

ПРИБРЕТЕННЫЕ ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ (НЕАССОЦИАТИВНОЕ НАУЧЕНИЕ)

1. Неассоциативное научение
2. Ориентировочный рефлекс
3. Импринтинг (запечатление)
4. Подражание (имитационное научение)

Вопрос_1

Неассоциативное научение¹

Врожденные формы поведения отражают накопленный в генофонде видовой опыт. Наиболее эффективны такие формы поведения в ситуации стабильной окружающей среды. Однако чем более изменчивой становится окружающая среда, тем менее эффективными для адаптации становятся такие формы поведения. В меняющихся условиях организм вынужден приобретать собственный, индивидуальный опыт. Приобретение индивидуального опыта возможно благодаря общей способности живых организмов к научению. Уильям Торп² предложил следующее определение феномена научения:

Определение_1

Научение – это появление адаптивных изменений индивидуального поведения в результате приобретения опыта.

В ходе эволюционного развития установилась строгая зависимость между специализацией структур мозга и свойствами рефлекторной деятельности, обеспечивающими адаптацию организма. Образование новых форм поведения, обеспечивающих приспособление к условиям изменяющейся среды, стало возможно благодаря пластичности центральной нервной системы. Пластичность может иметь разную направленность: чувствительность к раздражителю может повышаться – это явление называется сенсбилизацией, или снижаться, – то есть возникает привыкание. Привыкание и сенсбилизация относятся к самым примитивным видам индивидуально вырабатываемых реакций.

На самом раннем этапе филогенеза, в условиях слабо дифференцированной диффузной нервной системы выработались *первичные натуральные условные рефлексы* (простые рефлексы) по типу

¹ Обучение – процесс передачи знаний

² William Homan Thorpe (1902 – 1986) was Professor of Animal Ethology at the University of Cambridge, and a significant British zoologist, ethologist and ornithologist.

сенсibilизации и привыкания. Вместе с импринтингом и подражанием они составляют группу неассоциативных форм обучения.

Определение_2

Сенсibilизация – это повышение чувствительности организма к воздействию какого-либо агента

Пример сенсibilизации аллергия, когда повышается чувствительность к определенным химическим стимулам, обычно безвредным, но понижающим порог восприятия для патогенного агента.

К сенсibilизационному типу реакции относится изменение поведения, возникающее под воздействием какого-либо стимула. Он не требует непереносимого совпадения внешнего сигнала с той или иной деятельностью организма, т.е. возникновением ассоциации. Примером такого рода может служить так называемое неассоциативное обучение инфузорий. В обычных условиях инфузории-туфельки передвигаются в воде как бы толчками. Их движения носят хаотичный характер. Никаких закономерностей и ни малейшей целенаправленности в поведении инфузорий не наблюдается.

Если же инфузорию перенести в небольшую емкость, имеющую форму круга, глубиной не больше 1 мм и диаметром 3–5 мм, то ее поведение резко изменится. Сначала она будет хаотично двигаться по сосуду, изредка натываясь на его стенки. Спустя некоторое время движения инфузории примут упорядоченный характер, и она будет двигаться по вполне определенной траектории:

- в круглом аквариуме это будет почти правильной восьмиугольник;
- в квадратном – квадрат, расположенный косо по отношению к стенкам аквариума;
- в пятиугольном сосуде – пятиугольник;
- в шестиугольном – шестиугольник и т.д.

При этом, будучи перенесенными в сосуд другой формы, инфузории в течение некоторого времени продолжают двигаться по предыдущей траектории.

Выработанные у них реакции по своему характеру и по способу их образования напоминали условные рефлексы высших животных. Некоторые исследователи их так и называли: «условные рефлексы» простейших. Более тщательно проведенные исследования полностью опровергли представления о высоких способностях инфузорий. Грубая ошибка произошла из-за незнания особенностей врожденных форм поведения туфелек. Наблюдения за инфузориями показали, что хаотические движения сохраняются у них только до тех пор, пока они находятся в культуральной жидкости, где всегда много углекислого газа и мало кислорода. Когда ту же жидкость наливают в экспериментальный сосуд тонким слоем, она обогащается кислородом. В

таких условиях движения инфузорий становятся прямолинейными, а при столкновении с препятствием туфелька отскакивает от него под углом 20° . Поэтому после помещения инфузории в широкий и мелкий сосуд путь инфузории начинает повторять его конфигурацию. Подобная реакция на изменения внешней среды представляет собой типичную сенсбилизацию первого типа, но никак не обучение.

Сенсбилизация является основой суммационного рефлекса. Феномен суммации в ЦНС хорошо изучен как на клеточном, так и на системном уровне организации. Суммационный рефлекс для своего возникновения нуждается в систематическом воздействии раздражителя: только в этом случае чувствительность к нему повышается. Так, например, сильно напуганный человек вздрагивает от любого звука, от любого внезапного раздражителя. Суммационный рефлекс имеет адаптивное значение: организму, подвергнутому вредному воздействию, выгодно отреагировать оборонительной реакцией на любой новый раздражитель, так как в этой ситуации достаточно велика вероятность, что он, связан с опасностью. При систематическом столкновении с пищевыми раздражителями организму целесообразно отреагировать на любой новый раздражитель пищевой реакцией, так как он может оказаться связанным с присутствием пищи. Образование суммационного рефлекса должно повышать приспособленность животных к условиям существования и увеличивать их шанс на выживание.

Определение_3

Привыкание (или габитуация) – относительно устойчивое ослабление реакции вследствие многократно предъявляемого раздражителя, не сопровождающегося подкреплением.

Привыкание – наиболее примитивная форма обучения, которая вырабатывается в результате понижения возбудимости. Она возникает при многократном систематическом повторении определенного раздражителя, не грозящего организму существенными последствиями, и заключается в постепенном достаточно устойчивом ослаблении самой реакции или уменьшении частоты появления вплоть до полного ее исчезновения. Иными словами, животное «обучается» не реагировать на раздражитель, не причиняющий ему вреда, и привыкание становится как бы «отрицательным обучением». Так, например, человек, живущий в непосредственной близости от железной дороги, вскоре совершенно перестает реагировать на шум проходящих поездов, хотя вначале они его заметно раздражают и мешают спать. Мы привыкаем к тиканью часов, к шуму текущей воды, к рекламным щитам и вывескам.

Привыкание распространено чрезвычайно широко: от примитивных существ до человека включительно. Оно обеспечивает адекватность реакций организма, устраняя все лишние, необязательные, не приносящие ощутимой

пользы, не затрагивая лишь самые необходимые, что позволяет экономить массу энергии. Животное способно притерпеться к любым воздействиям, с которыми ежедневно встречается на своей территории, и не откликаться на них ни ориентировочной, ни оборонительной реакциями, адаптироваться к товарищам по стаду и ограничить свои реакции, возникающие в их присутствии, лишь действительно необходимыми.

Таким образом, повышенная реактивность (сенсбилизация) к одним стимулам вместе со сниженной реактивностью по отношению к другим стимулам, является одним из главных механизмов адаптационного поведения у организмов, которые полностью зависимы от физико-химического состояния окружающей среды. Поэтому такое поведение называется стимул зависимым.

Вопрос_2

Ориентировочный рефлекс

Наиболее распространенной формой привыкания является ориентировочный рефлекс, который при повторении вызывающего его раздражителя постепенно угасает. Ориентировочный рефлекс имеет универсальное значение, с него начинается любой вид анализа раздражений.

Определение_4

Ориентировочный рефлекс – это безусловно-рефлекторное произвольное сенсорное внимание, сопровождаемое повышением тонуса мышц, вызванное неожиданным или новым для организма раздражителем.

Биологическое значение ориентировочного рефлекса состоит в повышении возбудимости сенсорных систем для наилучшего восприятия действующих на организм раздражителей с целью установления их биологического значения. Эту реакцию часто называют рефлексом настораживания, И. П. Павлов назвал ее рефлексом «что такое?». Ориентировочный рефлекс включает несколько этапов или фаз:

Первая фаза «стоп-реакция» выражается в прекращении текущей деятельности с фиксацией позы. Это общее, или превентивное (по П.В. Симонову), торможение, которое возникает на появление любого постороннего раздражителя с неизвестным сигнальным значением.

Вторая фаза «общей активации» наступает после состояния «стоп-реакций», когда организм приходит в состояние рефлекторной готовности к возможной встрече с чрезвычайной ситуацией. Мобилизация самозащиты организма при встрече с новым стимулом, объектом выражается в общем повышении тонуса всей скелетной мускулатуры. На этой стадии ориентировочный рефлекс проявляется в повороте головы и глаз, ориентации

рецепторов в направлении раздражителя. В это время наблюдаются реакции, обеспечивающие поддержание позы и приближение к стимулу, вегетативные реакции, такие как сужения периферических сосудов и расширения сосудов головы, изменение частоты сердцебиения и дыхания, происходит активация стволовой ретикулярной формации и генерализованное возбуждение коры больших полушарий³.

Третья фаза «анализ стимула» включает активацию корково-лимбико-таламическая системы. В результате взаимодействия коры большого мозга и структур лимбической системы происходит угасание большинства компонентов генерализованного возбуждения коры больших полушарий (например, снимаются вегетативные реакции). Здесь мы наблюдаем явление привыкания, как формы неассоциативного обучения. Исключение тех или иных компонентов возбуждения происходит как следствие сличения стимула со следами памяти, оставленными в нервной системе от предшествующих раздражителей.

Е. Н. Соколов⁴ (1981) создал оригинальное представление об условиях возникновения и функциональном назначении ориентировочного рефлекса, которое широко известно как концепция «нервной модели стимула». Согласно гипотезе Е. Н. Соколова в результате повторения стимула в нервной системе формируется «модель», определенная конфигурация следа памяти, в которой фиксируются все параметры стимула. Ориентировочная реакция появляется в том случае, когда имеет место рассогласование между действующим раздражителем и «нервной моделью», сформированной для ранее встречавшихся стимулов.

Если действующий стимул и нервный след, оставленный предшествующими раздражителями, совпадают, то ориентировочная реакция не возникает, если не совпадают, то ориентировочная реакция возникает и оказывается тем интенсивнее, чем больше различие между новым и предшествующим раздражителями.

Любое изменение в параметрах привычного раздражителя или появление нового стимула (экстрасимула) приводит к восстановлению ориентировочной реакции (эффект «растормаживания»). Однако по сравнению с исходным уровнем после «растормаживания» реакция восстанавливается частично и значительно быстрее угасает. Данное свойство получило название «потенциация (накопление) привыкания» и является доказательством того, что процесс привыкания – один из видов обучения.

В 60-е гг. XX в Г. Джаспер⁵ во время нейрохирургических операций выделил в таламусе человека особые нейроны – «детекторы» новизны, или

³ т.е. широкое, разлитое, распространение возбуждения по всей коре больших полушарий

⁴ Соколов Евгений Николаевич (1920 - 2008, МГУ им М.В. Ломоносова) Внимание и условный рефлекс, 1958.

⁵ Herbert Henri Jasper 1906 - 1999 канадский нейрофизиолог

внимания, которые реагируют на первые предъявления стимулов. В настоящее время нейроны «новизны» описаны для гиппокампа, неспецифического таламуса и ретикулярной формации среднего мозга. Нейроны новизны – это особого класса нейронов, активирующихся при действии новых стимулов и снижающих свою активность по мере привыкания к ним. Нейроны новизны имеют собственную фоновую активность, которая резко изменяется только в том случае, если сигнал раньше не встречался. Работая в паре с ретикулярной формацией, они сличают новые сигналы с эталонами – нервными следами «нервной модели стимула» по теории Е. Н. Соколова. По мере повторения стимула и в зависимости от силы возбуждения ответ нейронов новизны избирательно подавляется, так, что дополнительная активация в нем исчезает и сохраняется лишь фоновая активность.

Вопрос_3

Импринтинг (запечатление)

Среди форм индивидуальных адаптации особое место занимают процессы на ранних этапах постнатального развития, связанные с установлением жизненно важных контактов в гнезде, в стаде или стае, в группе или семье, в окружении родителей.

Определение_5

Комплекс поведенческих адаптаций новорожденного, которые обеспечивают первичную связь между ним и родителями, позволяющий реализовать сформированные механизмы восприятия и реагирования, называют импринтингом (запечатлением).

К. Лоренц (1937) выдвинул оригинальную *теорию импринтинга*. Он считал, что молодые птицы узнают взрослых членов своего вида не инстинктивно, а с помощью импринтирования. Последнее выполняется на основе врожденной способности следовать за движущимся объектом, который попадает в их поле зрения сразу после вылупления.

К. Лоренц считал, что от истинного ассоциативного обучения импринтинг отличается следующими четырьмя особенностями:

1) он приурочен к ограниченному периоду жизни, именуемому «критическим или чувствительным периодом»;

2) импринтинг необратим, т. е., возникнув в критический период, он не уничтожается последующим жизненным опытом и сохраняется на всю жизнь;

3) уникальность импринтинга определяется тем, что он происходит в тот период, когда соответствующее (например, половое) поведение еще не

развито. Иными словами, обучение путем импринтирования не требует подкрепления;

4) Лоренц понимал импринтинг как форму «супер индивидуального условного рефлекса», при котором запечатлеваются не индивидуальные, а видоспецифические характеристики жизненно важного объекта. Например, поведение в результате импринтирования будет направлено не к конкретной особи, которую воспринимало животное, а к целому классу организмов, к которому принадлежала импринтируемая особь.

Сохранение приобретенного опыта проверяется по реакции следования утенка за муляжом взрослой утки. Такая форма обучения получила название «запечатление привязанности». Что же касается слуховых раздражений, то предполагают, что их импринтирование может иметь место еще раньше, т. е. до рождения или вылупления (А.Д. Слоним, 1976). Свойством импринтирования обладают многие животные и насекомые, а также новорожденные дети. Причем для выработки предпочтения оказывается не существенным длительность экспозиции объекта. Значит, связи, возникающие при запечатлевании, шире, чем реакции следования, которую изучал К. Лоренц. Отсюда становится понятным запоминание животными местности, положения норы, гнезда и других жизненно важных ориентиров.

До сих пор спорным остается вопрос о критическом периоде импринтирования, его продолжительности и факторах, его определяющих. Расширение спектра воздействующих на организм раздражений, возрастание вероятностного характера возникновения той или иной жизненной ситуации увеличивает уровень тревожности организма и побуждает его перейти от облигатных форм обучения к факультативным.

Совершенно не разработанным оказывается вопрос о возможности импринтирования матерью своих детенышей. Например, козы, если их лишить своих детенышей только на 15 мин после родов, принимают и допускают их к себе. При удлинении этого времени до 3,5 ч козы отвергают детенышей. Такая же привязанность отмечена и у овец. Несомненно, что одной из основных функций импринтинга является установление контакта молодых особей с родителями и сородичами, т. е. установление социальных отношений между молодыми и другими представителями вида. Этот период первичной социализации у незрелорождающихся животных накладывает отпечаток на всю последующую жизнедеятельность.

В самостоятельную категорию явлений запечатлевания К. Лоренц отнес «половое импринтирование». Суть состоит в том, что самец птицы, воспитанной среди особей другого вида, став взрослым, предпочитает в качестве половых партнеров только самок этого вида, но не своего собственного. Усыновленные самцы игнорируют самку собственного вида и ухаживают за самкой, принадлежащей виду его приемных родителей. Тот факт, что импринтинг возникает задолго до созревания соответствующего поведения, подтверждается следующим наблюдением. Проигрывание песни

молодым птицам влияет на песню, которую они будут петь спустя месяцы, когда достигнут половозрелости. Это и подобного рода наблюдения – очевидное свидетельство того, что импринтинг может служить примером долговременной образной памяти (по И. С. Бериташвили), возникшей без биологического подкрепления после однократного воздействия раздражителя. В проявлениях импринтинга используется взаимодействие индивидуального опыта и врожденных свойств молодого организма к быстрой фиксации его в механизмах памяти.

Существует теория, согласно которой в нервной системе имеется так называемый «врождённый механизм высвобождения». Чтобы привести его в действие, необходимы рецепторные раздражители (зрительные, обонятельные, тактильные или иные), индивидуальные для каждого вида животных и запрограммированные генетически. По сути запечатление является переходной формой между инстинктом и условным рефлексом. В монографии Г. Хорна приводятся результаты экспериментов с мечеными изотопами по определению отдела мозга, который отвечает за запечатление. Результаты исследований показали, что за формирование запечатления отвечают участки полосатого тела базальных ганглиев переднего мозга.

Вопрос_4

Подражание (имитационное научение)

Неассоциативное обучение обеспечивает жизнедеятельность особи на первых этапах ее самостоятельного существования, а также закладывает основы видоспецифического характера поведения. Кроме феномена импринтинга, в формирование видоспецифического поведения у животных важное значение имеет подражание или имитационное научение. В результате имитации (подражания) животное выполняет видотипичные действия путем непосредственного наблюдения за действиями других животных своего вида. Эти действия являются побуждающим фактором для одновременного ухода всех членов стада или стаи от хищника для собирания пищи, отдыха и т. д. Путем имитационного научения животные на основе общения формируют поведение, которое укладывается в рамки видового стереотипа.

Определение_6

Видовой стереотип поведения – это приспособление к «средним», наиболее общим и постоянным условиям среды.

Стереотипная поведенческая реакция может формироваться и по отношению к меняющимся условиям среды, если эти изменения повторяются закономерно. Полной идентичности условий, абсолютной их повторяемости

из года в год в природе не существует. Поэтому видовые стереотипы поведения, никогда не состоят только из наследственно закрепленных реакций (инстинктов) на них накладываются элементы научения. В особенности это явление имеет место у молодых животных, которые путем подражания научаются выполнять некоторые жизненно необходимые действия обычного поведенческого «репертуара» своего вида.

Например, у молоди стайных рыб защитная реакция на появление хищника (бегство) формируется в результате подражания поведению других рыб при одном лишь виде поедания хищником членов стаи. Такое имитационное научение названо *облигатным*. Л. А. Орбели⁶ (1949) считал имитационное поведение главным охранителем вида, так как громадное преимущество заключается в том, что «зрители», присутствующие при акте повреждения члена их же стада, или сообщества, вырабатывают рефлекторные защитные акты и таким образом могут в будущем избежать опасности. Путем облигатного имитационного научения молодые животные накапливают опыт.

Другая форма имитационного научения называется факультативным научением, в простейшем случае такое научение представлено в подражании невидотипичных движений. Например, случаи имитирования обезьянами действий человека, особенно при их содержании в домашней обстановке. Производимые ими при этом действия с предметами быта или инструментами, конечно, выходят за рамки видового поведения. Поскольку здесь имеет место научение новым приемам манипулирования, в данном случае можно говорить о невидотипичном имитационном манипулировании.

Высшим проявлением факультативного имитационного научения следует явно считать решение задач путем подражания. При таком «имитационном решении задач» у животного-зрителя» вырабатывается определенный *навык* в результате одного лишь созерцания действий другой особи, направленных на решение соответствующей задачи. Способность к этому установлена у разных млекопитающих: человекообразных и низших обезьян, собак, кошек, крыс. У обезьян имитационное решение задач играет, очевидно, особенно большую роль. Советский исследователь поведения животных А. Д. Слоним, например, считает, что формирование условных рефлексов происходит в обезьяньем стаде преимущественно на основе подражания. В пользу этого говорят и полевые наблюдения, выполненные рядом исследователей.

Литература

1. Смирнов, В.М. Физиология сенсорных систем и высшая нервная деятельность / В.М. Смирнов, С.М. Будылина. - М.: Медицина, 2003. - 304 с.

⁶ - Орбели Л. А. Вопросы высшей нервной деятельности. М.; Л., 1949. С. 352.

2. Шульговский, В. В. Основы нейрофизиологии: Учебное пособие для студентов вузов. - М.: Аспект Пресс, 2000. - с. 277.
3. Хомутов, А.Е. Анатомия центральной нервной системы: учебное пособие / А.Е. Хомутов, С.Н. Кульба. – Ростов н/Д: Феникс, 2010. – 315 с.
4. Козлов, В.И. Анатомия нервной системы / В.И. Козлов, Т.А. Цехмистренко. - М.: Мир, 2003. - 208 с.
5. Батуев, А.С. Физиология поведения. Нейрофизиологические закономерности / А.С. Батуев. - Л.: Наука, 1986. - 340 с.
6. Александров, Ю.И. Психофизиология / Ю.И.Александров. - М.: Медицина, 2001. - 230 с.
7. Михайлова, Н.Л. Физиология центральной нервной системы: учебное пособие / Н.Л. Михайлова, Л.С. Чемпалова. – Ульяновск: УлГУ, 2010. – 164 с.
8. Общий курс физиологии человека и животных: в 2 кн. Кн. 2. Физиология висцеральных систем / под ред. А.Д. Ноздрачева. - М.: Высшая школа, 1991. - 527 с.
9. Данилова, Н.Н. Физиология высшей нервной деятельности / Н. Н. Данилова, А.Л. Крылова. - Ростов н/Д: Феникс, 1999. – 480 с.
10. Кроль, В. Психофизиология человека / В. Кроль. – СПб.: Питер, 2003. – 304 с.