



Врожденные формы деятельности организма

1. Безусловные рефлексy
2. Инстинкты и их классификация
3. Стереотипные формы поведения

Вопрос_1

Безусловные рефлексy

Основным физиологическим фондом, на базе которого формируются условно-рефлекторные, или временные, связи, являются врожденные, или, как Павлов их назвал, безусловные рефлексy.

Определение_1

Безусловный рефлекс – это врожденная видоспецифическая реакция организма, возникающая в ответ на специфическое воздействие раздражителя, т.е. биологически значащего стимула, адекватного для данного вида деятельности

Безусловные рефлексy связаны с жизненно важными биологическими потребностями и осуществляются в пределах постоянного рефлекторного пути. Они составляют основу механизма уравнивания влияний внешней среды на организм. Безусловные рефлексy возникают в ответ на действие адекватного раздражителя и, могут быть вызваны ограниченным числом раздражителей внешней среды.

Возникновение безусловных рефлексов в филогенезе направлено как на индивидуальное, так и на видовое самосохранение. Сформировался целый ряд врожденных рефлексов, каждый из которых выполняет свои конкретные функции и принимает участие в поддержании нормальной жизнедеятельности организма. Врожденные рефлексy генетически детерминированы (предопределены) и имеют готовую морфологическую основу, возникают при действии соответствующих стимулов.

Весь генетический фонд врожденных реакций отдельного индивида представляет своего рода «видовую (генетическую) память», способствующую сохранению себя, своего потомства, популяции и вида. Фонд врожденных рефлексов каждого вида животных сформирован

эволюцией таким образом, чтобы живому существу, появившемуся на свет и не имевшему предшествующего опыта, был присущ первичный набор адаптивных поведенческих реакций.

Различные формы врожденных реакций организма оказываются «готовыми» к проявлению по мере онтогенетического созревания ЦНС. Классическим примером такого врожденного поведения является стереотипная деятельность птенца, обеспечивающая его вылупление из яйца, сопровождающаяся резким повышением уровня бодрствования и усилением мышечного тонуса.

Для многих врожденных рефлексов характерен феномен угасания. Так, подъем головы у копытных при появлении тени над ней – врожденный рефлекс пищевого поведения, но без пищевого подкрепления он постепенно угасает. Исчезновение отдельных рефлексов, имеющих у новорожденных, и появление новых реакций связано с тем, что онтогенетическое развитие нервной системы обычно происходит в направлении от низшего отдела мозга к высшему отделу. Центры простых врожденных рефлексов расположены в каудальных отделах мозга, а подчиняющие их центры находятся в ростральных отделах. Врожденный рефлекс может проявляться до тех пор, пока высшие центры еще не созрели, но «исчезает», как только высшие центры начнут оказывать тормозное действие.

Так, у новорожденного ребенка проявляется ряд врожденных рефлексов, например, хватательный рефлекс (плотное сжатие кисти на прикосновение или давление на ладонь), рефлекс Бабинского (выпрямление большого пальца ноги и разведение остальных при раздражении подошвы), а также при стимуляции щеки появляются рефлексорные движения головы и рта в форме поиска пищевого раздражителя. Эти двигательные рефлексы в процессе онтогенетического развития исчезают (переходят в латентное состояние), однако могут появиться вновь (и даже в старческом возрасте) при глубоких органических поражениях мозга.

Таким образом, с момента появления организма на свет он обладает всеми свойствами целостной системы, вступающей в непрерывные взаимоотношения с внешней средой. Продуктом такого взаимодействия является поведение. В процессе индивидуального развития организмы усваивают, какие поведенческие реакции дают наилучшие результаты, и в соответствии с этим изменяют свое поведение. По каждому конкретному поводу в процессе научения формируются новые формы поведения, как более совершенные функциональные структуры адаптации к внешней среде.

Соотношение врожденных (стабильных) и приобретенных (лабильных) механизмов функциональной деятельности организма определяет пластичность поведения. В реальном поведении врожденная деятельность и индивидуально приобретенные реакции не существуют изолированно, их совместная деятельность реализуется в едином поведенческом акте. Иными словами, целостное поведение включает два вида адаптационных реакций –

генотипический, обусловленный генной программой, и фенотипический, обусловленный взаимодействием генотипа и условий среды, или индивидуально приобретенный, основанный на обучении.

Врожденные рефлексы возникают при первой их необходимости, при появлении «специфического» раздражителя, обеспечивая выполнения наиболее жизненно важных функций организма независимо от случайных, преходящих условий среды. И. П. Павлов рассматривал различные группы безусловных рефлексов, которые, прежде всего, направлены на *самосохранение организма*, основными являются пищевые, оборонительные, ориентировочные и детские безусловные рефлексы. В последствие был сделано много попыток описания и классификации безусловных рефлексов. При этом использовались разные критерии, например:

- 1) характер вызывающих раздражителей;
- 2) биологическая роль;
- 3) порядок следования в данном конкретном поведенческом акте.

И. П. Павлов разделил безусловные рефлексы на три группы:

- простые безусловные рефлексы;
- сложные безусловные рефлексы;
- сложнейшие безусловные рефлексы.

Простые безусловные рефлексы представляют собой элементарные двигательные реакции, осуществляемые на уровне отдельных сегментов спинного мозга (коленный рефлекс, глотательный рефлекс, вегетативные рефлексы и т.д.) Они имеют местное значение, и вызываются локальным раздражением рецепторов того или иного сегмента спинного тела, проявляясь в сокращении поперечно-полосатой мускулатуры.

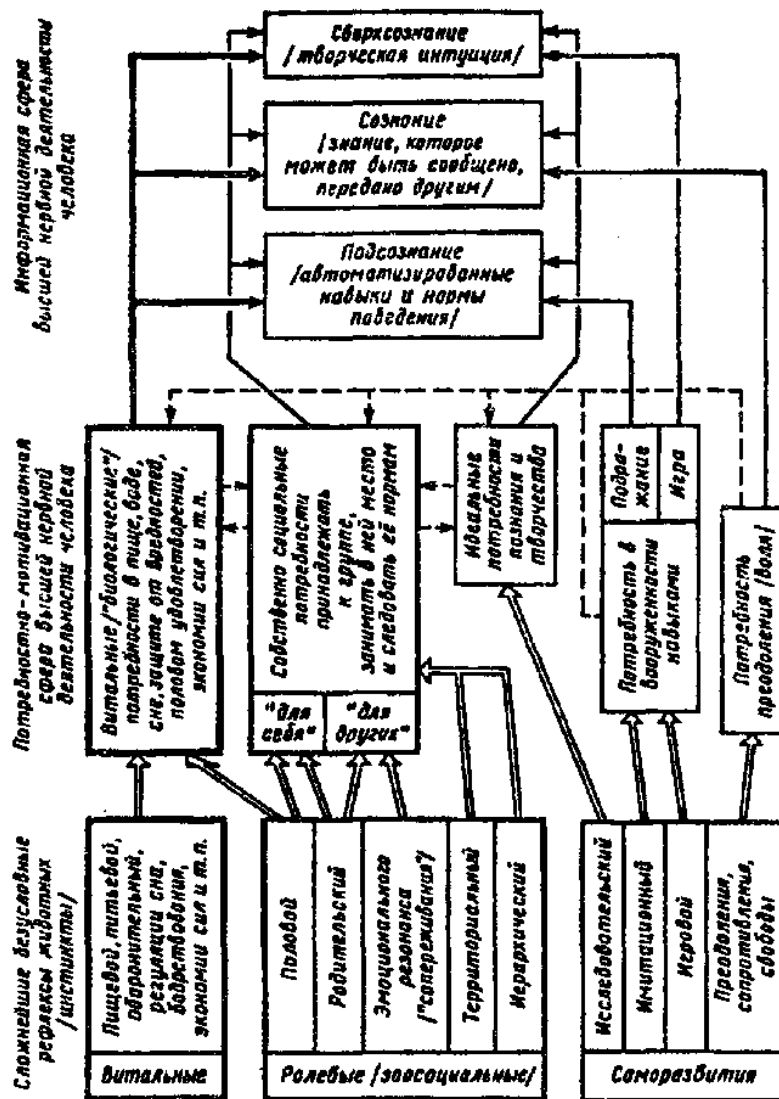
Сложные безусловные рефлексы включают координационные и интегративные рефлексы, которые обеспечивают формирование на базе простых рефлексов целенаправленного локомоторного поведенческого акта (например, ходьба, бег, ориентировочная реакция и т.д.). Реализация сложных безусловных рефлексов связана с системой проприоцептивных обратных связей (система обратной афферентации двигательных программ).

Сложнейшие безусловные рефлексы (или инстинкты) – это видовые и индивидуальные стереотипы поведения, которые организуются на основе сложных рефлексов по генетически заданной программе. Сложнейшие реакции образованы последовательностью сложных рефлексов, завершение каждого из которых является началом последующего.

Сложнейшие безусловные рефлексы можно разделить на индивидуальные и видовые рефлексы. К индивидуальным рефлексам относятся пищевой, активно- и пассивно-оборонительный, агрессивный, рефлекс свободы, исследовательский, рефлекс игры; видовые – половой и родительский. По мнению Павлова, первые из этих рефлексов обеспечивают индивидуальное самосохранение особи, вторые – сохранение вида.

И. П. Павлов придавал огромное значение изучению механизмов врожденных рефлексов животных. Он считал, что изучение врожденных рефлексов животных составляет филогенетическую основу человеческого поведения. Эта идея Павлова получила особое развитие в работах Павла Васильевича Симонова¹ (1926-2002 гг.), по мнению которого биологическое значение безусловных рефлексов не сводится исключительно к индивидуальному и видовому самосохранению.

Рассматривая прогресс эволюции живой природы, П. В. Симонов развивает идею о том, что прогрессивное развитие безусловных рефлексов составляет филогенетическую основу совершенствования потребностей (потребностно-мотивационной сферы) животных и человека. Потребности служат источником активности живых существ, побуждением и целью их поведения в окружающей среде.



¹ Мотивированный мозг (1987 г)

По мнению П. В. Симонова, освоению каждой сферы среды соответствуют три разных класса сложнейших безусловных рефлексов:

- 1) витальные безусловные,
- 2) ролевые (зоосоциальные),
- 3) безусловные рефлексы саморазвития.

1. *Витальные безусловные рефлекс*ы обеспечивают индивидуальное и видовое сохранение организма. Это пищевой, питьевой, регуляции сна, оборонительный и ориентировочный рефлекс (рефлекс «биологической осторожности»), рефлекс экономии сил и многие другие. Критериями рефлексов витальной группы являются:

- физическая гибель особи в результате неудовлетворения соответствующей потребности;
- реализация безусловного рефлекса без участия другой особи того же вида.

2. *Ролевые (зоосоциальные) безусловные рефлекс*ы могут быть реализованы только путем взаимодействия с другими особями своего вида. Эти рефлексы лежат в основе полового, родительского, территориального поведения, в основе феномена эмоционального резонанса («сопереживания») и формирования групповой иерархии, где отдельная особь неизменно выступает в роли брачного партнера, родителя или детеныша, хозяина территории или пришельца, лидера или ведомого.

3. *Безусловные рефлекс*ы саморазвития ориентированы на освоение новых пространственно-временных сред, обращены к будущему. К их числу относятся:

- исследовательское поведение,
- безусловный рефлекс сопротивления (свободы),
- имитационный (подражательный),
- игровой (привентивной вооруженности).

Рефлекс свободы – это самостоятельная активная форма поведения, для которой препятствие служит не менее адекватным стимулом, чем корм – для пищедобывательного поиска, боль – для оборонительной реакции, новый и неожиданный раздражитель – для ориентировочного рефлекса.

Вопрос_2

Инстинкты и их классификация

Определение_2

Инстинкт (лат. *instinctus* – побуждение) – это эволюционно выработанная врожденная приспособительная форма поведения, свойственная данному виду животных, представляющая совокупность сложных реакций, возникающих в ответ на раздражение

Исторически в естествознании сложились два подхода к определению инстинкта.

Первый подход используют, когда говорят об инстинктах млекопитающих и человека. Под инстинктами понимают поведенческие стратегии в ответ на возникновение в организме какой-либо биологической потребности: голода, жажды, потребности во сне, в обладании территорией, половой потребности, познавательной потребности, которая имеется у высших млекопитающих. При этом подходе имеется в виду, что конкретные проявления инстинктов у разных людей могут быть разные, но стратегии проявления инстинктов одинаковые или укладываются в какие-либо ограниченные рамки.

Польский физиолог Ю. Конорский предложил теорию «драйв-рефлексов», где драйв – это побуждения, которыми могут быть голод, жажда, ярость, страх и т.д. По теории Конорского деятельность мозга делится на подготовительную и исполнительную и все рефлексы входят в две категории:

- подготовительные (драйвовые, побуждающие);
- исполнительные (консуматорные, завершающие).

Противоположность драйва является удовлетворение потребности – антидрайв, которое наступает после выполнения драйв-рефлекса. Главной особенностью драйвов является общая мобилизация двигательной активности, а антидрайвов – моторная демобилизация организма и успокоение. Различные типы драйвов находятся во взаимно тормозных отношениях, а именно: сильный драйв-рефлекс (доминирующая мотивация) «угнетает» все остальные, но после выполнения (удовлетворения) данного драйва начинает действовать антидрайв, при этом возможно облегчение активации и проявление других драйвов (мотиваций). Таким образом, причиной снижения данного мотивационного возбуждения является биологически полезный результат завершающей фазы поведения.

Каждый драйв характеризуется определенным поведением. Драйв, побуждение инициируют подготовительные, поисковые фазы поведения. Так, драйв голода инициирует пищедобывательную реакцию, проявляющуюся в двигательном беспокойстве и активации сенсорных систем. Конечной фазой пищедобывательного поведения является исполнительный, консуматорный пищевой рефлекс – это жевание и глотание пищи. Это означает, что исполнительные рефлексы связаны с определенным безусловным раздражителем, на который был направлен поиск. Запуск исполнительного пищевого рефлекса осуществляется при участии сенсорной (обонятельной и вкусовой) рецепции.

Второй подход более узкий, его предложил Конрад Лоренц. Лоренц считает, что под инстинктами следует понимать конкретные, строго фиксированные действия (движения), одинаковые в одинаковых ситуациях у всех представителей данного вида. Инстинкты Лоренц назвал «комплексом

фиксированных действий» или стереотипным поведением². Согласно его представлениям, под действием ряда внешних и внутренних факторов (гормоны, температура, освещенность и т.п.) в соответствующих нервных центрах происходит накопление «энергии действия», специфической в отношении определенного побуждения (голод, жажда, половая потребность и т.п.). Возрастание этой активности выше некоторого уровня приводит к проявлению поисковой фазы поведенческого акта, которая, характеризуется широкой изменчивостью исполнения, как у данной особи, так и у разных представителей одного вида. Она состоит в активном поиске раздражителей, при действии которых может быть удовлетворено возникшее у животного побуждение. Когда раздражители найдены, осуществляется завершающий акт – фиксированный комплекс видоспецифических движений, стереотипных как у одной особи в каждом случае, так и у всех особей данного вида. Этот комплекс движений характеризуется высокой степенью генотипической обусловленности. При усиленном накоплении «энергии действия» завершающий акт может осуществиться спонтанно, т.е. в отсутствие соответствующих раздражителей.

Какая точка зрения верна? Что такое инстинкты: поведенческие стратегии или комплексы фиксированных действий? Американский ученый Уоллес Крэйг предложил объединить оба подхода в форме единого инстинктивного поведенческого акта, который включает следующие элементы:

поисковое поведение – ключевой стимул – стереотипное поведение

В инстинктивном поведении У. Крэйг выделил appetentную и consummatory части. Appetentное поведение составляют последовательные реакции особи, проявление которых зависит от опыта животных. В appetentной («поисковой») фазе инстинктивные движения у животных различны, переменны, их проявление во многом определяется состоянием внешней среды. Appetentное поведение подготавливает consummatory (conclusive) часть, которая включает набор стереотипных движений.

В физиологии принято представлять conclusive фазу инстинктивного поведения в виде совокупности безусловных рефлексов. Этологи находят ряд отличий в проявлении инстинкта и рефлекса. По мнению этологов, consummatory фаза инстинктивного поведения отличается от безусловно-рефлекторной деятельности определенной спонтанностью (независимостью от средовых влияний), сложностью, многоступенчатостью.

Роль appetentной и consummatory фаз инстинктивного поведения различна у животных разных систематических групп. У млекопитающих,

² Вопрос 3

животных с высокоразвитой нервной системой, большую роль в поведении играет научение, поэтому у них начальная фаза инстинктивного поведения достаточно вариабельна. Инстинкты животных, которым учиться “некогда” (к ним относятся, например, насекомые), состоят из одной завершающей фазы и стереотипны в своем проявлении. Птицы отличаются высокой интенсивностью обменных процессов (высокой энергетикой). Инстинктивные действия птиц достаточно стереотипны, как полагают, с целью экономии энергии, и хорошо описываются моделью К. Лоренца.

Так или иначе, инстинктивные реакции носят врожденный характер. В реализации таких комплекса фиксированных действий инстинктивных пусковую функцию выполняют внешние стимулы (раздражители), которые создают в своей совокупности пусковую ситуацию, получили название «ключевые раздражители», или релизеры. Каждый ключевой стимул запускает соответствующий ему комплекс запрограммированных действий. Ключевые раздражители являются такими признаками внешней среды, на которые животные могут реагировать независимо от индивидуального опыта врожденным поведенческим актом.

Для каждого ключевого стимула в центральной программе поведения существуют механизмы запуска соответствующей поведенческой реакции, реализация которой не зависит от последствий для организма. Таким образом, пусковые стимулы воздействуют на поведение животных и заставляют их выполнять определенные инстинктивные комплексы действий, невзирая на воспринимаемую животным общую ситуацию. Инстинктивные реакции наделяют животных набором адаптивных реакций, которые находятся в состоянии «готовности» и возникают при первой же их необходимости. Богатый набор инстинктов создает явные преимущества для ряда низших животных, но особенно для животных с коротким сроком жизни (например, насекомые) или лишенных родительских забот.



Рисунок 2 – Схема организации инстинктивного поведения:

С – стимул, Р – рецепция, П – поведенческий акт; пунктирная линия – модулирующее влияние, сплошная – деятельность модулирующей системы как оценочной инстанции

В последние годы сложилась общая схема организации инстинктивного поведения. По этой схеме ключевой раздражитель может запускать соответствующую ему программу поведенческого акта на основе «жестких», генетически детерминированных синаптических связей между сенсорными и двигательными системами.

Первоначальная картина принципов нейронной организации поведенческого акта сложилась в результате исследований на низших животных. Существенным достижением для понимания механизма запуска стереотипных действий, реализации «моторных программ» было открытие командных нейронов – клеток, активация которых запускает соответствующий поведенческий акт, однако сами они не являются мотонейронами.

В 1964 г. американский физиолог (Калифорния) К. Вирсма с сотрудниками описали на золотой рыбке гигантские интернейроны, разряд которых определял активность целой популяции мотонейронов, реализующих движение плавников, хвоста и тела животного при избегательном поведении. Позже было показано, что организация полета насекомых, пение цикад, пищевое и оборонительное поведение моллюсков также реализуются командными клетками, большинство из которых на беспозвоночных животных удалось идентифицировать. В настоящее время накопились данные о том, что некоторые формы поведения млекопитающих также организуются по командному принципу.

Многообразные формы инстинктов можно разделить на три группы:

Первая группа - это инстинкты, происхождение которых связано с изменениями внутренней и внешней среды организма. К ним относят:

– *гомеостатический инстинкт* направлен на сохранение внутренней среды организма. Это питьевое и пищевое поведение, испражнения, мочевыведение.

– *инстинкт отдыха и сна*

– *половой инстинкт*

– *строительный инстинкт* (строительство норы, берлоги, гнезда, плотины – у бобров) не всегда связан с изменениями внутренней среды организма, например строительство норы, плотины бобрами.

– *инстинкт миграции рыб во время их нереста и сезонные перелеты птиц* являются окологодичным биоритмом и связаны с работой биологических часов.

Программа инстинкта перелета птиц запускается внешними стимулами (длительность светового дня, температура окружающей среды). Определенную роль в запуске этого инстинкта может играть повышение интенсивности метаболизма, т.е. сдвиги во внутренней среде организма, связанные с понижением температуры окружающей среды.

Вторая группа инстинктов связана с изменениями внешней среды организма. Основными являются следующие инстинкты:

– *инстинкт самосохранения* – избавление и избегание от нападения, неблагоприятных воздействий окружающей среды.

– *территориальный инстинкт (территориальное поведение)* – мечение территории и изгнание со своей территории других особей. У разных животных мечение территории осуществляется по-разному. например, у собак – это мочеиспускание на деревья, предметы. Медведи делают передними лапами зарубки на деревьях, причем как можно выше, что свидетельствует о размерах зверя и его мощи.

– *инстинкт лидерства и подражания (имитации).*

– *инстинкт зимней спячки некоторых видов животных.*

– *инстинкт перелета птиц.*

Инстинктами третьей группы (они запрограммированы в ЦНС) являются следующие:

– *санитарный инстинкт* (гнездо, берлога содержатся в чистоте); птенцы, например, для испражнений вылезают на край гнезда.

– *родительский инстинкт* (воспроизведение и охрана потомства).

– *инстинкты движения и игровой инстинкт*

– *инстинкты свободы и исследования.*

Вопрос_3

Стереотипные формы поведения

Понятие «стереотип» (лат. *твердый, отпечаток*) – это широко используемое понятие в науках, посвященных изучению поведения живых систем. Понятие стереотип используется в этологии, психофизиологии и социальных науках. В социальных науках стереотип принимает широкое семантическое понятие, как определенный «ритуал» или «традиция». Каждое научное направление дает свое определение понятию стереотип. Этологи, изучающие поведение животных дают следующее определение:

Определение_3

Стереотип – это фиксированный набор наследственно обусловленных двигательных актов (инстинктивных движений)³

В целом, стереотип можно рассматривать как результат адаптивного поведения индивида. Однако стереотипное поведение животных в большей степени опирается на генетические программы, в сравнении с динамическим стереотипом человека. Каждое животное обладает своим набором фиксированных движений и очень ограниченной способностью к развитию новых. Этолог Роберт Хайнд указывает на то, что стереотипное поведение животных ограничено возможностями строения тела и физиологическими

³ Хайнд Роберт. Поведение животных. М. : Мир, 1975, 856 (с. 28)

особенностями нервной системы. Например, голосовой аппарат певчей птицы непригоден для воспроизведения некоторых звуков, а строение тела гиппопотама делает физически невозможным хождение на двух ногах.

Стереотипные последовательности движений у животных являются основным компонентом инстинкта и представляют завершающий акт или набор «эндогенных движений» по концепции инстинкта Конрада Лоренса. Примерами подобных стереотипных форм поведения является плетение сети из паутины, строительство плотин у бобров, гнезд у птиц и т.д. Самка канарейки особыми движениями проталкивает полоски материала в стенки своего гнезда. Если птице не предоставить ни места для гнезда, ни материала, то она все равно делает эти движения, сидя на дне клетки.

Стереотипное поведение можно рассматривать как комплекс фиксированных действий (КФД), представляющий собой набор сложных движений, образующих организованную последовательность⁴. Считается, что комплекс фиксированных действий не связан с индивидуальным опытом, и осуществляются с первого раза. Еще один пример, стереотипное поведение серого гуся (рисунок 3). При выпадении яйца из гнезда гусь вытягивает шею и дотягивается клювом до земли по другую сторону яйца, хотя эффективнее было бы откатывать его от себя, а не к себе. Специфические стимулы, запускающие КФД, получили название «знаковых стимулов».

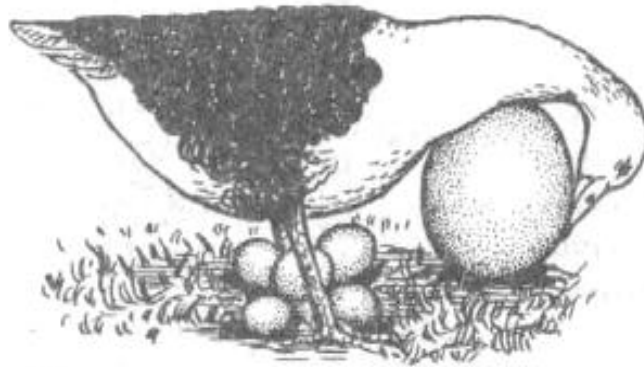


Рисунок 3 – Серый гусь возвращает яйцо, выкатившееся из гнезда (по Э. Меннингу 1982)

Самцы трехиглой колюшки, защищая свою территорию, реагируют на строго специфический признак самца своего вида – красное брюшко. Если на территорию, занятую этой рыбой, поместить точную модель самца, но с брюшком другого цвета, агрессивного столкновения не произойдет. Модель же с красным брюшком будет подвергнута яростному нападению. Такие стимулы подходят к соответствующим поведенческим реакциям, как ключ к замку, высвобождая весьма сложные акты поведения, без специального

⁴ Батуев А.С. Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем СПб. : Питер, 2009 – С.110

обучения. В обычном состоянии КФД находятся под влиянием активного торможения. (В. Детьер и Э. Стеллар, 1967). Эти стимулы снимают блокирующие механизмы в нервной системе самца и тем самым способствуют проявлению соответствующей инстинктивной реакции. Этот механизм снятия блока К. Лоренц назвал «врожденной схемой реагирования». В настоящее время более распространен предложенный английскими этологами термин «врожденный разрешающий механизм» (*innate releasing mechanism*).

Раздражители, при действии которых происходит срабатывание «врожденного разрешающего механизма», получили название релизерами. Они весьма разнообразны по своей природе и могут быть адресованы любому из анализаторов. Специфические вещества – половые аттрактанты, феромоны, улавливаемые готовыми к размножению половыми партнерами, выступают как ключевые раздражители в половом поведении многих насекомых, амфибий и ряда млекопитающих. У многих животных и птиц в качестве ключевых стимулов полового поведения выступают морфологические признаки – особенности окраски тела, специальные структуры (например, гребни и хохолки у птиц). Видоспецифические звуковые стимулы – пение, крики угрозы или ухаживания – также будут ключевыми раздражителями для фиксированных комплексов инстинктивных действий у животных разных видов. Особую категорию ключевых стимулов составляют видоспецифические комплексы движений. Примером могут служить брачные демонстрации, позы угрозы и подчинения, приветственные ритуалы и т.д. Подробное изложение современных представлений о врожденном разрешающем механизме можно найти в книге Меннинга (1982).