

Лекция 8

Системы контроля и формирование поведения животных

1. Классификация систем контроля поведения:

2. Сознание, интеллект, рассудок в научении и обучении животных

3. Изучение элементов сознания у животных

Любое животное оказывается под влиянием экзо- и эндогенных факторов, которые прямо или косвенно воздействуют на нервную систему. Нервная система определяет форму поведения, которая реализуется через механическое взаимодействие животного со средой.

Классификация систем контроля поведения:

- Экзогенные
- Эндогенные

1. Экзогенные:

1. Физические (абиотические)
2. Биологические (биотические)

1. Физические (абиотические)

1.1. Астрономические, т.е. космические, планетарные факторы (солнечная, лунная и звездная активность, геомагнитное поле, время года и длительность дня). Астрономические факторы играют большое значения в миграционном поведении и хоминге (возвращение на территорию постоянного обитания). Одной из самых универсальных и стабильных систем контроля, обеспечивающих миграцию, является геомагнитное поле Земли. Способностью воспринимать геомагнитное поле обладают многие животные.

К ним относятся различные перелетные птицы, мигрирующие рыбы, некоторые виды земноводных, рептилий, насекомых, моллюсков и млекопитающих. Так установлено, что зональность естественного магнитного поля Земли приводит к формированию магнитных максимумов и минимумов на обширных участках морского дна. Специальные исследования показали, что киты и дельфины часто выбрасываются на сушу в зонах пересечения береговой линии полосами магнитных максимумов. Это одно из многочисленных подтверждений способности китообразных к восприятию геомагнитного поля Земли.

1.2. Экологические, т.е. среда обитания (вода, воздух, земля или почва), температура, рельеф местности или дна моря, атмосферное давление или глубина океана, освещенность, радиационный фон и др. факторы.

Под влиянием изменения температуры происходят глубокие изменения поведения животных, вплоть до смены стратегии размножения. Так в большинстве популяций рыбы *Rivulus marmoratus* являются гермафродитами, наблюдается самооплодотворение. Исследования анализа ДНК у ривулюсов в районе о. Твин-Кейс показали, что в этой популяции часто встречается ауткроссинг. Это явление обусловлено динамикой термального режима.

Большое значение имеет температура и для эмбрионального развития животных. Это показано в экспериментах на яйцах черепахи *Chelydra serpentina*.

Так, черепахи из кладок, выращенные при температуре 28 С, при опасности спасались бегством и плавали медленнее, чем черепахи, выращенные при температуре 26 С, которые при опасности предпочитали затаиваться.

2. Биологические (биотические)

2.1. Флористические, т.е. взаимодействия с растениями. Плотность растительности, её видовой состав и др. флористические факторы оказывают колоссальное влияние на поведение. Растения часто оказывают решающее воздействие на миграции животных в поисках пищи, адаптивное групповое поведение, выбор индивидуальной стратегии поведения, территориальность, доминирование и гибель животного.

2.2. Фаунистические, т.е. внутривидовые и межвидовые взаимодействия животных.

Виды фаунистических взаимодействий:

- антагонистические - конфликты между животными: драки, оборонительное поведение, бегство.
- социальное облегчение - феномен состоит в том, что одно лишь присутствие или поведение другой особи повышает вероятность, степень проявления или частоту какой-либо формы поведения.
- кооперация - объединение и взаимодействие двух животных для выполнения какой-либо задачи.
- конкуренция - возникает из-за какого-то ресурса, количество, которого ограничено.
- аффилиация - стремление животных находится вместе.

Вследствие наличия биотических факторов, прежде всего фаунистических, возникает новое качество взаимодействия с экзогенными объектами - коммуникативный и психологический контакт.

II. Эндогенные:

1. Генетические
2. Гормональные

1. Генетические системы.

1.1. Поведенческие реакции могут определяться отдельными генами. Такие реакции обнаружены у инфузорий, насекомых, птиц, млекопитающих.

Наиболее известным примером регуляции поведения одним геном является чистка сот пчелами. Пчелы подвержены заболеванию - американской пчелиной гнильце, которая поражает личинок, находящихся в запечатанных сотах. Для предупреждения распространения болезни пчелы осуществляют чистку улья от мертвых личинок, при этом ген **a** ответственен за распечатку ячеек, ген **в** - за удаление личинок. Семьи пчел с генотипом **aaВв** только распечатывают ячейку, не вынося мертвых личинок, что приводит к постоянному заражению улья.

Среди млекопитающих эффекты действия отдельных, как правило, мутантных, генов лучше всего исследованы у мышей. Так ген **Dancer** вызывает дефекты внутреннего уха, приводит к неумению плавать и круговым движениям, ген проявляется в фенотипе как коричневая окраска шерсти и

усиление её чистки.

1.2. Значительно чаще встречаются формы поведения, контролируемые одновременно многими генами Они обнаружены у большинства беспозвоночных и позвоночных животных.

Полигенное наследование поведения млекопитающих хорошо исследовано на собаках. Например, существование различных пород собак, предназначенных для выполнения совершенно определенных функций (спаниели - охота на водоплавающую птицу и т. д.). Их поведение узко специализировано и наследуется генетически. Очевидная специализация этих пород была достигнута благодаря жесткому отбору по поведенческим качествам.

Хромосомные мутации, не приводящие к летальному исходу, оказывают серьёзное влияние на физическое состояние и развитие мозга животных, а соответственно и на их поведение. Генетические изменения могут лежать и в основе возрастных конфликтов, как у животных, так и у человека: генноповеденческая и эволюционная теория конфликта родители-потомки (Godfray, 1995).

Таким образом, поведенческие признаки могут передаваться отдельными генами или группами генов (полигенное наследование). Генетически детерминированное поведение может изменяться с течением времени в результате мутаций или стабильно сохраняться внутри вида, популяции, семьи. Генетические механизмы контроля поведения играют большую роль в передаче наследственных форм поведения. Это крайне выгодно для сохранения и выживания вида. С другой стороны, генетический контроль за поведением делает животное менее адаптивным и более зависимым от внешней среды. Поэтому генетический контроль не универсален.

2. Гормональные системы. Наибольшему гормональному контролю (мужские и женские половые гормоны, гонадотропные гормоны гипофиза) подвержено половое созревание, половой диморфизм, размножение, ухаживание, копуляция, инверсия пола. Особую роль играют гормоны в становлении половых различий в поведении. Гормональной регуляции подвержено половое поведение как позвоночных, так и беспозвоночных животных. Примером гормональной регуляции выбора полового партнера служит динамика изменений синтеза кортикостерона при размножении тритонов. В период ухаживания уровень данного гормона был ниже у неактивных самцов (по сравнению с самцами, проявляющими брачное поведение), и у самок, не принимающих ухаживание, чем у отзывчивых. При этом уровни половых гормонов в обеих группах самок не различались. Таким образом, в размножении тритонов кортикостерон играет важную роль у обоих полов, а его концентрация определяет тактику поведения.

Однако гормоны влияют не только на половые функции. Так тестостерон тесно связан с активностью и агрессивностью поведения. Его повышенный уровень отмечается у агрессивных животных.

Меланоцитостимулирующий гормон необходим для выработки реакции

избегания, вызывает рефлекторную зевоту и реакцию потягивания у собак.

У гомойотермных (теплокровных) животных характерным является калоригенное (повышающее температуры тела) действие тироксина. А регуляция температуры тела играет существенную роль в выборе стратегии поведения, поисках убежища, питании и половом созревании гомойотермных животных.

Щитовидная железа изменяет свою активность в зависимости от времени года. Эта особенность метаболизма железы оказывает влияние на поведение пойкилотермных (холоднокровных) животных. Так, увеличение активности железы у колюшки стимулирует её миграцию из солёной воды в пресную в период размножения.

Различная реактивность надпочечников при действии стрессовых факторов (а соответственно и индивидуальный уровень стресс-гормонов) обуславливает строго индивидуальную пугливость животных.

Огромное значение для животных имеют экзогенные системы контроля поведения, поскольку их жизнь зависит от любых, даже незначительных изменений в окружающей среде. Эти воздействия сказываются на самых разных аспектах поведения. Рассмотрим некоторые примеры:

- Цикличность астрономических факторов вызывает регулярные изменения поведенческой активности, что особенно заметно у зимнеящих животных. В зимнюю спячку впадают животные самых разнообразных размеров и поведения (беспозвоночные, рыбы, рептилии, амфибии, млекопитающие). При этом происходит как радикальное изменение стратегии поведения, так и физиологическая перестройка организма особи.

- Изменение интенсивности освещения влияет на миграционную и пищевую активность животных. В море и пресных водах наблюдается суточная вертикальная миграция животных различных видов. Доказано, что изменение интенсивности света перед заходом и восходом солнца - основная причина этого процесса.

- Под влиянием изменения температуры происходят глубокие изменения поведения животных, вплоть до смены стратегии размножения. Примером может быть гермафродитизм некоторых рыб, который под влиянием определенной температуры способен трансформироваться в традиционные формы размножения.

На обучение животных влияет практически всё, что их окружает: от времени года до личности дрессировщика. Тем не менее, интересны достоверные опыты по изучению влияния окружающей среды на обучение животных. Так крысы известны как хорошо обучаемые животные.

Если крыс обучать в бассейне находить притопленную на глубину в 1,5 м платформу, то с 10-15 попытки они начинают сразу плыть к нужному участку бассейна. Однако водная среда настолько нехарактерна для этих животных, что успешно приобретенный навык забывается уже через 2ч после окончания обучения. Наоборот, при экспериментах в наземных лабиринтах, после нескольких успешных решений сложных задач крысы запоминают их на очень

долгое время.

Таким образом, исследуя причины конкретного действия животного, следует тщательно классифицировать внешние факторы, которые могут маскировать или даже радикально изменять стратегию поведения.

Темы рефератов

1. Три вершины эволюции: головоногие моллюски, общественные насекомые, позвоночные.

2. Метод моделей. Азбука поведения. Хронометраж. Методы зоопсихологии (метод проблемной клетки, метод лабиринта, “обходного пути” и др.). Методы изучения поведения животных в популяциях: тропление, использование радиоактивных изотопов, использование портативных радиопередатчиков.

3. Физиология высшей нервной деятельности и ее роль в изучении поведения. Учение И.П. Павлова о высшей нервной деятельности. Условный и безусловный рефлексы.

4. Рассмотрение основных форм сложного поведения у разных видов сельскохозяйственных, домашних и лабораторных животных.

5. Норма реакции применительно к поведенческим признакам. Интеграция поведения. Унитарные реакции. Сложные интеграции поведения.

6. Основные составляющие поведения. Физиологическое поведение. Инстинктивное поведение. Ориентировочно-исследовательское поведение. Элементарно-рассудочное поведение.

7. Сложные формы поведения, связанные с питанием. Изобретение новых способов добывания пищи. Симбиозы. Орудийные действия. Строительная деятельность, связанная с питанием. Развитие поведения позвоночных в ранний постнатальный период.

8. Развитие поведения позвоночных в период социализации.

9. Структура популяций и внутривидовые отношения. Основные представления о структуре популяции. Роль этологической структуры в популяции. Основные принципы построения популяции.

10. Особенности построения групп животных разных видов. Группы эквипотенциального типа. Группы, построенные по принципу лидерства.

11. Вожаки. Физиологические основы становления вожака. Роль подражания в стадах, руководимых вожаком. Территориальность стад доминантно-иерархического типа. Усложнение этологической структуры групп, ведущих кочевой образ жизни.

12. Индивидуальный запах. Роль обоняния в некоторых формах поведения. Мечение территории.

13. Хемокоммуникация (ольфакторная коммуникация у разных таксономических групп).

14. Способности животных к символизации как биологическая предпосылка к возникновению речи. Свойства: непреднамеренность (нет

адресата), видоспецифичность.

15. Врожденный пусковой механизм по Н. Тинбергену.

16. Фоновая активность функционального состояния ЦНС. Роль ретикулярной формации и неспецифических ядер таламуса в поддержании тонуса коры и организма в целом.

17. Показатели электроэнцефалографии сна и бодрствования у животных.

18. Потребность как нужда, испытываемая организмом и устраняемая через поведение, движущая сила психической активности и целенаправленного поведения животных.

19. Мотивационные центры гипоталамической области.

20. Мозговой субстрат эмоций: лимбическая система, гипоталамус, базальные ганглии.

21. Учение А.А.Ухтомского о доминанте. Наиболее стойкие мотивации поведения и механизм их формирования (жажда, голод, боль, половое влечение, страх).

22. Память как обязательное условие приобретения личного опыта.

23. Синтетическая концепция К.Э.Фабри: игра - совокупность специфически ювенальных проявлений обычных форм поведения. Игра - «само поведение в процессе становления». Концепция «избыточной энергии» Г. Спенсера. Концепция «вакуумной активности» К.Лоренца. Концепция К. Грооса (игра-практика для взрослого поведения).

24. Представления о типах высшей нервной деятельности.

25. Представления о функциональных системах по П. Анохину. Акцептор действия. Принцип обратной связи.

26. Нейрогуморальная регуляция поведения. Учение о физиологии ВНД. Срывы высшей нервной деятельности у животных.

27. Биологическая обусловленность онтогенеза поведения животных. Обучение в процессе онтогенеза. Влияние обогащенной и обедненной среды.

28. Воспитание детенышей родителями. Становление полового поведения. Формирование материнского поведения.

29. Сходство и различие онтогенеза зрело- и незрелорождающихся млекопитающих.

30. Сходство и различие онтогенеза птенцовых и выводковых птиц.

31. Сходство и различие онтогенеза птиц и млекопитающих

32. Когнитивные процессы животных и методы их изучения.

33. Использование метода дифференцировочных условных рефлексов для изучения когнитивных процессов у животных.

34. Ориентировка животных в пространстве и методы ее изучения.

35. Методы изучения инстинктов. Метод Каспар-Хаузера (депривационный). Метод составления этограмм. Методы лабиринтов в изучении сложных форм поведения животных.

2. Сознание, интеллект, рассудок в научении и обучении животных

Тема 1. Физиологические процессы обеспечения интеллекта

Содержание учебного материала: сознание. Отключение сознания - исключение психических функций при сохранении механизмов жизнеобеспечения. Память Генетическая и фенотипическая память. Временная организация памяти: сенсорная, кратковременная, промежуточная, долговременная. Структурно функциональные основы памяти, ее клеточные и молекулярные механизмы. Энграммы, их характеристика. Процесс забывания. Тренировка памяти. Структуры мозга, связанные с процессами памяти. Особенности памяти у разных видов животных.

Краткие теоретические сведения

Память — способность живых существ закреплять и сохранять информацию, приводящую к модификации поведения в процессе обучения.

Биологическая память — способность живых существ (или их популяций) воспринимать воздействие извне, закреплять, сохранять и в последующем воспроизводить вызываемые этими воздействиями изменения функционального состояния и структуры. Она определяется как фундаментальное свойство живой материи приобретать, сохранять и воспроизводить информацию.

Энграмма — след памяти, сформированный в результате обучения.

Существует немало физиологических теорий, объясняющих различные виды памяти. На основе этапов эволюции выделяют генетическую, иммунологическую и неврологическую память.

Еще несколько физиологических теорий, объясняют механизм действия долговременной памяти, связывают запоминание, сохранение и воспроизведение информации с процессами, происходящими в отдельных биологических клетках, из которых состоит живой организм.

Самую длительную по времени сохранения в ней информации память способную хранить и передавать информацию по наследству, без обучения, называют генетической. Она связана со структурами и процессами, которые происходят в генах. Они включают в себя два основных вида молекул, ДНК (дезоксирибонуклеиновую кислоту) и РНК (рибонуклеиновую кислоту).

Генетическая память (генная память, расовая память, родовая память, наследственная память, биологическая память) — память о структурнофункциональной организации живой системы как представителя определенного биологического вида, совокупность наследственных реакций, передаваемых субъекту через поколения посредством генов. Термин используется в психологии и нейробиологии.

Генетическая память является явлением, заключающемся в обусловленной генотипом «памяти» биологические события, происшедшие в течение эволюции биологического вида. Слово «память» используется в метафорическом смысле для обозначения генетически закодированной склонности к определённым видам поведения и образцам действия, которые являются рудиментами эволюционно важных изменений вида. Как образец - страх падения и рефлексорные реакции на падающие предметы являются примерами, отражающими эволюционную адаптивную реакцию, которая должна быть у любого успешно развивающегося вида

животных с высоким коэффициентом массы тела по отношению к поверхности.

Наличие памяти подтверждена рядом опытов по изменению генов у живых существ. Генетическая память рассматривает ряд поведенческих актов, присущих животным и человеку по большей части в ранней возрастной категории.

В генетической памяти выделяют генотипическую (врожденную) и фенотипическую память.

Генотипическая память - включает в себя бессознательные действия, будь то безусловные рефлексы или комплекс фиксированных действий, обеспечивая у высших животных становление безусловных рефлексов, импринтинга, различных форм врожденного поведения, играющих роль в приспособлении и выживании вида. Новорождённому генная память позволяет сохранять свою жизнь до накопления достаточного опыта.

Носителями генной памяти выступают нуклеиновые кислоты ДНК, РНК, объединённые в хромосомы и гены, способствующие хранению и накоплению информации. В молекулах РНК закодирована, вероятно, самая прочная и неизменяемая генетическая память о живом организме, определяющая его анатомо-физиологическое устройство, врожденные виды поведения и врожденные психологические явления. С молекулами ДНК связана долговременная память всех живых организмов. Установлено: когда живой организм что-либо запоминает прочно и надолго, в структуре молекул ДНК происходят биохимические процессы, с помощью которых эта информация кодируется и сохраняется в долговременной памяти. Кодировка осуществляется последовательностью расположения в молекуле оснований аминокислот.

Согласно одной из современных гипотез, в основе долговременной памяти лежит изменение строения РНК нервной клетки и образование белков, соответствующих какому-то определенному раздражению. Но перестройка РНК нервной клетки очень сложна. Она совершается под влиянием циркулирующих возбуждений, представляющих основу кратковременной памяти

Фенотипическая — память, основанная на индивидуально приобретённом опыте и обучении составляет основу адаптивного и индивидуального поведения, формируемого в результате научения. Механизмы фенотипической памяти обеспечивают хранение и извлечение информации, приобретаемой в течение жизни в процессе индивидуального развития, отвечают за новоприобретённую информацию и опыт, используемые в дальнейших поколениях генетической памятью.

Генотипическая память характерна для всех видов животных и является у новорождённых первоочередной по отношению к фенотипической памяти.

В современной трактовке языки рассматриваются как часть генетической памяти. Тот факт, что люди и животные могут иметь языки, является свойством нервной системы, которая присутствует при рождении, и, таким образом, имеет филогенетический характер.

В то же время восприятие набора фонем характерно для наречий, образованных посредством онтогенеза. По факту нет генетической

предрасположенности к какому-то одному единственному языку.

Согласно теории Юнга, в отношении человека генетическая память является коллективным бессознательным. Это опыт предков человека, представленный нервными структурами головного мозга. Карл Юнг также относил некоторые мистические элементы (коннотации), связывая их с этим термином.

Иммунологическая — способность иммунной системы усиливать защитную реакцию организма на повторное проникновение в него генетически инородных тел (вирусов, бактерий и т.д.). В эволюции возникает позже генетической.

Неврологическую (нервную) память составляет совокупность сложных процессов, обеспечивающих формирование адаптивного поведения организма. В ее основе лежит способность нервной системы к длительному хранению информации. В эволюции этот вид памяти возник в связи с дифференцировкой нервной системы.

Нейронная теория памяти связывает память с нейронами — клетками, из которых состоит нервная система. С развитием микроэлектродной техники появилась возможность изучения электрофизиологических процессов, лежащих в основе памяти на уровне нервной клетки.

Наиболее эффективным оказался метод внутриклеточного отведения электрической активности отдельного нейрона. С его помощью можно анализировать роль синаптических процессов в изменении активности нейрона. В частности, на этой основе были установлены нейронные механизмы простой формы обучения — привыкания.

Изучение нейронных основ памяти сопряжено с поиском структур, нейроны которых обнаруживают пластические изменения при обучении. Экспериментальным путем такие нейроны обнаружены у животных в гиппокампе, ретикулярной формации и некоторых зонах коры. Исследования М. Н. Ливанова и С. Р. Раевой показали, что активация оперативной памяти у животных и человека сопровождается изменением активности нейронов многих структур мозга. При применении тестов на оперативную и произвольную память были обнаружены «пусковые» нейроны, расположенные в головке хвостатого ядра и передней части зрительного бугра, которые отвечали лишь на речевые команды типа: «запомните», «повторите» или определенные кодовые сигналы (команды).

В контексте векторной психофизиологии разрабатывает нейронную модель памяти Е. Н. Соколов. По его представлениям, разнообразная информация закодирована в нейронных структурах мозга в виде особых векторов памяти, которые создаются набором постсинаптических локусов на теле нейрона-детектора, имеющих разную электрическую проводимость.

Этот вектор определяется как единица структурного кода памяти. Вектор восприятия состоит из набора постсинаптических потенциалов разнообразной амплитуды. Размерности всех векторов восприятия и всех векторов памяти одинаковы. Если узор потенциалов полностью совпадает с узором

проводимостей, то это соответствует идентификации воспринимаемого сигнала.

Аналогичная гипотеза касается других биологических клеток, из которых наряду с нейронами состоит нервная система живых организмов, — так называемых глиальных клеток. Предполагают, что они также участвуют в работе механизма долговременной памяти, что при запоминании и сохранении информации в них также происходят процессы, способствующие запоминанию и сохранению информации.

Теория Д. Хебба. Первые исследования физиологических основ памяти связаны с именем Д. Хебба. В 40-е гг. он ввел понятия кратковременной и долговременной памяти и предложил теорию, объясняющую их нейрофизиологическую природу.

По Хеббу, *кратковременная память* — это процесс, обусловленный повторным возбуждением импульсной активности в замкнутых цепях нейронов, не сопровождающийся морфологическими изменениями. *Долговременная память*, напротив, базируется на структурных изменениях, возникающих в результате модификации межклеточных контактов — синапсов. Хебб полагал, что эти структурные изменения связаны с повторной активацией (по его определению — «повторяющейся реверберацией возбуждения») замкнутых нейронных цепей, например, путей от коры к таламусу или гиппокампу и обратно к коре.

Повторное возбуждение нейронов, образующих такую цепь, приводит к тому, что в них возникают долговременные изменения, связанные с ростом синаптических соединений и увеличением площади их контакта между пресинаптическим аксоном и постсинаптической клеточной мембраной. После установления таких связей эти нейроны образуют клеточный ансамбль, и любое возбуждение хотя бы одного относящегося к нему нейрона, приводит в возбуждение весь ансамбль. Это и есть нейрональный механизм хранения и извлечения информации из памяти.

Непосредственно же основные структурные изменения, согласно Хеббу, происходят в синапсах в результате процессов их роста или метаболических изменений, усиливающих воздействие каждого нейрона на следующий нейрон. Достоинство этой теории в том, что она толкует память не как статическую запись или продукт изменений в одной или нескольких нервных клетках, а как процесс взаимодействия многих нейронов на основе соответствующих структурных изменений. Современные подходы к изучению физиологических механизмов памяти в значительной степени связаны с развитием идей Д. Хебба.

Реверберационная теория. Основания теории были выдвинуты известным нейрофизиологом Лоренто де Но. Теория базировалась на существовании в структурах мозга замкнутых нейронных цепей. Известно, что аксоны нервных клеток соприкасаются не только с дендритами других клеток, но могут и возвращаться обратно к телу своей же клетки. Благодаря такой структуре нервных контактов, появляется возможность циркуляции нервного импульса по реверберирующим (постепенно затухающим) кругам возбуждения

разной сложности. В результате возникающий в клетке разряд возвращается к ней либо сразу, либо через промежуточную цепь нейронов и поддерживает в ней возбуждение. Эти стойкие круги реверберирующего возбуждения не выходят за пределы определенной совокупности нервных клеток и рассматриваются как физиологический субстрат сохранения энграмм. Именно в реверберационном круге возбуждения происходит переход из кратковременной в долговременную память.

С этим непосредственно связана *гипотеза А. С. Батуева о двух нейронных системах*, обеспечивающих оперативную память.

- Одна система, включающая «нейроны памяти», работает на эстафетно-реверберационном принципе передачи информации, когда отдельные группы нейронов памяти вовлекаются друг за другом, представляя собой своеобразные «нейронные ловушки», поскольку возбуждение в них циркулирует в течение 1,5-2 с.

- Другая система обеспечивает надежность переходных процессов: переключение информации с «сенсорных» нейронов на «нейроны памяти» и далее на нейроны «моторных программ» и т. д.

Их взаимодействие позволяет эффективно запоминать текущую информацию. Однако реверберационная теория не дает ответа на ряд вопросов. В частности, она не объясняет причину возврата памяти после электрошоковых воздействий, когда, согласно этой теории, в подобных случаях возврата памяти не должно быть.

Синаптическая теория. Свое название эта теория получила из-за того, что главное внимание в ней уделяется роли синапса в фиксации следа памяти. Она утверждает, что при прохождении импульса через определенную группу нейронов возникают стойкие изменения синаптической проводимости в пределах определенного нейронного ансамбля. Один из наиболее авторитетных исследователей нейробиологических основ памяти, С. Роуз подчеркивает: при усвоении нового опыта, необходимого для достижения каких-либо целей, происходят изменения в определенных клетках нервной системы. Эти изменения, выявляемые морфологическими методами с помощью световой или электронной микроскопии, представляют собой стойкие модификации структуры нейронов и их синаптических связей.

Частотная фильтрация и память. Концепция частотной фильтрации предполагает, что обработка информации в зрительной системе осуществляется через нейронные комплексы, наделенные свойствами двумерных пространственно-частотных фильтров. Такие фильтры осуществляют анализ параметров стимула по принципу, описываемому разложением Фурье.

При этом механизмы хранения энграмм находят своеобразное выражение в концепции пространственно-частотного анализа. Предполагается, что в памяти фиксируется только гармонический состав нервных импульсов, а узнавание знакомых объектов упрощается за счет того, что отношение частот внутри гармонического состава не зависит от абсолютной величины импульса. Именно поэтому для оперативной памяти требуется столь малый объем.

В то же время в контексте этой модели конкретные механизмы функционирования памяти еще далеко не ясны. Однако показано, что различные

пространственные частоты по-разному взаимодействуют с памятью - высокочастотная информация сохраняется в кратковременной памяти дольше, чем низкочастотная. Кроме того, нейронные механизмы, формирующие основные функциональные свойства фильтров, их пространственно-частотную избирательность, по-видимому, различным образом представлены в долговременной памяти.

Математическое моделирование памяти. Математическое моделирование на уровне суммарной биоэлектрической активности мозга применяется и к изучению памяти. Исходя из представлений об импульсном кодировании сигналов в памяти и цикличности нейронных процессов А. Н. Лебедев предлагает математическую модель, которая используя некоторые характеристики основного ритма электроэнцефалограммы — альфа-ритма — позволяет количественно оценить объем долговременной памяти и некоторые другие ее характеристики.

Физиологическими основами памяти, согласно А. Н. Лебедеву, служат пачки нейронных импульсов, способные циклически повторяться. Каждая пачка импульсов — своеобразная «буква» универсального нейронного кода. Сколько разных пачек по числу импульсов в каждой, столько разных букв в нейронном коде. Пачки импульсов возникают друг за другом и образуют ограниченные цепочки. Это кодовые слова. Каждой цепочке, т.е. каждому кодовому слову, соответствует свой, порождающий его ансамбль нейронов. В результате каждому приобретенному образу памяти (слову, предмету, явлению) соответствует свой нейронный ансамбль.

Нейроны ансамбля, хранящие один образ, активизируются согласованно, циклически. Колебания клеточных потенциалов, связанные с импульсацией нейронов, создают повторяющийся узор биопотенциалов. Причем каждому образу соответствует свой собственный узор. Часть нейронов ансамбля могут «замолкнуть» или включаться в работу другого ансамбля, другого образа.

Таким образом, синхронные импульсы многих нейронов ансамбля возникают друг за другом с промежутками около 1 мс, составляя группу, которая и является минимальной кодовой единицей памяти. Цепочка из групп, появляющаяся в одном цикле активности, может быть названа нейронным, кодовым «словом», а отдельная группа в составе слова — кодовой «буквой».

Поиску специфических веществ, ответственных за хранение информации — «информационных молекул», посвящено немало исследований. Исходно эти исследования опирались на предположение, что все этапы формирования, удержания и воспроизведения энграмм (следов) можно представить в виде последовательности биохимических процессов. «Молекулы памяти». Первые гипотезы, связывающие запечатление информации с биохимическими изменениями в нервной ткани, родились на основе широко известных в 60-е гг. опытов Г. Хидена.

Информация, лежащая в основе долговременной памяти, кодируется, записывается в структуре полинуклеотидной цепи молекулы. Разная структура импульсных потенциалов, в которых закодирована определенная сенсорная информация в афферентных нервных проводниках, приводит к разной

перестройке молекулы РНК, к специфическим для каждого сигнала перемещениям нуклеотидов в их цепи. Таким образом, происходит фиксация каждого сигнала в виде специфического отпечатка в структуре молекулы РНК.

Медиаторные системы. Медиаторам — химическим посредникам в синаптической передаче информации — придается большое значение в обеспечении механизмов долговременной памяти.

Основные медиаторные системы головного мозга - холинэргическая и моноаминоэргическая (включает норадреноэргическую, дофаминэргическую и серотонинэргическую) — принимают самое непосредственное участие в обучении и формировании энграмм памяти.

Следовые процессы являются общим свойством нервной системы, и поэтому трудно предполагать наличие каких-либо специализированных центров памяти. Одним из конкретных проявлений сохранения следов раздражений является доминантный очаг возбуждения, который, будучи системой с обратной связью, поддерживает ритм, локализацию, стойкость возбуждения и торможения.

При обучении, то есть в процессе запоминания, увеличивается также количество холинорецепторов, например, чувствительность корковых нейронов к ацетилхолину возрастает при выработке условного рефлекса.

Серотонин ускоряет обучение и удлиняет сохранение навыков, если в их основе лежит положительное эмоциональное подкрепление (например, пищевое).

Норадреналин ускоряет обучение в случаях использования отрицательного эмоционального подкрепления (электрокожного). В процессе запоминания усиливается синтез рибонуклеиновых кислот (РНК) и белков.

В первые часы после начала обучения особенно увеличивается количество синтезированных белков, которые по аксонам нервных клеток мозга транспортируются к синапсам, делая их более эффективными для передачи возбуждения. Особое значение имеют различные нейропептиды. Они могут непосредственно или через систему вторичных посредников (циклических нуклеотидов, ионов кальция) действовать на ядерную ДНК и РНК нейронов.

Перенос некоторых навыков с помощью цереброспинальной жидкости от обученных животных к необученным свидетельствует о существовании достаточно отчетливых и устойчивых химических механизмов долговременной памяти.

Для обеспечения и устойчивости долговременной памяти должен поддерживаться синтез каждого специфического нейропептида.

Нейропептиды обнаруживаются в окончаниях аксонов нейронов одновременно с медиаторами, образуя нейропептид-спутник. Он очень стабилен, облегчает проведение возбуждения через синапс, усиливает действие медиатора.

Эндогенные опиатные пептиды — эндорфины и энкефалины улучшают сохранение условных рефлексов, замедляют их угасание, то есть заметно влияют на обучение и память.

Гормоны гипофиза вазопрессин и окситоцин оказывают антагонистическое влияние на память: вазопрессин улучшает, окситоцин нарушает долговременную память, в частности, выработанные навыки.

Определенное значение в механизмах долгосрочной памяти имеют и

изменения, наблюдающиеся в медиаторных механизмах, обеспечивающих процесс химической передачи возбуждения с одной нервной клетки на другую. В основе пластических химических изменений в синаптических структурах лежит взаимодействие медиаторов, например ацетилхолина с рецепторными белками постсинаптической мембраны и ионами (Na^+ , K^+ , Ca^{2+}). Динамика трансмембранных токов этих ионов делает мембрану более чувствительной к действию медиаторов.

Временная организация памяти — это последовательность развития во времени качественно разных процессов, приводящих к фиксации приобретенного опыта. Важным является отражение в памяти фактора времени. В соответствии с временной организацией выделяют сенсорную, краткосрочную, промежуточную и долговременную память.

Сенсорная (иконическая, эхоическая) память характеризуется наиболее коротким периодом удержания информации в виде сенсорных следов после действующего стимула. Ее емкость для зрительного стимула — девять элементов в течении 250 мс; для звука — около 12 с, она произвольна, непродолжительна.

Краткосрочная память — следующий этап формирования энграммы с временным разрешением до 10 мин. Информация удерживается для обработки и выбора наиболее значимой для организма в данный момент времени. Краткосрочная память нестойка и подвержена нарушениям.

У промежуточной (лабильной) памяти временное разрешение до 30 мин, позволяющее избирательно удерживать информацию на время, необходимое для выполнения текущей деятельности.

Долговременная память — вид памяти, обеспечивающий удержание и хранение информации продолжительное, практически неограниченное время, сохранение умений и навыков. Энграмма переходит в долговременную память примерно через 45 мин. Процесс перехода информации из кратковременной памяти в долговременную называется процессом консолидации памяти. Энграмма устойчива, не подвержена разрушению. Объем хранимой информации и время ее хранения практически не ограничены.

Наряду с классификацией памяти на основании временных характеристик существует и иные классификации, основанные на разных способах ее организации.

Процедурная (имплицитная) память — память на действия, формируется произвольно, требует неоднократных повторений, хранит информацию о причинно-следственных связях между событиями, но без поддержки соответствующим подкреплением угасает.

Декларативная (эксплицитная) — память на лица, предметы, события, основана на оперировании с понятиями. Она произвольна, так как предполагает наличие знания об объекте запоминания.

Непроизвольная память проявляется в тех случаях, когда не ставится специальная задача запоминания информации.

Произвольная память связана с сознательным целевым запоминанием

информации.

Эмоциональная память — запоминание эмоциональных компонентов поведенческого акта и субъективных переживаний человека.

Образная память — хранение информации в виде образов (предметов, явлений и событий), которые сохраняют свои пространственно-временные характеристики.

Выделяют модально-специфические виды памяти в зависимости от модальности образа:

- слуховая;
- зрительная;
- осязательная;
- вкусовая;
- обонятельная;
- образная.

Уровень развития этих видов памяти у разных индивидуумов различен.

- *эйдетизм* — зрительная память, способность в нужный момент воспроизвести во всех деталях ранее виденный предмет, картину и т.д. Особенностью эйдетического образа является то, что индивид как бы продолжает воспринимать образ при его реальном отсутствии. Предполагается, что физиологическую основу эйдетических образов составляет остаточное возбуждение зрительного анализатора.

- *вербальная память* — система запоминания, основанная на смысловых характеристиках понятий (описании понятий и слов, обозначающих эти понятия);

- *логическая* — базируется на причинно-следственном характере запоминания информации, использовании логических ассоциаций;

- *ассоциативная память* - связана с запоминанием информации на основе последовательности ассоциаций, когда одно событие вызывает в памяти другие, связанные с ним на основе разных аналогий, сравнений и т.д.

- *эпизодическая* — память на датированные во времени эпизоды и события из индивидуальной жизни. Строится на основе временных ассоциаций, последовательности событий во времени.

Запоминание — процесс, обеспечивающий запечатление и последующее удержание информации в памяти. При запоминании происходит селективный отбор поступающей информации для последующего воспроизведения и включения в систему имеющихся ассоциативных связей.

3. Изучение элементов сознания у животных

Содержание учебного материала: Всеобщие законы обучения.

Интеллект животных и методы его изучения. Изучение проблемы «мышления», или рассудочной деятельности, животных. Теоретические и методологические основы изучения способности животных к обучению. Преобладание роли научения, интеллектуальных действий при совершенствовании форм инстинктивного поведения. Предпосылки и элементы интеллектуального поведения животных (А.Н. Северцов, 1922). Ориентировочно-исследовательская активность животных. Уровень интеллекта. Проблема интеллекта животных. Критерий интеллектуального поведения животных. Элементарное мышление (рассудочная деятельность у животных): методы изучения, модели, тесты. Инсайт у животных.

Краткие теоретические сведения

Обучение - это такая модификация поведения, которая возникает в результате индивидуального опыта особи, а не является следствием роста, созревания, старения организма, или следствием утомления, сенсорной адаптации.

«Всеобщие законы обучения»:

1) «Закон эффекта» Торндайка. Для реакции, за которой следует вознаграждение или состояние удовлетворения, вероятность повторения возрастает, а для реакции, вызывающей вредное или неприятное последствие, вероятность повторения снижается. (На людей закон не распространяется, тем не менее, большая часть правовой системы государственного регулирования преступности построена так, как будто бы этот закон применим к человеку);

2) Принцип наименьшего усилия Скиннера. Животные стремятся получить вознаграждение самым быстрым и самым удобным способом;

3) Закон истинктивного смещения выученного поведения (сформулирован супругами Бреландами - американскими зоопсихологами). «Выученное поведение смещается в сторону инстинктивного всегда, когда сильные врожденные инстинкты животного сходны с условной реакцией». Закон подкрепления недостаточен для того, чтобы преодолеть врожденные тенденции к определенным видам поведения.

4) Закон Йеркса-Додсона. Наиболее успешно научение происходит при оптимальной мотивации. Если мотивация превысит оптимум, научение будет происходить медленнее и возрастет количество ошибок.

В трудах французского натуралиста Жана Бюффона (1707—1788) систематизированы данные не только о морфологических особенностях разных видов животных, но и об их образе жизни, нравах и привычках. Ученый выступил с критикой антропоморфического подхода в трактовке поведения животных. Он указывал, что одни животные «умнее других», т.е. допускал различия в их умственных способностях. Бюффон выступил против применения понятия «разум» к более элементарным формам поведения животных и тем самым способствовал созданию основ классификации отдельных форм поведения.

Одно из первых научных определений инстинкта дал немецкий ученый Г. Реймарус (1694—1768). Он допускал наличие у животных действий, которые

можно сопоставить с разумным поведением человека. Реймарус, так же как и его современники включал в эту категорию, прежде всего способность к подражанию и обучению.

Систематическое изучение поведения животных начинается с середины XIX века. Одним из первых экспериментальное исследование и сравнительную оценку некоторых его проявлений провел директор Парижского зоопарка Фридрих Кювье (1773—1837). Его вклад в развитие науки о поведении животных заключался в следующем:

- он впервые показал возможность проявления инстинкта в условиях изоляции от типичных для вида условий среды;
- попытался провести границу между «умом» и инстинктом;
- дал сравнительную характеристику «ума» представителей разных таксономических групп.

Решающее значение для возникновения и развития 13 сравнительных и экспериментальных исследований поведения и психики животных имели труды Чарльза Дарвина (1809—1882). Дарвин впервые использовал объективный метод изучения психики, хотя и реализованный в форме наблюдения, а не эксперимента. Он впервые применил принцип объективного анализа к таким психическим явлениям как выражение эмоций, которые до того момента считались наиболее субъективными. Вклад Ч. Дарвина в проблему мышления животных состоит в следующем:

- впервые было введено представление о трех составляющих поведения и психики животных — «инстинкт»;
- «способность к обучению»;
- «способность к рассуждению».

Дарвин полагал, что зачатки разума («способность к рассуждению» — reasoning) так же присущи многим животным, как инстинкты и способность к формированию ассоциаций (т.е. к обучению).

К проблеме сходства психики животных и человека обратился друг и единомышленник Дарвина Джон Роменс (1848-1894). Он стремился доказать единство и непрерывность развития психики на всех уровнях эволюционного процесса. Его работы представляли собой первую попытку обобщить факты разумного поведения животных.

В работах К. Л. Моргана были сформулированы следующие положения, важные для развития науки о поведении, в частности о зачатках мышления:

- взаимодействие инстинкта и приобретенных поведенческих реакций;
- существует биологическая предрасположенность к некоторым формам обучения;
- при изучении мышления животных необходимо следовать «правилу экономии».

Следующий этап в изучении поведения животных, наиболее сложных форм их психики, был связан с введением объективных методов исследования. В первом десятилетии XX века начинает формироваться физиология высшей нервной деятельности, заложившая фундамент изучения физиологических основ психических явлений.

Практически параллельно Э. Торндайк в США разрабатывал основы экспериментальной психологии, а в России Иван Петрович Павлов (1849-1936) создавал новое направление в физиологии — учение о высшей нервной деятельности, целью которого было объективное изучение психики животных и человека.

В основе учения И. П. Павлова лежал рефлекторный принцип, а «элементарной единицей» всех проявлений высшей нервной деятельности был признан условный рефлекс. Павлов рассматривал условный рефлекс как универсальный приспособительный механизм. В дальнейшем метод условных рефлексов послужил одним из основных способов объективного изучения физиологических механизмов поведения и психики животных.

Американский ученый Эдвард Торндайк (1874-1949) наряду с И. П. Павловым считается основателем научного метода исследования процесса обучения у животных в лабораторных условиях.

Э. Торндайк в своих исследованиях применил метод так называемых «проблемных ящиков». Он сформулировал ряд законов поведения при решении животным задач, основанном на «пробах и ошибках», ввел количественные оценки этого процесса и способ его графического отображения. Впервые дал сравнительную характеристику способности к обучению животных разных видов; показал, что в основе поведения, которое можно расценить как проявление разума, во многих случаях лежат и другие, более простые по своей природе процессы.

Бихевиоризм. Работы Дж. Уотсона, Б. Скиннера и других. Создателем бихевиоризма (от англ. behavior) был американский ученый Джон Уотсон (1878-1958). Он выдвинул радикальную для своего времени (начало XX века) идею о том, что предметом психологии животных и/или человека должно быть только такое поведение, проявления которого можно зарегистрировать и оценить количественно. Основные положения бихевиоризма Дж. Уотсон четко сформулировал в программной статье в 1913 г. «Психология глазами бихевиориста». Он утверждал:

- поведение построено из секреторных и мышечных реакций организма, которые в свою очередь детерминированы действующими на животное внешними стимулами;
- анализ поведения следует проводить строго объективно, ограничиваясь регистрацией внешне проявляющихся феноменов;
- основным содержанием экспериментальной психологии является регистрация реакций в ответ на строго дозированное и контролируемое раздражение.

Эти положения произвели настоящий переворот в экспериментальной психологии. Наиболее сильно бихевиоризм затронул развитие американской психологии.

Большой вклад в развитие бихевиоризма внес американский исследователь Берхаус Ф. Скиннер (1904-1990). Он создал один из наиболее известных ныне методов изучения инструментальных, или оперантных, условных рефлексов (так называемая скиннеровская камера).

Некоторые из бихевиористов (Epstein, Premack, Shusterman и др.) предпринимали попытки трактовки поведения животных в терминах теории «стимул-реакция», подобно тому, как приверженцы павловского учения о высшей нервной деятельности пытались объяснять сходные факты как совокупность условных рефлексов.

Психологическую концепцию американского исследователя Эдварда Толмена (1886-1959) иногда называют необихевиоризмом. Она основывается на признании целенаправленности в поведении животного. С точки зрения Толмена, в процессе обучения животное приобретает знания обо всех деталях ситуации, сохраняет их в форме внутренних представлений и может использовать в «нужные» моменты. У животного формируется некая «когнитивная карта», или «мысленный план», всех характеристик лабиринта, а затем по нему оно строит свое поведение.

Придерживаясь в целом бихевиористской схемы «стимул-реакция» для объяснения своих данных, Толмен ввел представление о так называемых промежуточных переменных, т.е. внутренних процессах, которые «вклиниваются» между стимулом и ответной реакцией, определяя характер ее течения. К промежуточным переменным он относил, в частности, мотивацию и формирование мысленных (внутренних) представлений.

В отечественной физиологии сходные представления развивал Иван Соломонович Бериташвили (или Беритов, 1884—1974), создатель Института физиологии Грузинской АН и известной грузинской нейрофизиологической школы. Еще в конце 20-х годов XX в. Бериташвили начал оригинальные экспериментальные исследования способности животных к отсроченным реакциям. На их основе была создана гипотеза о «психонервных образах», согласно которой поведение собаки, поставленной в ситуацию решения задачи, определяется не действующими в данный момент стимулами, а мысленными представлениями о них, или их образами.

Труды школы И. С. Бериташвили, наравне с работами Э. Толмена, стоят у истоков современных исследований когнитивных процессов у животных.