaalde stimulus te ignoreer omdat die gevolge daarvan negeerbaar is, vereis sensitiserings dat die dier moet leer om aandag aan 'n stimulus te gee, omdat dit met potensieel pynlike of gevaarlike gevolge gepaard gaan. Ontmoetings of die slaagspraak met roofdiere is voorbeelde van sulke hoogs relevante stimuli. Eksperimenteel word in sensitiseringseksperimente dikwels van die kieuertugtrekkingsrefleks by seeslakke gebruik gemaak. Wanneer 'n seeslak soos *Aplysia* dus 'n skadelike stimulus toegedien word deur die sifon herhaaldelik te prikkel, word die kieuertugtrekkingsrespons in 'n hoë mate versterk.^{24,25,26} Net soos in die geval van habituasië kan sensitiserings van minute tot weke behoue bly, afhangende van die hoeveelheid afrigting wat tydens die eksperiment plaasgevind het.^{22,27,28,29}

Klassieke kondisionering

Klassieke kondisionering is basies 'n leerproses deur assosiasie.^{30,31,32,33} Hierdie kondisionele refleksaksie wat meer as 80 jaar gelede deur die beroemde Russiese fisioloog, Ivan Pavlov, ondersoek is, het te make met veranderinge in die stimuli wat gedrag ontlok en is op natuurlike (normale) stimulus-responsesetels van spesies gebaseer. Pavlov het gewerk op die produksie van speeksel deur honde as reaksie op voedsel en hy het

hulle geleer om die aankoms van voedsel met 'n ander tipe stimulus as die kos self, te assosieer, sodat dit die vloeï van speeksel veroorsaak. Hy het die nuwe stimulus — in hierdie geval 'n klok wat lui — die *kondisionele stimulus* genoem, en die reaksie 'n kondisionele refleks. Dit beteken dus eintlik 'n voorwaardelike stimulus en refleks, wat nie weergegee word deur die verkeerde vertaling — uit die oorspronklike Russies — van *gekondisioneerde* stimulus en refleks nie.⁸

Klassieke kondisionering is 'n natuurlike verskynsel wat van besondere biologiese betekenis kan wees. Mens en dier kan leer om die teenwoordigheid van voedsel of ander items met ander stimuli wat normaalweg voorkom, te assosieer. Die opspoor van prooi deur van gehoor-, reuk- of visuele tekens gebruik te maak, is bekende voorbeelde van kondisionele gedrag. Die uil wat 'n knaagdier vang bloot deur te luister waar die prooi beweeg, die leeu wat die lug snuif om die posisie van die anteloopte te bepaal, en die Boesman wat spoorsny om 'n eland neer te trek, het almal deur assosiasie geleer dat, om op sekere tekens — kondisionele stimuli — te reageer, die beloning van voedsel 'n moontlikheid is.

Operante kondisionering

In 1938 het Skinner³⁴ die bekende *The behaviour of organisms* gepubliseer waarin hy die grondslag vir sy benadering tot leervermoë, *operante kondisionering*, bespreek. Thorpe³⁵ het dit as Tipe 1- of *instrumentele kondisionering* benaam in teenstelling met Pavlov se Tipe 2- of klassieke kondisionering. Operante kondisionering verskil in verskeie belangrike opsigte van die klassieke tipe. In Tipe 2 is die gekondisioneerde response — bekend as *operante* — willekeurige aksies van die individu en dit is die resultaat van begerende gedrag. In die vestiging van hierdie operante kondisionering moet sowel die stimulus as die respons die beloning voorafgaan. Dit is dus hier 'n geval dat die operante instrumenteel (behulpzaam) is in die voortbrenging van sekere gevolge in die omgewing van die individu; die gevolge staan bekend as *versterkingstimuli*. Instrumentele kondisionering is in die doolhofleerproses, wat baie outeurs as *gis en vergissing* benaam, betrokke.

Geweldig baie navorsing is al oor operante kondisionering gedoen en daar is van 'n verskeidenheid metodologieë gebruik gemaak. Dit het egter ook gelei tot 'n verwarrende terminologie wat verband hou met positiewe en negatiewe versterkers en versterkings, belonings, straf, ontsnappings en verskillende vermydingstipes. Die terme word in verskillende kombinasies gebruik sodat, byvoorbeeld, nie alle negatiewe versterkings "straf" is nie en daar is sowel negatiewe as positiewe strawwe.³⁶

Uit die resultate van vergelykende eksperimente met verskillende dierspesies, blyk dit dat hulle nie almal ewe goed kan leer of gekondisioneer raak nie. Sommige spesies leer beter onder sekere omstandighede terwyl ander weer beter vaar wanneer toestande anders is. Vir bioloë pas hierdie resultate goed in by die konsepte van ewolusionêre aangepastheid en biologiese inperkings. In psigologiese taal word in hierdie verband sulke terme

soos "gereedheid," "weerbaarheid", "relevansie" (toepaslikheid) en "samehorigheid" gebruik.⁸

Die aanpassingspotensiaal van gekondisioneerde leer-vorme by organismes is voor die hand liggend. Wat klassieke kondisionering betref, sal dit tot 'n individu se voordeel wees om gevaarlike of skadelike stimuli te kan herken en die gevaar te vermy. Omgekeerd, kan positiewe stimuli voordelig wees as voorspellers van gebeure of bronne wat nuttig gebruik kan word. 'n Individu wat byvoorbeeld leer om 'n sekere geluid met potensiële voedsel te assosieer, kan baie doeltreffender en suksesvoller word om voedsel in die hande te kry. Net so sal enige individu wat een of ander mate van beheer oor sy omgewing kan bewerkstellig, binne die raamwerk van instrumentele kondisionering, 'n besliste seleksievoordeel bo ander hê wat dit nie kan vermag nie.

Gis en vergissing (proefmetode)

Gis en vergissing (probeer en fouteer) is 'n leermetode wat met keuses te make het. Dit verwys na situasies waar die individu gedwing word om tussen twee alternatiewe te kies, een waarvan uitloop op 'n beloning en die ander op straf of geen beloning nie. So kan 'n dier wat bv. in 'n doolhof geplaas word, 'n skok opdoen as hy links draai, en kos kry as hy regs draai. Sulke doolhowe kan ingewikkeld wees of heel eenvoudig (byvoorbeeld 'n T-aansluiting). Wanneer die dier die eerste keer in so 'n doolhof kom, het hy geen manier om te bepaal watter die regte pad is nie. Dit is dus eers 'n geval van 'n lukraakmetode. Met herhalings van hierdie eksperiment sal die dier later leer watter die regte pad is. Om op hierdie wyse te leer, is nie slegs tot diere met 'n goed ontwikkelde brein beperk nie. Selfs 'n erdwurm leer om later die regte keuse te maak waar daar net twee alternatiewe is.

Alhoewel nóg klassieke nóg instrumentele kondisionering apart in natuurlike leersituasies belangrik is, kan die twee prosesse gesamentlik 'n belangrike rol speel. Daarom het Thorpe³⁵ na so 'n leerproses as gis en vergissing verwys. Sommige outeurs beskou egter instrumentele kondisionering en leer deur gis en vergissing as een en dieselfde. Thorpe gee toe dat instrumentele kondisionering die grootste komponent van die gis en vergissingsproses is en dat daar nie 'n duidelike verskil is nie, maar hy beweer dat laasgenoemde gewoonlik 'n element van klassieke kondisionering bevat. Hy definieer gis en vergissingsgedrag as "the development of an association, as the result of reinforcement during appetitive behavior, between a stimulus or a situation and an independent motor action as an item in that behavior when both stimulus and motor action precede the reinforcement and the motor action is not the inevitable inherited response to the reinforcement."

Smaakrenons

Oppervlakkig beskou, lyk dit of smaakrenons (smaakafkerigheid) slegs 'n ander vorm van klassieke kondisionering is waarby vermyding (ontwyking) betrokke is. Baie outeurs meen egter dat dit beslis as 'n aparte leerkategorie beskou moet word. Met smaakrenons assosieer die individu siekte of kwaai

ongemak in die spysverteringskanaal met iets wat hy geëet het. Die individu vermy dus verdere inname van sodanige kositems, soms selfs al is dit die enigste beskikbare voedsel. So 'n praktiese leerproses deur ondervinding is hoogs voordelig, want dit verhoed vergiftiging.

Alhoewel smaakrenons wydverspreid voorkom, wissel die aard en intensiteit daarvan in 'n hoë mate by verskillende spesies, en selfs by individue van dieselfde spesie. Normale voedselgebaarwordingsmodaliteite van spesies, soos byvoorbeeld, of dit deur middel van reuk- of gesigsintuïe geskied, speel dikwels hierin 'n belangrike rol. Dit kan ook by verskillende stadia van predasie in die spel kom; sommige predatore sal aanhou om giftige prooi dood te maak sonder om hulle te eet, terwyl ander sulke skadelike voorwerpe heeltemal sal vermy. Die intensiteit van die afkerigheid ten opsigte van skadelike prooi hang ook van 'n verskeidenheid faktore af, soos die bepaalde spesie, vorige ondervinding, ouderdom, geslag en die hongertevlak.

Smaakrenonsnavorsing by 'n verskeidenheid spesies het verskeie belangrike verskille tussen hierdie leervorm en ander tipes vermydingskondisionering aan die lig gebring. Latentperiodes tussen die stimulus (skadelike voedsel) en respons (ongemak of siekte) kan redelik lank wees en oorskry selfs twee uur. Die afkeer van 'n bepaalde potensiële prooi ontwikkel na slegs 'n enkele ontmoeting en verdwyn selde weer. Wanneer smaakrenonsstimuli en ander vorme van vermydingsproduserende stimuli saam toegedien word, is die verskil tussen die twee leervorme baie duidelik waarneembaar. Dat daar wel ook ooreenkomste is, val nie te betwyfel nie, maar hulle word in 'n hoë mate in aantal deur die verskille oortref.^{11,12}

Latente leer

'n Latente leer maak dit vir 'n individu moontlik om ondervindings wat vroeër opgedoen is, op 'n latere stadium in gedragswysigings te gebruik. Inligting wat dus nie van onmiddellike belang is nie, word gebêre en wanneer nodig gebruik; dit is veral vir ruimte-inligting van belang. Die term "latent" is in 'n mate nie bevredigend nie, want dit verwys na slegs een fase van 'n komplekse leerproses. Thorpe³⁵ verkies die term "verkenningeleerproses" en definieer dit as die assosiasie van neutrale (indifferent) stimuli of situasies sonder dat daar 'n sigbare beloning aan verbonde is. Om te illustreer: Wanneer 'n rot in 'n eksperimentele doolhof gesit word sonder dat daar enige beloning by die end is, sal hy wel daar uitkom, maar die getal probeerslae wat elke keer nodig is, sal maar baie stadig minder word. Met ander woorde, dit lyk of die rot nie die doolhof vinnig leer ken nie. As voedsel egter skielik by die end van die doolhof gesit word, sal hierdie rot die doolhof met slegs 'n paar probeerslae bemeester. Die rot het dus deurentyd die doolhof geleer ken, maar dit was latent; hierdie kennis is geaktiveer deur die voedselbeloning. Die motivering in latente leersituasies is dus blykbaar slegs 'n "drang" om die omgewing te verken. Hierdie "verkenningedrang" moet nie met nuuskierigheid verwar word nie. Nuuskierigheid word as 'n kenmerk van hoër diere beskou terwyl 'n latente

leer by laer diere, insluitende insekte, voorkom.

Sommige outeurs meen dat daar geen verskil tussen gis en vergissing en die latente leerproses is nie. Hinde³ wys egter daarop dat daar by eersgenoemde leerproses twee aspekte betrokke is, naamlik om die kenmerke van 'n situasie te leer ken *en* om hierdie kennis in aksie te omskep waaraan 'n beloning gekoppel is; slegs die verkenningaspek is by die latente leerproses betrokke.

Verkenninggedrag is uiters belangrik in die lewens van baie diere, want dit stel hulle in staat om maklik in hulle omgewing oor die weg te kom. Hulle leer al die kenmerke van die habitat en die omgewing ken en ont hou die landtekens. Dit bied die dier 'n doeltreffende toegang tot hulpbronne, 'n bykomende voordeel van lewe in 'n bekende tuisgebied. Dit kan as grondslag dien vir 'n groot deel van die verkenninggedrag wat by diere en die mens waargeneem word. Kennisverkryging van die omgewing van 'n organisme kan ook geskied met die duidelike doel om hom te oriënteer en om vas te stel of die omgewing as habitat geskik is; in sodanige gevalle word daar soms na 'n ruimteleerproses verwys.³⁷

Kultuuroordrag deur waarnemingsleerproses

Kultuurpraktyke is aangeleerde gedrag wat van een generasie na die volgende deur tradisie (leerproses) oorgedra word. Vir kultuurpraktyke om deur elke nuwe generasie verwerf te word, moet jeugdige breine hê wat die vermoë het om die inligting wat in tradisie vervat is, te bewaar. Leerprosesse deur waarneming is reeds by baie hoër vertebrate, veral voëls en soogdiere, vasgestel. In hierdie leervorm leer een dier (veral kleintjies) om iets te doen deur 'n ander een dop te hou en dit wat hy doen, na te aap; in baie gevalle geld dit nie slegs algemene aksies nie, maar ook baie subtiele maniertjies. By hoër diere soos soogdiere, maak ouersorg dit moontlik dat meer inligting oorgedra kan word. By die mens is die onderrig van die kinders natuurlik baie verder gevoer, maar darenbowe is daar 'n nuwe en hoogs effektiewe wyse van inligtingoordrag deur middel van die gesproke woord, die geskrewe woord en al die ander artefakte wat deur die mens se toedoen geproduseer is. Deur hierdie kanale kan die mens nie slegs van sy ouers en sosiale groep leer nie, maar ook van die werk van mense wat lank gelede oorlede is of heeltemal in 'n ander wêrelddeel woon.^{38,39} Die analogieë tussen kultuur- en genetiese oordrag van inligting en die wisselwerking tussen die twee metodes, geniet nog steeds heelwat aandag van navorsers.^{40,41,42,43,44,45,46,47}

Stempelafdrukking

Stempelafdrukking (inprinting) verwys na die aanleer van 'n bepaalde gedrag deur pasgebore of pasuitgebore kleintjies ten opsigte van 'n liggaamsvorm of geluide; 'n klassieke voorbeeld is dié van pasuitgebore eendjies wat, as hulle slegs 'n ander dier of mens of selfs 'n bewegende swart doos sien (in plaas van die ouer) daardie voorwerp of dier sal volg — veral as sekere geluide daarby betrokke is. Konrad Lorenz^{4,5} het bewys dat 'n bepaalde vorm en geluid 'n stempelafdruk op die jong eendjie gedurende die eerste 36 uur van sy vrye bestaan en dat hy teenoor die nabootser

soos 'n normale eendjie teenoor sy moeder (filiale stempelafdrukking) reageer. As die eendjie se moeder na 36 uur by hom gebring word, sal hy haar ignoreer en nog slegs die nabootser volg.

Benewens filiale stempelafdrukking is baie ander kategorieë reeds geïdentifiseer. Dit sluit stempelafdrukking in wat lei tot eventuele keuse van geslagmaats (seksuele stempelafdrukking), regte voedselkeuse, habitat en nesmaakplek. Stempelafdrukking bestaan slegs ook ten opsigte van die spesifieke geur van tuisstroomwater soos in die geval van visse soos salms en palings. Die hele verskynsel van stempelafdrukking word vandag as een van die belangrikste leervorme beskou.^{48,49} Hierdie tipe gedrag waar die eienskappe van 'n stimulusvoorwerp geleer word en alle andersins normale voedings-, sosiale, voortplantings- of ander gedrag dan op daardie voorwerp gerig word, kom dikwels by hoër diere voor — byvoorbeeld 'n hanslam wat liever by mense as by sy spesiegenote bly. Navorsing gedurende die laaste aantal jare toon egter dat stempelafdrukking nie altyd 'n onomkeerbare proses is nie en dat voorkeure nie altyd slegs tot een bepaalde tipe beperk hoef te wees nie.⁵⁰

Insig

Insig is die hoogste vorm van die leerproses en in die meeste gevalle die moeilikste om te interpreteer. Dit kan gedefinieer word as die onmiddellike begrip van en reaksie op 'n nuwe situasie sonder om lukraak van proefmetodes (gis en vergissing) gebruik te maak. Deur insig is die individu in staat om dinge wat hy voorheen onder ander omstandighede geleer het, op die nuwe situasie toe te pas en die nuwe probleem op te los. Dit is dus eintlik 'n soort redeneervermoë en kom, benewens by die mens, ook in 'n mate by voëls en soogdiere voor; die hoogste ontwikkeling van hierdie vermoë is by die primate. Die mens het dus nie werklik 'n algehele monopolie op insig nie, maar sy vermoë in hierdie verband is ordies hoër as dié van enige dier, want hy kan hipoteses ontwerp wat op 'n insigleerproses gebaseer is.³⁹

'n Dier se intelligensie kan bepaal word volgens die spoed waarteen hy 'n probleem, waarmee hy nog nie voorheen te doen gekry het nie, kan oplos. Dit bly egter 'n moeilike taak om diere se vermoëns met mekaar te vergelyk. By die mens hou intelligensie ook seker meer in as slegs spoed van probleemoplossing.

Leeringesteldheidleer

Leeringesteldheidleer (leerstelleerproses) is 'n leervorm wat nou verwant aan insigleer is en miskien slegs ten opsigte van die graad daarvan verskil. Dit is veral by primate en 'n verskeidenheid ander soogdiere ondersoek. Hierdie leerproses is 'n veralgemening wat voortspruit uit kennis wat voorheen opgedoen is en 'n toepassing daarvan om verwante leerprobleme vinniger op te los. Basies leer individue om te leer of hoe om hulle leervermoë te verbeter. Die leerstel behels 'n stel beginsels of 'n *strategie*.⁸ Byvoorbeeld, as voedsel onder 'n voorwerp gevind word, sal die dier aanhou om onder soortgelyke voorwerpe te soek, maar as dit nie slaag nie, sal hy oorskakel na 'n ander voorwerp. Baie

outeurs beskou hierdie tipe strategie as 'n voortsetting van instrumentele kondisionering.

Geleerde hulpeloosheid is 'n verwante — of miskien omgekeerde — verskynsel. As die dier gekonfronteer word met 'n onoplosbare probleem, kan hy eenvoudig opgee, met ander woorde, die individu het geleer dat hy nie kan leer nie. Seligman⁵¹ het honde skokbehandeling toegedien en sommige van hulle kon daarvan ontsnap terwyl ander dit nie kon regkry nie. Dié wat nie kon nie, het uiteindelik opgehou om te probeer, selfs wanneer aan hulle die geleentheid gebied is om te ontsnap.

Leer deur instink

Instink (spesiekenmerkende gedrag) word algemeen beskou as gedrag wat geneties van een generasie na die volgende in 'n spesie oorgedra word, terwyl die leerproses as deel van die kognitiewe vermoëns van individue beskou word. Gedurende die laaste aantal dekades het navorsing egter aangetoon dat 'n gedragspatroon meestal die resultaat van 'n wisselwerking tussen gene en omgewing is. Daar is dus nie 'n skerp skeiding tussen instink en die leerproses nie. Ons weet nou dat die leerproses by hoër diere dikwels deur ingeborenheid gerig word; dit wil sê, gerig word deur inligting wat inherent in die genetiese samestelling van die individu is. Dit beteken dus dat die leerproses dikwels deur instink beheer word.⁵² Die meeste diere en die mens is waarskynlik vooraf geprogrammeer om bepaalde dinge op bepaalde maniere te leer.

Alhoewel 'n groot deel van die leerproses by diere (en waarskynlik heelwat meer van die leerproses by die mens as wat tot nou toe vermoed is) inherent deur leerprogramme gerig word, kan menslike gedrag beslis nie altyd so eenvoudig verklaar word nie.

GEHEUE-ONDERSOEK-BENADERINGS

Nuwe inligting aangaande die wêreld waarin mense en diere hulle bevind, kan slegs deur leermeganismes, en die behoud (retensie) daarvan deur geheuemeganismes, verwerf word. Om kennis en vaardighede te onthou, is dus net so belangrik vir lewe en oorlewing as die leerproses, want dit is 'n geval van verskillende kante van dieselfde gedragsmunt. Waar die leerproses te make het met die handeling wat 'n relatief stabiele gedragspotensiaal in die geheue plaas, is geheue die berging van daardie potensiaal vir 'n tydperk en die aktivering daarvan wanneer herinnering (ophaal) van die gebeure plaasvind. Die tyd tussen die leeraksie en die poging om die geheue te aktiveer, is die retensie-interval (vasleggingstussenpose) en enige verlies wat gedurende hierdie tydperk voorkom, is die retensieverlies (vergeetproses).⁵³

Die aanpassings wat gelei het tot hierdie vermoë om groot hoeveelhede inligting te memoriseer, en ook die vermoë om hierdie inligting van een individu na 'n ander te kan oordra, was sekerlik 'n oorlewingsbelangrike fase in die evolusie van die mens. Monod⁵⁴ voer oortuigend aan dat die vermoë om kennis eerder in 'n gemeenskap as in 'n enkele individu te bewaar, 'n deurslaggewende deurbraak moes gewees het, omdat dit ook met toenemende bringrootte gepaard gegaan het. Bringrootte het, trouens, by die

primitiewe mens teen 'n baie vinniger tempo toegeneem as veranderinge in morfologiese of anatomiese kenmerke by soogdiere en dit het sekerlik verband gehou met die ontwikkeling van taal en geheue.

Een van die belangrikste en raaiselagtigste probleme in die wetenskap is hoe 'n brein — en veral die mensbrein — herinneringe kan kodeer, bewaar en herwin.⁵⁵ Die uniekheid van die mens is in 'n hoë mate te danke aan sy herinneringsvermoë — die biologiese oorblyfsel van 'n leeftyd se ondervindings. Gedurende die afgelope aantal dekades het ons insig van die biologiese grondslag van leer en onthou 'n revolusie ondergaan.¹⁹ Dit lyk nou moontlik om die neurale kringbane en netwerke wat by die leerproses en geheue betrokke is, te identifiseer, die geheuebergingsplekke te lokaliseer en die sellulêre en molekulêre geheuemeganismes te analiseer.

Die wortels van hierdie nuwe begrip is in verskeie dissiplines geanker. Uit *Psigologie* het 'n karakterisering van die gedragseienskappe van die leerproses en 'n ontwikkelende konsepsuele en teoretiese analise van die aard van die assosiatiewe en nie-assosiatiewe prosesse, wat die grondslag van die leer- en onthouprosesse vorm, gekom. Die *Gedragsneurowetenskap* het die waarneming dat identifiseerbare neurale geheuestelsels en kringbane in die brein gekarakteriseer en geanaliseer kan word, gelewer. Uit *Netwerkanalise* en *Bewussynswetenskap* leer ons hoe geheue en bewussynseienskappe na vore kan kom as kollektiewe eienskappe van neuronsisteme. *Neurobiologie* leer ons aangaande die sellulêre, biofisiese en molekulêre meganismes wat onderliggend kan wees aan elementêre vorme van begeleidende leerprosesse in neuronale kringbane. Die sukses van hierdie gesamentlike benadering is 'n bron van groot optimisme en sal in die volgende jare waarskynlik nie slegs vir die basiese wetenskap van belang wees nie, maar ook vir toegepaste en kliniese werk.

Kliniese en eksperimentele waarnemings dui daarop dat geheue nie 'n eenheidsproses is nie, maar, benewens die leerproses, uit twee vorme en twee tipes bestaan. Daar is eerstens 'n geheue vir heel resente gebeure (*korttermyngeheue*) wat relatief labiel en maklik versteurbaar is, en tweedens 'n *langtermyngeheue* wat baie stabiel is. Voorts is daar 'n belangrike konsep wat noodsaaklik vir 'n insig in geheue en die brein is, naamlik dat daar ook twee geheuetipes by die mens is; slegs een van hulle vereis die ongeskondenheid van die mediale temporaalstreek van die brein en word deur geheueverlies geaffekteer. Geheue wat tydens geheueverlies geaffekteer word, staan as *ophelderende (verklarende) geheue* bekend en dit is 'n geheuestelsel wat inligting aangaande feite of gebeure vereis. Geheue vir vaardighede of prosedures word *prosedurekennis* genoem en bly tydens geheueverlies behoue.⁵⁶

Inligtingberging vind nie eensklaps plaas nie, maar dit ontwikkel geleidelik na die aanvanklike leerproses; hierna word as *geheuekonsolidasie* verwys. Voorts is daar ook die belangrike aspek van die ophaal (herwinning) van herinneringe uit die verlede wat in die gebergde inligtingspoel aanwesig is. Tussen hierdie leer- en onthouprosesse is daar 'n *geheuespoor* in die

senuweestelsel wat hoofsaaklik nagevors kan word deur ondersoek van die sellulêre en molekulêre aspekte van inligtingverwerking.^{17,28,57,58,59,60,61,62,63,64}

AARD VAN KORT- EN LANGTERMYNGEHEUE

Voordat inligting in langtermyngeheue kan beland, moet dit eers deur 'n soort poort — die korttermyngeheue — gaan; dit bestaan basies uit dinge waaraan op 'n bepaalde tydstip aandag gegee word en wat kort daarna weer vervaag. Korttermyngeheue kan slegs 'n paar items (vier tot sewe) op 'n keer hou, maar waarom weet ons nie juis nie. Dit is nie bloot 'n passiewe bêreplek vir data nie, maar eerder 'n meer dinamiese arena — 'n soort skryfbord waar die verstand sy berekeninge maak en waar voorlopige en onvolledige resultate vir latere gebruik gebêre word.⁶⁵ Korttermyngeheue is dus eintlik die verstand se inligtingprosesseerder en daarom noem sommige outeurs dit 'n *werkgeheue*. In die geval van taal word die dinamiek van werkgeheue in die onmiddellikheid van interpretasie getoon. Dit wil sê, woorde word geneem soos hulle kom, inderhaas geprosesseer en so gou en so goed moontlik geïnterpreteer. Dan val die onnodige besonderhede feitlik onmiddellik weg om vir wat ook al daarna kom, plek te maak. In die verlede is aanvaar dat daar 'n meer rasionele *wag-en-sienstrategie* is deur die interpretasie van 'n sin uit te stel totdat elke woord in sy regte konteks geplaas is. Ondersoeke het egter getoon dat bogenoemde inderhaasstrategie eerder van toepassing is.

Langtermyngeheue is 'n persoon se duursaamste eienskap. Tydens die leeftyd van 'n mens word elke molekule in sy liggaam baie keer vervang, maar solank iemand dinge kan onthou, bestaan hy nog as 'n individu. Die tragedie van seniliteit is juis die feit dat geheueverlies met 'n onvermoë om te weet wie jy is, gepaard gaan. Die paradoks van geheue is in hierdie kombinasie van stabiliteit en kortstondigheid geleë: 'n herinnering uit die kinderdae kan 80 jaar of langer behoue bly en tog kan 'n mens iemand se naam aan wie jy pas voorgestel is, binne sekondes onherroeplik vergeet. Dit is dus vir die mens belangrik om te probeer vasstel hoe en waar inligting geberg word en of die proses van geheueverlies gekeer of minstens vertraag kan word.

Reeds aan die begin van hierdie eeu het die Spaanse neuro-anatoom, Santiago Y Cajal, gespekuleer dat herinneringe bewaar kan word in die vorm van veranderde patrone van verbindings tussen senuweeselle wat 'n reeks unieke bane tot gevolg het. Alhoewel elektriese aktiwiteit gedurig in die brein plaasvind, het dit later duidelik geword dat herinneringe nie in suiwer elektriese vorm geberg kan word nie, omdat hulle allerhande soorte breinskokke kan weerstaan.⁶⁰ Aan die ander kant kan skade wat deur sulke skokke veroorsaak word, tog neig om resente gebeure te laat vergeet; daarom kan mense wat in 'n motorongeluk betrokke is, dikwels nie die gebeure wat tot die ongeluk gelei het, onthou nie. Dit is dus die onstabiele korttermyngeheue wat in die slag bly. Nie alles wat in die korttermyngeheue beland, word in die langtermyngeheue vasgelê nie.

'n Filtreermeganisme selekteer dinge wat belangrik mag wees en verwerp die res, want anders sal die stelsel hopeloos oorlaai word en ongeorganiseerdheid tot gevolg hê.

Die Kanadese psigoloog, D.O. Hebb,⁶⁶ het 'n leerprosesmodel ontwikkel wat in 'n hoë mate die grondslag vir latere teorieë gevorm het. Volgens hom is die sleutel tot die oplossing in die sinapse geleë. Hy meen dat sommige van die sinapsaansluitings eers relatief swak of onaktief is. As omstandighede egter sodanig verander dat die twee selle aan weerskante van die sinaps aktief word en gelyktydig 'n senuwee-impuls "afvuur", sal die sinaps versterk word. So 'n versterkte sinaps maak die moontlikheid groter dat as een sel later "afvuur", 'n ander een ook geprikkel sal word om dieselfde te doen. Hierdie idee van wysigbare sinapse bly die grondslag van huidige teoretiese en eksperimentele benaderings ten opsigte van die wyse waarop inligting in geheues bewaar word.

In die sestigerjare was daar hoë verwagtings dat die toepassing van molekulêre biologiese tegnieke spoedig sal aandui wat gebeur wanneer inligting in die geheue vasgelê word. Neurobioloë het probeer om vas te stel watter biochemiese veranderinge tydens leerprosesse by muise en rotte plaasvind en gerapporteer dat veranderinge in die sintese van RNA of proteïene bespeur is. Toe het hulle ontdek dat 'n dier wat met 'n proteïensintese-inhiberende stof ingespuut word, nuwe take kan leer, maar dit 'n paar uur later nie meer kan onthou nie. Dit het dus voorgekom of 'n dier proteïene moet sintetiseer om langtermyngeheue te bewerkstellig, maar dat dit nie vir korttermyngeheue geld nie. Bioloë was van mening dat hulle vinnig op die spoor van die wyse van inligtingberging was, maar probleme het spoedig opgeduik. Wetenskaplikes kon nie sekere sensasionele eksperimente repliseer nie; een van hulle was die bewering dat leerstof van 'n afgerigte na 'n onafgerigte dier oorgedra kan word bloot deur ekstrakte van eersgenoemde se RNA in die ander een in te spuit. In hierdie verband is egter later vasgestel dat dit eerder 'n geval van stresorsake is en dat dit niks met geheuevorming te make gehad het nie.

Om 'n "translasie" van die psigologiese prosesse van leer en geheuevaslegging na neurobiologiese sellulêre en biochemiese gebeure te ontdek, het nog 'n uitdaging gebly, want dit sou die gaping tussen brein en verstand oorbrug. Gedurende die laaste dekade het nuwe benaderings reeds belowende resultate gelewer. Die probleem was om die regte modelstelsels te vind.

Modelstelsels

Probleme aangaande die aard van leervermoë en geheue geniet reeds vir baie dekades die intensiewe aandag van psigoloë. Laboratoriumdiere — meestal rotte, konyne, katte of honde — is as bronne vir feite en leer- en geheuebeginsels, asmede as arbiters by teoretiese polemieke, gebruik.² Dwarsdeur die relatief kort geskiedenis van navorsing oor leervermoë en geheue by diere was daar 'n parallelle belangstelling in die basiese fisiologiese meganisme daarvan, veral omdat dit aanvaar is dat dieremodelle ook op die mens van toepassing kan wees.⁶⁷ Die huidige snelle toename van dierestudies

met betrekking tot die leerproses en geheue is beslis primêr gemotiveer deur belangstelling in geheue by die mens en daaruit voortspruitend die ontwikkeling van terapie vir geheueversteurings.

Die vroeëre invloedryke werke van Skinner³⁴ en Hull⁶⁸ oor die beginsels van gedrag was albei feitlik uitsluitlik op die leervermoë van diere gebaseer; hulle het egter geensins geskroom om hierdie beginsels op menslike gedrag van toepassing te maak nie. Die gebruik van dieremodelle ten opsigte van leervermoë en geheue by die mens is dus 'n goed gevestigde tradisie. Diere, net soos mense, leer, toon retensie van die geleerde gedrag, en vergeet baie dinge mettertyd. Baie van die bevindings is soos dié wat by mense vasgestel is.^{64,69,70,71,72,73}

Die geldigheid van dieremodelle ten opsigte van mensgedrag kan egter nie sommer deur oppervlakkige vergelyking aanvaar word nie, want ooreenkomste kan misleidend wees. Die basiese probleem is dat daar nie 'n maklike manier is om te bepaal of die gedragsooreenkomste homoloog of bloot analoog is nie. Daar kan dalk fundamentele verskille wees wat uit spesiale aanpassingsvereistes voortspruit. 'n Vraag is, byvoorbeeld, of die mens se gebruik van taal dit nie vir hom moontlik maak om op 'n sekere wyse te leer en te onthou wat nie vir ander spesies moontlik is nie? Stel die ruimtevermoëns van rotte hulle weer miskien in staat om dinge aangaande hulle omgewing te leer wat nie vir die mens moontlik is nie? As daar basiese verskille is wat leervermoë en geheue betref, kan daar ook basiese ooreenkomste wees. 'n Waardebepaling van die geskiktheid van dieregeheumodelle vereis dus dat ons antwoorde op hierdie vrae moet vind, terwyl die bruikbaarheid van sodanige modelle sal afhang van die homologieë van die eienskappe en meganismes van dier- en mensgeheues.

Invertebraatondersoeke

Die vraag wat die mensbrein en mensgedrag met die brein en gedrag van eenvoudige diere gemeen het, is in 'n mate reeds deur etoloë soos Konrad Lorenz, Nikolaas Tinbergen, Karl von Frisch en E.O. Wilson beantwoord. Hulle het aangetoon dat mense en eenvoudige organismes baie eenvoudige gedragspatrone deel, insluitende elementêre persepsie en motoriese koördinasie. Dit lyk, byvoorbeeld, of daar geen fundamentele verskille is ten opsigte van 'n mens, 'n inkvis of selfs 'n bloedsuier nie.⁷⁴ Daarbenewens leen eenvoudige ongewerweldes hulle tot sulke ondersoekte, omdat hulle senuweestelsels uit tussen 10 000 en 100 000 selle bestaan in vergelyking met die biljoene by meer komplekse diere.^{70,71} Hierdie numeriese vereenvoudiging het dit moontlik gemaak om funksies van individuele selle direk aan bepaalde gedrag te koppel. Die resultaat was 'n aantal belangrike bevindings wat nuwe insigte gebring het ten opsigte van die verband tussen gedrag en die brein.

Die belangrikste invertebraatmodel wat besondere indruk op die geheuenavorsingsfront gemaak het, is in die VSA deur Eric Kandel (New York) en Dan Alkon (Woods Hole) ontwikkel; hulle het navorsing op werwelidre laat vaar en hulle ondersoekte op seeslakke

toegespits. So 'n slak se sentrale senuweestelsel is numeries eenvoudig, want dit bestaan maar uit ongeveer 20 000 senuweeselle wat saamgevat is in vier paar kopganglia en een abdominaalganglion. Dit is in skrilte kontras met die brein van 'n soogdier wat miskien 'n miljoen keer meer neurone bevat. Daarbenewens kan die neurone van 'n slak soos *Aplysia* 'n deursnee van selfs tot 'n millimeter hê — meer as 1 000 keer die grootte van 'n tipiese mensbreinsel. Die meeste van hierdie reuseselle bevat ooreenstemmende groot hoeveelhede DNA: selfs soveel as 'n mikrogram, of 'n paar honderdduisend keer die DNA-inhoud van 'n tipiese soogdierneuron. Funksies wat in 'n meer komplekse senuweestelsel deur 'n groot versameling verbandhoudende neurone uitgevoer word, kan by die slak deur 'n enkele groot sel behartig word; daarom kan spesifieke gedragpatrone by die slak na die funksionering van bepaalde selle teruggevoer word. Selfs die aktiwiteite van spesifieke gene in 'n enkele sel kan ondersoek en bepaalde gedragpatrone aan hulle toegeskryf word.⁷⁵

Slakke leer maar min, maar omdat hulle senuweestelsels eenvoudig genoeg is om spesifieke selle te kan identifiseer, kan diagramme van die senubane wat by die leer van eenvoudige take betrokke is, gemaak word. Alhoewel die senuweestelsel van soogdiere ten opsigte van organisasie radikaal van dié van slakke verskil, is die biochemie van die individuele selle van seeslakke en die mens baie eenders. Ondersoeke van die biochemiese veranderinge wat plaasvind wanneer 'n slak leer, behoort dus minstens 'n aanduiding te gee van die soort veranderinge waarna gesoek moet word wanneer spore van die leerproses in komplekse breine nagespeur word.

Van die invertebrate wat in geheuestudies gebruik word, is daar veral twee slakspesies wat baie aandag van navorsers kry. Die een is *Aplysia californica* wat die proefdier van Eric Kandel en sy navorsingspan by die Universiteit van Columbia in New York is, en die ander een is *Hermisenda crassicornis* wat deur Dan Alkon en sy kollegas by die marienbiologiese laboratorium te Woods Hole in Massachusetts bestudeer word. In albei gevalle word die diere gekondisioneer om defensief op 'n stimulus te reageer wat nie normaalweg so 'n reaksie sal uitlok nie (die gekondisioneerde stimulus); dit word bewerkstellig deur dit herhaaldelik saam met 'n ander stimulus te voeg wat die dier beslis wil verhoed (die ongekondisioneerde stimulus). Nadat hierdie afrigtingsproses voltooi is, word vasgestel watter veranderinge in die neurone ingetree het waar aktiwiteit wat deur die gekondisioneerde stimulus aan die gang gesit is konvergeer met dié wat deur die ongekondisioneerde stimulus veroorsaak is. In hierdie verband maak die navorsers gebruik van die kieuterugtrekkingsrespons by die seeslakke, 'n defensiewe refleksaksie waar die kieu in die mantelholte teruggetrek word wanneer 'n stimulus op die sifon toegepas word. Hierdie refleks is analoog aan die terugtrekkingsrespons wat by byna alle hoër diere en die mens voorkom, soos byvoorbeeld wanneer iemand sy hand vinnig van 'n warm voorwerp terugtrek. Die slakke toon twee leervorme met sulke reflekse: habituasië en sensitisering.

Die twee slaknavorsingsgroepe is albei beloon met die

ontdekking van 'n kaskade biochemiese veranderinge in die senuweesels; die uitset van die sel sal mettertyd bepaal hoe die dier sal reageer. Die kaskade word aan die gang gesit in daardie sel wat saamval met 'n inset vanaf 'n ander plek in die stelsel. Hierdie saamval van aktiwiteite in twee of meer selle is waarskynlik 'n sleutelvereiste vir die veranderinge wat onderliggend aan die leerproses is. 'n Aktiewe sel ondergaan fluksies van verskillende ioontipes deur sy membraan en dit word moontlik gemaak deur spesiale kanale wat, as reaksie op stroomverandering, oopgaan. By albei slakspesies is die vloeï van kalsiumione in die sel in blykbaar 'n kritieke vroeë stap in die kaskade.⁷⁶ Die finale stap is dat die ensiem rinase deur fosforilering die struktuur van proteïene — wat met die kanale in die selmembraan (waardeer kaliumione uit die sel vloeï) verband hou — verander; op hierdie wyse word die kanale toegemaak. Die kaliumstrome is noodsaaklik om die sel weer van 'n gedepolariseerde (geprikkelde) toestand na 'n rustoestand te laat terugkeer. 'n Verstadiging van die strome het tot gevolg dat die kanale wat kalsium laat invloei wanneer die sel gedepolariseer is, langer oopbly; hoë kalsiumvlakke verhoog op hulle beurt weer die vermoë van die sel se terminale om meer oordragstof vry te stel en sodoende die inligtinguitsette van die sel te laat toeneem. Dit het die effek om die kommunikasieverbindings met ander selle te versterk.

Dit is interessant dat, alhoewel die eindresultaat van die ondersoeke by die twee seeslakspesies dieselfde is, die tussenstappe nogal heelwat van mekaar verskil.⁷⁹ Verskillende ensieme fosforileer die proteïene en verskillende 'tweede boodskappers' aktiveer die ensieme. Selfs die presiese tipe kaliumstroom verskil by die twee modelle. Hulle het egter meer as genoeg met mekaar en met ander stelsels wat bestudeer is in gemeen, dat met vrug verder daarop gebou kan word. Dit weerhou die Kandel- en Alkongroepe egter nie daarvan om die verskille geweldig op te blaas nie. Allport⁷⁷ stel dit so: "In scientific terms, their differences are very small — but the gulf of personal animosity appears unbridgeable."

Hippokampusondersoeke

'n Tweede modelstelselbenadering het te make met ondersoeke van die brein van diere wat meer soos dié van die mens is; dit is aangevoer deur Tim Bliss van die Nasionale Instituut vir Mediese Navorsing in Londen^{78,79,80} en later verder gevoer deur Gary Lynch en Michel Baudry by die Universiteit van Kalifornië.^{81,82} Hierdie navorsers het heel organismes oorboord gegooi en meer reduksionisties te werk gegaan deur slegs 'n deel van die soogdierbrein te ondersoek. Hulle taak word bemoeilik deur die feit dat daar nog nie duidelikheid is oor die presiese sirkelgange wat by die leerproses by soogdiere betrokke is nie. Een gebied wat blykbaar belangrik is vir sekere geheuetipes, is die hippokampus wat op sy beurt verbindings met sowel die serebraalkorteks as diepergeleë breinstrukture het;⁸³ diere en mense met 'n beskadigde hippokampus het verskeie geheueprobleme. Snye van die hippokampus toon dat die selle hulle elektriese eienskappe buite die brein behou en navorsers kan hulle stimuleer deur elektriese

pulse in die vesels wat hulle binnegaan, op te wek. Dit is aangetoon dat elektriese pulse van bepaalde frekwensies blywende veranderinge in die afvuureienskappe van die selle in die hippokampusny teweegbring. Sodanige veranderinge kan sellulêre analoë van geheue wees en hierdie verskynsel staan bekend as langtermynpotensiasie van sinapsoordrag (LTP); dit is *in vivo* in die hippokampus vir die eerste keer deur Bliss en sy kollegas gedemonstreer, terwyl dit *in vitro* in hippokampusnye deur Schwartzkroin & Wesler⁸⁴ en Alger & Teyler⁸⁵ aangetoon is. Ondersoeke na wat presies aangaan by die gepotensieerde sinapse gaan steeds voort en daar is aanduidings van ooreenkomste met die bevindings van die slaknavorsers.^{59,86}

Jongdieronderseke

Steven Rose van die Breinnavorsingsgroep aan die Open University in Engeland spits sy ondersoeke toe op leerprosesse waar selveranderinge waarskynlik groot en maklik bestudeerbaar is. Jong diere het besondere meriete vir sodanige ondersoeke en Rose maak veral van voëls gebruik wat die nes verlaat kort nadat hulle uitgebroei het, want sulke kuikens moet binne 'n paar uur heelwat van die wêreld rondom hulle leer om te kan oorleef.^{9,10,60} Hy en sy kollegas het vasgestel dat die leerproses groot veranderinge in die seleienskappe van bepaalde breinareas teweegbring, veral ten opsigte van die sinapsstruktuur wat onder die elektronmikroskoop sigbaar is. Hierdie veranderinge kon ook aangetoon word deur middel van radioaktiewe of immunologiese merkers, asmede deur breinopnames wat na eksperimentele afrigting van die voëls gemaak is.

Die probleem is nie net om te bewys dat die afrigting van diere veranderinge in die brein laat ontstaan nie, maar dat die veranderinge direk met die geheueprosesse verband hou. Veranderinge kan soms bloot 'n niespesifieke gevolg van afrigting wees, byvoorbeeld weens stres. Die taak is dus om die noodsaaklike, toereikende en spesifieke gebeure in die brein te identifiseer wat in verband staan met die veranderinge in die gedrag van die dier en wat as leerproses, geheue en ophaal van herinneringe, afgebaken kan word.

LOKALISERING VAN GEHEUESPORE

'n Aantal dekades gelede het die bekende neurofisioloog, Karl Lashley, sy onsuksesvolle pogings om te probeer vasstel waar geheue in die brein gesetel is, afgesluit met die beroemde wanhoopskreet: "Learning is just not possible." Die soeke na geheuespore in die brein is nog steeds 'n groot uitdaging vir navorsers in die neurobiologie van die leerproses en geheue. Die probleem om spore vir bepaalde herinneringe te lokaliseer, het die meeste pogings om die kwessie van die aard van die geheuespoor self aan te pak, gefnuik. RNA en proteïene is egter opeenvolgend voorgestel as geheuemolekule en vindingryke teorieë is bedink om die eienskappe van geheueprosesse te verklaar. Die onvermoë van biochemici om duidelik die chemiese aard van geheuespore te bepaal, word dikwels toegeskryf aan die onbegonne dubbele taak om klein korrelate van 'n bepaalde herinnering te meet en om spesifisiteit van enige verandering wat groot genoeg is om gemeet te

word, te bewys. Daarom het sekere navorsers besluit om hulle soeke na die engram, dit wil sê, die versameling neurale veranderinge wat met geheuevaslegging gepaard gaan,⁸⁷ op eenvoudige stelsels toe te spits. So 'n strategie was daarop gemik om die bedradingsdiagram van die stelsels in sulke besonderhede te beskryf dat die geheuespoor se waarskynlikste lokaliteit bepaal kan word; daarop volg dan 'n ondersoek na die molekulêre en sellulêre gebeure wat by daardie lokaliteit tydens die verskillende fases van die leerproses plaasvind. Deur hierdie benadering te volg, het die navorsers aanvaar dat die verskeidenheid van die geheueprosesse by die mens in 'n hoë mate eerder die gevolg van kwantitatiewe as kwalitatiewe verskille is.

Hierdie probleem om die neuronale substrate van leer en onthou te lokaliseer — wat eerste deur Lashley⁸⁸ en later deur Hebb⁶⁶ in diepte ondersoek is — was maar altyd die grootste struikelblok in die pad van vooruitgang en dit bly basies vir alle werk oor die biologiese grondslag van die leerproses en geheue. Om die biofisiese meganismes wat geheuespore vorm te kan analiseer, is lokalisering natuurlik noodsaaklik, en dit, op sy beurt, vereis weer identifisering van die essensiële geheuespoorsirkelbane in die brein.¹⁹ Hierdie sirkelgange is die neuronale sirkelgangstelsel vanaf die reseptore na die effektore wat noodsaaklik en voldoende is vir leer en onthou in 'n gegewe afrigtingsparadigma; die essensiële geheuespoor is die plastiese neuronale proses wat noodsaaklik en voldoende is om die betrokke geheue-inligting te bewaar.

In die ondersoeke na die identifisering en lokalisering van engramme (langdurende spore) in die brein word besondere aandag gegee aan die vraag of geheuebewaring versprei of gelokaliseer is. Resente gegewens dui daarop dat geheuespoorsirkelgange — en dus geheuespore — eerder gelokaliseer as wyd verspreid in die brein voorkom. Maar "gelokaliseer" kan ook beteken dat dit verspreide liggings insluit en binne 'n ligging kan die spoor of spore nog verspreid wees tussen die neurale elemente of ensembles.¹⁹ Die strukture wat tans beskou word as die belangrikste ten opsigte van geheuespoorvorming, is die serebellum, hippokampus, amigdala en serebraalkorteks. Sommige outeurs stem egter nie saam dat die serebellum 'n belangrike rol in die leerproses speel nie.⁸⁹

Alhoewel die fisiese substraat van geheue, dit wil sê die 100 miljard senuweeselle in die soogdierbrein en hulle tussenverbindings, geweldig ingewikkeld is, meen Mishkin & Appenzeller⁹⁰ dat hulle volgens anatomiese gegewens aanduidings kan gee van hoe en waar die brein onthou. Gedurende die afgelope twee dekades het hulle neurale strukture en stasies (groot selgroepe) by Ouwêreldse ape en menspatiënte, wat as gevolg van besering van sekere breinareas 'n mate van hulle vermoë om te leer of te onthou verloor het, geïdentifiseer. Benewens hierdie identifisering van breindele wat bydraes tot geheue lewer, het hulle ook die verbindings nagespeur en probeer vasstel hoe die wisselwerking is wanneer iets in die geheue geberg word, weer terugbring word of met ander herinneringe gekoppel word. Die outeurs se pogings was dus toegespits op die kartering van die gebied waarbinne die molekulêre gebeure

van geheueprosesse plaasvind.

'n Studie van die neurale baan wat vir visuele persepsie verantwoordelik is, is 'n goeie beginpunt vir geheueonderseke. Die brein integreer sensoriese data langs die visuele baan sodat 'n persepsuele beleving ontstaan en dieselfde geld ook vir data langs ander sinuïgbane. Vir hierdie geïntegreerde persepsies om as geheue bewaar te word, word die neurale pad in twee strukture aan die binne-oppervlak van die temporaallob in albei hemisfere van die brein geanker: die hippokampus en die amigdalakompleks. Na aanleiding van geheueverliesgevalle het navorsers onlangs vasgestel dat die amigdala ook 'n belangrike rol in geheue speel. Trouens, volgens die eksperimentele gegewens van Mishkin en sy kollegas, speel die amigdala net so 'n belangrike rol as die hippokampus. Hierdie kompleks is direk en wederkerig in verbinding met sowel sensoriespesifieke as multimodale assosiasieareas in die korteks. Afferente en efferente korteksweë kommunikeer ook indirek met die hippokampus.⁷³

Beskadiging van die amigdala en die hippokampus — die twee hoofkomponente van die limbiese stelsel — is nie die enigste tipe neuropatologie wat tot globale geheueverlies kan lei nie. By ander pasiënte is die beskadiging in die diênkefalon, 'n groep nukleuse in die middel van die brein wat in twee strukture, die talamus en hipotalamus, georganiseer is. Die kliniese getuienis wat diênkefaliese kerne se rol in geheue aandui, word versterk deur die anatomiese bevindinge dat die diênkefalon vesels ontvang wat van die hippokampus na die amigdala loop. Verdere eksperimentele resultate bevestig ook dat die diênkefalon en die limbiese strukture nie onafhanklike bydraes tot geheue maak nie, maar dat hulle deelgenote is.⁹⁰ Voorts is ook vasgestel dat kerne in die talamus wat met die limbiese strukture kommunikeer, op hulle beurt vesels na die ventromediale prefrontale korteks stuur wat net onder die voorkant van die brein geleë is.

Die finale stasie in die sensoriese stelsels is dus afgeskakel met twee parallelle geheuebane wat minstens die limbiese strukture van die temporaallob, die mediale dele van die diênkefalon en die ventromediale prefrontale korteks, insluit. Die vraag is dus hoe hierdie strukture in die geheueproses saamwerk. 'n Antwoord hierop word egter gekompliseer deur die omstandigheid dat geheues waarskynlik nie uitsluitlik of selfs hoofsaaklik in die neuraalbane geberg word nie. Kliniese waarnemings toon dat beskadiging van die limbiese stelsel by mense ou herinneringe intact en toeganklik laat bly en dit beteken dus dat hulle ook by 'n vroeë stasie in die neuraalbane geberg word. Dat inligtingberging in diverse neurale substelsels en nie slegs in beperkte breinareas voorkom nie, word ook deur Black et al.⁶² bevestig. Hulle beweer selfs dat 'n enkele neuron met genoeg kompleksiteit toegerus is om die rudimente van geheuemeganismes te toon.

SINAPSTRANSMISSIE

Die studie van die molekulêre en sellulêre biologie ten opsigte van die plastisiteit van individuele neurone en hulle sinapse, waar die veranderinge wat met inligtingbewaring te make het uiteindelik geregistreer

word, is 'n kragtige strategie vir geheue-onderzoek.⁵⁸ Dat gedragservarings neuroon- en sinapsmorfologie direk wysig, val nie te betwyfel nie, maar minder as 'n dekade gelede het neurofisioloë nog baie min geweet van die meganismes wat belangrike veranderinge by breinsinapse teweegbring. Hulle het byvoorbeeld nie geweet watter prosesse onderliggend aan die leerproses en geheue by 'n volwasse dier is nie, of watter gebeure die vorming van senuweekontakte by 'n ontwikkelende dier reguleer nie. Wat die mens betref, het navorsers 'n paar jaar gelede baie min geweet van wat eintlik breinskade tydens hart- of beroerte-aanvalle veroorsaak.

Korttermyninligtingberging in die senuweestelsels van sowel werweldiere as ongewerweldes behels dikwels kortstondige kovalente wysigings van proteïene wat die sterkte van sinapse beheer.⁹¹ In teenstelling hiermee behels langtermyninligtingberging — soos dié wat by die vorming van geheue betrokke is — waarskynlik veranderinge in geenuitdrukking wat uiteindelik die struktuur van die sinaps wysig.^{26,58,61,62,92} Daar word heelwat gedebateer oor die mate van oorvleueling tussen die korttermyn- en langtermyngeheue. Greenberg et al.²⁹ het egter 'n moontlike molekulêre skakel tussen hierdie twee prosesse in die sinapse wat die kieu- en sifonterugtrekkingsrefleks van *Aplysia* betrokke is, vasgestel. Afrigtingsprosesse wat langtermynsensitisering van die refleks voortbring, veroorsaak 'n klein, maar betekenisvolle reduksie van die verhouding van reguleringssubeenhede, van die cAMP-afhanklike proteïen kinase tot katalitiese subeenhede in sensoriese neurone. Hierdie reduksie kan 'n aanmerklike toename in vry aktiewe katalitiese subeenhede veroorsaak en tot langtermynsensitisering bydra.⁶³

Korttermynsensitisering hou solank as wat die konsentrasie cAMP hoog is en die kinase geaktiveer is.⁵⁸ 'n Reeks skokke wat elke dag vir 'n paar uur kort op mekaar aan *Aplysia* toegedien word, veroorsaak langtermynsensitisering wat dae of weke behoue kan bly.²⁷ Wat die molekulêre meganismes vir hierdie behoud betref, is dit bekend dat proteïensintese nodig is vir langtermyn, maar nie vir korttermynsensitisering nie.⁶¹ Nietemin is dit so dat lang- en korttermynsensitisering veranderinge in dieselfde sinaps en in dieselfde kaliumkanaal verg.²⁴ By 'n verskeidenheid vertebrate en invertebrate dra langdurige versterking van die sinapstransmissie by tot die bewaring van inligting vir een of meer dae. Dit is onlangs vasgestel dat hierdie toename in sinapstransmissie nie deur verhoging van die sensitiwiteit van die postsinaptiese reseptore veroorsaak word nie, maar deur 'n verhoging van oordragstof-vrystelling deur die presinaptiese neuron.^{26,92}

'n Vraag wat dikwels in die verlede gevra is, is hoe die verskillende prosesse wat met leer en onthou te make het, gereguleer word. Vandag is daar al hoe meer aanduidings dat die N-metiel-D-aspartaat (NMDA)-reseptore in die brein as reguleerders optree. Die vasstelling van die betrokkenheid van NMDA-reseptore by sinapsplastisiteit het heelwat insig aangaande die molekulêre grondslag van leer en geheue meegebring.^{63,93,94,95,96} In sowel hippokampus as serebraalkorteks neem hierdie reseptore onder bepaalde toestande deel aan sinapstransmissie.

Nutriënte kan ook 'n belangrike rol in sinapstransmissie speel. Wurtman⁹⁷ het vasgestel dat sekere nutriënte veranderinge in die chemiese samestelling van breinstrukture kan teweegbring en sodoende breinfunksie beïnvloed. Twee van hierdie nutriënte is die aminosure triptofaan en tirosien (wat in die meeste voedselsoorte aanwesig is) en 'n derde is cholien, 'n komponent van lesitien. Die komposisie en funksie van die brein kan deur hierdie drie nutriënte verander word, omdat hulle voorlopers van senuweeoorlagstowwe is. Triptofaan word in die terminale van sekere neurone na die oordragstof *serotonien* verander, terwyl in ander selle cholien omgesit word na *asetielcholien*. In sekere selpopulasies dien tirosien as die voorloper van dopamien, norepinefrien en epinifrien, wat gesamentlik as katesjolamiënoordragstowwe bekend staan. 'n Tekort aan hierdie nutriënte kan dus nadelige gevolge hê: dit is dan ook vasgestel dat ondervoeding of wanvoeding tydens 'n vroeë leeftyd die vermoë om te leer, permanent kan affekteer.^{98,99}

Flood et al.¹⁰⁰ het na aanleiding van die feit dat die basiese behoefte van elke organisme voedselverkryging is, van die veronderstelling uitgegaan dat dit vir 'n dier besonder voordelig is om 'n heldere geheuevoorstelling van 'n suksesvolle voedselvangs te behou. Hulle hipotese is dus dat 'n dier se geheueretensievermoë verhoog sal word as hy na 'n moeilike afrigtingsessie gevoed word. Voorts het hulle vasgestel dat cholestokiniënoktapeptied (CCK-8), 'n gastroïntestinale hormoon wat tydens voeding vrygestel word, ook geheueverliesretensie begunstig wanneer dit intraperitoneaal toegedien word. CCK-8 bemiddel waarskynlik die geheueversterkende effek van voeding.

AFSLUITING

Uit bogenoemde is dit duidelik dat die geheueprobleem nie net die belangrike aspek van sinapswysiging behels nie, maar ook vroeë aangaande die organisasie van geheue in die brein. Dit geld die plek of plekke waar inligting bewaar word, die tipes geheue en watter breinprosesse of -stelsels by geheue betrokke is; die aard van die betrokkenheid is ook van kardinale belang. Gedurende die laaste aantal jare het studies van komplekse werweldiersenuweestelsels begin om antwoorde op hierdie vroeë te gee. Maar die individualiteit van die biologiese wetenskap is sy onvoltooidheidstaat. Geen eksperiment wat die moeite werd is, beantwoord slegs vroeë of los probleme op nie. Trouens, hoe meer revolusionêr die bevindinge is, hoe groter is die aantal bykomende vroeë wat uit die resultaat van die eksperiment voortvloei. Die bekwaamheidsvlak van 'n eksperimentele bioloog kan dikwels bepaal word volgens sy vermoë om meer vroeë wat beantwoord moet word, te genereer.

LITERATUURVERWYSINGS

- Hofstätter, P.R. (1959). *Psychologies* (Frankfurt, Fischer-Bücherei).
- Hilgard, E.R. & Bower, G.H. (1966). *Theories of learning* (New York, Appleton-Century-Croft).
- Hinde, R.A. (1970). *Animal behaviour: A synthesis of ethology and comparative psychology* (New York, McGraw-Hill).
- Lorenz, K.Z. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels, *J. Ornithol.*, 83, 137-213, 289-413.
- Lorenz, K.Z. (1981). *The foundations of ethology* (New York, Springer-Verlag).
- Wallace, R.A. (1973). *The ecology and evolution of animal behaviour* (Pacific Palisades, Calif., Goodyear Publ. Co.).
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1975). *Ethology. The biology of behavior* (London, Holt, Rinehart and Winston).
- Grier, J.W. (1984). *Biology of animal behavior* (St. Louis, Times Mirror/Mosby, College Publ.).
- Diamond, J.M. (1987). Learned specializations of birds, *Nature*, 330, 16-17.
- Werner, T.K. & Sherry, T.W. (1987). Behavioral feeding specialization in *Pinaroloxias inornata*, the "Darwin's finch" of Cocos Island, Costa Rica. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 84, 5506-5510.
- Kalat, J.W. (1977). Biological significance of food aversion learning. In Milgram, N.W., Krames, L. & Alloway, T.M., eds. *Food aversion learning*, (New York, Plenum Press.)
- Kalat, J.W. (1985). Taste aversion in ecological perspective. In Johnston, T.D. & Pietrewicz, A.T. reds. (New Jersey, Erlbaum).
- Johnston, T.D. (1985). Learning and evolution, *Sci. Prog. Oxf.*, 69, 443-460.
- Revusky, S. (1985). The general process approach to animal learning. In Johnston, T.D. & Pietrewicz, A.T., eds. (New Jersey, Erlbaum).
- Roper, T.J. (1983). Learning as a biological phenomenon. In Halliday, T.R., & Slater, P.J.B., eds. *Animal behaviour*, Vol. 3, Genes, development and learning (San Francisco, Freeman).
- Shettleworth, S.J. (1983). Memory in food-hoarding birds, *Science, Amer.* 248(3), 86-94.
- Hawkins, R.D. & Kandel, E.R. (1984). Is there a cell-biological alphabet for simple forms of learning?, *Psychological Review*, 91, 375-391.
- Alcock, J. (1984). *Animal behavior. An evolutionary approach* (Sunderland, Sinauer).
- Thompson, R.F. (1986). The neurobiology of learning and memory, *Science*, 233, 941-947.
- Thompson, R.F. & Spencer, W.A. (1966). Habituation: a model phenomenon for the study of neural substrates of behavior, *Psychological Review*, 73, 16-43.
- Groves, P.M. & Thompson, R.F. (1970). Habituation: A dual-process theory, *Psychological Review*, 77, 419-450.
- Bailey, C.H. & Chen, M. (1983). Morphological basis of long-term habituation and sensitization in *Aplysia*, *Science*, 220, 91-93.
- Barnes, D.M. (1987). Neural models yield data on learning, *Science*, 236, 1628-1629.
- Montarolo, P.G., Golet, P., Castellucci, V.F., Morgan, J., Kandel, E.R. & Schacher, S. (1986). A critical period for macromolecular synthesis in long-term heterosynaptic facilitation in *Aplysia*, *Science*, 234, 1249-1254.
- Scholz, K.P. & Byrne, J.H. (1987). Long-term sensitization in *Aplysia*: Biophysical correlates in tail sensory neurons, *Science*, 235, 685-687.
- Dale, N., Schacher, S. & Kandel, E.R. (1988). Long-term facilitation in *Aplysia* involves increase in transmitter release, *Science*, 239, 282-285.
- Frost, W.N., Castellucci, V.F., Hawkins, R.D. & Kandel, E.R. (1985). Monosynaptic connections made by the sensory neurons of the gill- and siphon-withdrawal reflex in *Aplysia* participate in the storage of long-term memory for sensitization. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 82, 8266-8269.
- Farley, J. & Alkon, D.L. (1985). Cellular mechanisms of learning, memory and information storage, *Ann. Rev. Psychol.*, 36, 419-494.
- Greenberg, S.M., Castellucci, V.F., Bagley, H. & Schwartz, J.H. (1987). A molecular mechanism for long-term sensitization in *Aplysia*, *Nature*, 329, 62-65.
- Norman, R.J., Buchwald, J.S. & Villablanca, J.R. (1977). Classical conditioning with auditory discrimination of the eye blink in decerebrate cat, *Science*, 196, 551-553.
- Carew, T.J., Hawkins, R.D. & Kandel, E.R. (1983). Differential classical conditioning of a defensive withdrawal reflex in *Aplysia californica*, *Science*, 219, 397-400.
- Hawkins, R.D., Abrams, T.W., Carew, T.R. & Kandel, E.R. (1983). A cellular mechanism of classical conditioning in *Aplysia*: Activity-dependent amplification of presynaptic facilitation. *Science*, 219, 400-405.
- Walters, E.T. & Byrne, J.H. (1983). Associative conditioning of single sensory neurons suggests a cellular mechanism for learning. *Science*, 219, 405-408.

34. Skinner, B.F. (1938). *The behavior of organisms* (New York, Appleton-Century-Croft).
35. Thorpe, W.H. (1963). *Learning and instinct in animals* (Cambridge, Mass., Harvard Univ. Press).
36. Domjan, M. & Burkhard, B. (1982). *The principals of learning and behavior* (Monterey, Calif., Brooks/Cole Publ. Co.).
37. Speakman, A. (1987). Place cells in the brain: evidence for a cognitive map, *Sci. Prog. Oxf.*, 71, 511-530.
38. Ryke, P.A.J. (1987). *Evolusie* (Potchefstroom, DSP, PU vir CHO).
39. Ryke, P.A.J. (1989). Biologiese uniekheid van die mens, *Koers* (in druk).
40. Dawkins, R. (1976). *The selfish gene* (Oxford, Oxford Univ. Press).
41. Bonner, J.T. (1980). *The evolution of culture in animals* (New Jersey, Princeton Univ. Press).
42. Hutchinson, G.E. (1981). Random adaptation and imitation in human evolution, *Am. Sci.*, 69, 161-165.
43. Boyd, R. & Richerson, P.J. (1983). Why is culture adaptive?, *Quart. Rev. Biol.*, 58, 209-214.
44. Feldman, M.W., Cavalli-Sforza, L.L. & Peck, J.R. (1985). Gene-culture coevolution: Models for the evolution of altruism with cultural transmission. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 82, 5814-5818.
45. Rushton, J.P., Littlefield, C.H. & Lumsden, C.J. (1986). Gene-culture coevolution of complex social behaviour: Human altruism and mate choice, *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 83, 7340-7343.
46. Marx, J.L. (1987). The *fos* gene as "master switch", *Science*, 237, 854-856.
47. Holden, C. (1987). The genetics of personality, *Science*, 237, 598-601.
48. Hess, E.H. (1973). *Imprinting* (New York, Van Nostrand Reinhold).
49. Hess, E.H. & Petrovich, S.B., red. (1977). *Imprinting* (Stroudsburg, Pa., Dowden, Hutchinson and Ross).
50. Johnson, M. (1988). Memories of mother. *New Scientist*, Feb., 18, 60-62.
51. Seligman, M.E.P. (1975). *Helplessness: on depression, development and death* (San Francisco, Freeman).
52. Gould, J.L. & Marler, P. (1987). Learning by instinct, *Scient. Amer.*, 256 (1), 62-73.
53. Adams, J.A. (1976). *Learning and memory. An introduction* (Homewood, Ill., Dorsey Press).
54. Monod, J. (1972). *Chance and necessity* (London, Collins).
55. Squire, L.R. (1987). *Memory and brain* (Oxford Univ. Press).
56. Squire, L.R. & Zola-Morgan, S. (1985) The neuropsychology of memory: New links between humans and experimental animals, *Ann. N.Y. Acad. Sc.*, 444, 137-149.
57. Kandel, E.R. (1976). *Cellular basis of behavior: An introduction to behavioral neurobiology* (San Francisco, freeman).
58. Kandel, E.R. & Schwartz, J.H. (1982). Molecular biology of learning: Modulation of transmitter release, *Science*, 218, 433-443.
59. Ferry, G. (1986). Memory, molluscs and molecules, *New Scientist*, March, 20, 52-55.
60. Rose, S. (1986). Memories and molecules, *New Scientist*, Nov., 27, 40-44.
61. Goelet, P., Castellucci, V.F., Schacher, S. & Kandel, E.R. (1986). The long and the short of long-term memory — a molecular framework, *Nature*, 322, 419-422.
62. Black, I.B., Adler, J.E., Dreyfus, C.F., Friedman, W.F., Lagamma, E.F. & Roach, A.H. (1987). Biochemistry of information storage in the nervous system. *Science*, 236, 1263-1268.
63. Kennedy, M.B. (1987). Molecules underlying memory, *Nature*, 329, 15-16.
64. Alkon, D.L. (1988). *Memory traces in the brain* (New York, Cambridge Univ. Press).
65. Waldrop, M.M. (1987). The workings of working memory, *Science*, 237, 1564-1567.
66. Hebb, D.O. (1949). *The organization of behavior* (New York, Wiley).
67. Olton, D.S. (1985). Strategies for the development of animal models of human memory impairments, *Ann. N.Y. Acad. Sc.*, 444, 113-121.
68. Hull, C.L. (1943) *Principles of behavior* (New York, Appleton — Century-Crofts).
69. Winograd, E. (1971). Some issues relating animal memory to human memory. In Honig, W.K. & James, P.H.R. ed. (New York, Academic Press).
70. Kandel, E.R. (1979). Small systems of neurons, *Scient. Amer.*, 241(3), 61-70.
71. Alkon, D.L. (1983). Learning in a marine snail, *Scient. Amer.*, 249(1), 64-74.
72. McGaugh, J.L. (1985). Peripheral and central adrenergic influences on brain systems involved in the modulation of memory storage, *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 444, 150-161.
73. Squire, L.R. (1986). Mechanisms of memory, *Science*, 232, 1612-1619.
74. Lent, C.M. & Dickinson, M.H. (1988). The neurobiology of feeding in leeches, *Scient. Amer.*, 558(6), 78-83.
75. Scheller, R.H. & Axel, R. (1984). How genes control an innate behavior, *Scient. Amer.*, 250(3), 44-52.
76. Alkon, D.L. (1984). Calcium-mediated reduction of ionic currents: a biophysical memory trace *Science*, 226, 1037-1045.
77. Allport, S. (1987). Explorers of the black box: the search for the cellular basis of memory (London, Norton).
78. Bliss, T.V.P. & Gardner-Medwin, A.R. (1971). Long-lasting increases of synaptic influence in the unanesthetized hippocampus, *J. Physiol.*, 216, 32-33.
79. Bliss, T.V.P. & Gardner-Medwin, A.R. (1973). Long-lasting potentiation of synaptic transmission in the dentate area of the unanesthetized rabbit following stimulation of the perforant path, *J. Physiol.*, 232, 357-374.
80. Bliss, T.V.P. & Lomo, T. (1973). Long-lasting potentiation of synaptic transmission in the dentate area of the anesthetized rabbit following stimulation of the perforant path, *J. Physiol.*, 232, 331-356.
81. Baudry, M. & Lynch, G. (1983). a specific hypothesis concerning the biochemical substrate of memory, *Soc. Neurosci. Abstr.*, 9, 480.
82. Lynch, G. & Baudry, M. (1984). The biochemistry of memory: a new and specific hypothesis. *Science*, 224, 1057-1063.
83. Kesner, R.P. (1985). Correspondence between humans and animals in coding of temporal attributes: Role of hippocampus and prefrontal cortex, *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 444, 122-136.
84. Schwartzkroin, P. & Wester, L. (1975). Long-lasting facilitation of a synaptic potential following tetanization in the in vitro hippocampal slice, *Brain Res.*, 89, 107-119.
85. Alger, B.E. & Teyler, T.J. (1976). Long-term and short-term plasticity in CA1, CA3 and dentate regions of the rat hippocampal slice, *Brain Res.*, 110, 463-480.
86. Ferry, G. (1986). Parallel learning in brains and machines, *New Scientist*, March, 13, 36-38.
87. Schachter, D.L. (1982). *Stranger behind the engram* (Hillsdale, NJ, Erlbaum).
88. Lashley, K.S. (1929). *Brain mechanisms and intelligence* (Chicago, Univ. Chicago Press).
89. Bloedel, J.R. (1987). The cerebellum and memory storage, *Science*, 238, 1728-1729.
90. Miskin, M. & Appenzeller, T. (1987). The anatomy of memory, *Scient. Amer.*, 256(6), 62-71.
91. Kaczmarek, L.K. & Levitan, I.B., red. (1987). *Neuromodulation. The biochemical control of neuronal excitability* (Oxford Univ. Press).
92. Klein, M., Hochner, B. & Kandel, E.R. (1986). Facilitatory transmitters and cAMP can modulate accommodation as well as transmitter release in *Aplysia* sensory neurons: Evidence for parallel processing in a single cell, *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 83, 7994-7998.
93. Morris, R.G.M., Anderson, E., Lynch, G.S. & Baudry, M. (1986). Selective impairment of learning and blockade of long-term potentiation by an N-methyl-D-aspartate receptor antagonist, AP5, *Nature*, 319, 774-776.
94. Artola, A. & Singer, W. (1987). Long-term potentiation and NMDA receptors in rat visual cortex, *Nature*, 330, 649-652.
95. Collingridge, G. (1987). The role of NMDA receptors in learning and memory, *Nature*, 330, 604-605.
96. Barnes, D.M. (1988). NMDA receptors trigger excitement, *Science*, 239, 254-256.
97. Wurtman, R.J. (1982). Nutrients that modify brain function, *Scient. Amer.*, 246(4), 42-51.
98. Bedi, K.S. (1986). Nutrition, environment and brain development, *Sci. Prog. Oxf.*, 70, 555-570.
99. Barrett, D.E. & Frank, D.A. (1987). *Diet, brain and behaviour* (London, Gordon and Breach).
100. Flood, J.F., Smith, G.E. & Morley, J.E. (1987). Modulation of memory processing by cholecystokinin: Dependence on the vagus nerve, *Science*, 236, 832-834.