

## Полвека «выученной беспомощности»

Д. А. Жуков<sup>✉1</sup>

<sup>1</sup> Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, 199034, Россия, Санкт-Петербург, наб. Макарова, д. 6

### Сведения об авторе

Дмитрий Анатольевич Жуков,  
РИНЦ AuthorID: 79722, e-mail:  
dazhukov0@gmail.com

**Для цитирования:** Жуков, Д. А. (2020) Полвека «выученной беспомощности». *Интегративная физиология*, т. 1, № 3, с. 181–186. DOI: 10.33910/2687-1270-2020-1-3-181-186

**Получена** 24 марта 2020; прошла рецензирование 23 мая 2020; принята 2 июня 2020.

**Права:** © Автор (2020). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY-NC 4.0.

**Аннотация.** Дается краткий обзор изучения выученной беспомощности — состояния, формирующегося у животного, подвергнутого неконтролируемому стрессу. Выученная беспомощность характеризуется угнетением когнитивных, эмоциональных и моторных функций. Поэтому выученная беспомощность рассматривается как модель депрессивного состояния человека. Теоретическое значение изучения выученной беспомощности в том, оно затрагивает некие фундаментальные свойства нервной системы, поскольку это состояние получено не только у представителей всех классов позвоночных животных, но и у беспозвоночных животных и даже смоделировано на отдельных ганглиях тараканов. Ключевым фактором для формирования выученной беспомощности является неконтролируемость воздействия — невозможность приспособиться к стимулу, невозможность избежать или избавиться от его действия или же невозможность предсказать появление этого стимула.

**Ключевые слова:** выученная беспомощность, стресс, неконтролируемость, непредсказуемость, неизбежность.

## Half a century of “learned helplessness”

D. A. Zhukov<sup>✉1</sup>

<sup>1</sup> Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, 6 Makarova Emb., Saint Petersburg 199034, Russia

### Author

Dmitry A. Zhukov, RSCI AuthorID: 79722, e-mail: dazhukov0@gmail.com

**For citation:** Zhukov, D. A. (2020) Half a century of “learned helplessness”. *Integrative Physiology*, vol. 1, no. 3, pp. 181–186. DOI: 10.33910/2687-1270-2020-1-3-181-186

**Received** 24 March 2020; reviewed 23 May 2020; accepted 2 June 2020.

**Copyright:** © The Author (2020). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY-NC License 4.0.

**Abstract.** The paper provides a brief review of the study of learned helplessness — a state formed in animals subjected to uncontrollable stress. Learned helplessness is characterized by inhibition of cognitive, emotional, and motor functions. Therefore, learned helplessness is considered as a model of human depression. The study of learned helplessness is theoretically viable because this phenomenon affects certain fundamental properties of the nervous system — this condition is observed not only in the representatives of all classes of vertebrates, but also in invertebrates. Besides, the condition was modeled on certain ganglia of the cockroach. The key factor for the formation of learned helplessness is the stimulus uncontrollability, i. e. the inability to adapt to the stimulus, the inability to avoid or get rid of its action, or the inability to predict the appearance of this stimulus.

**Keywords:** learned helplessness, stress, uncontrollability, unpredictability, unescapability.

Около полувека назад в научной литературе появился термин «выученная беспомощность» (ВБ) для обозначения состояния животного с дефицитом когнитивных, моторных и эмоциональных функций, возникающего после применения к нему неконтролируемого стрессорного воздействия (Overmier, Seligman 1967; Seligman et al. 1968). В дальнейших работах было показано, что причиной выученной беспомощности является не стресс сам по себе — каким бы сильным он ни был, — а фактор неконтролируемости (Drugan et al. 1997; Maier et al. 1972; Weiss 1970; 1971; Seligman, Beagley 1975). Воздействие является неконтролируемым, если оно характеризуется одним или несколькими следующими свойствами: животное не может приспособиться к нему; животное не может ни избавиться, ни избежать его; животное не может предсказать его появление.

Практическое значение ВБ в том, что оно рассматривается как модель депрессивного расстройства человека. Теоретическое значение изучения ВБ в том, оно затрагивает некие фундаментальные свойства нервной системы, поскольку ВБ получена не только у представителей всех классов позвоночных животных, но и у беспозвоночных животных и даже смоделирована на отдельных ганглиях тараканов (Eisenstein et al. 2016).

Нельзя не отметить, что впервые ВБ была получена в лаборатории И. П. Павлова (Шенгер-Крестовникова 1921). Модель была получена случайно, в ходе эксперимента, имевшего совсем другие цели — исследование возможностей зрительной сенсорной системы. С помощью метода условных рефлексов собаку обучали отличать круг от эллипса. Форму эллипса постепенно, от опыта к опыту, меняли так, чтобы он все больше и больше походил на круг. Когда соотношение осей эллипса достигло 8:9, собака стала ошибаться. Она не смогла научиться различать фигуры даже за три недели занятий, а потом у нее внезапно исчезла способность отличать круг даже от ярко выраженного, вытянутого эллипса. Более того, у собаки пропали и все другие условные рефлексы, выработанные прежде. Собака, ранее спокойно стоявшая в станке, теперь «была постоянно в движении и повизгивала». Таким образом, впервые в эксперименте было показано, что неконтролируемая ситуация приводит к нарушениям в поведении, которые укладываются в триаду депрессивного синдрома: когнитивный, моторный и эмоциональный дефицит.

Обратим внимание на то, что собака не испытывала ни боли, ни голода, ни каких-либо

других неприятных физических ощущений. Единственным фактором, изменившим поведение и психику животного, оказалась невозможность установить закономерность появления пищи, т. е. неконтролируемость ситуации.

К сожалению, значение этого результата для науки о поведении осталось непонятым современниками, хотя в те годы нарушения поведения экспериментальных животных активно изучались, в том числе и в лаборатории самого И. П. Павлова. Экспериментальные неврозы (как тогда называли животные модели психических расстройств человека) исследователи вызывали стимулами, связанными с болью и испугом животного. Видимо, это было связано с тем, что тогда только недавно закончилась Первая мировая война и гражданская война в России и имелось огромное количество больных нервными и психическими болезнями, вызванными сражениями, голодом, лишениями. Книги по психиатрии содержали множество примеров расстройств, вызванных войной. Врачи и биологи сосредоточили свое внимание на последствиях сильнейших воздействий, а возможность или невозможность контролировать жизненную ситуацию как фактор воздействия на психику даже не рассматривали. Как бы то ни было, теперь термин «выученная беспомощность» является переводом с английского.

Поскольку ключевым фактором для формирования ВБ является невозможность для экспериментального животного контролировать ситуацию, то для выработки этого состояния не обязательно прибегать к болевому воздействию, даже очень слабому. Хорошая модель ВБ — неконтролируемый доступ к витальным ресурсам (Job, Barnes 1995). Двух крыс помещают в клетки с поилками, вода из которых поступает при нажатии педали. Но в одной из клеток педаль «холостая», то есть нажатие на нее не влияет на работу поилки. Вода поступает только тогда, когда на педаль нажимает крыса в другой клетке. Через неделю такого режима у крыс, которые находились в неконтролируемой ситуации, отмечаются все симптомы ВБ. Существенно, что никаких признаков обезвоживания организма у этих животных не обнаруживали. Это означает, что стрессорным фактором явилась не жажда, а фактор неконтролируемости.

В модели хронического умеренного стресса ВБ у крыс получают в результате того, что на протяжении четырех недель их подвергают различным воздействиям: наклон клетки, мокрая подстилка, инверсия светового дня (темнота днем, свет по ночам), лишение корма, лишение

воды, рассаживание в клетки поодиночке, ссаживание в одну клетку животных из двух клеток (социальный стресс плюс перенаселенность) (Willner 2016). Каждую неделю порядок воздействий меняется в квазислучайном порядке, чтобы сохранялась непредсказуемость ситуации. Результатом такой процедуры была стабильная ВБ у животных. На этой модели показано, что ВБ сопровождается агедонией — снижением потребления раствора сахараина, — что является объективным показателем эмоционального дефицита. Эта модель интересна тем, что использованное воздействие копирует «стресс повседневности» (everyday life stress), развивающийся у многих людей в результате множества мелких неприятностей. Каждое из воздействий, которое было применено к крысам и мышам, если применять только его одно, тоже вызовет стресс и последующие нарушения в поведении. Но все параметры поведения и физиологические показатели быстро вернутся к норме по окончании воздействия или даже во время него. Однако после длительной череды непредсказуемых воздействий животные демонстрировали ВБ, которая сохранялась несколько месяцев. Эта модель депрессии человека адекватна еще и длительностью сохранения полученных изменений в поведении.

Для человека основной источник стресса — не физические воздействия, а социальные. Постоянное социальное давление тоже приводит к ВБ. Две незнакомые мыши вступают в агонистический контакт. Проигравшая поединок особь испытывает стресс, однако все физиологические и биохимические параметры возвращаются к норме через несколько часов. Если животное постоянно терпит поражения при социальных контактах, то ситуация становится для него неконтролируемой, и в результате у животных с опытом постоянных поражений в социальных конфликтах возникает стойкое, сохраняющееся неделями, расстройство функций, характерное для выученной беспомощности (Кудрявцева и др. 2017).

Для развития ВБ не обязательно непосредственное участие в контактах. Если самок мышей содержать рядом с агрессивным самцом, который постоянно побеждает в поединках, то у самок развивается ВБ. При такой постановке опыта самка отделена от самца прозрачным барьером с многочисленными отверстиями. Животные видят друг друга и воспринимают запах соседа, но не могут вступать в непосредственный контакт. Отметим, что ВБ была вызвана отнюдь не недоступностью самца для самки, которая приходила в половое возбужде-

ние. Самки держались в дальнем углу своей половины клетки, как можно дальше от самца — он явно был аверсивным и, увы, неизбежным стимулом (Августинович 2003). Эта модель является первой моделью ВБ, полученной на самках, которые, вообще говоря, устойчивее самцов к социальному стрессу (Dadomo et al. 2018).

Достоинства двух последних моделей ВБ в том, что в них не использованы факторы физической среды, а только социальные контакты. Обе модели воспроизводят реальную ситуацию человеческой жизни: люди часто страдают от своей, может быть только субъективной, неуспешности и порой вынуждены постоянно находиться бок о бок с неприятными им людьми.

Чувствительность к неконтролируемому стрессу и, соответственно, вероятность формирования ВБ зависит от наследственных факторов. В частности, имеет значение врожденная стратегия поведения животных. Крысы, генетически селектированные по высокой и низкой скорости выработки условного рефлекса активного избегания, демонстрировали различную реакцию на неконтролируемый стресс (Жуков 1996). Животные с высокой скоростью выработки активного избегания демонстрировали ВБ, а животные с низкой скоростью выработки активного избегания, подвергнутые стрессорирующей процедуре в неконтролируемых условиях, проявляли повышенную тревогу, но не ВБ. Этот вывод подкрепляется тем, что различия в реактивности двух линий крыс не ограничивались изменениями в поведении. У крыс с ВБ была ослаблена регуляция гипофиз-адреналовой системы по механизму отрицательной обратной связи (положительный дексаметазоновый тест — один из биологических маркеров депрессии человека (Nelson, Davis 1997)). У крыс, резистентных к ВБ, несмотря на повышенную секрецию кортикостерона, торможение гипофиз-адреналовой системы по механизму отрицательной обратной связи сохранялось.

Следует подчеркнуть, что две линии крыс, селектированные по противоположной способности в выработке активного избегания, различаются именно своими врожденными стратегиями поведения, а не способностью к обучению вообще или памятью. Животные, хорошо обучающиеся активному избеганию, плохо обучаются пассивному избеганию, и наоборот: низкая скорость выработки активного избегания сочетается с высокой способностью к выработке избегания пассивного (Виноградова, Жуков 1998; Vinogradova, Zhukov 1999).

Большая чувствительность к неконтролируемому воздействию и склонность к формированию ВБ у животных с активной стратегией поведения (высокой скоростью формирования условного рефлекса активного избегания) была показана и для генетически гетерогенной популяции крыс Вистар, селективированных фенотипически по тому же признаку. Животных подвергали хроническому умеренному стрессу и тестировали их поведение. У животных с активной стратегией поведения резко возрастало время неподвижности в тесте Порсолта, возрастала тревожность и снижалось потребление сладкого раствора. Напротив, животные с изначально пассивным поведением после четырехнедельного стресса демонстрировали изменения в поведении,

противоположные «активным» особям (Виноградова и др. 2013).

В заключение отметим, что с использованием модели ВБ за последние полвека исследованы многие нейробиохимические механизмы формирования и предрасположенности к депрессивно-подобным состояниям. Изучены и продолжают интенсивно изучаться и биологические маркеры ВБ, в частности нарушения иммунной системы, которые могут явиться одним из новых подходов терапии депрессии человека (Кудрявцева и др. 2017).

Несмотря на более чем полувековую историю, ВБ является актуальным инструментом в исследовании мозговых механизмов, в особенности механизмов постстрессорных расстройств (Maier, Seligman 2016).

## Литература

- Августинович, Д. Ф. (2003) Тревожность самок, вызванная длительным психоэмоциональным воздействием. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 89, № 7, с. 858–867.
- Виноградова, Е. П., Жуков, Д. А. (1998) Выработка пассивного избегания у крыс линий КНА и КЛА. *Физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 84, № 1–2, с. 131–132.
- Виноградова, Е. П., Немец, В. В., Жуков, Д. А. (2013) Активная стратегия поведения как фактор риска депрессивноподобных нарушений после хронического умеренного стресса. *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, т. 63, № 5, с. 589–596. DOI: 10.7868/S0044467713050109
- Жуков, Д. А. (1996) Реакция особи на неконтролируемое воздействие зависит от стратегии поведения. *Физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 82, № 4, с. 21–29.
- Кудрявцева, Н. Н., Шурлыгина, А. В., Галямина, А. Г. и др. (2017) Иммунопатология смешанного тревожно/депрессивного расстройства: экспериментальный подход к коррекции иммунодефицитных состояний (обзор). *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, т. 67, № 6, с. 671–692. DOI: 10.7868/S0044467717060016
- Шенгер-Крестовникова, Н. Р. (1921) К вопросу о дифференцировке зрительных раздражителей. *Известия Педагогического научного института им. П. Ф. Лесгафта*, т. 3, с. 1–41.
- Dadomo, H., Gioiosa, L., Cigalotti, J et al. (2018) What is stressful for females? Differential effects of unpredictable environmental or social stress in CD1 female mice. *Hormones and Behavior*, vol. 98, pp. 22–32. PMID: 29187314. DOI: 10.1016/j.yhbeh.2017.11.013
- Drugan, R. C., Basile, A. S., Ha, J. H. et al. (1997) Analysis of the importance of controllable versus uncontrollable stress on subsequent behavioral and physiological functioning. *Brain Research. Brain Research Protocols*, vol. 2, no. 1, pp. 69–74. PMID: 9438074. DOI: 10.1016/S1385-299X(97)00031-7
- Eisenstein, E. M., Eisenstein, D. L., Sarma, J. S. M. (2016) An exploration of how to define and measure the evolution of behavior, learning, memory and mind across the full phylogenetic tree of life. *Communicative & Integrative Biology*, vol. 9, no. 3, article e1166320. PMID: 27489578. DOI: 10.1080/19420889.2016.1166320
- Job, R. F., Barnes, B. W. (1995) Stress and consumption: Inescapable shock, neophobia, and quinine finickiness in rats. *Behavioral Neuroscience*, vol. 109, no. 1, pp. 106–116. PMID: 7734066. DOI: 10.1037/0735-7044.109.1.106
- Maier, S. F., Anderson, C., Lieberman, D. A. (1972) Influence of control of shock on subsequent shock-elicited aggression. *Journal of Comparative Physiological Psychology*, vol. 81, no. 1, pp. 94–100. PMID: 4672574. DOI: 10.1037/h0033329
- Maier, S. F., Seligman, M. E. P. (2016) Learned helplessness at fifty: Insights from neuroscience. *Psychological Review*, vol. 123, no. 4, pp. 349–367. PMID: 27337390. DOI: 10.1037/rev0000033
- Nelson, J. C., Davis, J. M. (1997) DST studies in psychotic depression: A meta-analysis. *The American Journal of Psychiatry*, vol. 154, no. 11, pp. 1497–1503. PMID: 9356556. DOI: 10.1176/ajp.154.11.1497
- Overmier, J. B., Seligman, M. E. (1967) Effects of inescapable shock upon subsequent escape and avoidance responding. *Journal of Comparative Physiological Psychology*, vol. 63, no. 1, pp. 28–33. PMID: 6029715. DOI: 10.1037/h0024166
- Seligman, M. E., Beagley, G. (1975) Learned helplessness in the rat. *Journal of Comparative Physiological Psychology*, vol. 88, no. 2, pp. 534–541. DOI: 10.1037/h0076430

- Seligman, M. E., Maier, S. F., Geer, J. H. (1968) Alleviation of learned helplessness in the dog. *Journal of Abnormal Psychology*, vol. 73, no. 3, pp. 256–262. PMID: 5658526. DOI: 10.1037/h0025831
- Vinogradova, E. P., Zhukov, D. A. (1999) Development of passive avoidance in KHA and KLA rats. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, vol. 29, no. 2, pp. 125–126. DOI: 10.1007/bf02465315
- Weiss, J. M. (1970) Somatic effects of predictable and unpredictable shock. *Psychosomatic Medicine*, vol. 32, no. 4, pp. 397–408. PMID: 5535207. DOI: 10.1097/00006842-197007000-00008
- Weiss, J. M. (1971) Effects of coping behavior with and without a feedback signal on stress pathology in rats. *Journal of Comparative Physiological Psychology*, vol. 77, no. 1, pp. 22–30. PMID: 5166077. DOI: 10.1037/h0031581
- Willner, P. (2016) The chronic mild stress (CMS) model of depression: History, evaluation and usage. *Neurobiology of Stress*, vol. 6, pp. 78–93. PMID: 28229111. DOI: 10.1016/j.ynstr.2016.08.002

## References

- Avgustinovich, D. F. (2003) Trevozhnost' samok, vyzvannaya dlitel'nym psikoemotsional'nym vozdeystviem [Anxiety in females caused by long-term psycho-emotional stress]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 89, no. 7, pp. 858–867. (In Russian)
- Dadomo, H., Gioiosa, L., Cigalotti, J. et al. (2018) What is stressful for females? Differential effects of unpredictable environmental or social stress in CD1 female mice. *Hormones and Behavior*, vol. 98, pp. 22–32. PMID: 29187314. DOI: 10.1016/j.yhbeh.2017.11.013 (In English)
- Drugan, R. C., Basile, A. S., Ha, J. H. et al. (1997) Analysis of the importance of controllable versus uncontrollable stress on subsequent behavioral and physiological functioning. *Brain Research. Brain Research Protocols*, vol. 2, no. 1, pp. 69–74. PMID: 9438074. DOI: 10.1016/s1385-299x(97)00031-7 (In English)
- Eisenstein, E. M., Eisenstein, D. L., Sarma, J. S. M. (2016) An exploration of how to define and measure the evolution of behavior, learning, memory and mind across the full phylogenetic tree of life. *Communicative & Integrative Biology*, vol. 9, no. 3, article e1166320. PMID: 27489578. DOI: 10.1080/19420889.2016.1166320 (In English)
- Job, R. F., Barnes, B. W. (1995) Stress and consumption: Inescapable shock, neophobia, and quinine finickiness in rats. *Behavioral Neuroscience*, vol. 109, no. 1, pp. 106–116. PMID: 7734066. DOI: 10.1037/0735-7044.109.1.106 (In English)
- Kudryavtseva, N. N., Shurlygina, A. V., Galyamina, A. G. et al. (2017) Immunopatologija smeshannogo trevozhno/depressivnogo rasstrojstva: eksperimental'nyj podkhod k korrekcii immunodefitsitnykh sostojanij (obzor) [Immunopathology of mixed anxiety/depression disorder: An experimental approach to the study of immunodeficiency (review)]. *Zhurnal vysshej nervnoj dejatel'nosti im. I. P. Pavlova — I. P. Pavlov Journal of Higher Nervous Activity*, vol. 67, no. 6, pp. 671–692. DOI: 10.7868/S0044467717060016 (In Russian)
- Maier, S. F., Anderson, C., Lieberman, D. A. (1972) Influence of control of shock on subsequent shock-elicited aggression. *Journal of Comparative Physiological Psychology*, vol. 81, no. 1, pp. 94–100. PMID: 4672574. DOI: 10.1037/h0033329 (In English)
- Maier, S. F., Seligman, M. E. P. (2016) Learned helplessness at fifty: Insights from neuroscience. *Psychological Review*, vol. 123, no. 4, pp. 349–367. PMID: 27337390. DOI: 10.1037/rev0000033 (In English)
- Nelson, J. C., Davis, J. M. (1997) DST studies in psychotic depression: A meta-analysis. *The American Journal of Psychiatry*, vol. 154, no. 11, pp. 1497–1503. PMID: 9356556. DOI: 10.1176/ajp.154.11.1497 (In English)
- Overmier, J. B., Seligman, M. E. (1967) Effects of inescapable shock upon subsequent escape and avoidance responding. *Journal of Comparative Physiological Psychology*, vol. 63, no. 1, pp. 28–33. PMID: 6029715. DOI: 10.1037/h0024166 (In English)
- Seligman, M. E., Beagley, G. (1975) Learned helplessness in the rat. *Journal of Comparative Physiological Psychology*, vol. 88, no. 2, pp. 534–541. DOI: 10.1037/h0076430 (In English)
- Seligman, M. E., Maier, S. F., Geer, J. H. (1968) Alleviation of learned helplessness in the dog. *Journal of Abnormal Psychology*, vol. 73, no. 3, pp. 256–262. PMID: 5658526. DOI: 10.1037/h0025831 (In English)
- Shenger-Krestovnikova, N. R. (1921) K voprosu o differentsirovke zritel'nykh razdrzhitel'ej [On the issue of differentiation of visual stimuli]. *Izvestija Pedagogicheskogo nauchnogo instituta im. P. F. Lesgafta*, vol. 3, pp. 1–41. (In Russian)
- Vinogradova, E. P., Nemetz, V. V., Zhukov, D. A. (2013) Aktivnaya strategiya kak faktor riska depressivnopodobnykh narushenij posle khronicheskogo umerennogo stressa [Active coping style as a risk factor of depressive-like disorders after chronic mild stress]. *Zhurnal vysshej nervnoj dejatel'nosti im. I. P. Pavlova — I. P. Pavlov Journal of Higher Nervous Activity*, vol. 63, no. 5, pp. 589–596. DOI: 10.7868/s0044467713050109 (In Russian)
- Vinogradova, E. P., Zhukov, D. A. (1999) Development of passive avoidance in KHA and KLA rats. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, vol. 29, no. 2, pp. 125–126. DOI: 10.1007/bf02465315 (In English)
- Vinogradova, E. P., Zhukov, D. A. (1998) Vyrabotka passivnogo izbeganiya u krysi linij KNA i KLA [Passive avoidance conditioning in KHA and KLA rats]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 84, no. 1–2, pp. 131–132. (In Russian)
- Weiss, J. M. (1970) Somatic effects of predictable and unpredictable shock. *Psychosomatic Medicine*, vol. 32, no. 4, pp. 397–408. PMID: 5535207. DOI: 10.1097/00006842-197007000-00008 (In English)

- Weiss, J. M. (1971) Effects of coping behavior with and without a feedback signal on stress pathology in rats. *Journal of Comparative Physiological Psychology*, vol. 77, no. 1, pp. 22–30. PMID: 5166077. DOI: 10.1037/h0031581 (In English)
- Willner, P. (2016) The chronic mild stress (CMS) model of depression: History, evaluation and usage. *Neurobiology of Stress*, vol. 6, pp. 78–93. PMID: 28229111. DOI: 10.1016/j.ynstr.2016.08.002 (In English)
- Zhukov, D. A. (1996) Reaktsiya osobi na nekontroliruemoe vozdejstvie zavisit ot strategii povedenija [The reaction of the individual to an uncontrollable exposure depends on the behavioral strategy]. *Fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 82, no. 4, pp. 21–29. (In Russian)