

PROBLEMY

miesięcznik popularnonaukowy (555) listopad 1992

11

INDEKS 370479
PL ISSN 0032-9487
ROK ZAŁOŻENIA 1945



Neuroetologiczne mechanizmy uczenia się i pamięci

EWA JOANNA GODZIŃSKA
doktor,
Pracownia Etologii,
Zakład Neurofizjologii,
Instytut Biologii Doświadczalnej
im. M. Nenckiego PAN,
Warszawa

Neuroetologia to nauka stawiająca sobie za cel poszukiwanie związków oraz wyjaśnianie zależności pomiędzy funkcjonowaniem układu nerwowego a zachowaniem się. Neuroetologiczne mechanizmy uczenia się i pamięci badane są jednak nie tylko metodami neuroetologii, lecz także „czystej” neurobiologii oraz „czystej” etologii.

Terminem „neurobiologia” (polski odpowiednik *neuroscience*) można określić całość nauk badających układ nerwowy. Zdefiniowanie etologii jest trudniejsze, jednoznaczna, ogólnie przyjmowana definicja etologii wciąż jeszcze nie istnieje. Punktem spornym jest przede wszystkim zakres tego pojęcia. Jedną z najczęściej proponowanych definicji określa etologię jako „obiektywistyczną naukę o zachowaniu się”. Określenie „obiektywistyczna” oznacza, że w wyjaśnianiu przyczynowym zachowania się uwzględnia się jedynie czynniki poddające się obiektywnej analizie (nie uwzględniając procesów psychicznych). Należy podkreślić, że etologia nie zaprzecza istnieniu zjawisk subiektywnych, jedynie nie uznaje odwoływania się do nich za wystarczające wyjaśnienie mechanizmów zachowania się.

Z jedynym zastrzeżeniem — obiektywności badań i interpretacji — etologia miałaby więc objąć całość badań nad zachowaniem się. Niestety jednak, jest to postulat wciąż jeszcze nie w pełni urzeczywistniony. Postęp wiedzy o zachowaniu się nie dokonywał się bowiem w obrębie jednorodnej, zintegrowanej nauki o zachowaniu się — lecz w całej konstelacji kierunków badawczych. Kierunki te miały w dużej mierze charakter szkół rozwijających własne doktryny i mających tendencję do ignorowania dorobku osiągniętego dzięki odmiennym podejściom badawczym. Nie oznacza to, że nie było pomiędzy nimi żadnej komunikacji — miała ona jednak częściej charakter polemiki lub prób „przetłumaczenia” osiągnięć sąsiedniego kierunku na własny „język” niż prób syntezy całości dorobku w dziedzinie wiedzy o zachowaniu się.

Terminem „etologia” (w węższym tego słowa znaczeniu) określa się właśnie jedną z takich szkół, należącą do średniego pokolenia kierunków badawczych zajmujących się biologicznymi podstawami zachowania się. Powstanie jej poprzedziła około sześćdziesięcioletnia historia badań mechanizmów zachowania się prowadzonych w obrębie takich dziedzin jak zoopsychologia, behawioryzm, tzw.

psychologia porównawcza oraz szkoła Pawłowa. W momencie powstania etologii dorobek tych szkół był już bardzo znaczący i — co więcej — perspektywy kontynuacji badań zapoczątkowanych w ich obrębie były bardzo obiecujące. Utwierdzało to przedstawicieli tych kierunków w przekonaniu o słuszności obranego podejścia badawczego.

Program badawczy etologii, sformułowany głównie przez dwóch najwybitniejszych jej wczesnych przedstawicieli, K. Lorenza i N. Tinbergena, proponował przede wszystkim nowy punkt widzenia, spojrzenia z nowej perspektywy na mechanizmy zachowania się. Usiłował zreorganizować wiedzę o zachowaniu się wokół nowego systemu odniesienia.

Na czym polega nowość i odmienność etologicznej perspektywy na przyczynowe uwarunkowania zachowania się? Zgodnie z rzadziej używaną, lecz szczególnie trafną definicją zaproponowaną niedawno przez Goulda i Marlera, etologia to „nauka o zachowaniu się zwierząt w ich naturalnym środowisku”; nauka o „zwierzęciu w jego świecie”, jak to ujmował Tinbergen.

W odróżnieniu od wcześniejszych kierunków poświęconych badaniom mechanizmów zachowania się, uwaga etologii skupia się przede wszystkim na wypracowaniu jak najpełniejszego poglądu na zachowanie się zwierząt poprzez szczegółowe badania możliwie największej liczby zachowań u możliwie największej liczby gatunków. Podkreślając konieczność osiągnięcia pełnej wiedzy o przyczynowych uwarunkowaniach zachowania się — etologia bynajmniej nie rezygnuje z prób stworzenia uniwersalnej teorii zachowania się.

Przedetologiczne kierunki badawcze najczęściej skupiały uwagę na najbardziej elementarnych zachowaniach się. Zgodnie z duchem behawioryzmu, przyczyn tych zachowań się szukano zwłaszcza w wywołujących je bodźcach, w szczególności zewnętrznych: owe elementarne aktywności traktowano z reguły jako „reakcje” („odpowiedzi”, „odruchy”) na odpowiednie bodźce. Etologia, zgodnie ze swoim

postulatem „badania zwierzęcia w jego świecie”, nawet w badaniach poszukujących elementarnych zachowań się starała się nie utracić z oczu tego, co się rozgrywa na osobniczym poziomie organizacji; co więcej, również na poziomie relacji „osobnik — jego środowisko” (obecne, do którego jest on przystosowany, i przeszłe, które kształtowało jego przodków w taki, a nie inny sposób w procesie ewolucji). Stąd też w badaniach uwarunkowań przyczynowych zachowania się etologia nie ograniczała się do poszukiwań aktualnych przyczyn (budowa i stan układu nerwowego; bodźce zewnętrzne), lecz starała się wyjaśnić również, jak dane zachowanie się powstało w rozwoju ontogenetycznym, w rozwoju filogenetycznym oraz jaką ma funkcję przystosowawczą (z czym wiąże się jego powstanie i utrwalenie się w procesie ewolucji). Są to słynne „cztery pytania dlaczego?” Tinbergena. Znowu pojawia się kwestia perspektywy: odpowiedź na każde z tych pytań jest różna: każda jest poprawną, żadna nie jest kompletna. Aby przybliżyć ten rodzaj rozumowania, Hinde używa przykładowych odpowiedzi, jakich na te „cztery pytania” mógłby udzielić ktoś pragnący wyjaśnić, dlaczego w ręce ludzkiej kciuk porusza się inaczej niż inne palce. Pierwsza z tych odpowiedzi (wskazująca na aktualne przyczyny badanego zjawiska) odwołałaby się do różnic anatomicznych między kciukiem i innymi palcami. Druga (odwołująca się do ontogenezy) opisałaby rozwój embrionalny kciuka. Trzecia (tzw. wyjaśnienie funkcjonalne) polegałaby na wskazaniu, że przeciwny kciuk ułatwia chwytanie przedmiotów, wspinanie się po drzewach itp. Wreszcie czwarta (odwołująca się do filogenezy) wskazałaby, że człowiek pochodzi od małp, które również miały przeciwny kciuk.

W poszukiwaniach aktualnych przyczyn zachowań się etologia kładła szczególny nacisk nie tylko na zewnętrzne bodźce wyzwalające, lecz zwłaszcza na czynniki endogenne, w szczególności podkreślające rolę tzw. wewnętrznej motywacji jako czynnika warunkującego ujawnianie się określonych zachowań. Charakterystyczne dla etologii jest również skupienie uwagi na dziedzicznych czynnikach sprawczych zachowania się. Szczególnie intensywnie badano więc nie tyle procesy uczenia się i ich skutki, co zachowania się pojawiające się spontanicznie (nawet przy wczesnej izolacji zwierzęcia od innych osobników tego samego gatunku) i charakterystyczne dla badanego gatunku. Tutaj etologia wprowadziła wiele pojęć, które do dziś odgrywają ważną rolę w stawianiu hipotez i w interpretacji uzyskanych danych. Najważniejsze z nich to „bodziec wyzwalający” i „wrodzony mechanizm wyzwalający”, odzwierciedlające pogląd, że zwierzęta w sposób wrodzony (genetycznie zaprogramowany i charakterystyczny dla gatunku) rozpoznają ważne obiekty lub zjawiska w swoim środowisku i reagują na nie. Kolejne z tych pojęć to „sztywny schemat ruchowy” — wysoce stereotypowa koordynacja elementarnych aktów be-

hawioralnych, wyzwalana jako zintegrowana całość. Obecnie mówimy raczej o „programach ruchowych”, nie precyzując, czy chodzi tu o programy ruchowe wrodzone, czy nabyte. Wreszcie pojęcie „instynktu” — zgodnie z definicją Tinbergena — ujmowane jest jako „hierarchicznie zorganizowany mechanizm nerwowy, podatny na przyjęcie określonych bodźców wewnętrznych i zewnętrznych, przygotowujących jego akcję, wyzwalających, i kierujących nią — i reagujący na nie skoordynowanymi ruchami, mającymi znaczenie przystosowawcze”.

Etologia a badania uczenia się

Zainteresowanie wrodzonymi, spontanicznymi formami zachowania się wpłynęło również na perspektywę, z jakiej etolodzy przystępowali do analizy mechanizmów uczenia się. Tradycyjne badania uczenia się stawały w centrum uwagi przede wszystkim wybrane, możliwie elementarne i stereotypowe „reakcje” („odpowiedzi”, „odruchy”) oraz zmiany warunków, które muszą być spełnione dla ich pojawiania się. We wszystkich tych przypadkach uwaga badaczy skupiała się najczęściej dość paradoksalnie — na stanie docelowym, osiąganym na skutek uczenia się — uczenie się było często postrzegane jako przybliżanie się do z góry założonego stanu docelowego, a nie jako nagłe lub stopniowe modyfikacje stanu wyjściowego. Postawa ta wyrażała się w częstym stosowaniu tzw. kryterium (często określanego dość arbitralnie, na przykład jako procent „prawidłowych” odpowiedzi). Często też upraszczano opis zachowania się badanych zwierząt, nierzadko nie wykraczając poza dychotomię „odpowiedzi poprawnych” i „błędów”, bez wnikania w ich charakter ani w przyczyny pojawiania się takich, a nie innych zachowań się. Oczywiście postawa taka, choć dość typowa, nie była uniwersalna. Znamiennym wyjątkiem są tu, na przykład, badania nad tzw. nerwicą eksperymentalną.

Podejście etologii umieściło w centrum uwagi badacza również stan wyjściowy — zachowanie się osobników „naiwnych”. Począwszy od klasycznych prac Tinbergena uczenie się traktowane było jako integralny element instynktu i rozpatrywane z tej perspektywy. Zbliżone stanowisko zajął też inny z wybitnych przedstawicieli klasycznej etologii. W.H. Thorpe, a obecnie zwłaszcza J.L. Gould podtrzymuje taki pogląd. Ponadto etologia rozwinęła szczegółowe badania nad uczeniem się wielu rozmaitych gatunków zwierzęcych, zwłaszcza w kontekście ich przystosowania do wymogów naturalnego środowiska. Kontynuując tradycję badań zapoczątkowanych jeszcze przez O. Heinrotha (nauczyciela K. Lorenza) szczególną uwagę poświęcono tzw. wpajaniu (ang. *imprinting*) i zjawiskom mu pokrewnym.

Czy można więc mówić o istnieniu etologicznej teorii uczenia się? Odpowiedź na to pytanie nie jest

jednoznaczna. Etologia powstała bowiem, gdy istniały już dobrze rozwinięte i cieszące się powszechnym uznaniem tzw. teorie warunkowania, uznawane powszechnie za ogólne teorie uczenia się. Te odkrycia etologii, które nie mieściły się w ich ramach, można więc było potraktować dwojako: albo jako przesłanki wskazujące, że teorie warunkowania należy modyfikować bądź nawet odrzucić, albo jako „wyjątki od reguły”, „specjalne, nietypowe formy uczenia się”. Przez długi czas etologia zajmowała to drugie stanowisko, starając się przyswoić system pojęć teorii warunkowania i włączyć go w ramy własnej teorii zachowania się. Przez długi czas pojawiały się wciąż liczniejsze odkrycia coraz to nowych „specjalnych form uczenia się”, nie mieszczących się w ramach klasycznych teorii warunkowania. W końcu liczba takich przypadków wzrosła do tego stopnia, że ich znaczenie dla ogólnego poglądu na mechanizmy uczenia się nie mogło być dłużej ignorowane. Niedawno Gould i Marler zaproponowali określenie całej grupy zjawisk zbliżonych do wpajania terminem „wybiórcze uczenie się” (ang. *selective learning*). Wymieniają oni następujące cechy charakterystyczne tego typu uczenia się:

- 1) występowanie tzw. okresów krytycznych zwanych też „fazami wrażliwymi”;
- 2) wrodzone wyzwalanie uczenia się przez specyficzne tzw. bodźce-znaki;
- 3) wybiórczość w zapamiętywaniu cech bodźca (zapamiętywanie często jedynie bardzo szczególnych, wielomodalnych jego cech);
- 4) często wysoka oporność na odwracalność, bliska nieodwracalności;
- 5) zazwyczaj brak oczywistego zewnętrznego wzmocnienia.

Jak dotąd ogólny pogląd na mechanizmy uczenia się przyjmowany przez etologów nie stanowi jednak syntezy teorii warunkowania i teorii wybiórczego uczenia się, lecz jest raczej zestawieniem tych dwóch teorii bez ostatecznej ich integracji. Można powiedzieć, że etologiczny pogląd na uczenie się ma dwa korzenie: jeden wywodzący się z własnego podejścia badawczego, drugi przejęty (i przejmowany na bieżąco) z dorobku teorii warunkowania.

Co ciekawe, kontynuatorzy szkół badawczych, które w największym stopniu przyczyniły się do rozwoju teorii warunkowania i jej przyjęcia jako ogólnej teorii uczenia się ostatnio zaczęli również coraz szerzej odwoływać się do zdobyczy etologii. Powstanie etologii nie zahamowało rozwoju nowych kierunków badawczych obierających sobie za przedmiot zachowanie się i uczenie. Należy tu wymienić zwłaszcza socjobiologię, ekologię behawioralną oraz kognitywizm (kierunek stanowiący zarówno kontynuację, jak i polemikę z behawioryzmem, skupiający uwagę na biologicznych podstawach procesów poznawczych zwierząt).

Neuroetologia śpiewu ptaków

W poznawaniu neuroetologicznych mechanizmów uczenia się i pamięci szczególną rolę odegrały badania nad uczeniem się śpiewu przez ptaki. W badaniach tych szczególnie ważne było zastosowanie czysto etologicznej analizy badanych zjawisk oraz konsekwentne teoretyczne podejście etologiczne. Stanowią one zarazem jeden z najlepszych przykładów osiągnięcia badawczego możliwego jedynie dzięki współpracy etologii, neurobiologii i neuroetologii.

Śpiew ptaków to specyficzna, złożona forma wokalizacji, typowa dla samców i pełniąca funkcje obrony terytorium oraz wabienia i pobudzania samic. Najmniejszym jej elementem jest nuta; nuty tworzą sylaby, te zaś — frazy, frazy z kolei składają się na pieśni, zaś pieśni — na repertuar. Nuty i sylaby tworzą różne wzorce, zgodnie z regułami swoistej „składni”, zmieniającymi się w zależności od badanego gatunku.

Śpiew ptaków śpiewających i papug kontrolowany jest przez stosunkowo dobrze poznany system jąder przodomózgowia. Najważniejszym z tych jąder jest NIF (*nucleus interfaccialis*), gdzie inicjowane są sygnały nerwowe związane z wykonywaniem pieśni, następnie HVc (*hyperstriatum ventrale pars caudale*) oraz RA (*nucleus robustus archistriatalis*). Jak się wydaje, jądra HVc i RA występują jedynie u ptaków śpiewających i to tylko u tych, które uczą się śpiewu. Co więcej, u kanarka wykryto słabą, co prawda, ale istotną korelację pomiędzy złożonością pieśni (liczbą sylab) a rozmiarami HVc i RA. System kontroli nerwowej śpiewu ptaków ma jeszcze jedną cechę — nierównomiernie rozwinięte półkule mózgowe. Co ciekawe — podobnie jak w przypadku kontroli mowy u człowieka, również u ptaków śpiewających przewagę ma lewa półkula. Jak wynika z eksperymentów z jedno- i obustronnymi uszkodzeniami w obrębie HVc, uszkodzenia lewostronne powodują o wiele większe zaburzenia struktury pieśni niż podobne uszkodzenia prawostronne.

Uczenie się śpiewu i jego fazy wrażliwe

Jak się ocenia w przypadku mniej więcej połowy gatunków ptaków samce wychowane w izolacji (w dźwiękoszczelnej kamerze odgradzającej je od wszelkich odgłosów dochodzących ze środowiska) śpiewają następnie normalnie, zgodnie ze specyficznym dla gatunku wzorcem. W drugiej połowie przypadków (większość ptaków śpiewających, papugi, kolibry) wczesna izolacja samców powoduje powstanie śpiewu zaburzonego. Jeżeli jednak ptaki te, w określonym wczesnym okresie życia mają możliwość słuchania nagrań śpiewu samca tego samego gatunku, po dojściu do odpowiedniego wieku są w stanie śpiewać normalnie. Dowodzi to, że u tych gatunków decydującą rolę w rozwoju ontogenetycznym śpiewu

odgrywa uczenie się, oparte na percepcji bodźców dźwiękowych.

Pieśń izolowanego ptaka jest normalna, nawet jeśli słuchał on pieśni samca tego samego gatunku jedynie przez krótki czas we wczesnym okresie życia na długo przed rozpoczęciem prób własnego śpiewu. Dowodzi to, że w uczeniu się śpiewu występuje tzw. faza wrażliwa (zwana też „okresem krytycznym”), podobnie jak w wielu innych odmianach wybiórczego uczenia się (na przykład w różnych odmianach wpajania) i wielu innych procesach rozwojowych (na przykład w ontogenezie percepcji wzrokowej ssaków).

W uczeniu się śpiewu wyróżniamy więc trzy kolejne fazy:

— fazę sensoryczną (okres krytyczny, w czasie którego ptak musi mieć możliwość słuchania właściwego modelu pieśni);

— okres „ciszy behawioralnej” (trwający od kilku sekund do kilkudziesięciu dni), w którym informacja zmagazynowana w czasie fazy sensorycznej nie jest w żaden uzewnętrzniający się sposób przesłuchiwana;

— fazę sensorimotoryczną, w czasie której ptak metodą prób i błędów udoskonala swą pieśń, aż do powstania jej ostatecznej postaci, zgodnej z modelem słyszonym podczas fazy sensorycznej.

Często jest tylko jeden okres krytyczny (w późnym dzieciństwie ptaka) umożliwiający nauczenie się pieśni. Jego długość jak również odstęp między fazą sensoryczną i sensorimotoryczną jest swoista dla gatunku. U niektórych gatunków (na przykład u kanarka) istnieje jednak cały system faz wrażliwych: plastyczność umożliwiająca modyfikację pieśni odnawia się w kolejnych cyklach reprodukcyjnych.

Neurobiologiczne i endokrynologiczne korelaty tej plastyczności u kanarka są dość dobrze poznane: w niektórych jądrach mózgu uczestniczących w kontroli pieśni (HVC i RA) stwierdzono występowanie rocznego cyklu rozrostu dendrytów i następnie ich wycofywania się. Cykl ten skorelowany jest ponadto z fluktuacjami poziomu testosteronu we krwi. Sądzi się, że testosteron działa bezpośrednio na system kontroli śpiewu, indukując wzrost (somatyczny i dendrytyczny) niektórych jego neuronów. Wiadomo też z badań behawioralnych, że testosteron stymuluje śpiewanie u młodych ptaków, samic i kastrowanych samców.

Podobnie jak w przypadku innych znanych z etologii i neurobiologii okresów krytycznych, fazy wrażliwe uczenia się śpiewu przez ptaki mają właściwość „samozakończania się” przy dostępie i pod wpływem właściwej stymulacji. Przy braku takich bodźców, okresy te przedłużają się.

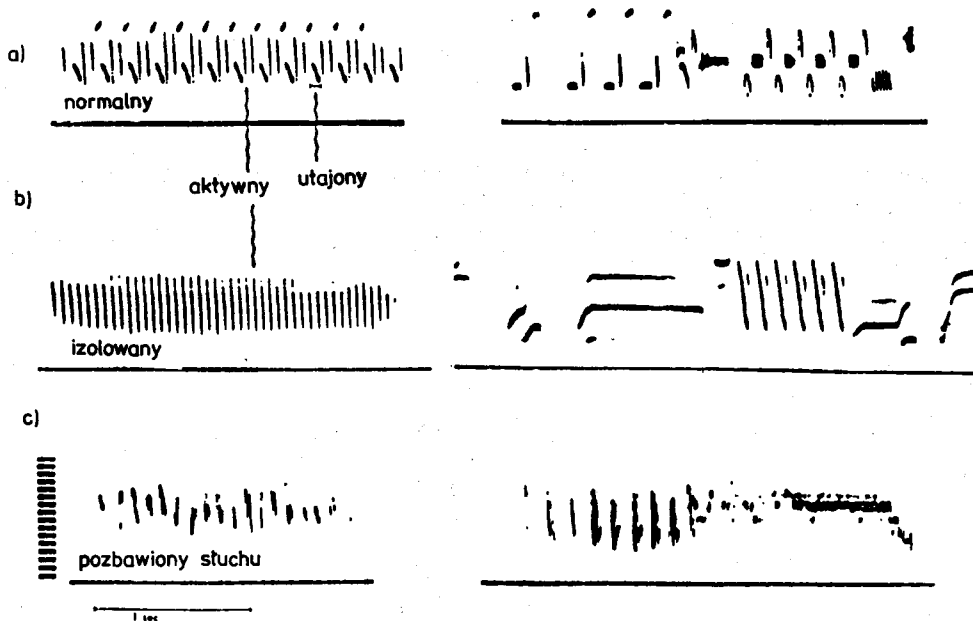
Rola i właściwości wzorców pieśni-szablonów

U wielu gatunków ptaków, osobniki, które w okresie krytycznym miały możliwość słuchania pieśni samca tego samego gatunku, lecz które zostały pozbawione

słuchu przed rozpoczęciem wstępnych prób śpiewu (a więc nie mogły słyszeć własnej wokalizacji) rozwijają pieśń o niezmiernie uproszczonej strukturze, niemal pozbawioną cech charakterystycznych dla gatunku. Natomiast ptaki, które zawsze przebywały w izolacji akustycznej i nigdy nie słyszały pieśni samca własnego gatunku, ale przez cały czas mogły słuchać własnych prób śpiewu — również rozwijają pieśń nienormalną, lecz z zachowaniem o wiele więcej rozpoznawalnych cech charakterystycznych dla gatunku (patrz ryc.). Wskazuje to na istnienie w mózgu ptaków tzw. szablonów (ang. *template*) — wzorców pieśni, do których metodą prób i błędów ptak usiłuje upodobnić własną wokalizację, korzystając w tym ze słuchowego sprzężenia zwrotnego. Ptaki pozbawione słuchu przed rozpoczęciem prób śpiewu pozbawione są możliwości porównywania własnego śpiewu z jego szablonem stąd też wysoce zaburzony charakter ich wokalizacji. U ptaków wychowanych w całkowitej izolacji od dźwięków zewnętrznych pieśń zachowuje jednak wiele rozpoznawalnych cech charakterystycznych dla gatunku; dowodzi to, że szablon nie ma wyłącznie natury nabytej. Z drugiej strony, pieśń takich ptaków nie jest w pełni typowa — co dowodzi, że cechy nabyte udoskonalają ostateczny kształt szablonu pieśni. Sposób w jaki zachodzi to „ulepszenie” szablonu przez jego wzbogacanie własnościami nabytymi nie ma przy tym charakteru uniwersalnego: zależy on od gatunku ptaka. U niektórych gatunków zmieniają się jedynie pewne szczegóły struktury nut i sylab. U innych gatunków niektóre charakterystyczne dla gatunku nuty nie pojawiają się w ogóle w izolacji. Świadczy to o tym, że kodujące je szablony wymagają uaktywnienia przez właściwe bodźce środowiskowe. Ogólny szablon pieśni może więc mieć strukturę złożoną i być w istocie zespołem tzw. szablonów aktywnych i tzw. szablonów utajonych, wymagających uaktywnienia przez odpowiednią stymulację (patrz. ryc.).

Czy wszystkie bodźce słuchowe odbierane w okresie krytycznym mogą posłużyć do wzbogacenia szablonu pieśni? W przypadku większości gatunków ptaków, które muszą uczyć się śpiewu, pieśń samca obcego gatunku nie jest akceptowana jako model własnej pieśni. Samce, które w okresie krytycznym słyszały wyłącznie pieśń samca obcego gatunku, nie będą jej w przyszłości imitować (mimo iż doskonale ją słyszały). Pieśń ich będzie identyczna z pieśnią ptaków, które w okresie krytycznym nie słyszały żadnej pieśni. Dane te świadczą o selektywności w akceptowaniu bodźców słuchowych dochodzących ze środowiska jako modelu przyszłej własnej pieśni.

W przypadku około 15% gatunków ptaków śpiewających występuje jednak imitowanie pieśni innych gatunków. Na pierwszy rzut oka mogłoby się wydawać, że taka zdolność do naśladowania innych gatunków wynika z istnienia bardziej rozwiniętej generalnej zdolności do uczenia się. Przypuszczalnie jest jednak wręcz przeciwnie: zdolność ta wynika



Sonogramy pieśni dwóch gatunków amerykańskich ptaków wróblowatych. A. Pieśni samców normalnych. B. Pieśni samców poddanych wczesnej izolacji. C. Pieśni samców pozbawionych sluchu we wczesnym okresie życia. Strzałki wskazują nuty rozwijające się normalnie nawet w izolacji (a więc kodowane przypuszczalnie przez szablony „aktywne”) oraz nuty nieobecne w pieśni samców izolowanych (a więc kodowane przypuszczalnie przez szablony „utajone”). Wrodzone cechy charakterystyczne dla gatunku są dobrze widoczne w pieśniach samców izolowanych, co świadczy o roli szablonów w formowaniu się pieśni. Niektóre cechy charakterystyczne dla gatunku są zachowane nawet w pieśniach samców pozbawionych sluchu, co z kolei świadczy o roli wrodzonych centralnych programów ruchowych w sterowaniu wykonywaniem pieśni wg Marlana, zmienione.

najprawdopodobniej z mniejszej selektywności mechanizmów umożliwiających filtrowanie bodźców słuchowych. Właśnie dlatego również pieśni innych gatunków mogą być obrane jako model pieśni własnej.

Co decyduje o zaakceptowaniu bodźców akustycznych jako modelu pieśni własnej u pozostałych 85% ptaków śpiewających? Także i w przypadku tych gatunków możliwe jest w pewnych warunkach imitowanie pieśni innych gatunków. Ptaki, które w okresie krytycznym słuchały syntetycznych pieśni, w których elementy pieśni własnego i obcego gatunku zostały sztucznie przemieszane, wkomponowały w strukturę późniejszej własnej pieśni także i elementy pieśni obcego gatunku (zawsze całkowicie przez nie odrzucanej w formie czystej, nawet jeśli wysłuchiwana była na przemian z całą pieśnią własnego gatunku). Dowodzi to, że niektóre elementy pieśni własnego gatunku mogą działać jako bodźce wyzwalające akceptację i uczenie się odbioru innych bodźców dźwiękowych pojawiających się w ich sąsiedztwie czasowym. Jak się wydaje, jedynym i wystarczającym warunkiem uczenia się jest w tym przypadku ścisła korelacja występowania w czasie bodźców wyzwalających uczenie się i bodźców podlegających zapamiętywaniu. Nie jest tu więc, jak się wydaje, potrzebne żadne inne zewnętrzne wzmocnienie.

Jaki charakter mają bodźce wyzwalające akceptację modelu pieśni? Są to z reguły bodźce o charakterze wrodzonym. Najczęściej są to bodźce słuchowe, stanowiące elementy pieśni danego gatunku. W zależności od gatunku może to być obecność pewnych szczególnych nut czy sylab, bądź też wzorzec całej

pieśni i definiujące go cechy charakterystyczne składowe. Mogą to być też bodźce wzrokowe.

Jak się przypuszcza, rolę wrodzonego mechanizmu wyzwalającego akceptację modelu pieśni odgrywać może sam szablon pieśni. Szablon działałby więc nie tylko jako wzorzec, według którego kształtuje się (z udziałem słuchowego sprzężenia zwrotnego) ostateczna forma pieśni w fazie sensorimotorycznej śpiewu, lecz również jako wybiórczy system umożliwiający już w fazie sensorycznej uczenia się śpiewu identyfikację właściwych modeli pieśni przez aktywne „filtrowanie” napływających bodźców słuchowych.

Jak się wydaje, szablony pełnią ponadto jeszcze jedną istotną funkcję w procesie uczenia się śpiewu: przypuszczalnie to aktywacja szablonu zapoczątkowuje proces magazynowania modelu pieśni w pamięci długotrwałej. Jak się wydaje, mechanizm tego jest następujący: złożony dźwięk jest słyszany i przechowywany w pamięci krótkotrwałej aż do chwili, gdy pojawia się bodziec wyzwalający uczenie się. Ten bodziec uaktywnia szablon; uaktywniony szablon zaś z kolei uruchamia komendę przekazania całego złożonego dźwięku do pamięci długotrwałej.

Jak się wydaje, zapamiętywanie złożonych bodźców słuchowych pociąga za sobą daleko idące ich przekształcanie. W szczególności wydaje się, że pieśń rozbijana jest w tym procesie na części składowe: frazy, sylaby i nawet nuty. W fazie sensorimotorycznej rozwoju pieśni musi być więc przywrócony pierwotny porządek jej elementów. W niektórych przypadkach ptak dokonuje ich rekombinacji, co prowadzi do powstania nowych sekwencji. Czasem w pośrednich stadiach rozwojowych pieśni występują też

improwizacje i inwencje, co nadaje pieśni charakter indywidualny.

Czy wszystkie elementy pieśni są nabywane z równą łatwością? Podobnie jak w wielu innych rodzajach uczenia się, obserwujemy również i tu wyraźne preferencje. W sposób zależny od gatunku ptaki skupiają uwagę przede wszystkim na pewnych wybranych parametrach pieśni. Istnieją wyraźne różnice w szybkości uczenia się różnych parametrów pieśni i — najczęściej skorelowane z nimi — różnice w wierności, z jaką są one następnie odtwarzane.

Rola wrodzonych i nabytych programów ruchowych w sterowaniu śpiewem ptaków

Nawet u ptaków wychowanych w izolacji i pozbawionych słuchu w bardzo wczesnym okresie życia mogą być zachowane pewne aspekty charakterystycznej dla gatunku struktury pieśni (ryc.). Dotyczą one między innymi używanych częstotliwości, długości pieśni, jej struktury odcinkowej oraz repertuaru. Dowodzi to, że w determinowaniu charakterystycznych dla danego gatunku cech pieśni uczestniczą nie tylko szablony (wymagające przecież dla swego funkcjonowania słuchowego sprzężenia zwrotnego), lecz także specyficzne dla danego gatunku, wrodzone centralne programy ruchowe. U ptaków pozbawionych słuchu uproszczone, lecz jeszcze rozpoznawalne wersje typowego dla gatunku śpiewu są właśnie generowane wyłącznie przez te programy.

To podwójne sterowanie wykonywaniem śpiewu — za pośrednictwem szablonów uzależnionych od słuchowego sprzężenia zwrotnego i za pośrednictwem autonomicznych centralnych programów ruchowych — stanowi doskonały przykład bardzo często podkreślanego ostatnio przez etologów zjawiska — a mianowicie wielości systemów kontroli zabezpieczających w sposób równoległy lub/i wzajemnie się wspomagający istotne dla zwierzęcia funkcje.

U wielu gatunków pozbawienie słuchu po całkowitym wykrystalizowaniu się pieśni nie wnosi już żadnych zmian w jej kształt. Dowodzi to, że w pełni uformowana pieśń może przejść całkowicie pod kontrolę jedynie nabytego programu ruchowego: dla jej wykonywania szablony przestają już być konieczne.

Neurony specyficzne dla pieśni własnej ptaka

Badania elektrofizjologiczne metodą rejestracji aktywności spontanicznej i wywołanej pojedynczych komórek doprowadziły do wykrycia w HVC wielu ptaków neuronów związanych w sposób specyficzny z własną, wyuczoną pieśnią ptaka. Jak wykazały te badania, HVC zawiera zarówno neurony ruchowe, jak i słuchowe. W obu tych klasach odnaleziono komórki o właściwościach świadczących o ich związku z uczeniem się śpiewu. Tak więc wykryto tam neurony ruchowe, które były aktywne jedynie tuż

przed oraz podczas wykonywania specyficznego wyuczonego wzorca dźwiękowego. Wykryto również neurony słuchowe, które odpowiadały aktywnością jedynie na własną pieśń ptaka. Neurony takie nie reagują lub prawie nie reagują na elementy składowe (frazy) pieśni, odpowiadając jedynie na określone sekwencje takich fraz. Komórki te odpowiadają również na pieśni innych osobników tego samego gatunku, ale wyłącznie tych, które używają tego samego dialektu. Jeżeli pieśń jest zaburzona wskutek izolacji ptaka od wczesnego okresu życia, jego „neurony pieśni” odpowiadają na tę właśnie nietypową jej wersję, a milczą w odpowiedzi na wersję typową dla gatunku. Wreszcie jeżeli pieśń odbiega od modelu słyszanego podczas fazy sensorycznej, neurony te odpowiadają aktywnością na ostateczną wersję pieśni, a nie na jej model.

Wkład etologii w poznanie neuroetologicznych mechanizmów uczenia się śpiewu przez ptaki

Od tych odkryć do ostatecznego rozszyfrowania neuroetologicznych podstaw uczenia się śpiewu przez ptaki czy choćby tylko do ostatecznego zrozumienia neurobiologii szablonów jest jeszcze niezmiernie daleka droga. Dają nam one jednak pojęcie o złożoności i różnorodności czynników dziedzicznych i nabytych uczestniczących w tym procesie; stanowią także, o czym już wspomniano doskonały przykład współpracy etologii, neurobiologii i neuroetologii. Wkład etologii w dziedzinie teorii wyraża się zwłaszcza wprowadzeniem wielu pojęć z ogólnej etologicznej teorii zachowania się i ciągłym podkreśleniem znaczenia określanych nimi zjawisk. Należy wymienić zwłaszcza pojęcia okresu krytycznego, bodźca wyzwalającego, wrodzonego mechanizmu wyzwalającego, programu ruchowego oraz preferencji w uczeniu się elementów złożonych bodźców. W badaniach etologicznych powszechne jest również stwierdzanie specyficzności badanych zjawisk. W dziedzinie metodyki badań doświadczalnych wkład etologii wyraża się zwłaszcza w szerokim stosowaniu metody wczesnej izolacji zwierząt, jak również w przeprowadzaniu szczegółowej etologicznej analizy badanych zachowań jeszcze przed próbami ich korelowania ze zjawiskami z dziedziny neurobiologii.

Co jednak najważniejsze, badania nad neuroetologicznymi mechanizmami uczenia się śpiewu przez ptaki mogą bez wątpienia stanowić źródło inspiracji dla dalszych badań innych typów uczenia się, gdyż ich wyniki zachęcają niewątpliwie do poszukiwania swoich odpowiedników w innych złożonych procesach rozwoju i modyfikacji zachowań się. Badania takie są już obecnie w toku i przynoszą dalsze fascynujące rezultaty; omówienie ich wykracza już jednak poza ramy tego artykułu. □