

KAZIMIERZ ZIELIŃSKI

Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN
ul. Pasteura 3, 02-093 Warszawa
e-mail: ziel@nencki.gov.pl

ZNACZENIE SPECYFICZNYCH CECH BODŹCÓW SŁUCHOWYCH W PROCESACH WARUNKOWANIA

OKREŚLENIE PROBLEMU I PODSTAWOWE POJĘCIA.

Wciąż jeszcze pokutuje pogląd o niedoceniu znaczenia jakościowych cech bodźców stosowanych w różnorodnych sytuacjach, mających na celu zmianę zachowania się zwierząt i ludzi. Szkic ten dotyczy analizy takich zmian w sytuacji doświadczalnej, które wykorzystywane są w charakterze bodźców warunkowych (ang. conditioned stimulus, CS) sygnalizujących pojawienie się ważnego pod względem biologicznym bodźca, nazywanego w teorii warunkowania bodźcem bezwarunkowym (ang. unconditioned stimulus, US). Dopiero współczesne teorie warunkowania zajęły się problemem wpływu jakościowych cech bodźców sygnalizacyjnych na przebieg procesów warunkowania. Wyjaśnienie, jakie elementy zmienionego w trakcie treningu zachowania się zwierząt i ludzi zależą od jakościowych cech bodźców warunkowych i bezwarunkowych, a jakie ukształtowane zostały jedynie dzięki stosowanym procedurom warunkowania, nie jest łatwe i wymaga zazwyczaj specjalnych badań.

Należy rozróżnić trzy mechanizmy, dzięki którym dany bodziec zdolny jest do wywołania zmiany zachowania u badanego osobnika. Po pierwsze, pewne bodźce lub też konfiguracje bodźców wywołują określone zachowania w sposób refleksyjny, w oparciu o sztywne, utrwalone w programie genetycznym organizmu połączenia nerwowe. Jednym z lepiej poznanych przykładów jest zachowanie się drobnych ssaków w sytuacjach obronnych, gdy działa bodziec bólowy lub też istnieje wysokie prawdopodobieństwo zadziałania takiego bodźca. BOLLES (1970) opisał typowe zachowanie się szczura w

takich sytuacjach: ucieczka (ang. fleeing away) z niebezpiecznego miejsca lub też zamieranie (ang. freezing). Każda z tych reakcji wykonywana jest w sposób stereotypowy z krótkimi czasami utajenia. Reakcje te, nazwane przez BOLLESA „gatunkowo specyficznymi reakcjami obronnymi” (species-specific defensive reactions), zależne są w szczególności od kształtu i wielkości pomieszczenia, w którym został umieszczony szczur. W wydłużonej klatce będzie to reakcja ucieczki do przeciwległego krańca, natomiast w niewielkiej kwadratowej klatce wykonywana będzie reakcja zamierania.

Drugi mechanizm prowadzący do zmian w zachowaniu związany jest z tworzeniem asocjacji pomiędzy bodźcem sygnalizacyjnym a bodźcem apetytywnym (np. pokarmem) lub bodźcem awersyjnym (np. bólowym) zgodnie z zasadami warunkowania klasycznego (Pawłowskiego). BOLLES (1978) uważa, że reakcje mające cechy refleksu mogą podlegać zmianom plastycznym jedynie dzięki temu mechanizmowi warunkowania. Jeśli, na przykład, podanie krótkiego bodźca bólowego z prętów podłogi klatki Skinnera poprzedzone jest działaniem bodźca świetlnego, to po kilku skojarzeniach tej pary bodźców, szczur zamiera już podczas działania samego bodźca świetlnego. Siła reakcji zamierania podczas działania bodźca świetlnego mierzona jest jako stopień zahamowania pierwotnie wyuczonej reakcji naciskania na dźwignię, wzmacnianej przez podawanie małej porcji pokarmu (metoda warunkowego tłumienia, ang. conditioned emotional response, CER). Bodziec świetlny uzyskuje przy pomocy

mechanizmów warunkowania klasycznego nowe znaczenie, pozwalające na wywołanie określonych zmian w zachowaniu się szczura.

Warunkowanie instrumentalne stanowi trzeci mechanizm odpowiedzialny za zmiany w zachowaniu się zwierząt i ludzi. Z warunkowaniem instrumentalnym mamy do czynienia wówczas, gdy badany obiekt uczy się, że niezbędnym warunkiem dla otrzymania bodźca apetytywnego (np. pokarmu) lub też uniknięcia bodźca awersyjnego (np. bólowego) jest wykonanie (lub też powstrzymanie się od wykonania) określonej reakcji ruchowej. BOLLES sugeruje, że gatunkowo specyficzne reakcje obronne nie poddają się zasadom warunkowania instrumentalnego. Jeśli bowiem szczur nauczył się, że w jednym końcu podłużnej klatki podawany jest prąd, a w przeciwnym końcu prądu nie

ma, to czy rzeczywiście niezbędne jest jeszcze uczenie szczura przebiegania w przeciwny koniec, aby uniknąć prądu (metoda treningu w jednokierunkowej klatce wahadłowej)? Dane doświadczalne nie są sprzeczne z takim poglądem, ale też nie potwierdzają go jednoznacznie (BOLLES i RILEY 1973).

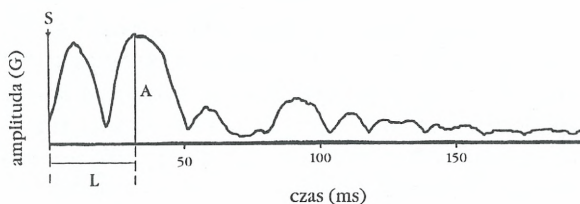
Omówione zostaną niektóre przykłady badań zmian w zachowaniu się zwierząt i ludzi opartych o trzy wymienione powyżej mechanizmy: 1) refleksyjny, bezpośrednio wynikający z jakościowych cech bodźców, 2) uczenia się asocjacji pomiędzy bodźcami przy pomocy mechanizmów warunkowania klasycznego oraz 3) uczenia się konsekwencji wykonywanych przez badany obiekt reakcji ruchowych, opartego o mechanizmy warunkowania instrumentalnego.

MODULOWANIE ODRUCHU WZDRYgniĘCIA

Wszelka zmiana w otoczeniu wywołuje u zwierząt i ludzi reakcję orientacyjną. Jest to reakcja wrodzona, której towarzyszy cała kaskada zmian fizjologicznych i behawioralnych. Wśród tych ostatnich najbardziej zauważalne jest skierowanie głowy w kierunku źródła dźwięku lub też poruszającego się bodźca świetlnego. Bodźce o dużym natężeniu, takie jak huk, błysk lub niespodziewany dotyk, wywołują reakcję orientacyjną, poprzedzoną charakterystyczną reakcją ruchową wskutek krótkotrwałego pobudzenia mięśni zginaczy, powodujących przykurcz całego ciała. Taka ruchowa reakcja organizmu na silny bodziec nazwana została odruchem wzdrygnięcia (ang. startle reflex). Odruch ten występuje u większości kręgowców; łatwo zmierzyć jego natężenie i czas utajenia, dzięki czemu jest on szeroko stosowany w badaniach reaktywności układu nerwowego i modulowania natężenia reakcji lękowej.

Podstawowym parametrem reakcji wzdrygnięcia jest jej amplituda. W wyniku krótkotrwałego skurczu mięśni zginaczy wzrasta chwilowy nacisk kończyn zwierzęcia na podłoże, którym może być szalka wagi. Amplituda reakcji zależy nie tylko od pobudliwości układu nerwowego, lecz także od masy ciała i siły mięśni, w związku z czym niezbędne jest przeprowadzenie normalizacji amplitudy reakcji. Powszechnie stosowana metoda normalizacji polega na podziale wielkości maksymalnego wychylenia platformy przyrządu pomiarowego przez ciężar ciała, dzięki czemu znormalizowana amplituda jest parametrem bezwymiarowym.

Najczęściej stosowane są badania reakcji wzdrygnięcia w odpowiedzi na silny bodziec dźwiękowy (akustyczny odruch wzdrygnięcia, ang. acoustic startle reflex, ASR). W przypadku ASR obserwuje się określoną kolejność skurczu mięśni wzdłuż osi ciała. Najpierw pojawia się skurcz mięśni szyi, następnie zginaczy przednich kończyn i wreszcie zginaczy tylnych kończyn. Całkowity czas trwania reakcji wzdrygnięcia nie przekracza kilkuset milisekund. Nierównomierność włączania się poszczególnych grup mięśni znajduje wyraz w zapisie zintegrowanej amplitudy reakcji wzdrygnięcia (Ryc. 1). Szybkość z jaką pojawia się reakcja, kolejność skurczu grup mięśni i przejściowy charakter reakcji przyczyniły się do dokładnego zbadania drogi nerwowej uczestniczącej w realizacji reakcji wzdrygnięcia. Łuk odruchu ASR jest stosunkowo prosty (DAVIS i współaut. 1982, porównaj: TAJCHERT i współaut. 1996). Bodziec akustyczny pobudza komórki narządu Cortiego, skąd pobudzenie dociera do jądra ślimakowego (pier-



Ryc. 1. Przykładowy zapis zmian amplitudy reakcji wzdrygnięcia u szczura mierzonej zmianą nacisku na podłoże (według TAJCHERT i współaut. 1996).

wsza synapsa łuku odruchowego) i poprzez brzuszny szlak słuchowy dociera do grzbietowego i brzuszno-tylnego jądra wstęgi bocznej (druga synapsa łuku odruchowego w centralnym systemie nerwowym). Z jąder tych włókna nerwowe biegną do brzuszno-przyśrodkowego obszaru jądra siatkowego tylnego mostu, którego neurony wysyłają aksony drogą siatkowo-rdzeniową do motoneuronów rdzenia kręgowego. Motoneurony otrzymują również projekcję pośrednią poprzez neurony wstawkowe z jądra brzuszno-tylnego wstęgi bocznej.

Wybiórcze uszkodzenia, jak również metoda stymulacji elektrycznej poszczególnych jąder, pozwoliły ustalić, że w realizacji ASR uczestniczą neurony tworzące kolejno zaledwie pięć połączeń synaptycznych. Ten prosty model znalazł zastosowanie w badaniach procesów przywykania (habitacji) i uwrażliwienia (sensytyzacji) — dwóch form uczenia się nie mających asocjacyjnego charakteru (porównaj: ZIELIŃSKI 1993).

W szczególności metoda ASR przyczyniła się do zweryfikowania „teorii dwudzielnego procesu habituacji” (GROVES i THOMPSON, 1970), zgodnie z którą wielokrotne stosowanie bodźca wywołuje zarówno procesy osłabienia (habitacji), jak i wzmocnienia (sensytyzacji) odpowiedzi organizmu. Teoria ta zakłada, że oba procesy są niezależne i realizowane przez różne struktury nerwowe. Zakładano również, że bodźce silniejsze wywołują większą sensytyzację niż bodźce słabe. Skrócenie odstępu czasu pomiędzy kolejnymi ekspozycjami bodźców również wzmacnia procesy sensytyzacji.

Typowe doświadczenie prowadzone było w ten sposób, że na tle ciąglego szumu o intensywności 80 dB podawano co 30 sekund krótki, długości 50 milisekund, ton o intensywności 110 dB. Bodziec ten wywoływał odruch wzdrygnięcia, którego amplituda początkowo wzrastała (proces sensytyzacji), a po około 30 ekspozycjach zaczęła się zmniejszać (proces habituacji). Taki sam dwufazowy charakter krzywej obserwowano przy wywołaniu odruchu wzdrygnięcia poprzez drażnienie elektryczne jądra ślimakowego (impulsy o długości 1 milisekundy). Natomiast podobne drażnienie jądra siatkowego tylnego mostu, gdzie zlokalizowana jest jedna z kolejnych synaps łuku odruchowego, powodował stały wzrost wielkości amplitudy odruchu wzdrygnięcia bez żadnych objawów habituacji. Kontrolne doświadczenie wykazało, że samo działanie przez 30 minut w sytuacji doświadczalnej ciąglego szumu o intensywności 80 dB powoduje zwiększenie amplitudy ASR, wywołanego przez krótki bodziec akustyczny. Kolejne zastosowania akustycznego bodźca wywołują-

cego, podobnie jak drażnienie elektryczne jądra ślimakowego, prowadziły do stopniowego zmniejszenia amplitudy ASR, natomiast ASR wywołany przez drażnienie jądra siatkowego tylnego mostu nie zmniejszał swojej amplitudy.

W doświadczeniach tych po raz pierwszy u kręgowców wykazano, że procesy osłabienia (habitacji) i wzmocnienia (sensytyzacji) reakcji odruchowej zlokalizowane są w różnych strukturach prostego łuku odruchowego. Osłabienie odpowiedzi następuje we wstępujących ogniwach łuku odruchowego i jest dość efektywne, ponieważ kolejne drażnienia jądra siatkowego nie są już zdolne do dodatkowego wzmocnienia amplitudy ASR (DAVIS i FILE 1984). Szereg danych wskazuje, że sensytyzacja ASR następuje w strukturach rdzenia kręgowego, z udziałem serotoniny i noradrenaliny (ASTRACHAN i DAVIS 1981). Ponadto wykazano konieczność rozróżnienia procesów modulacji i sensytyzacji, ponieważ sama ekspozycja na biały szum, jako element sytuacji doświadczalnej, powoduje zwiększenie amplitudy ASR ujawniane już przy pierwszym zastosowaniu bodźca wywołującego.

Z procesami modulacji mamy do czynienia wówczas, gdy zależą one od struktur nerwowych nie uczestniczących bezpośrednio w realizacji danego odruchu. Na przykład, jeśli bodziec wywołujący ASR zastosować w obecności pobudzeniowego obronnego bodźca warunkowego, który swoje właściwości uzyskał niezależnie, dzięki wielokrotnemu kojarzeniu z bodźcem bólowym, to obserwujemy zwiększenie amplitudy ASR (BROWN i współaut. 1951). Po wygaszeniu reakcji obronnej w wyniku zaprzestania kojarzenia CS z bodźcem bólowym, zanika wpływ takiego bodźca warunkowego na wielkość amplitudy ASR. Tego rodzaju procedurę wzmacniania amplitudy ASR nazwano odruchem wzdrygnięcia potęgowanego lękiem (ang. fear-potentiated startle).

Ponieważ badania sensytyzacji i habituacji wymagają wielokrotnego wywoływania ASR w stałych warunkach otoczenia, to pewne elementy sytuacji doświadczalnej mogą stać się bodźcem warunkowym (CS), natomiast bodziec wywołujący odruch wzdrygnięcia może posłużyć jako bodziec bezwarunkowy (US). Hipoteza ta została sprawdzona w doświadczeniach, którego pierwszą fazę stanowiło wielokrotne stosowanie silnego bodźca akustycznego poprzedzonego przez działający 20 sekund bodziec świetlny. Następnie, podczas kolejnych sesji testowych, porównywano amplitudę ASR wywołanego na tle bodźca świetlnego z amplitudą ASR wywołwanego bez bodźca świetlnego. Kontrolę stanowiły szczury, u których bodziec akustyczny wywołujący ASR i bodziec świetlny stosowa-

ne były identyczną ilość razy co u szczurów doświadczalnych, ale bez zbieżności czasowej, niezależnie od siebie. Wykazano, że bodziec akustyczny wywołujący ASR może stanowić jednocześnie US, który kojarzony z bodźcem warunkowym może prowadzić zarówno do wzmożenia samej reakcji ASR, jak również hamować proces habituacji bodźca akustycznego (LEATON i CRANNEY 1990). Jednakże wielokrotne stosowanie bodźca akustycznego wywołującego odruch wzdrygnięcia prowadzi do utraty jego właściwości jako bodźca bezwarunkowego w procesie takiego klasycznego warunkowania obronnego.

Oprócz pomiaru amplitudy ASR mierzono równoległe reakcję zamierania, która występowała znacznie częściej na tle bodźca świetlnego, niż bez udziału tego bodźca. Należy przypomnieć, że w żadnej fazie tego doświadczenia bodziec bólowy nie był stosowany.

Modulowanie wielkości amplitudy wzdrygnięcia może zachodzić nie tylko pod wpływem pobudzeniowych, ale także pod wpływem bodźców hamulcowych, które uzyskały swoje właściwości podczas odpowiednich procedur klasycznego warunkowania obronnego. W niedawno zakończonym w Pracowni Obronnych Odruchów Warunkowych Instytutu Nenckiego doświadczeniu zastosowano metodę warunkowego tłumienia (CER) dla wytworzenia zarówno pobudzeniowych, jak i hamulcowych reakcji warunkowych. Po ustaleniu równomiernej częstotliwości pokarmowej reakcji naciskania na dźwignię, przystąpiono do treningu klasycznej warunkowej reakcji obronnej. Szum o intensywności 70 dB działający przez okres 1 min kończył się jednocześnie z końcem bodźca bólowego podawanego przez 1 sek z prętów podłogi klatki. Natomiast taki sam szum, poprzedzony przez 1 minutę ciemności i następnie przez

kolejną minutę działający na tle ciemności, nigdy nie był kojarzony z bodźcem bólowym. W efekcie treningu ciemność stała się hamulcem warunkowym, który znosił pobudzeniowy charakter białego szumu. Szczury przejawiały reakcję lękową podczas działania szumu, o czym świadczyło znaczące zahamowanie reakcji naciskania na dźwignię. Natomiast zarówno sama ciemność, jak również ciemność stosowana w kompleksie z szumem, nie zmieniały charakterystycznej dla danego zwierzęcia częstotliwości naciskania na dźwignię i tłumienie reakcji pokarmowej nie występowało.

Następnie szczury zostały przeniesione do zupełnie innej sytuacji doświadczalnej, w której badano ASR wywołwany podaniem szumu o intensywności 100 dB działającego przez 10 msec. Jeśli ten silny bodziec akustyczny stosowano przy oświetleniu wnętrza aparatu, to wywoływał on ASR o istotnie wyższej amplitudzie niż taki sam bodziec podawany w ciemności. Ciemność, która stała się w poprzedniej fazie treningu hamulcem warunkowym, znacznie osłabiała wielkość reakcji wzdrygnięcia (WALASEK i współaut. w przygotowaniu).

W ostatnich latach pojawiło się wiele publikacji, w których przedstawiane są wyniki uszkodzeń różnych struktur mózgu i ich modulacyjnego wpływu na odruch wzdrygnięcia. Przyjmuje się, że struktury nerwowe uczestniczące w realizacji warunkowych reakcji obronnych i okazujące modulujący wpływ na ASR, muszą mieć połączenia nerwowe z jądrem siatkowym tylnego mostu, które stanowi główny ośrodek koordynujący realizację reakcji wzdrygnięcia (LEITNER i współaut. 1981). Ten nurt badań w istotny sposób przyczynił się do wyjaśnienia neurobiologicznych mechanizmów obronnego zachowania się zwierząt i ludzi.

ROLA INTENSYWNOŚCI W RÓŻNICOWANIU BODŹCÓW SŁUCHOWYCH

Na wstępie należy wyjaśnić różnicę między pojęciami „rozdzielanie” a „różnicowanie” bodźców. Układ nerwowy posiada zdolność porównywania bodźców określonej modalności oddziałujących na receptory organizmu. Rozdzielanie bodźców jest procesem prostej percepcji obejmującej również klasyfikację postrzeganych bodźców według pewnej skali. Natomiast różnicowanie bodźców oznacza wykorzystanie rozróżnionych uprzednio bodźców dla sterowania reakcjami wykonywanymi przez organizm (KONORSKI 1967, str. 96). Nie ma wątpliwości, że zdrowy szczur rozróżnia szum o intensywności 50 dB oraz szum podawany z tego

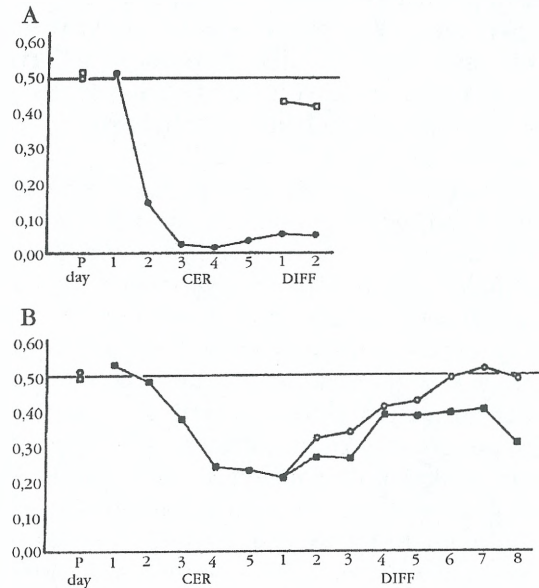
samego źródła ale o intensywności 80 dB. Różnica 30 dB wielokrotnie przekracza najmniejszą rozróżnianą przez szczura różnicę ustaloną w badaniach psychofizycznych. Mimo to, w teście Pawłowskiego różnicowania, uzyskujemy wyraźnie odmienne efekty w zależności od tego, który z tych dwóch łatwo rozróżnialnych bodźców zostaje skojarzony z bodźcem bólowym, a który z nich sygnalizuje brak bólu.

Doświadczenia prowadzono na szczurach metodą warunkowego tłumienia (CER) pokarmowej reakcji naciskania na dźwignię. Stałym elementem sytuacji doświadczalnej był szum wentylatora o intensywności około 62 dB. Po-

dawany na tym tle szum z głośnika o intensywności 50 dB lub też 80 dB był wyraźnie słyszalny. Reakcja orientacyjna na pierwsze włączenie szumu 80 dB była silniejsza niż na szum 50 dB. Przez kolejne 5 dni treningu w Grupie A podawano cztery razy dziennie szum 80 dB trwający przez 3 minuty, sygnalizujący podanie prądu przez pręty podłogi klatki przez ostatnie pół sekundy. Już drugiego dnia treningu szum z głośnika wywoływał głębokie tłumienie częstotliwości naciskania na dźwignię (Ryc. 2A). W Grupie B stosowano szum 50 dB kojarzony z podawaniem identycznego prądu elektrycznego. Istotne hamowanie reakcji naciskania na dźwignię zaobserwowano w tej grupie szczurów dopiero trzeciego dnia (Ryc. 2B). Przez wszystkie dni treningu klasycznej reakcji obronnej utrzymywała się istotna różnica między grupami w głębokości reakcji tłumienia w zależności od intensywności obronnego klasycznego bodźca warunkowego.

Następnym etapem było wytworzenie różnicowania szumu o intensywności 50 dB i 80 dB. Każdego dnia stosowano cztery bodźce pobudzeniowe i cztery bodźce różnicowe w przypadkowej kolejności. W Grupie A szum o intensywności 80 dB był kojarzony z bodźcem bólowym, a szum 50 dB sygnalizował brak bólu. Na odwrót, w Grupie B pobudzeniowym bodźcem obronnym był szum 50 dB, a bodźcem różnicowym szum 80 dB. Już pierwszego dnia treningu różnicowego obserwowano w Grupie A istotną różnicę w głębokości tłumienia reakcji pokarmowej na oba bodźce (Ryc. 2A). Natomiast w Grupie B przez długi czas obserwowano jednakową głębokość tłumienia na każdy z bodźców warunkowych (Ryc. 2B). Dopiero po ośmiu dniach treningu różnicowego zaobserwowano u jednego szczura Grupy B istotną różnicę w głębokości tłumienia na pobudzeniowy bodziec warunkowy (szum 50 dB) i na bodziec różnicowy (szum 80 dB). Część szczurów z tej grupy nie osiągnęła wymaganego kryterium różnicowania podczas 20 dni treningu (ZIELIŃSKI 1965a).

Bezpośrednia zależność pomiędzy intensywnością pobudzeniowego bodźca warunkowego a siłą wywoływanej reakcji warunkowej jest zgodna zarówno z teorią PAWŁOWA (PAWŁOW 1927), jak i z przewidywaniami wielu innych teorii. Wykazano także, że istnieje podobna zależność pomiędzy intensywnością hamulcowych bodźców warunkowych a siłą ich hamulcowego oddziaływania na reakcje warunkowe. Natomiast ani teoria PAWŁOWA ani też rozbieżna z nią w wielu punktach teoria HULLA (HULL 1949) nie zdołały przewidzieć faktu istotnej różnicy w przebiegu procesu różnicowania, w zależności od konfiguracji tej samej pary bodźców



Ryc. 2. Różnicowanie dwóch intensywności białego szumu w treningu „emocjonalnej reakcji warunkowej” (według ZIELIŃSKIEGO 1965a).

Osł odciętych — kolejne dni treningu: P day — reakcja bezwarunkowa na bodźce, CER — trening z bodźcem pobudzeniowym, DIFF — trening z bodźcem pobudzeniowym i bodźcem różnicowym. Osł rzędnych — stopień zahamowania instrumentalnej reakcji pokarmowej przez klasyczny obronny bodziec warunkowy. Poziom 0,50 oznacza brak hamowania instrumentalnej reakcji pokarmowej, poziom 0,00 oznacza całkowite zahamowanie reakcji pokarmowej.

Ryc. 2A. Biały szum o intensywności 70 dB (czarne kółka) jest pobudzeniowym obronnym bodźcem warunkowym, szum o intensywności 50 dB (białe kwadraty) jest hamulcowym bodźcem warunkowym.

Ryc. 2B. Biały szum o intensywności 50 dB (czarne kwadraty) jest pobudzeniowym obronnym bodźcem warunkowym, szum o intensywności 70 dB (białe kółka) jest hamulcowym bodźcem warunkowym.

różniących się jedynie intensywnością, jak również znacznie większej generalizacji reakcji ze słabego na silniejszy bodziec, niż z bodźca silniejszego na słabszy. Problem ten podjęły dopiero późniejsze badania, które oprócz intensywności różnicowanych bodźców, uwzględniały także oddziaływanie tła doświadczalnego na nie (porównaj: ZIELIŃSKI 1965a).

Okazało się, że na etapie wytwarzania obronnej reakcji warunkowej szczury nie różnicują intensywności dźwięków. W kolejnym doświadczeniu wytworzono CER stosując w oddzielnych próbach w przypadkowej kolejności bądź szum o intensywności 50 dB bądź też 70 dB, oba sygnalizujące identyczny bodziec bólowy (ZIELIŃSKI i WALASEK 1977). Reakcja obronna wytworzyła się równocześnie na oba bodźce, przy czym zarówno szybkość nabywania reakcji obronnej, jak i głębokość tłumienia

reakcji pokarmowej, były identyczne jak w grupie zwierząt, u których stosowano jedynie szum o intensywności 70 dB. Natomiast w grupie szczurów, trenowanych z szumem o intensywności 50 dB reakcja tłumienia była zdecydowanie słabsza.

Podobnie, przy jednoczesnym wprowadzeniu dwóch intensywności szumu, z których jednemu towarzyszył bodziec bólowy, a drugiemu nie, podczas kilku pierwszych sesji doświadczalnych obie intensywności wywoływały identyczny efekt, a różnicowanie bodźców wytwarzało się później (JAKUBOWSKA i ZIELIŃSKI 1976). W początkowym okresie treningu, na etapie szerokiej generalizacji bodźców, głębokość tłumienia reakcji pokarmowej na oba bodźce określała intensywność szumu kojarzonego z szokiem. Niska intensywność szumu sygnalizująca ból powodowała słabe tłumienie reakcji pokarmowej i opóźnienie różnicowania bodźców, natomiast wysoka intensywność szumu sygnalizującego ból powodowała głębokie tłumienie reakcji pokarmowej i szybkie różnicowanie bodźców. Wyniki te świadczą, że w początkowych fazach treningu, nie intensywność bodźca słuchowego, lecz sam moment jego zadziałania (CS onset) określa zarówno pojawienie się reakcji warunkowej jak również jej natężenie.

Wiele danych wskazuje, że czynnikiem decydującym o procesach rozróżniania i różnicowania bodźców dźwiękowych jest trwałość reakcji warunkowej, wytworzonej na bodziec sygnalizujący ważną biologicznie zmianę w środowisku, jak, na przykład, pojawienie się bodźca bólowego. Jeśli u szczurów wytrenowanych na szum o intensywności 70 dB sygnalizujący bodziec bólowy, zastosować po raz pierwszy szum o intensywności 50 dB i nie wzmocnić go bodźcem bólowym, to drugie zastosowanie szumu 50 dB wywołuje jedynie znikomą reakcję tłumienia. Różnicowanie następuje już po porównaniu przez zwierzę jednej pary bodźców. Jeśli natomiast obronna reakcja warunkowa została wytworzona na szum o niższej intensywności (np. 50 dB), to wprowadzenie bodźca różnicowego o wyższej intensywności (np. 70 dB) nie skojarzonego z prądem, powoduje wyraźne osłabienie głębokości tłumienia na bodziec pobudzeniowy i długotrwałe zaburzenia zdolności różnicowania bodźców (ZIELIŃSKI 1965a, JAKUBOWSKA i ZIELIŃSKI 1976).

Podobne zakłócenia czynności odruchowo-warunkowych obserwowano również i wówczas, gdy wprowadzony bodziec nie wymagał zróżnicowanej reakcji. Po wytworzeniu CER na szum o intensywności 50 dB, zastąpienie tego bodźca w części prób szumem o intensywności 70 dB, nie doprowadziło do zmian wielkości

tłumienia reakcji pokarmowej zależnych od intensywności bodźca warunkowego. Natomiast po wytworzeniu CER na szum o intensywności 70 dB, zastąpienie tego bodźca w części prób przez szum 50 dB zostało natychmiast zauważone przez szczury, które szybko potrafiły tłumić reakcję pokarmową adekwatnie do intensywności stosowanych bodźców.

Przypuszczenie o decydującym znaczeniu momentu włączenia bodźca dźwiękowego na charakter wywołanej reakcji warunkowej zostało zbadane w odrębnym doświadczeniu, w którym reakcja CER była wytworzona i trenowana na tle podawanego z głośnika i stale działającego szumu o intensywności 60 dB. W Grupie A bodźcem sygnalizującym podanie bodźca bólowego było zwiększenie intensywności szumu do 70 dB, a w Grupie B sygnałem podania bodźca bólowego było obniżenie intensywności szumu do 50 dB. W obu grupach uzyskano wytworzenie reakcji tłumienia, chociaż szybkość uczenia się i głębokość tłumienia była większa u szczurów trenowanych ze zwiększeniem, a nie z obniżeniem intensywności szumu. Następnie w obu grupach szczurów wprowadzono bodźce różnicowe, oznaczające zmianę intensywności tła w przeciwnym kierunku, którym nie towarzyszyło zastosowanie bodźca bólowego. Okazało się, że już przy pierwszym działaniu nowych bodźców, bez żadnego dodatkowego treningu, wywoływały one efekt behawioralny przeciwstawny do wytworzonego w uprzednim treningu reakcji CER: zamiast tłumienia bodźce różnicowe wywoływały wyraźne przyspieszenie wykonywania reakcji pokarmowej (ZIELIŃSKI 1965b).

Przedstawione powyżej doświadczenie świadczy, że czynnikiem decydującym o sygnalizacyjnej roli bodźców dźwiękowych nie jest ich absolutna intensywność, lecz stosunek intensywności danego bodźca do intensywności innych, stosowanych w danej sytuacji doświadczalnej bodźców, jak również do całego tła doświadczalnego. Dobitnym dowodem słuszności tej tezy jest doświadczenie, w którym wytworzono reakcję tłumienia nie na zwiększenie, lecz na obniżenie intensywności szumu. Stałym elementem tła w klatkach Skinnera był szum o intensywności 80 dB. W jednej grupie szczurów wytworzono reakcję obronną na obniżenie intensywności do 60 dB, a w drugiej — na obniżenie intensywności do 70 dB. Reakcja tłumienia była silniejsza i wytworzyła się szybciej na większe obniżenie intensywności tła doświadczalnego. W następnym etapie w obu grupach szczurów różnicowano bodźce stanowiące obniżenie tła do 70 dB lub też do 60 dB szumu. Różnicowanie bodźców przebiegało znacznie łatwiej, gdy większe obniżenie intensywności szu-

mu było bodźcem pobudzeniowym niż odwrotnie (ZIELIŃSKI 1981).

Procesy habituacji i sensytyzacji, badane z wykorzystaniem odruchu wzdrygnięcia, mają istotny udział w procesach warunkowania, a zwłaszcza w procesach generalizacji i różnicowania bodźców. Istotnym efektem działania sekwencji CS-US jest wzmożenie pobudzenia wywołanego przez CS, jego sensytyzację w wyniku zastosowania bodźca bezwarunkowego. Ustalenie poziomu wzbudzenia układu nerwowego, niezbędnego dla wykonania reakcji warunkowej powyżej poziomu wywołanego przez samo działanie bodźca pobudzeniowego, niemal automatycznie rozwiązuje problem różnicowania silnych bodźców pobudzeniowych i mniej intensywnych bodźców różnicowych. Dotyczy to różnicowania bodźców silniejszych od tła (ZIELIŃSKI 1965a), jak również bodźców, z których każdy oznacza obniżenie tła o wysokiej intensywności (ZIELIŃSKI 1981).

Różnicowanie bodźców stanowiących przeciwstawne zmiany intensywności tła sytuacji doświadczalnej osiągane jest w podobny sposób, ale wymaga uprzednio określonej zmiany plastycznej układu nerwowego. Wielokrotne

stosowanie sekwencji CS-US na etapie treningu z samym bodźcem pobudzeniowym umożliwia swoistą przebudowę gradientu pobudzeń. Preferowane stają się zmiany zgodne ze zmianą intensywności kojarzonej z podawaniem bodźca bezwarunkowego i jedynie podobne zmiany sprzyjają wykonywaniu reakcji warunkowej. Natomiast zmiany intensywności dźwięku w przeciwnym kierunku hamują wykonanie wyuczonej reakcji warunkowej. Dodatkowe testy wykazały, że sygnalizacyjne znaczenie CS określa kierunek zmiany intensywności szumu, a nie jego absolutna intensywność lub też wielkość samej zmiany (ZIELIŃSKI 1965b). Jedynie w przypadku różnicowania słabego bodźca pobudzeniowego i silniejszego bodźca różnicowego, obu stosowanych na bardzo słabym tle, wymagana jest bardzo poważna przeróbka wrodzonych preferencji układu nerwowego. Zadanie różnicowania dźwięków w tej sytuacji może być rozwiązane wówczas, gdy dźwięk stosowany w sekwencji CS-US wywołuje pobudzeniową reakcję warunkową, a wszelkie inne dźwięki, niezależnie od ich intensywności, hamują wykonanie reakcji warunkowej.

RÓŻNICOWANIE BODŹCÓW KIERUNKOWYCH

Omówione dotychczas testy różnicowania wymagały od badanego zwierzęcia wykonania reakcji na jeden bodziec, przy braku reakcji na inny bodziec. Ten rodzaj testów, powszechnie stosowanych w badaniach warunkowania klasycznego (Pawłowowskiego), nazywany jest ogólnym terminem różnicowania „iść — nie iść” (ang. go, no-go). Natomiast w badaniach reakcji instrumentalnych równie powszechnie jest różnicowanie reakcji kierunkowych. Takie testy objęte są ogólną nazwą „iść na lewo, iść na prawo” (ang. go-left, go-right). W przypadku stosowania ruchów manipulacyjnych często stosuje się również nazwę „lewa łapa, prawa łapa”.

Znane są dwie zasady orientacji zwierząt i ludzi w przestrzeni: orientacja allocentryczna, oparta o wyróżnianie i zapamiętywanie stałych punktów w przestrzeni otaczającej badany obiekt, oraz orientacja idiotetyczna (lub: egocentryczna), związana z rozpoznawaniem i zapamiętywaniem ruchów własnego ciała. Już dość dawno wykryto, że zwierzęta z łatwością rozwiązują test „iść na lewo, iść na prawo” przy bodźcach słuchowych różniących się lokalizacją, natomiast tego rodzaju testy różnicowania są nadzwyczaj trudne przy stosowaniu dźwięków różniących się jedynie wysokością

tonów lub też intensywnością szumu. Odwrotnie, testy „iść, nie iść” sprawiają zwierzętom ogromne trudności, jeśli ten sam dźwięk podawany jest z różnych kierunków, przy czym jeden kierunek sygnalizuje dostępność pokarmu w karmniku, a inny - brak pokarmu w tym samym karmniku. Wykazano, że przy stosowaniu bodźców różniących się zarówno lokalizacją, jak i jakością dźwięków zwierzęta ignorują, w zależności od stosowanego testu, jedną lub drugą cechę bodźca, a zachowanie się badanego obiektu określane jest całkowicie przez dominującą w danych warunkach cechę (DOBRZECKA i KONORSKI 1967, SZWEJKOWSKA 1967).

Przedstawione dwa typy testów różnicowania wykorzystują różne struktury nerwowe. W różnicowaniu „iść, nie iść” jeden z bodźców warunkowych sygnalizuje podanie bodźca bezwarunkowego, a więc zwiększa poziom pobudzenia ośrodków napędowych, a drugi bodziec sygnalizuje brak bodźca bezwarunkowego, co prowadzi do procesu hamowania w ośrodkach napędowych. Natomiast w różnicowaniu typu „iść na lewo, iść na prawo” obydwa bodźce warunkowe sygnalizują możliwość otrzymania bodźca bezwarunkowego, w efekcie czego oba bodźce warunkowe wywołują proces pobudzenia w ośrodku odpowiedniego napędu.

W różnicowaniu typu „iść na lewo, iść na prawo” bodźcem warunkowym określającym wybór prawidłowej reakcji instrumentalnej jest bodziec kinestetyczny wywołany przez reakcję orientacyjną zwierzęcia na pojawienie się bodźca warunkowego. Przekonywujące dane potwierdzające tę tezę uzyskano w doświadczeniach na psach trenowanych w pomieszczeniu, w którym na przeciwstawnych stronach od płaszczyzny startowej umieszczone były dwa identyczne karmniki (ŁAWICKA 1972). W różnicowaniu typu „iść na lewo, iść na prawo” bodźce dźwiękowe rozlegały się z głośników umieszczonych przy karmnikach, a zwierzęta były zwalniane z płaszczyzny startowej dopiero w określonym czasie po zaprzestaniu działania bodźca warunkowego. W jednej grupie psów bodziec dźwiękowy podawany z lewego karmnika sygnalizował konieczność podejścia do tego właśnie karmnika, a bodziec z prawej strony — podejście do prawego karmnika (sytuacja przestrzennej zbieżności bodźca warunkowego i prawidłowej reakcji warunkowej). W drugiej grupie bodziec dźwiękowy sygnalizował konieczność podejścia do przeciwległego karmnika (sytuacja przestrzennej rozbieżności bodźca warunkowego i reakcji). Zwierzęta z pierwszej grupy uczyły się testu niesłychanie szybko i reakcje ich były prawidłowe niezależnie od po-

zycji zajmowanej przez zwierzę na płaszczyźnie startowej w chwili działania bodźca warunkowego. Zwierzęta z drugiej grupy uczyły się ze znacznym trudem i reakcje ich były prawidłowe jedynie w tym przypadku, gdy podczas działania bodźca warunkowego zajmowały a następnie utrzymywały stałą pozycję ciała na płaszczyźnie startowej.

Wyniki te świadczą, że w sytuacji przestrzennej zbieżności bodźca i wymaganej reakcji, zwierzę lokalizuje sygnalizowany karmnik w przestrzeni w oparciu o orientację allocentryczną, niezależnie od położenia ciała w czasie działania bodźca warunkowego i w okresie odroczenia. Natomiast w sytuacji przestrzennej rozbieżności bodźca i reakcji, rozwiązanie testu oparte jest o różnicowanie bodźców kinestetycznych, wywołanych przez różne reakcje orientacyjne z wykorzystaniem orientacji (i pamięci) idiotetycznej. Dlatego też w tej sytuacji niezbędne jest zachowanie określonego położenia ciała na płaszczyźnie startowej dla prawidłowego rozwiązania testu. Bodźce warunkowe wywołujące jakościowo różne reakcje orientacyjne, a więc i różniące się od siebie bodźce kinestetyczne, sprzyjają szybkiemu wyuczeniu reakcji warunkowych w testach typu „iść na lewo, iść na prawo”.

UWAGI KOŃCOWE

Już we wczesnym okresie badań odruchów warunkowych, na początku bieżącego stulecia, wykryto zależność pomiędzy intensywnością bodźca warunkowego i natężeniem wywołanej przez niego reakcji. Badania były prowadzone głównie na psach, a reakcją warunkową było wydzielanie śliny. Przy zachowaniu porównywalnych warunków, takich jak poziom motywacji zwierzęcia, wielkość wzmocnienia pokarmowego, stopień wytrenowania, i tym podobne, zauważono, że bodźce słuchowe wywołują silniejszą reakcję ślinową w porównaniu z bodźcami wzrokowymi, dotykowymi czy termicznymi. Twierdzono więc, że bodźce słuchowe są bardziej „refleksogenne” niż bodźce pozostałych modalności. Dopiero później wykryto, że w przeciwieństwie do bodźców innych modalności bodźce słuchowe są łatwiej odróżniane od złożonego tła doświadczalnego. Obecnie uważa się, że natężenie reakcji warunkowej zależy w znacznej mierze od stopnia wyrazistości (ang. saliency) bodźca.

Bodźce słuchowe są często stosowane w badaniach zarówno nieasocjacyjnych, jak i asocjacyjnych form uczenia się zwierząt i ludzi.

Dzięki stosunkowo prostej budowie łuku odruchu wzdrygnięcia wywołwanego przez szybko narastający bodziec słuchowy, zweryfikowano hipotezę dwudzielnego procesu habituacji i udowodniono, że procesy sensytyzacji i habituacji zachodzą w różnych strukturach układu nerwowego kręgowców. W ostatnich latach ogromną popularnością cieszą się badania nad modulacją akustycznego odruchu wzdrygnięcia pod wpływem zarówno pobudzeniowych, jak i hamulcowych obronnych bodźców warunkowych.

System słuchowy stwarza możliwości porównywania zarówno bardzo złożonych dźwięków (np. dźwięków mowy), jak i bodźców różniących się jednym tylko wymiarem (dimension), w których różnica mierzona jest przy pomocy jednego parametru. Niniejszy szkic ograniczył się do przedstawienia prawidłowości rządzących procesami różnicowania dźwięków różniących się jedynie intensywnością lub też tylko lokalizacją źródła dźwięku. Znajomość wykrytych w badaniach na zwierzętach prawidłowości może być przydatna w postępowaniu z pacjentami o upośledzonym słuchu.

Jednym z najbardziej rozpowszechnionych testów jest wywołanie reakcji zwrócenia się w kierunku źródła dźwięku. Jest to reakcja wrodzona, nie wymagająca procesu uczenia. Brak reakcji zwrócenia się w kierunku dźwięku średniej intensywności, powinien być traktowany przez rodziców lub opiekunów dziecka jak sygnał alarmowy.

Niezbędna jest świadomość, że charakter stosowanych bodźców musi być skorelowany z rodzajem oczekiwanej od pacjenta reakcji. W przypadku używania bodźców kierunkowych ważne jest, aby wymagana reakcja była skierowana w kierunku źródła dźwięku lub też do miejsca pojawienia się bodźca wzrokowego. Niezgodność pomiędzy reakcją ruchową i miejscem pojawienia się bodźca wielokrotnie wydłuża przebieg uczenia się i często prowadzi do zniechęcenia u badanego. Jedynie wówczas, gdy możliwe jest używanie procedury typu „reakcja, brak reakcji” celowym jest stosowanie bodźców różniących się tylko wysokością tonów lub też intensywnością dźwięku. Dane świadczące, że moment włączenia bodźca słuchowego określa zarówno charakter wywołanej reakcji, jak i jej

natężenie wymaga uwzględnienia stanu skupienia uwagi osoby badanej oraz unikania niepożądanych czynników zakłócających. Należy także uwzględnić, że początkowo występuje szeroka generalizacja bodźców słuchowych różniących się intensywnością, a skuteczność różnicowania takich bodźców zależy od zastosowanej ich konfiguracji.

Wyniki doświadczeń z różnicowaniem bodźców słuchowych wyrażających się w zwiększeniu lub też zmniejszeniu intensywności stałego tła doświadczalnego sugerują możliwość wprowadzenia bardzo efektywnych metod treningu przy stosowaniu podkładu muzycznego podczas niektórych ćwiczeń logopedycznych. Okres ciszy ma niewątpliwie efekt przeciwstawny do zwiększenia intensywności dźwięku. Dobra znajomość prawidłowości wykrytych w badaniach różnicowania bodźców słuchowych może być pomocna dla zapewnienia skutecznej rehabilitacji pacjentów z zaburzeniami słuchu.

Serdecznie dziękuję dr Dorocie Mielcarek za cenne uwagi oraz wnikliwe i krytyczne przeczytanie maszynopisu.

SPECIFIC FEATURES OF AUDITORY STIMULI IN CONDITIONING

Summary

Variety of behavioral tests showed that auditory stimuli are more salient and provoke enhanced responding in comparison with stimuli of other modalities. Intense stimuli with rapid rise and decay time elicit startle reflex, which is especially suitable for studies of sensitization, habituation and modulation processes. Auditory stimuli of different intensity were carefully investigated using classically con-

ditioned (Pavlovian) responses and the go, no-go differentiation procedure. On the other hand, auditory stimuli differing in location were employed in studies with instrumental locomotory and/or manual responses in go-left, go-right discrimination procedure. Laws discovered in animal studies of auditory discrimination may be useful for treatment of patients.

LITERATURA

- ASTRACHAN D. I., DAVIS M., 1981. *Spinal modulation of the acoustic startle response: the role of norepinephrine, serotonin and dopamine*. Brain Research, 206, 223-228.
- BOLLES R. C., 1970. *Species-specific defense reactions and avoidance learning*. Psychological Review, 77, 32-48.
- BOLLES R. C., 1978. *The role of stimulus learning in defensive behavior*. [W:] *Cognitive Processes in Animal Behavior*. HULSE S. H., FOWLER H., HONIG W. K. (red.), Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum Ass. str. 89-107.
- BOLLES, R. C., RILEY, A. L., 1973. *Freezing as an avoidance response: Another look at the operant-respondent distinction*. Learning & Motivation, 4, 268-275.
- BROWN J. S., KALISH H. I., FARBER I. E., 1951. *Conditioned fear as revealed by magnitude of startle response to an auditory stimulus*. J. of Experimental Psychology, 41, 317-328.
- DAVIS M., FILE S. E., 1984. *Intrinsic and extrinsic mechanisms of habituation and sensitization: implications for the design and analysis of experiments*. [W:] *Habituation, Sensitization, and Behavior*. PEEKE H. V. S., PETRINOVICH L. (red.), Academic Press. Inc. New York, 287-321.
- DAVIS M., GENDELMAN D. S., TISCHLER M. D., GENDELMAN P. M., 1982. *A primary acoustic startle circuit: Lesion and stimulation studies*. Neurosci. 2, 791-805.
- DOBRCZEKA C., KONORSKI J., 1967. *Qualitative versus directional cues in differential conditioning. I. Left leg-right leg differentiation to cues of a mixed character*. Acta Biol. Exp. 27, 163-168.
- GROVES P. M., THOMPSON R. F., 1970. *Habituation: A dual-process theory*. Psychological Review, 77, 419-450.
- HULL C. L., 1949. *Stimulus intensity dynamism (V) and stimulus generalization*. Psychol. Rev. 56, 67-76.
- JAKUBOWSKA E., ZIELIŃSKI K., 1976. *Differentiation learning as a function of stimulus intensity and previous experience with the CS+*. Acta Neurobiol. Exp. 36, 427-445.
- KONORSKI J. 1969. *Integracyjna działalność mózgu*. Warszawa, PWN, str. 518.
- LEATON R. N., CRANNEY J., 1990. *Potentiation of the acoustic startle response by a conditioned stimulus paired with acoustic stimulus in rats*. J. of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes 16, 279-287.
- LEITNER D. S., POWERS A. S., STITT Ch. L., HOFFMAN H. S., 1981. *Midbrain reticular formation involvement in the inhibition of acoustic startle*. Physiology and Behavior, 26, 259-268.

- ŁAWICKA W., 1972. *Proreal syndrome in dogs*. Acta Neurobiol. Exp. 32, 261-276.
- PAVLOV I. P., 1927. *Conditioned reflexes* (G. V. Anrep, trans.) International, New York, str. 430.
- SZWEJKOWSKA G., 1967. *Qualitative versus directional cues in differential conditioning. II. Go-no go differentiation to cues of a mixed character*. Acta Biol. Exp. 27, 169-175.
- TAJCHERT K., BŁASZCZYK J., ZIELIŃSKI K., 1996. *Odruch wzdrygnięcia*. Kosmos 45, 349-360.
- ZIELIŃSKI K., 1965a. *The influence of stimulus intensity on the efficacy of reinforcement in differentiation training*. Acta Biol. Exp. 25, 317-335.
- ZIELIŃSKI K., 1965b. *The direction of change versus the absolute level of noise intensity as a cue in the CER situation*. Acta Biol. Exp. 25, 337-357.
- ZIELIŃSKI K., 1981. *The amount of decrease of the background white noise intensity as a cue for differentiation training*. Acta Neurobiol. Exp. 41, 257-270.
- ZIELIŃSKI K., 1993. *Warunkowanie a powstawanie asocjacji*. Kosmos 42, 427-452.
- ZIELIŃSKI K., WALASEK G., 1977. *Stimulus intensity and conditioned suppression magnitude: dependence upon the type of comparison and stage of training*. Acta Neurobiol. Exp. 37, 299-309.