

А. Б. Коган

ОСНОВЫ ФИЗИОЛОГИИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Издание второе,
переработанное и дополненное

Допущено
Министерством высшего и среднего
специального образования СССР
в качестве учебника для студентов
биологических специальностей
высших учебных заведений

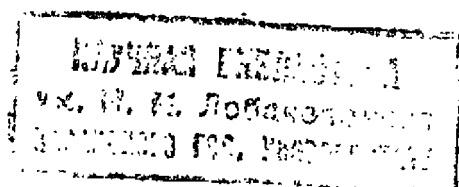


Москва
«Высшая школа»
1988

ББК 28.91
К 57
УДК 612.8

Рецензенты:

кафедра высшей нервной деятельности
Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова
(зав. кафедрой проф. Б. И. Котляр);
академик АН СССР М. Н. Ливанов
(Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии АН СССР)



Коган А. Б.

К 57 Основы физиологии высшей нервной деятельности:
Учеб. для биол. спец. вузов.—2-е изд., перераб. и доп.—
М.: Высш. шк., 1988.—368 с.: ил.

ISBN 5—06—001444—4

Учебник состоит из двух частей: общей физиологии высшей нервной деятельности, где изложены общие свойства условных рефлексов и нервных процессов, лежащих в их основе, и частной физиологии высшей нервной деятельности, где рассмотрены особенности условно-рефлекторного поведения основных классов животных, а также высшая нервная деятельность человека. 2-е издание (1-е --1959 г.) значительно обновлено; особое внимание обращено на возможности использования высшей нервной деятельности для решения практических задач.

2007020000 (4309000000) —501
К _____ 89—88
001 (01) —88

ББК 28.91
5А 2.2

ISBN 5—06—001444—4

© Издательство «Высшая школа», 1988

Со времени первого издания «Основ физиологии высшей нервной деятельности» (Москва, 1959) прошло около 30 лет. Это был первый опыт создания учебника по предмету, который только что был введен в учебные планы студентов биологических специальностей. За прошедшее время наши знания в области физиологии высшей нервной деятельности чрезвычайно расширились, получили развитие многие направления, возникшие за последние годы, появились новые разделы, углубился нейрофизиологический анализ механизмов работы мозга, во многом изменились подходы к познанию природы мыслительной деятельности человека, появились новые возможности практического использования знания высших функций мозга.

Все это потребовало коренной переработки учебника, замены устаревшего материала новым, пополнения книги накопившимися за это время фактами и идеями. Особое внимание уделено главам частной физиологии высшей нервной деятельности у разных видов животных, где биолог соответствующей специальности (ихтиолог, энтомолог, герпетолог, орнитолог и др.) может получить интересные его сведения. Основательно переработаны главы физиологии высшей нервной деятельности человека. Они содержат результаты многочисленных, продолжающих накапливаться психофизиологических и нейропсихологических исследований и могут представлять интерес не только для физиологов биологического профиля, но также для психологов, врачей и педагогов.

Конечно, и после такой переработки учебник не лишен некоторых недостатков и погрешностей. Поэтому автор будет признателен всем, кто поможет избежать их в дальнейшем своими замечаниями и советами.

Автор выражает благодарность сотрудникам Института нейрокибернетики и кафедры физиологии человека и животных Ростовского государственного университета им. М. А. Суслова: Т. В. Алейниковой, М. Х. Закиян, О. Ф. Маркштедер, Т. А. Амелиной, Е. В. Яковлевой, И. Ф. Калмыкову, оказавшим большую помощь в подготовке данного учебника к печати.

Автор

Курс физиологии высшей нервной деятельности читается в университетах, педагогических, медицинских и сельскохозяйственных высших учебных заведениях. Однако учебника по этой дисциплине студенты не имеют. Вытекающие отсюда чрезвычайные трудности преподавания побудили к попытке составить такой учебник для биологов.

Первоисточником и основой этой молодой науки бесспорно должен оставаться монографический труд И. П. Павлова «Лекции о работе больших полушарий головного мозга». Ценными пособиями являются изданный Ленинградским университетом «Курс лекций по физиологии высшей нервной деятельности» Э. Айрапетянца, В. Балакшиной, К. Быкова, Н. Подкопаева и А. Риккль под редакцией акад. К. М. Быкова (1941) и прочитанные на курсах по усовершенствованию врачей «Лекции по физиологии высшей нервной деятельности» акад. Л. А. Орбели (1945).

За последние годы Львовский университет издал краткое пособие для студентов и врачей «Физиология высшей нервной деятельности» Я. П. Склярова под редакцией Г. В. Фольборта (1955), а в издании Московского университета вышли «Лекции по сравнительной физиологии высшей нервной деятельности» Л. Г. Воронина (1957). Последние обобщают большой материал работы автора «Лекций» в этой области. В перечисленных пособиях студент-биолог найдет систематическое изложение основ учения об условных рефлексах.

К настоящему времени накопился громадный материал по частной физиологии высшей нервной деятельности животных и человека. Собрано очень много, правда пока разрозненных, фактов изучения условных рефлексов у животных разных классов, отрядов и видов. В связи с этим встал вопрос и об использовании фактов, накопленных экспериментальной психологией, освободив их от антропоморфических толкований. Наконец, имеется уже немалое число случаев разнообразнейшего прикладного использования условных рефлексов в практике медицины, педагогики, сельского хозяйства. Все эти сведения, несомненно нужные учащемуся, введены в учебник и заняли в нем свое место.

Учебник написан для биологов. Поэтому он построен в сравнительном и, когда это было возможным, в эволюционном плане.

Частная физиология высшей нервной деятельности выделена в большой самостоятельный раздел, потребовавший особенно много труда и внимания. В этом разделе мы хотели собрать для биологов разных специальностей конкретный материал описания и, по возможности, физиологического объяснения поведения изучаемых ими животных. Здесь, к примеру, энтомолог должен найти собранные и систематизированные сведения о высшей нервной деятельности насекомых, ихтиолог — о высшей нервной деятельности рыб, орнитолог — птиц и т. д.

На учебнике несомненно отразились некоторые «трудности роста» сравнительного направления в физиологии высшей нервной деятельности.

Первая трудность заключается в том, что по многим важным понятиям и терминам в этой области еще отсутствует единое понимание как их содержания, так и границ применения. Можно ли, например, говорить об условных рефлексах у червей? По этому вопросу мнения ведущих исследователей, даже непосредственных учеников И. П. Павлова, расходятся. Другая трудность создается бесконечным разнообразием методик и методических вариаций, часто препятствующих сравнению результатов, получаемых в разных исследованиях. Наконец, многочисленные проблемы — «белые пятна» в сравнительном изучении условных рефлексов — чрезвычайно затрудняют обобщение наличного материала. Пожалуй, трудно найти такие акты или свойства рефлекторной деятельности, которые были бы последовательно прослежены на всех основных представителях, особенно на переломных этапах эволюции животного мира. Поэтому раздел частной физиологии получился более феноменологическим, чем сравнительным или эволюционным.

Просмотр корректур перед выходом учебника в свет показал, что за время, прошедшее после сдачи рукописи в печать, в области физиологии высшей нервной деятельности появилось много новых фактов и обобщений. К сожалению, по техническим причинам только малую их часть удалось включить дополнительно в текст.

Полностью отдавая себе отчет в слабых местах этого учебника по новой дисциплине, автор с благодарностью примет все замечания и советы, которые ему будут даны.

А. Коган

В процессе тысячелетней эволюции мира животных развивалась их способность гибко адаптировать свое поведение к условиям окружающей среды. Эта способность достигла высочайшего совершенства в функциях нервной системы, особенно с развитием исключительно ценных для выживания свойств: фиксации следов пережитых событий. Такая *память*, в широком смысле этого слова, позволяла каждой особи действовать, исходя из собственного жизненного опыта, показывала связь событий в окружающем мире, а при формировании мозга человека явилась основой механизмов его мыслительной деятельности.

Над инертными, врожденными, общими для всех особей вида формами поведения, реализуемыми безусловными рефлексами, возникают и развиваются гибкие, приобретаемые путем жизненного опыта индивидуальные формы поведения, которые реализуются в простейших проявлениях в виде условных рефлексов. Такая высшая нервная деятельность развивается и совершенствуется, обеспечивая все более гибкое и тонкое приспособление поведения к меняющимся условиям окружающей среды.

Учение о высшей нервной деятельности, ознаменовавшее материалистический научный подход к пониманию природы разумного поведения и явлений психики, является великим достижением отечественной научной мысли. Его основы заложены трудами И. М. Сеченова и И. П. Павлова, оно творчески развивается в исследованиях советских ученых.

В первом разделе учебника излагаются история открытия условных рефлексов, условия их образования, специализации и приспособительной изменчивости. Рассмотрены сложные формы высшей нервной деятельности животных.

Во втором разделе детально описаны особенности условных рефлексов у животных разных видов в широком диапазоне: от простейших до антропоидов. Особое внимание уделено практическому использованию этих особенностей в народном хозяйстве. В изучении высшей нервной деятельности человека центральным является вопрос о социально обусловленном формировании второй сигнальной системы, механизмах мыслительной деятельности и поведении человека.

Далеко не на все вопросы физиологии высшей нервной деятельности в настоящее время получены ответы. По поводу многих из них существуют разные мнения. Однако очень важно, что эта область знания быстро развивается и входит во взаимно полезные контакты со смежными науками.

Часть I

ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Глава I

ВОЗНИКНОВЕНИЕ, СОДЕРЖАНИЕ И МЕТОДЫ ФИЗИОЛОГИИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

С незапамятных времен внимание человека привлекали проявления психической жизни. Откуда берутся мысли? Как понимать сознание, вмещающее весь мир и управляющее нашими поступками? Что такое память, хранящая все, что мы узнаем? Зачатки психической деятельности можно было видеть уже в целесообразном поведении животных, диктуемом обстановкой, в их способности приобретать жизненный опыт и руководствоваться им. Психика человека давно стала предметом специальной науки — психологии. Но только в нашем столетии в итоге трудного пути познания и преодоления многих препятствий возникла наука — *физиология высшей нервной деятельности*, которая изучает работу мозга как материального субстрата психических процессов.

«Рефлексы головного мозга» И. М. Сеченова

Успехи естественных наук уже давно создавали предпосылки для раскрытия природы психических явлений. Однако еще долго господствовали религиозно-мистические представления о бесплотной «душе», командующей телом. Поэтому французский философ и естествоиспытатель Рене Декарт (1596—1650), провозгласив принцип рефлекса — отраженного действия как способа деятельности мозга, остановился на половине пути, не смея распространить его на проявления психической сферы. Такой смелый шаг сделал 200 лет спустя «отец русской физиологии» *Иван Михайлович Сеченов* (1829—1905).

Научная деятельность И. М. Сеченова тесно связана с общественным подъемом в России 60-х годов, с борьбой против крепостничества и произвола самодержавия. Этот подъем был подготовлен пропагандой революционных демократов-просветителей А. И. Герцена, В. Г. Белинского, Н. Г. Чернышевского и других,

передовые взгляды которых определили идейное направление научной деятельности И. М. Сеченова.

В 1863 г. И. М. Сеченов опубликовал работу под названием «Рефлексы головного мозга». В этой книге он приводил убедительные доказательства рефлекторной природы психической деятельности, указывая, что ни одно впечатление, ни одна мысль не возникают сами по себе, что поводом является действие какой-либо причины: физиологического раздражителя. Он писал, что самые разнообразные переживания, чувства, мысли в конечном итоге ведут, как правило, к каким-то ответным действиям. «Смеется ли ребенок при виде игрушки, улыбается ли Гарибальди, когда его гонят за излишнюю любовь к Родине, дрожит ли девушка при первой мысли о любви, создает ли Ньютон мировые законы и пишет их на бумаге — везде окончательным фактом является мышечное движение»¹. Сеченов не оставил без объяснения и те случаи, когда человек, подумав о чем-либо, не предпринимает соответствующего действия. Понять такие случаи работы мозга помог факт описанного «сеченовского торможения», которое может задержать осуществление исполнительного звена рефлекса. Такой рефлекс «с задержанным концом» является оновой мысли, не приведенной в действие.

«Рефлексы головного мозга» привлекли к Сеченову горячие симпатии передовых людей и вызвали гонения со стороны царских властей. Книга была арестована, а автор привлечен к суду. Обвинительный акт гласил: «Эта материалистическая теория, разрушая моральные устои общества в земной жизни, уничтожает и религиозный догмат жизни будущей; она не согласна ни с христианским, ни с уголовно-юридическим воззрением и ведет положительно к развращению нравов»².

В ожидании суда Сеченов говорил друзьям: «Не буду я брать адвокатов, а возьму с собой лягушку и покажу судьям мои опыты: пусть прокурор их опровергает». Однако протест широких общественных кругов предотвратил судебную расправу над ученым.

«Рефлексы головного мозга» намного опередили развитие науки во времена Сеченова. Поэтому в некотором отношении его учение оставалось блестящей гипотезой и не было сразу использовано ни физиологами, ни психологами. Лишь через 40 лет другой гений отечественной науки — *Иван Петрович Павлов* — раскрыл конкретное содержание и свойства физиологических механизмов психической деятельности мозга. Исследования И. П. Павлова в области кровообращения и пищеварения подготовили почву для перехода к физиологическому изучению самой сложной функции организма — психической деятельности.

¹ Сеченов И. М. Рефлексы головного мозга. М., Л., 1935. С. 168.

² Коштова Х. С. Обвинительный акт по делу Сеченова/Сеченов. М., Л., 1945. С. 68.

Открытие условного рефлекса

Непосредственный толчок к условно-рефлекторному изучению психических явлений дали опыты по исследованию слюноотделения у собак с выведенными наружу протоками слюнных желез. На этих собаках можно было наблюдать в естественных условиях, как прием различной пищи по-разному заставляет работать слюнные железы.

Однако можно было наблюдать и другое явление, казалось бы не поддававшееся физиологическому объяснению: при звуке шагов служителя, приносящего корм, у собак из фистулы по каплям начинает выделяться слюна, хотя пищу не приносили. Что является причиной отделения слюны? То же наблюдается и в повседневной жизни, когда достаточно бывает одного напоминания или даже мысли о вкусном блюде и уже «слюнки текут». Такое явление считали тогда родом психической деятельности, не объяснимой с точки зрения физиологии.

Физиологи того времени считали, что возбуждение слюнных желез пищей — это рефлекс, нервный механизм которого может изучать физиология, а выделение слюны у собаки на звук шагов кормящего ее человека — «психическое слюноотделение», которое должно оставаться в ведении психологов. Однако Павлова не удовлетворяло такое объяснение. Он исходил из того, что «психическое слюноотделение» не беспричинно, оно вызывается в одном случае звуком шагов, в других — может быть вызвано видом, запахом пищи. Все это — *физиологические раздражители*, которые, как известно, создают очаги возбуждения в соответствующих областях коры больших полушарий. И если они вызывают слюноотделение, то это означает, что из этих областей коры мозга возбуждение проводится к слюноотделительному центру.

Следовательно, «психическое» слюноотделение имеет все признаки настоящего рефлекса с чувствительным, центральным и исполнительным звеньями. Однако этот рефлекс существует не у всех: он не врожденный, а приобретенный. Как же возникают такие «психические» рефлексы? У собаки, впервые попавшей в лабораторию, шаги служителя никакого «психического слюноотделения» не вызывали, т. е. возбуждение слуховой области коры мозга не имело пути к слюноотделительному центру. Потом этот путь образовался. Это произошло потому, что шаги служителя постоянно сопровождались кормлением, т. е. после многократного сочетания возбуждения слуховой области коры с возбуждением, в данном случае, слюноотделительного центра в процессе еды. Следовательно, в мозге собаки образовалось звено, замыкающее путь нового, отражающего жизненный опыт «психического» рефлекса.

И. П. Павлов пришел к гениальному в своей простоте выводу, составляющему сущность его замечательного открытия, — *высшая нервная (психическая) деятельность мозга заключается в об-*

разовании нервными клетками новых связей между раздражителями и реакциями, т. е. в образовании новых рефлексов. В этих нервных связях мозга отражаются реальные отношения между событиями окружающей действительности. В отличие от стереотипных и постоянных врожденных рефлексов, безусловно имеющих с момента рождения у каждого животного, эти бесконечно разнообразные и изменчивые рефлексy, создаваемые и разрушаемые меняющимися условиями жизни, И. П. Павлов называл *условными рефлексами*.

Развитие изучения высшей нервной деятельности

Открытие элементарного физиологического явления психической работы мозга — условного рефлекса — положило начало научному исследованию сложного поведения животных, а также мышления и поступков человека, являющихся предметом изучения физиологии высшей нервной деятельности. Такое вторжение физиологии в до того неприкосновенную для естественных наук область душевной жизни столкнулось с косностью и сопротивлением старых взглядов.

И. П. Павлов в научных дискуссиях, публичных диспутах, выступлениях в печати с присущей ему энергией воевал со сторонниками идеалистической трактовки психической деятельности. Его противники утверждали, что у собаки «слюнки текут» от приятных переживаний, от чувства благодарности и любви к человеку-кормильцу. В ответ Павлов со своей сотрудницей М. Ерофеевой поставили опыт, в котором собаке давали еду только во время ударов электрическим током. Голодная собака, повизгивая от боли, схватывала и съедала пищу. И тогда, следуя объективным законам работы мозга, возникал новый рефлекс: нервные клетки коры связывали боль с едой.

Сильное впечатление производил этот поразительный факт: под действием болевого раздражителя собака визжит, а из фистулы начинает выделяться слюна. С едкой иронией спрашивал И. П. Павлов своих противников: «От каких душевных переживаний у собаки «слюнки текут» — от любви к боли или благодарности электрическому току?».

Преодолевая бесконечные трудности на пути новых исследований, Павлов со все более многочисленными учениками и последователями многосторонне занимался изучением условных рефлексов. Вскоре новое учение вышло из стен петербургских лабораторий. Научные заслуги его создателя получили повсеместное признание. В Кембриджском университете весной 1912 г. состоялась торжественная церемония присуждения И. П. Павлову почетного звания доктора наук. С балкона актового зала студенты опустили Ивану Петровичу в руки игрушечную собачку, унизанную фистулами, сим-



И. П. Павлов (1849 – 1936)

волически повторяя шутку с игрушечной обезьянкой, которой в свое время чествовали творца эволюционной теории Чарлза Дарвина.

Всестороннее развитие получили работы И. П. Павлова по изучению высшей нервной деятельности после Великой Октябрьской социалистической революции. В тяжелую пору зимой 1921 г. В. И. Ленин подписывает специальное постановление Совета Народных Комиссаров, в котором отмечаются «совершенно исключительные научные заслуги академика И. П. Павлова, имеющие огромное значение для трудящихся всего мира...»¹ и перечисляются срочные меры для создания наиболее благоприятных условий для обеспечения его научной работы. В 1923 г. выходит в свет сборник «20-летний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных». А спустя три года И. П. Павлов излагает основы физиологии условных рефлексов в классических «Лекциях о работе больших полушарий головного мозга».)

¹ Асратян Э. А. И. П. Павлов. М., Л., 1949. С. 23.

Физиология высшей нервной деятельности обогащается все новыми исследованиями и фактами. Строится знаменитая «столица условных рефлексов» в Колтушах (ныне с. Павлово), расширяются старые и создаются новые лаборатории.

Учение о высшей нервной деятельности получило мировое признание. Собравшийся в 1935 г. в Ленинграде XV Международный конгресс физиологов избрал И. П. Павлова почетным президентом. Представители 37 государств проголосовали за предложение присвоить выдающемуся ученому звание «старейшины физиологов мира». Это был последний конгресс, в котором участвовал И. П. Павлов; спустя год создатель учения о высшей нервной деятельности закончил свой жизненный путь.

Предмет и методы физиологии высшей нервной деятельности

Связующая роль физиологии высшей нервной деятельности на стыке биологии, психологии, медицины, педагогики, ветеринарии и зоологии обусловила своеобразие ее содержания и методов.

Определение предмета физиологии высшей нервной деятельности. Физиология высшей нервной деятельности изучает нервные механизмы сложного поведения животных и мыслительной активности человека, относящиеся к их психической деятельности. Чем отличается по своим проявлениям психическая деятельность от других, более простых функций нервной системы?

Психика грудного младенца очень проста. Однако мы, не задумываясь, обозначим как психическую функцию способность ребенка узнавать свою мать и выражать криком протест при виде ложечки, из которой ему как-то дали горькое лекарство, но не назовем психическим автоматический акт сосания.

Своеобразен и психический мир животных. Собака научается тонко различать интонации голоса хозяина, подбегает на зов за «наградой». Но пережевывание оказавшейся во рту пищи не является психической деятельностью.

Приведенные примеры наглядно показывают отличие психических от других, более простых функций нервной системы. В основе психических функций нервной системы лежат усложняющиеся в эволюции *условные рефлексы*, из которых и складывается высшая нервная деятельность, а простые ее функции выполняются *безусловными рефлексами*.

Итак, *предмет физиологии высшей нервной деятельности* — это объективное изучение материального субстрата психической деятельности мозга и использование этих знаний для решения практических задач сохранения здоровья и высокой работоспособности человека, управления поведением и повышения продуктивности животных.

Методы физиологии высшей нервной деятельности. *Психическая работа мозга* долго оставалась недоступной для естествознания главным образом потому, что о ней судили по ощущениям и впечатлениям, т. е. с помощью субъективного метода. Успех в естественно-научном исследовании психической жизни человека и животных определился тогда, когда о ней стали судить с помощью объективного метода условных рефлексов разной сложности.

На основе объективного метода условных рефлексов возможны дополнительные приемы для того, чтобы изучать свойства и определять локализацию процессов высшей нервной деятельности. Из этих приемов наиболее часто используют следующие.

Пробы возможности образования разных форм условных рефлексов. У собаки можно образовать условный рефлекс на невоспринимаемый ухом человека сверхвысокий тон — 25 000 колебаний/с, что свидетельствует о более широких границах первичного восприятия звуковых сигналов собакой по сравнению с человеком.

Онтогенетическое изучение условных рефлексов. Изучая сложное поведение животных разных возрастов, можно установить, что в этом поведении является приобретенным, а что — врожденным. Например, у щенков, никогда не видевших мяса, слюна на него не выделяется. Значит, выделение слюны на мясо — не врожденный, безусловный рефлекс, а условный, приобретаемый в процессе жизни.

Филогенетическое изучение условных рефлексов. Сравнивая свойства условных рефлексов животных разного уровня развития, можно подметить, в каких направлениях идет эволюция высшей нервной деятельности. Так, оказалось, что скорость образования условных рефлексов резко нарастает от беспозвоночных к позвоночным животным, сравнительно мало изменяется на протяжении всей истории последних и скачком достигает способности человека сразу связывать однажды совпавшие события. В этих переходах отразились переломные этапы эволюции, связанные с возникновением и развитием новых механизмов условно-рефлекторной деятельности мозга.

Экологическое изучение условных рефлексов. Изучение условий жизни животного может быть хорошим приемом, раскрывающим происхождение особенностей его высшей нервной деятельности. Например, голубь, ориентирующийся в воздушном пространстве преимущественно с помощью зрения, вырабатывает зрительные условные рефлексы гораздо легче, чем слуховые, а у обитающей в темных подпольях крысы хорошо вырабатываются слуховые рефлексы и гораздо хуже зрительные.

Использование электрических показателей условно-рефлекторной реактивности. Деятельность нервных клеток головного мозга сопровождается возникновением в них электрических потенциалов, по которым до известной степени можно судить о путях распространения и свойствах нервных процессов — звеньев условно-рефлекторных актов. Особенно важно, что биоэлектрические показатели дают

возможность наблюдать формирование условного рефлекса в структурах мозга еще до того, как он проявится в двигательных или иных реакциях организма.

Прямое раздражение нервных структур мозга. Этим способом можно вмешиваться в естественный порядок осуществления условного рефлекса, изучать работу его отдельных звеньев. Можно также ставить модельные опыты по образованию нервных связей между искусственными очагами возбуждения. Можно, наконец, прямо определять, как изменяется при условном рефлексе возбудимость участвующих в нем нервных клеток мозга.

Фармакологические воздействия на условные рефлексы. Например, введение кофеина — вещества, усиливающего процессы возбуждения, позволяет оценить работоспособность нервных клеток коры. При высокой их работоспособности даже большие дозы кофеина лишь облегчают образование условных рефлексов, а при низкой работоспособности даже небольшая доза кофеина делает возбуждение непосильным для нервных клеток.

Создание экспериментальной патологии условно-рефлекторной деятельности. Например, хирургическое удаление височных долей больших полушарий ведет к так называемой «психической глухоте». Собака слышит все, что происходит вокруг, настораживает уши при достаточно громком звуке, но теряет способность «понимать» услышанное. Она перестает узнавать голос своего хозяина, не прибегает на его зов и не прячется от окриков. Этого не происходит, если удалить не височную, а какую-либо другую долю коры больших полушарий. Так можно определять локализацию «корковых концов анализаторов».

Моделирование процессов условно-рефлекторной деятельности. Широкое распространение математических средств описания сложных явлений в последнее время охватило и биологические науки, в частности физиологию высшей нервной деятельности. Еще И. П. Павлов привлекал математиков для того, чтобы выразить формулой количественную зависимость образования условного рефлекса от частоты его подкреплений безусловным. Результаты математического анализа дают основания для суждения о закономерностях формирования условных связей и позволяют в модельном эксперименте предсказывать возможность образования условного рефлекса при том или ином порядке сочетаний сигнального (условного) и безусловного раздражителей. Мощный толчок модельному исследованию условно-рефлекторной деятельности мозга дала практическая потребность в современной технике автоматического управления, в создании систем, воспроизводящих некоторые свойства работы мозга, вплоть до систем «искусственного интеллекта».

Сопоставление психологических и физиологических проявлений процессов высшей нервной деятельности. Такие сопоставления используют при изучении высших функций мозга человека. Соответствующие методики применяли для изучения нейрофизиологичес-

них процессов, лежащих в основе явлений внимания, обучения, памяти и т. п.

Наряду с использованием перечисленных приемов, расширяющих возможности метода условных рефлексов, все более плодотворным оказывается сопоставление изучаемых физиологических показателей с биохимическими и морфологическими.

Наконец, физиология высшей нервной деятельности постоянно стремится к сопоставлению своих исследований с жизненной практикой. Так, опыт животноводов по воспитанию и содержанию сельскохозяйственных животных был источником ряда сведений об особенностях высшей нервной деятельности последних. На многие интересные стороны высшей нервной деятельности человека обратила внимание практика педагогики и медицины, особенно последней, ибо, как говорил выдающийся французский исследователь Клод Бернар, «что не смеем мы пробовать на людях, делает природа — экспериментатор более смелый».

Место физиологии высшей нервной деятельности среди естественных и гуманитарных наук

Из определения предмета физиологии высшей нервной деятельности ясно, что эта наука затрагивает самые разные области человеческого знания. Поэтому ее возникновение и развитие обогатило содержание многих других наук.

Философия на основе физиологии высшей нервной деятельности строит естественно-научные доказательства всеобщности принципов диалектического материализма.

Так, уже сам факт образования условного рефлекса наглядно показывает, что именно реальные события окружающего мира являются причиной и движущей силой психической работы мозга, что материя, природа, бытие представляют объективную реальность, существующую вне и независимо от сознания, и что «сознание... есть только отражение бытия...»¹.

Психология за свою тысячелетнюю историю изучения мышления людей с помощью физиологии обрела твердую почву познания материального субстрата, порождающего мысль. Старая психология, не зная объективных законов деятельности мозга, пыталась строить заключения об этой деятельности на основе субъективных переживаний и впечатлений. Поэтому до сих пор еще под психическим часто понимают только субъективный мир мыслей и ощущений, хотя ясно, что если бы мысли человека не имели объективного выражения в словах и поступках, мы бы ничего о них не знали. И. П. Павлов считал, что только сотрудничество физиологии и психологии может привести к «слитию субъективного с объективным» в изучении психической жизни.

¹ Ленин В. И. Полн. собр. соч. Т. 18. С. 346.

Педагогика нашла в физиологии высшей нервной деятельности столь нужную ей теорию обучения и воспитания. Ведь всякое воспитание и обучение по своему физиологическому механизму есть не что иное как выработка условных реакций, навыков и ассоциаций разного рода и разной сложности.

Физиология высшей нервной деятельности переводит на язык условных рефлексов правила дидактики, сложившиеся в многовековом опыте учителей, расширяет и уточняет эти правила. В учении о типах нервной системы она объясняет различия темпераментов, способностей, призваний и подсказывает педагогу, какими разными приемами надо пользоваться, чтобы найти путь к сердцу и уму каждого из своих столь не похожих друг на друга учеников.

Медицина обязана физиологии высшей нервной деятельности расцветом своего наиболее плодотворного современного направления, известного под названием *нервизма*. Это направление, разработанное выдающимся клиницистом С. П. Боткиным и И. П. Павловым, стремится выявить и использовать в медицине механизмы нервного управления самыми разнообразными видами деятельности организма.

Знание руководящей роли нервной деятельности в жизни человеческого организма привело врачей к новым взглядам на природу и течение болезней как в психиатрии, так и в других разделах медицины. Получили объяснение многие загадочные ранее заболевания, возникающие «на нервной почве».

Особенно тесно переплетается физиология высшей нервной деятельности с профилактической медициной, санитарией и гигиеной, вопросами правильной организации труда и быта, физической культурой и спортом и проч. Хорошее общее определение отношения физиологии к медицине и педагогике дают образные слова И. П. Павлова: «Для того чтобы наслаждаться сокровищами природы, человек должен быть здоровым, сильным и умным. И физиолог обязан научить его этому»¹.

Биология связана с физиологией высшей нервной деятельности в решении коренных вопросов эволюции животного мира. Таков, например, вопрос о поразительной тонкости и гибкости приспособительной изменчивости поведения, о непрерывной «подгонке» всей жизни животного к меняющимся условиям внешней среды.

Животноводству физиология высшей нервной деятельности дала теоретическую основу многих приемов организации, содержания и разведения полезных человеку животных. Знание правил образования условных рефлексов помогает зоотехникам развивать у животных ценные для хозяйства свойства, повышающие продуктивность последних.

¹ Збарский Б., Каганов В. XV Международный физиологический конгресс / И. П. Павлов. М., Л., 1936. С. 135.

Кибернетическая техника использует понятие и знание механизмов высшей нервной деятельности как прототипов для создания математических и физических моделей, на основе которых разрабатываются сложные системы обработки информации и автоматического управления.

Широкий круг естественных и гуманитарных наук изучает с разных сторон высшую нервную деятельность. Эта деятельность является отражательной в философском смысле, ассоциативной — в психологическом, сигнальной — в биологическом и замыкательной — в физиологическом.

Глава 2

ОБРАЗОВАНИЕ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

Основной элементарный акт высшей нервной деятельности — образование условного рефлекса. Здесь эти свойства будут рассмотрены, как и все общие законы физиологии высшей нервной деятельности, на примере условных слюноотделительных рефлексов собаки.

Условный рефлекс занимает высокое место в эволюции временных связей, являющихся универсальным приспособительным явлением в животном мире. Наиболее примитивный механизм индивидуального приспособления к меняющимся условиям жизни, видимо, представляют *внутриклеточные временные связи* простейших. У колониальных форм развиваются *зачатки межклеточных временных связей*. Возникновение примитивной нервной системы сетчатого строения дает начало *временным связям диффузной нервной системы*, обнаруживающимся у кишечнополостных. Наконец, централизация нервной системы в узлы беспозвоночных животных и мозг позвоночных приводит к бурному прогрессу *временных связей центральной нервной системы* и возникновению условных рефлексов. Столь разные типы временных связей, очевидно, осуществляются физиологическими механизмами различной природы.

Существует бесчисленное множество условных рефлексов. При соблюдении соответствующих правил любой воспринимаемый раздражитель можно сделать стимулом, запускающим условный рефлекс (сигналом), а любую деятельность организма — его основой (подкреплением). По роду сигналов и подкреплений, а также по отношениям между ними созданы разные классификации условных рефлексов. Что касается изучения физиологического механизма временных связей, то здесь исследователям предстоит большая работа.

Общие признаки и виды условных рефлексов

На примере систематического изучения слюноотделения у собак наметились общие признаки условного рефлекса, а также частные

признаки разных категорий условных рефлексов. Определилась классификация условных рефлексов по следующим частным признакам: 1) обстоятельства образования, 2) род сигнала, 3) состав сигнала, 4) род подкрепления, 5) отношение во времени условного раздражителя и подкрепления.

Общие признаки условных рефлексов. Какие признаки являются общими и обязательными для всех условных рефлексов? Условный рефлекс а) является индивидуальным высшим приспособлением к меняющимся условиям жизни; б) осуществляется высшими отделами центральной нервной системы; в) приобретается путем временных нервных связей и утрачивается, если вызвавшие его условия среды изменились; г) представляет собой предупредительную сигнальную реакцию.

Итак, *условный рефлекс — это приспособительная деятельность, осуществляемая высшими отделами центральной нервной системы путем образования временных связей между сигнальным раздражением и сигнализируемой реакцией.*

Натуральные и искусственные условные рефлексы. В зависимости от характера сигнального раздражителя условные рефлексы делят на натуральные и искусственные.

Натуральными называют условные рефлексы, которые образуются в ответ на воздействие агентов, являющихся естественными признаками сигнализируемого безусловного раздражения.

Примером натурального условного пищевого рефлекса может служить выделение слюны у собаки на запах мяса. Этот рефлекс с неизбежностью образуется естественным путем в течение жизни собаки.

Искусственными называют условные рефлексы, которые образуются в ответ на воздействие агентов, не являющихся естественными признаками сигнализируемого безусловного раздражения. Примером искусственного условного рефлекса может служить выделение слюны у собаки на звук метронома. В жизни этот звук не имеет никакого отношения к еде. Экспериментатор искусственно сделал его сигналом приема пищи.

Натуральные условные рефлексы природа вырабатывает из поколения в поколение у всех животных соответственно их образу жизни. В результате *натуральные условные рефлексы легче образуются, скорее укрепляются и оказываются более прочными, чем искусственные.* Щенок, никогда не пробовавший мяса, безразличен к его виду. Однако достаточно ему один-два раза съесть мясо, и натуральный условный рефлекс уже закреплен. При виде мяса у щенка начинается слюноотделение. А для того чтобы выработать искусственный условный рефлекс слюноотделения на вид вспыхивающей лампы, нужны десятки сочетаний. Отсюда становится понятным значение «биологической адекватности» агентов, из которых делают раздражители условных рефлексов.

Избирательная чувствительность к экологически адекватным сигналам проявляется в реакциях нервных клеток мозга.

Экстероцептивные, интероцептивные и проприоцептивные условные рефлексы. Условные рефлексы на внешние раздражители называют *экстероцептивными*, на раздражители от внутренних органов — *интероцептивными*, на раздражители скелетно-мышечной системы — *проприоцептивными*.

Экстероцептивные рефлексы делят на рефлексы, вызываемые *дистантными* (действующими на расстоянии) и *контактными* (действующими при непосредственном соприкосновении) раздражителями. Далее они разбиваются на группы по основным видам сенсорного восприятия; зрительного, слухового и т. д.

Интероцептивные условные рефлексы (рис. 1) можно также группировать по органам и системам, являющимся источниками сигнализации: желудочные, кишечные, сердечные, сосудистые, легочные, почечные, маточные и т. д. Особое положение занимает так называемый *рефлекс на время*. Он проявляется в различных жизненных отправлениях организма, например в суточной периодичности обменных функций, в выделении желудочного сока при наступлении времени обеда, в способности просыпаться в назначенный час. По-видимому, организм «отсчитывает время» главным образом по интероцептивным сигналам. Субъективное переживание интероцептивных рефлексов не имеет образной предметности экстероцептивных. Оно дает лишь расплывчатые «темные чувства» (термин И. М. Сеченова), из которых складывается общее самочувствие, отражающееся на настроении и работоспособности.

Проприоцептивные условные рефлексы лежат в основе всех двигательных навыков. Они начинают вырабатываться с первых взмахов крыльев птенца, с первых шагов ребенка. С ними связано овладение всеми видами локомоций. От них зависит слаженность и точность движения. Совершенно новое использование получают проприоцептивные рефлексы руки и голосового аппарата у человека в связи с трудом и речью. Субъективное «переживание» проприоцептивных рефлексов состоит главным образом в «мышечном чувстве» положения тела в пространстве и его членов друг относительно друга. Вместе с тем, например, сигналы от аккомодационных и глазодвигательных мышц имеют зрительный характер восприятия: дают информацию об удаленности рассматриваемого объекта и его перемещениях; сигналы от мускулатуры кисти и пальцев дают возможность оценить форму предметов. С помощью проприоцептивной

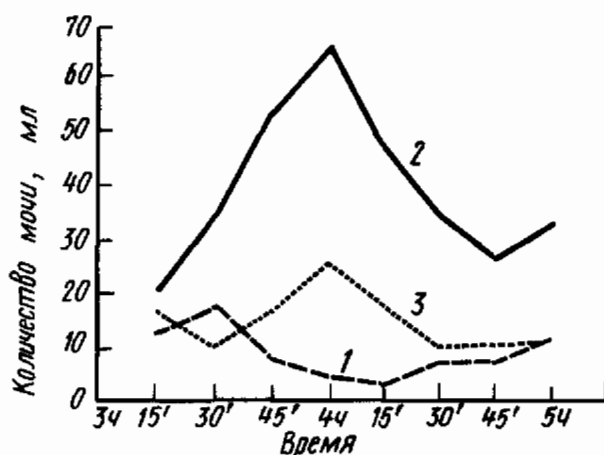


Рис. 1. Интероцептивный условный рефлекс увеличенного мочеобразования при «мнимом вливании» физиологического раствора (по К. Быкову):

1 — исходная кривая мочеобразования, 2 — мочеобразование в результате вливания в желудок 200 мл физиологического раствора, 3 — мочеобразование в результате «мнимого вливания» после 25 истинных

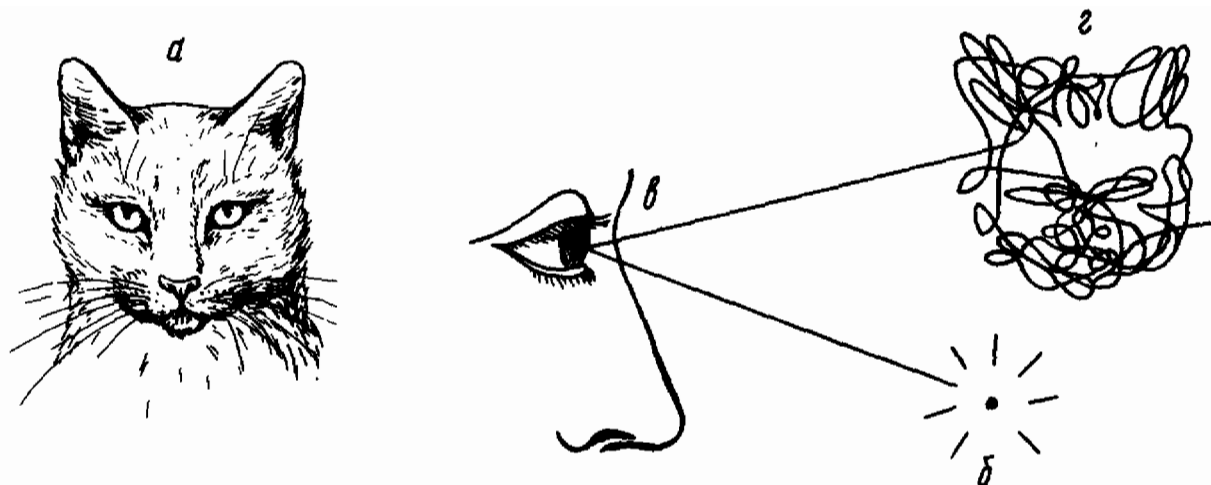


Рис. 2. Изучение проприоцептивных компонентов зрительного представления человека:

а — изображение, ранее показанное исследуемому, б — источник света, в — отражение светового пучка от зеркала, укрепленного на глазном яблоке, г — траектория движения глаза при воспоминании об изображении

сигнализации человек своими движениями воспроизводит события, происходящие вокруг него (рис. 2).

Особую категорию условных рефлексов составляют модельные опыты с электрическим раздражением мозга в качестве подкрепления или сигнала; с использованием в качестве подкрепления ионизирующей радиации; созданием доминанты; выработкой временных связей между пунктами нейронально-изолированной коры; исследованием суммационного рефлекса, а также образованием условных реакций нервной клетки на сигнал, подкрепляемый локальной электрофоретической аппликацией медиаторов.

Условные рефлексы на простые и комплексные раздражители. Как было показано, условный рефлекс можно выработать на какой-либо один из перечисленных экстеро-, интеро- или проприоцептивных раздражителей, например на включение света или на простой звук. Но в жизни это бывает редко. Чаще сигналом становится комплекс из нескольких раздражителей, например запах, тепло, мягкая шерсть матери-кошки становятся раздражителем условного сосательного рефлекса для котенка. Соответственно разделяют условные рефлексы на *простые* и *сложные*, или *комплексные*, раздражители.

Условные рефлексы на простые раздражители не требуют пояснений. Условные рефлексы на сложные раздражители делятся по признаку отношений между членами комплекса (рис. 3).

Условные рефлексы, выработанные на основе различных подкреплений. Основой для образования условного рефлекса — его *подкреплением* — может стать любая деятельность организма, осуществляемая нервной системой. Отсюда безграничные возможности условно-рефлекторной регуляции практически всех жизненных отправлений

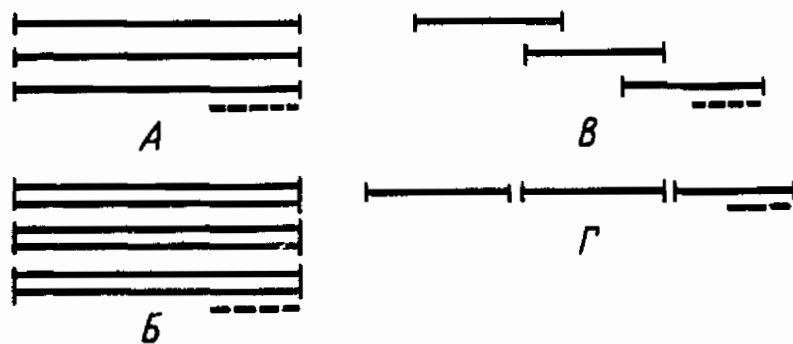


Рис. 3. Отношение во времени между членами комплексов сложных условных раздражителей. А — одновременный комплекс; Б — суммарный раздражитель; В — последовательный комплекс; Г — цепь раздражителей: одинарными линиями показаны индифферентные раздражители, двойными — ранее выработанные сигналы, пунктиром — подкрепление

организма. На рис. 4 схематически представлены различные виды подкреплений, на базе которых можно выработать условные рефлексы.

Каждый условный рефлекс, в свою очередь, может стать основой для образования нового условного рефлекса. Новая условная реакция, выработанная с помощью подкрепления сигнала другим условным рефлексом, называется *условным рефлексом второго порядка*. Условный рефлекс второго порядка, в свою очередь, можно использовать в качестве основы для выработки *условного рефлекса третьего порядка* и т. д.

Условные рефлексы второго, третьего и далее порядков широко распространены в природе. Они составляют наиболее значительную и совершенную часть натуральных условных рефлексов. Например, когда волчица кормит волчонка мясом растерзанной добычи, у него вырабатывается *натуральный условный рефлекс первого порядка*. Вид и запах мяса становятся для него сигналом еды. Затем он «учится» охоте. Теперь эти сигналы — вид и запах мяса пойманной добычи — играют роль основы для выработки охотничьих приемов подстерегания и преследования живой добычи. Так приобретают свое вторичное сигнальное значение разнообразные охотничьи признаки: обглоданный зайцем кустик, следы отбившейся от стада овцы и т. д. Они становятся раздражителями условных рефлексов второго порядка, выработанных на основе натуральных.

Наконец, исключительное разнообразие условных рефлексов, подкреплением которых служат другие условные рефлексы, встречается в высшей нервной деятельности человека. Более подробно они будут рассмотрены в гл. 17. Здесь лишь необходимо отметить, что в отличие от условных рефлексов животных *условные рефлексы человека образуются не на основе безусловных пищевых, оборонительных и других подобных рефлексов, а на основе словесных сигналов, подкрепляемых результатами совместной деятельности лю-*

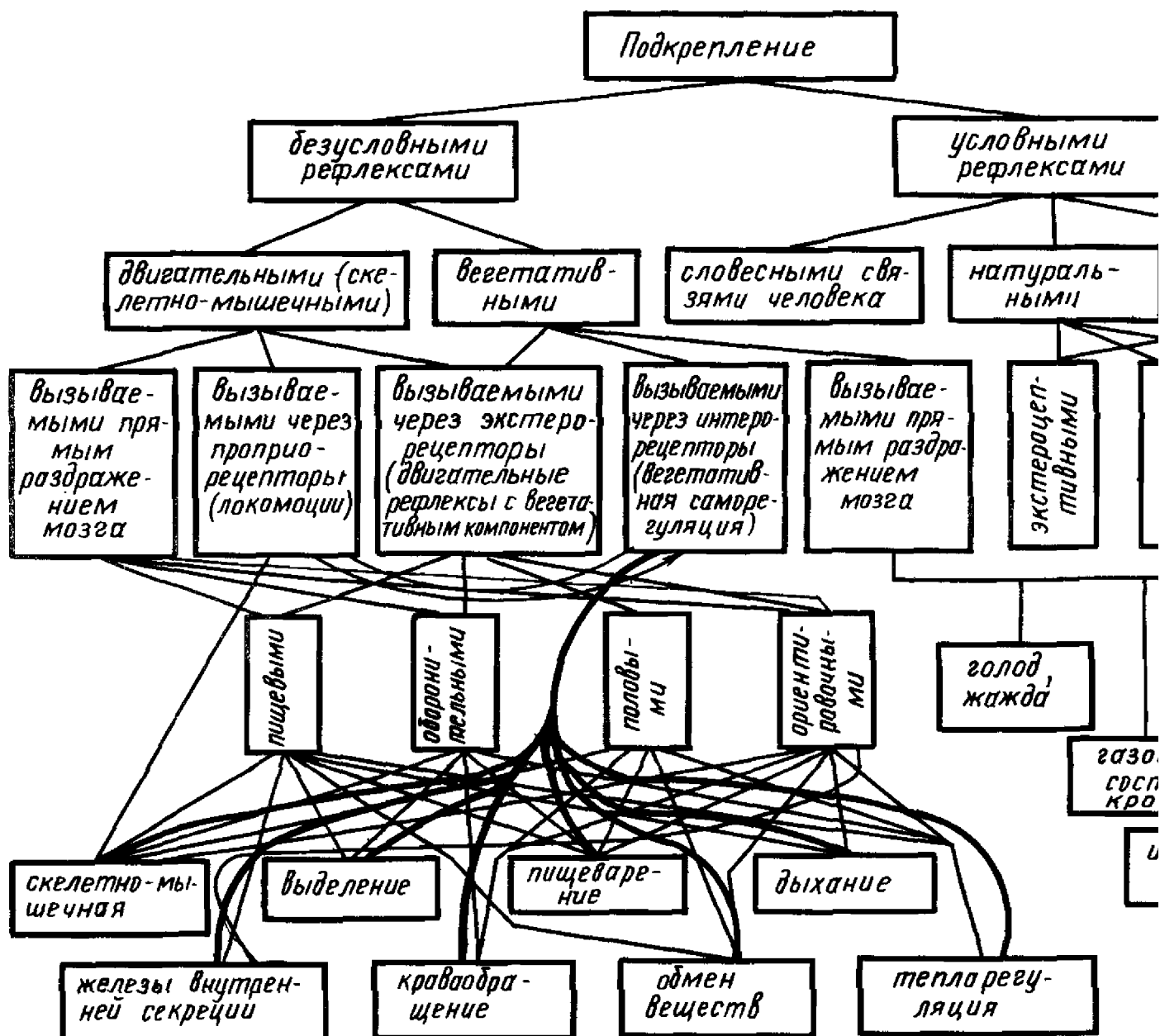


Рис. 4. Классификация подкреплений, на которые могут образовываться :

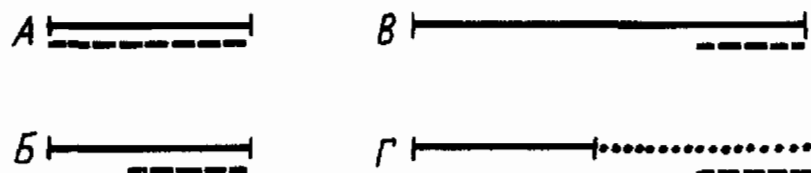


Рис. 5. Варианты временного соотношения сигнала и подкрепления. А — наличный совпадающий; Б — наличный отставленный; В — наличный запаздывающий; Г — следовой условной рефлекс: сплошной линией обозначено время действия сигнала, прерывистой линией — время подкрепления

дей. Поэтому мысли и поступки человека направляются не животными инстинктами, а мотивами его жизни в человеческом обществе.

Условные рефлексy, выработанные при разном соответствии во времени сигнала и подкрепления. По тому, как располагается во времени сигнал относительно подкрепляющей реакции, различают *наличные* и *следовые условные рефлексy* (рис. 5).

Наличными называют условные рефлексy, при выработке которых подкрепление применяют во время действия сигнального раздражителя. *Наличные рефлексy* разделяют в зависимости от срока присоединения подкрепления на *совпадающие*, *отставленные* и *запаздывающие*. *Совпадающий рефлекс* вырабатывается тогда, когда сразу после включения сигнала к нему присоединяют подкрепление. Например, при работе со слюнными рефлексами собаки включают звонок, а примерно через 1 с начинают собаку кормить. При таком способе выработки рефлекс образуется быстрее всего и скоро укрепляется.

Отставленный рефлекс вырабатывается в тех случаях, когда подкрепляющая реакция присоединяется лишь по истечении некоторого времени (до 30 с). Это наиболее употребительный способ выработки условных рефлексов, хотя он требует большего числа сочетаний, чем способ совпадения.

Запаздывающий рефлекс вырабатывается при присоединении подкрепляющей реакции после длительного изолированного действия сигнала. Обычно такое изолированное действие продолжается 1—3 мин. Этот способ выработки условного рефлекса еще труднее, чем оба предыдущих.

Следовыми называют условные рефлексy, при выработке которых подкрепляющую реакцию предъявляют лишь спустя некоторое время после выключения сигнала. В этом случае рефлекс вырабатывается на след от действия сигнального раздражителя; используют короткие интервалы (15—20 с) или длинные (1—5 мин). Образование условного рефлекса по следовому способу требует наибольшего числа сочетаний. Зато следовые условные рефлексy обеспечивают у животных весьма сложные акты приспособительного поведения. Примером может служить охота за скрывающейся добычей.

Условия выработки временных связей

Какие условия должны быть соблюдены, чтобы деятельность высших отделов центральной нервной системы могла завершаться выработкой условного рефлекса?

Сочетание сигнального раздражителя с подкреплением. Это условие выработки временных связей выявилось с первых же опытов со слюнными условными рефлексам. Шаги служителя, несущего пищу, только тогда вызывали «психическое слюноотделение», когда они сочетались с едой.

Этому не противоречит образование следовых условных рефлексов. Подкрепление сочетается в таком случае со следом возбуждения нервных клеток от ранее включенного и уже выключенного сигнала. Но если подкрепление станет опережать индифферентный раздражитель, то условный рефлекс удастся выработать с большим трудом, лишь принимая ряд специальных мер. Это и понятно, так как если собаку сначала покормить, а потом дать сигнал еды, то, строго говоря, он даже не может называться сигналом, так как не предупреждает о предстоящих событиях, а отражает прошедшее. При этом безусловный рефлекс подавляет сигнальное возбуждение и препятствует образованию условного рефлекса на такой раздражитель.

Индифферентность сигнального раздражителя. Агент, выбранный в качестве условного раздражителя пищевого рефлекса, не должен сам по себе иметь какое-либо отношение к пище. Он должен быть безразличным, т. е. индифферентным, для слюнных желез. Сигнальный раздражитель не должен вызывать значительной ориентировочной реакции, мешающей образованию условного рефлекса. Однако ориентировочную реакцию вызывает каждый новый раздражитель. Поэтому для утраты им новизны его необходимо применять повторно. Лишь после того, как ориентировочная реакция будет практически погашена или сведена к незначительной величине, начинается образование условного рефлекса.

Преобладание силы возбуждения, вызванного подкреплением. Сочетание стука метронома и кормления собаки ведет к быстрому и легкому образованию у нее условного слюноотделительного рефлекса на этот звук. Но если пытаться сочетать с едой оглушительный стук механической трещотки, то такой рефлекс образовать чрезвычайно трудно. Для выработки временной связи большое значение имеет соотношение силы сигнала и подкрепляющей реакции. Чтобы между ними образовалась временная связь, очаг возбуждения, создаваемый последней, должен быть сильнее очага возбуждения, создаваемого условным раздражителем, т. е. должна возникать доминанта. Лишь тогда произойдет распространение возбуждения от очага индифферентного раздражителя к очагу возбуждения от подкрепляющего рефлекса.

Необходимость значительной интенсивности возбуждения именно

подкрепляющей реакции имеет глубокий биологический смысл. В этом деле, условный рефлекс — это предупредительная реакция на сигнал о предстоящих существенных событиях. Но если раздражитель, который хотят сделать сигналом, оказывается событием даже более существенным, чем те, которые за ним последуют, то этот раздражитель сам вызывает соответствующую реакцию организма.

Отсутствие посторонних раздражителей. Каждое постороннее раздражение, например неожиданно донесшийся шум, вызывает уже упоминавшуюся ориентировочную реакцию. Собака настораживается, поворачивается в направлении звука и, главное, прекращает свою текущую деятельность. Животное все обращено навстречу новому раздражителю. Недаром И. П. Павлов называл ориентировочную реакцию рефлексом «Что такое?». Напрасно в это время экспериментатор будет подавать сигнал и предлагать собаке пищу. Условный рефлекс будет задержан более важным в данный момент для животного — ориентировочным рефлексом. Эта задержка создается дополнительным очагом возбуждения в коре мозга, который тормозит условное возбуждение и препятствует образованию временной связи. В природе множество таких случайностей влияет на ход образования условных рефлексов животных. Отвлекающая обстановка снижает продуктивность и умственной работы человека.

Нормальная работоспособность нервной системы. Полноценная замыкательная функция возможна при условии, если высшие отделы нервной системы находятся в нормальном рабочем состоянии. Метод хронического эксперимента потому и дал возможность обнаружить и изучить процессы высшей нервной деятельности, что при этом сохранялось нормальное состояние животного. Работоспособность нервных клеток мозга резко снижается при недостаточном питании, при действии ядовитых веществ, например бактериальных токсинов при болезнях, и т. д. Поэтому общее состояние здоровья является важным условием нормальной деятельности высших отделов мозга. Всем известно, как это условие влияет на умственную работу человека.

На образование условных рефлексов существенное влияние оказывает состояние организма. Так, физическая и умственная работа, условия питания, активность гормонов, действие фармакологических веществ, дыхание при повышенном или пониженном давлении, механические перегрузки и ионизирующее излучение в зависимости от интенсивности и сроков воздействия могут видоизменить, усилить или ослабить условно-рефлекторную деятельность вплоть до полного ее подавления.

Образование условных рефлексов и реализация актов высшей нервной деятельности в чрезвычайной степени зависят от потребности организма в биологически значимых агентах, используемых в качестве подкрепления. Так, у сытой собаки очень трудно выработать пищевой условный рефлекс, она будет отворачиваться от предлагае-

мой пищи, а у голодного животного с высокой пищевой возбудимостью он образуется быстро. Общеизвестно, как интерес учащегося к предмету занятий способствует лучшему его усвоению. Эти примеры показывают большое значение фактора отношения организма к проявляемым раздражителям, который обозначается как *мотивация* (К. В. Судаков, 1971).

Структурные основы замыкания временных условных связей

Исследование конечных, поведенческих проявлений высшей нервной деятельности значительно опередило изучение ее внутренних механизмов. До настоящего времени еще недостаточно изучены как структурные основы временной связи, так и ее физиологическая природа. По этому поводу высказываются разные взгляды, но вопрос еще не решен. Для его решения ведутся многочисленные исследования на системном и клеточном уровнях; используют электрофизиологические и биохимические показатели динамики функционального состояния нервных и глиальных клеток с учетом результатов раздражения или выключения различных структур мозга; привлекают данные клинических наблюдений. Однако на современном уровне исследований становится все более определенным, что при этом наряду со структурной необходимо учитывать и нейрохимическую организацию мозга.

Изменение локализации замыкания временных связей в эволюции. Независимо от того, считать ли, что условные реакции *кишечнополостных* (диффузная нервная система) возникают на основе суммационных явлений или настоящих временных связей, последние не имеют определенной локализации. У *кольчатых червей* (узловая нервная система) в опытах с выработкой условной реакции избегания было обнаружено, что при разрезании червя пополам рефлекс сохраняется у каждой половины. Следовательно, временные связи этого рефлекса замыкаются многократно, возможно, во всех нервных узлах цепочки и имеют множественную локализацию. У *высших моллюсков* (резко выражена анатомическая консолидация центральной нервной системы, образующей уже у осьминога развитый мозг) эксперименты с разрушением частей мозга показали, что надпищеводные отделы осуществляют многие условные рефлексy. Так, после удаления этих отделов осьминог перестает «узнавать» объекты своей охоты, теряет способность строить из камней убежище. У *насекомых* функции организации поведения сосредоточиваются в головных ганглиях. Особого развития у муравьев и пчел достигают так называемые грибовидные тела протоцеребрума, нервные клетки которых образуют множество синаптических контактов с многочисленными путями к другим отделам мозга. Предполагают, что именно здесь происходит замыкание временных связей при обучении насекомых.

Уже на раннем этапе эволюции позвоночных в передних отделах

Вначале однородной мозговой трубки выделяется головной мозг, управляющий приспособительным поведением. В нем развиваются структуры, имеющие наибольшее значение для замыкания временных связей в процессе условно-рефлекторной деятельности. На основании опытов с удалением частей мозга у рыб было высказано предположение, что у них эту функцию выполняют структуры среднего и промежуточного мозга. Возможно, это определяется тем, что именно здесь сходятся пути всех сенсорных систем, а передний мозг развивается еще только как обонятельный.

У птиц ведущим отделом в развитии мозга становятся стриарные тела, образующие основную массу больших полушарий. Многочисленные факты указывают на то, что в них происходит замыкание временных связей. Голубь с удаленными полушариями служит наглядной иллюстрацией крайней бедности поведения, лишённого приобретенных в жизни навыков. Осуществление особенно сложных форм поведения птиц связывают с развитием структур гиперстриатума, образующих возвышение над полушариями, которое получило название «вульст». У врановых, например, его разрушение нарушает способность к осуществлению свойственных им сложных форм поведения.

У млекопитающих мозг развивается главным образом за счет бурного разрастания многослойной коры полушарий мозга. Особое развитие получает новая кора (неокортекс), которая оттесняет старую и древнюю кору, покрывает в виде плаща весь мозг и, не уместаясь на его поверхности, собирается в складки, образуя многочисленные извилины, разделенные бороздами. Вопрос о структурах, осуществляющих замыкание временных связей, и их локализации в больших полушариях является предметом большого числа исследований и во многом является дискуссионным.

Удаление частей и всей коры больших полушарий. Если у взрослой собаки удалить затылочные области коры, то она утрачивает все сложные зрительные условные рефлексы и не может их восстановить. Такая собака не узнает своего хозяина, безразлична к виду самых лакомых кусков пищи, равнодушно смотрит на пробегающую мимо кошку, которую прежде бросилась бы преследовать. Наступает то, что раньше называли «психической слепотой». Собака видит, так как она обходит препятствия, поворачивается к свету. Но она «не понимает» смысла увиденного. Без участия зрительной коры зрительные сигналы остаются ни с чем не связанными.

И все-таки такая собака может образовывать очень простые зрительные условные рефлексы. Например, появление освещенной фигуры человека можно сделать сигналом пищи, вызывающим выделение слюны, облизывание, виляние хвостом. Следовательно, и в других областях коры находятся клетки, воспринимающие зрительные сигналы и способные их связывать с теми или иными действиями. Эти факты, подтвержденные и в опытах с повреждением корковых областей представительства других сенсорных систем, привели к мнению, что

проекционные зоны перекрывают друг друга (Л. Лючиани, 1900). Дальнейшие исследования вопроса о локализации функций в коре в работах И. П. Павлова (1907—1909) показали широкое перекрытие проекционных зон, зависящее от природы сигналов и образуемых временных связей. Обобщая все эти исследования, И. П. Павлов (1927) выдвинул и обосновал представление о *динамической локализации* корковых функций. Перекрытия — это следы того широкого представительства всех видов рецепции во всей коре, которое имело место до их разделения по проекционным зонам. Каждое ядро корковой части анализатора окружено его рассеянными элементами, которых становится все меньше по мере удаления от ядра.

Рассеянные элементы не в состоянии заменить специализированные клетки ядра для образования тонких временных связей. Собака после удаления затылочных долей может вырабатывать лишь самые простые условные рефлексы, например, на вид освещенной фигуры. Заставить же ее различать две такие фигуры, сходные по форме, не удастся. Однако если удаление затылочных долей произвести в раннем возрасте, когда еще не произошло выделение и закрепление проекционных зон, то, вырастая, эти животные обнаруживают способность к выработке сложных форм условных зрительных рефлексов.

Возможность широкой взаимозаменяемости функций коры мозга в раннем онтогенезе соответствует свойствам малодифференцированной коры мозга млекопитающих в филогенезе. С этой точки зрения получают объяснение результаты опытов на крысах, у которых степень нарушения условных рефлексов оказалась зависящей не от конкретной области удаляемой коры, а от общего объема удаляемой корковой массы (рис. 6). На основании этих опытов было сделано заключение, что для условно-рефлекторной деятельности все отделы коры имеют одинаковое значение, *кора «эквипотенциальна»* (К. Лешли, 1933). Однако результаты этих опытов могут лишь демонстриро-

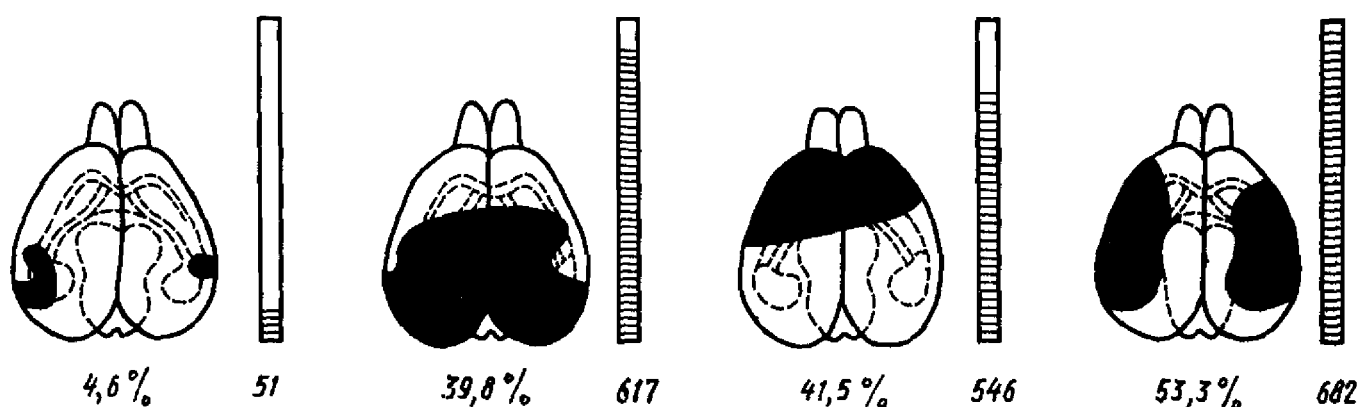


Рис. 6. Взаимозаменяемость частей коры мозга после их удаления у крыс (по К. Лешли):

удаленные области зачернены, цифрами под мозгом обозначена величина удаления в процентах ко всей поверхности коры, цифрами под столбиками — число ошибок при испытании в лабиринте

свойства малодифференцированной коры грызунов, а специализированная кора более высокоорганизованных животных обнаруживает не «эквипотенциальность», а хорошо выраженную динамическую реализацию функций.

Первые опыты с удалением всей коры больших полушарий (Гольц, 1982) показали, что после такой обширной операции, видимо, затрагивающей и ближайшую подкорку, собаки ничему не могли научиться. В опытах на собаках с удалением коры без травмирования подкорковых структур мозга удалось выработать *простой условный рефлекс слюноотделения*. Однако для его выработки потребовалось более 400 сочетаний, а угасить не удалось даже после 130 применений сигнала без подкрепления. Систематические исследования на кошках, которые легче, чем собаки, переносят операцию декорткации, показали трудность образования у них простых генерализованных пищевых и оборонительных условных рефлексов и выработки некоторых грубых дифференцировок. Опыты с холодовым выключением коры продемонстрировали, что полноценная целостная деятельность мозга без ее участия невозможна.

Разработка операции перерезки всех восходящих и нисходящих путей, связывающих кору с другими образованиями мозга, позволила осуществить декорткацию без прямого травмирования подкорковых структур и изучить роль коры в условно-рефлекторной деятельности. Оказалось, что у этих кошек можно было с большим трудом вырабатывать только грубые условные рефлексы общих движений, а оборонительного условного сгибания лапы не удалось получить даже после 150 сочетаний. Однако уже после 20 сочетаний на сигнал появилась реакция изменения дыхания и некоторые условные вегетативные реакции.

Конечно, при всех хирургических операциях трудно исключить их травмирующее влияние на подкорковые структуры и быть уверенным, что утраченная способность к тонкой условно-рефлекторной деятельности была функцией коры. Убедительные доказательства дали опыты с временным обратимым выключением функций коры, которое проявляется в распространяющейся депрессии электрической активности при аппликации КС1 на ее поверхность. При выключении таким образом коры мозга крысы и испытаниях в это время реакции животного на условные и безусловные раздражители можно видеть, что безусловные рефлексы полностью сохраняются, а условные — разрушаются. Как видно из рис. 7, более сложные оборонительные и особенно пищевые условные рефлексы при максимальной депрессии в течение первого часа полностью отсутствуют, а простая защитная реакция избегания страдает в меньшей степени.

Таким образом, результаты экспериментов с частичной и полной хирургической и функциональной декорткацией говорят о том, что у *высших* животных функции формирования точных и тонких *условных* рефлексов, способных обеспечить приспособительное поведение, в основном выполняет кора больших полушарий.

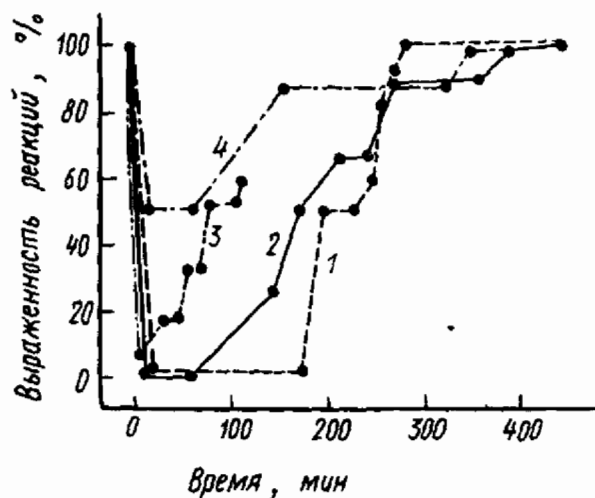


Рис. 7. Влияние временного выключения коры путем распространяющейся депрессии на пищевые (1) и оборонительные (2) условные рефлексы, безусловную реакцию избегания (3) и выраженность ЭЭГ (4) крысы (по Я. Бурешу и др.)

ла филогенетически самая молодая новая кора, осуществляющая наиболее тонкий анализ сигналов, то к ней перешла ведущая роль в образовании временных связей, организующих приспособительное поведение.

Структуры мозга, оказавшиеся подкорковыми, сохраняют в какой-то мере свои способности к замыканию временных связей, которые обеспечивают приспособительное поведение, свойственное тому уровню эволюции, когда эти структуры были ведущими. Об этом свидетельствует описанное выше поведение животных, которые после выключения коры мозга могли с трудом вырабатывать лишь очень примитивные условные рефлексы. Вместе с тем возможно, что такие примитивные временные связи не потеряли полностью своего значения и образуют часть нижнего уровня сложного иерархического механизма высшей нервной деятельности, возглавляемого корой больших полушарий.

Взаимодействие коры и подкорковых отделов мозга осуществляется и путем *тонических влияний*, регулирующих функциональное состояние нервных центров. Общеизвестно, как влияют настроение, эмоциональное состояние на эффективность умственной деятельности. И. П. Павлов говорил, что подкорка «заряжает» кору. Нейрофизиологические исследования механизмов подкорковых влияний на кору показали, что *ретикулярная формация* среднего мозга оказывает на нее *восходящее активирующее действие*. Получая коллатерали от всех афферентных путей, ретикулярная формация участвует во всех реакциях поведения, обуславливая деятельное состояние коры. Однако ее активирующее влияние при условном рефлексе организуется сигналами из проекционных зон коры (рис. 8). Раздражение

Корково-подкорковые отношения в процессах высшей нервной деятельности. Современные исследования подтверждают высказывание И. П. Павлова, что условно-рефлекторная деятельность осуществляется совместной работой коры и подкорковых структур. Из рассмотрения эволюции мозга как органа высшей нервной деятельности следует, что способность к образованию временных связей, обеспечивающих приспособительное поведение, проявляли структуры промежуточного мозга у рыб и стриарных (полосатых) тел у птиц, представляющие собой филогенетически наиболее молодые его отделы. Когда же у млекопитающих над этими отделами мозга возникла

ретикулярной формации вызывает изменение электроэнцефалограммы в виде ее десинхронизации, характерной для состояния активного бодрствования.

Иное действие на функциональное состояние коры оказывают *специфические ядра таламуса*. Их низкочастотное раздражение приводит к развитию в коре процессов торможения, которое может привести к засыпанию животного, и пр. Раздражение этих ядер вызывает в электроэнцефалограмме появление своеобразных волн — «веретен», которые переходят в медленные *дельта-волны*, характерные для сна. Ритм веретен может определяться *тормозными постсинаптическими потенциалами* (ТПСП) в нейронах гипоталамуса. Наряду с регуляторным влиянием неспецифических подкорковых структур на кору наблюдается и обратный процесс. Такие двусторонние корково-подкорковые взаимные влияния являются обязательными в осуществлении механизмов формирования временных связей.

Результаты некоторых экспериментов истолковывали как доказательство тормозящего действия стриарных структур на поведение животных. Однако дальнейшие исследования, в частности опыты с разрушением и стимуляцией хвостатых тел, и другие факты привели к заключению о наличии более сложных корково-подкорковых отношений.

Некоторые исследователи рассматривают факты об участии подкорковых структур в процессах высшей нервной деятельности как основание для того, чтобы считать их местом замыкания временных связей. Так возникло представление о «*центрэнцефалической системе*» как ведущей в поведении человека (У. Пенфилд, Г. Джаспер, 1958). В качестве доказательства замыкания временной связи в ретикулярной формации приводили наблюдения о том, что при выработке условного рефлекса первые изменения электрической активности мозга возникают именно в ретикулярной формации, а потом уже в коре больших полушарий.

Это свидетельствует лишь о том, что в раннем включении восходящей системы активации коры. Наконец, сильным аргументом в пользу подкорковой локализации замыкания считали возможность выработки условно-направленного, например зрительно-двига-

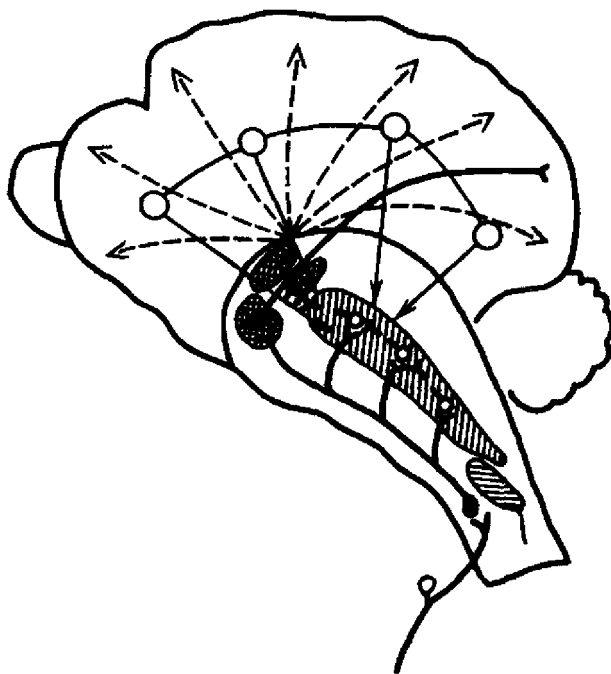


Рис. 8. Взаимодействие ретикулярной формации среднего мозга и коры (по Л. Г. Воронину):

жирными линиями обозначены афферентные специфические пути с коллатералью к ретикулярной формации, прерывистыми — восходящие пути к коре, тонкими — влияние коры на ретикулярную формацию, вертикальной штриховкой — облегчающая зона, горизонтальной — тормозная зона, клеточной штриховкой — таламические ядра

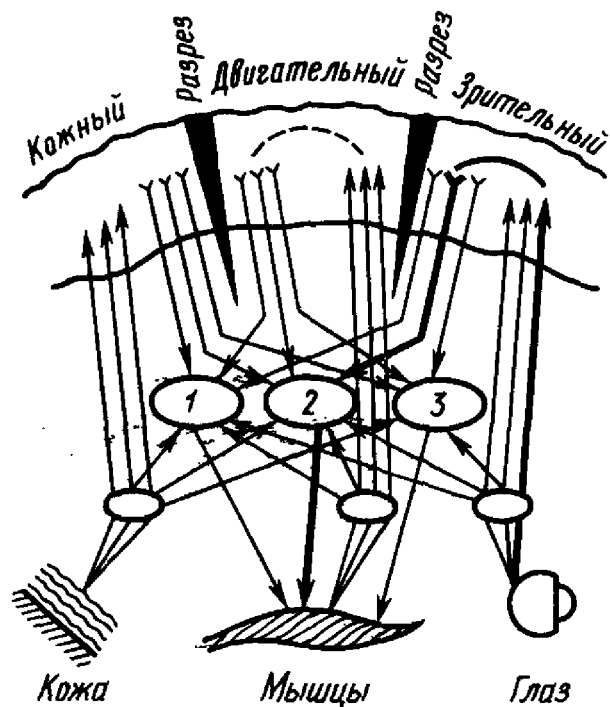


Рис. 9. Множественное замыкание временных связей в коре (показано пунктиром), которым не препятствуют ее разрезы (по А. Б. Когану):

1, 2, 3 — центральные механизмы оборонительных, пищевых и ориентировочных реакций соответственно; путь условного пищевого рефлекса на световой сигнал показан жирными линиями

тельного, рефлекса, несмотря на многократное рассечение коры на всю глубину, прерывающее все корковые пути между зрительной и двигательной областями. Однако этот экспериментальный факт не может служить доказательством, так как замыкание временной связи в коре имеет множественный характер и может происходить в любом ее участке между афферентными и эффекторными элементами. На рис. 9 жирными линиями показан путь условного зрительно-двигательного рефлекса при разрезах коры между зрительной и двигательной областями.

Как показали многочисленные исследования, участие подкорковых структур в процессах высшей нервной деятельности не ограничивается регуляторной ролью ретикулярной формации среднего мозга и лимбических структур. Ведь уже на подкорковом уровне

происходит анализ и синтез действующих раздражителей и оценка их биологического значения, в значительной мере определяющая характер образующихся связей с сигналом. Использование показателей формирования наиболее коротких путей, по которым сигнал достигает разных подкорковых структур мозга, выявило наиболее выраженное участие в процессах обучения задних отделов таламуса и поля СА₃ гиппокампа. Роль гиппокампа в явлениях памяти подтверждается многими фактами. Наконец, нет оснований предполагать, что способность к примитивной замыкательной деятельности структур мозга, которая приобреталась в эволюции, когда они были ведущими, теперь у них полностью исчезла, когда эта функция перешла к новой коре.

Таким образом, корково-подкорковые отношения определяются *регулированием функционального состояния коры активирующей системой — ретикулярной формацией среднего мозга и тормозной системой неспецифических ядер таламуса, а также возможным участием в образовании примитивных временных связей на нижнем уровне сложных иерархических механизмов высшей нервной деятельности.*

Межполушарные отношения. Каким образом полушария головного мозга, являющиеся парным органом, участвуют в процессах образования условных связей? Ответ на этот вопрос был получен в опытах на животных, которым была сделана операция «расщепле-

мозга путем перерезки мозолистого тела и передней комиссуры, а также продольного разделения перекреста зрительных нервов (рис. 10). После такой операции можно было вырабатывать разные условные рефлексы правого и левого полушарий, показывая разные фигуры правому или левому глазу. Если у оперированной таким образом обезьяны выработать условный рефлекс на световой стимул, подаваемый на один глаз, а затем подать его на другой глаз, то никакой реакции не последует. «Обучение» одного полушария оставляло другое «необученным». Однако при сохранении мозолистого тела и другое полушарие оказывается «обученным». Мозолистое тело осуществляет межполушарный перенос навыка.

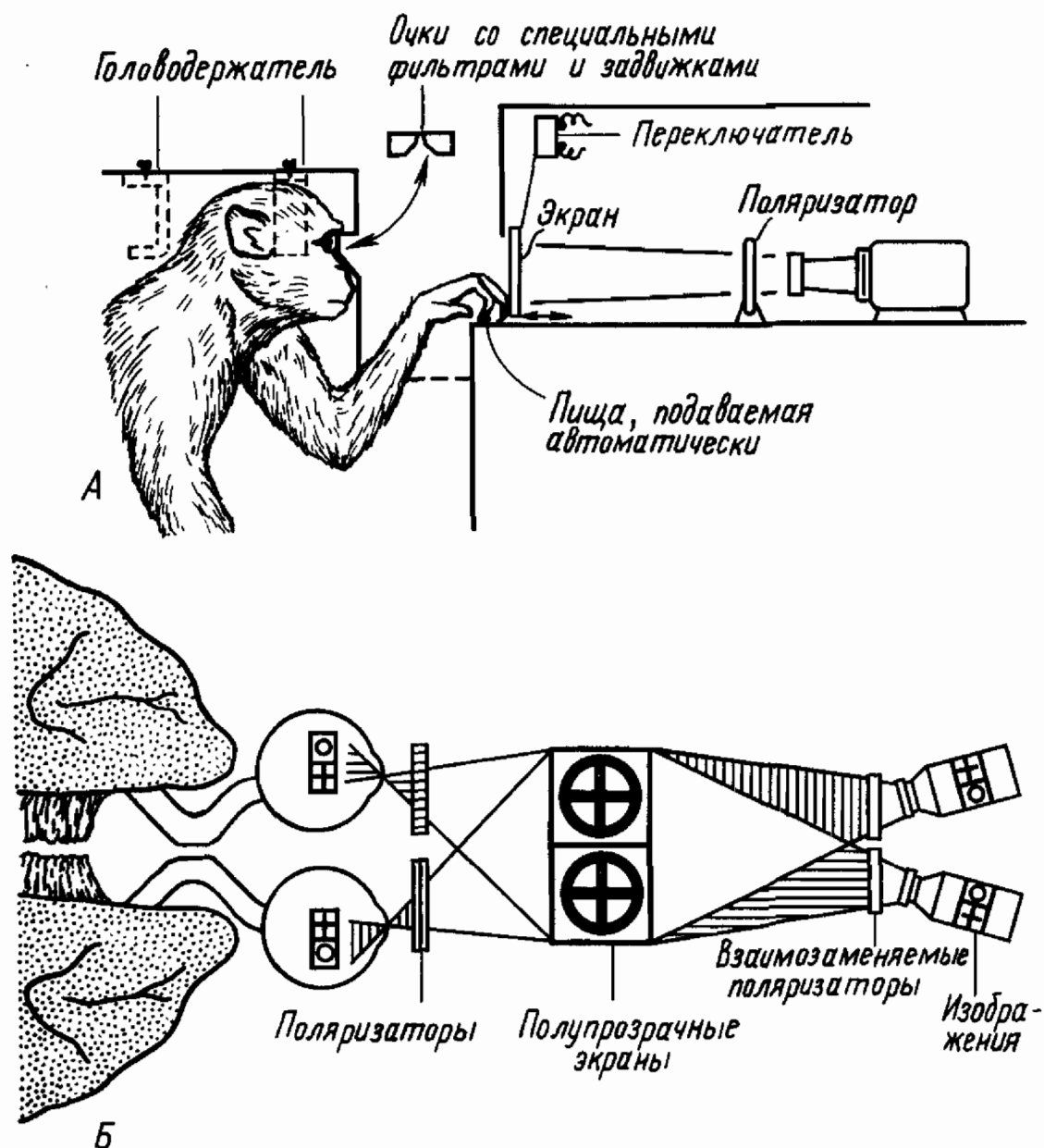


Рис. 10. Исследования процессов обучения у обезьян, подвергнутых операции «расщепления» мозга. А — устройство, направляющее в правый глаз одно изображение, а в левый — другое; Б — специальная оптика для проецирования зрительных образов в разные глаза (по Р. Слерри)

С помощью метода функционального выключения коры мозга у крыс воспроизводили на некоторое время условия «расщепленного» мозга. При этом временные связи могло образовать одно оставшееся активным полушарие. Этот рефлекс проявлялся и после прекращения действия распространяющейся депрессии. Он сохранился даже после инактивации полушария, которое было активным во время выработки этого рефлекса. Следовательно, «обученное» полушарие передало по волокнам мозолистого тела приобретенный навык «необученному». Однако этот рефлекс исчезал, если такую инактивацию производили до того, как полностью восстановится активность полушария, включенного во время выработки условного рефлекса. Таким образом, для переноса приобретенного навыка из одного полушария в другое необходимо, чтобы оба они были активны.

Дальнейшие исследования межполушарных отношений при образовании временных связей условных рефлексов показали, что во взаимодействии полушарий специфическую роль играют процессы торможения. Так, полушарие, противоположное стороне подкрепления, становится доминирующим. Оно вначале осуществляет формирование приобретенного навыка и его перенос в другое полушарие, а потом, притормаживая активность противоположного полушария и оказывая избирательно тормозное влияние на структуру временных связей, совершенствует условный рефлекс.

Таким образом, *каждое полушарие, даже будучи изолированным от другого, способно к образованию временных связей. Однако в естественных условиях их парной работы сторона подкрепления определяет доминантное полушарие, которое формирует тонкую возбuditельно-тормозную организацию условно-рефлекторного механизма приспособительного поведения.*

Предположения о месте замыкания временных связей в больших полушариях головного мозга. Открыв условный рефлекс, И. П. Павлов сначала предположил, что временная связь является «вертикальной связью» между зрительной, слуховой или иными частями коры больших полушарий и подкорковыми центрами безусловных рефлексов, например пищевого — *корково-подкорковая временная связь* (рис. 11, А). Однако многочисленные факты дальнейшей работы и результаты специальных опытов привели затем к выводу, что временная связь — это «горизонтальная связь» между очагами возбуждения, находящимися в пределах коры. Например, во время образования условного слюнного рефлекса на звук звонка замыкание происходит между клетками слухового анализатора и клетками, которые представляют в коре безусловный слюноотделительный рефлекс (рис. 11, Б). Такие клетки называли *представителями безусловного рефлекса*.

Наличие в коре больших полушарий собаки представительства безусловных рефлексов доказывается следующими фактами. Если применять в качестве пищевого раздражителя сахар, то слюноотделение на него вырабатывается лишь постепенно. Если какой-либо

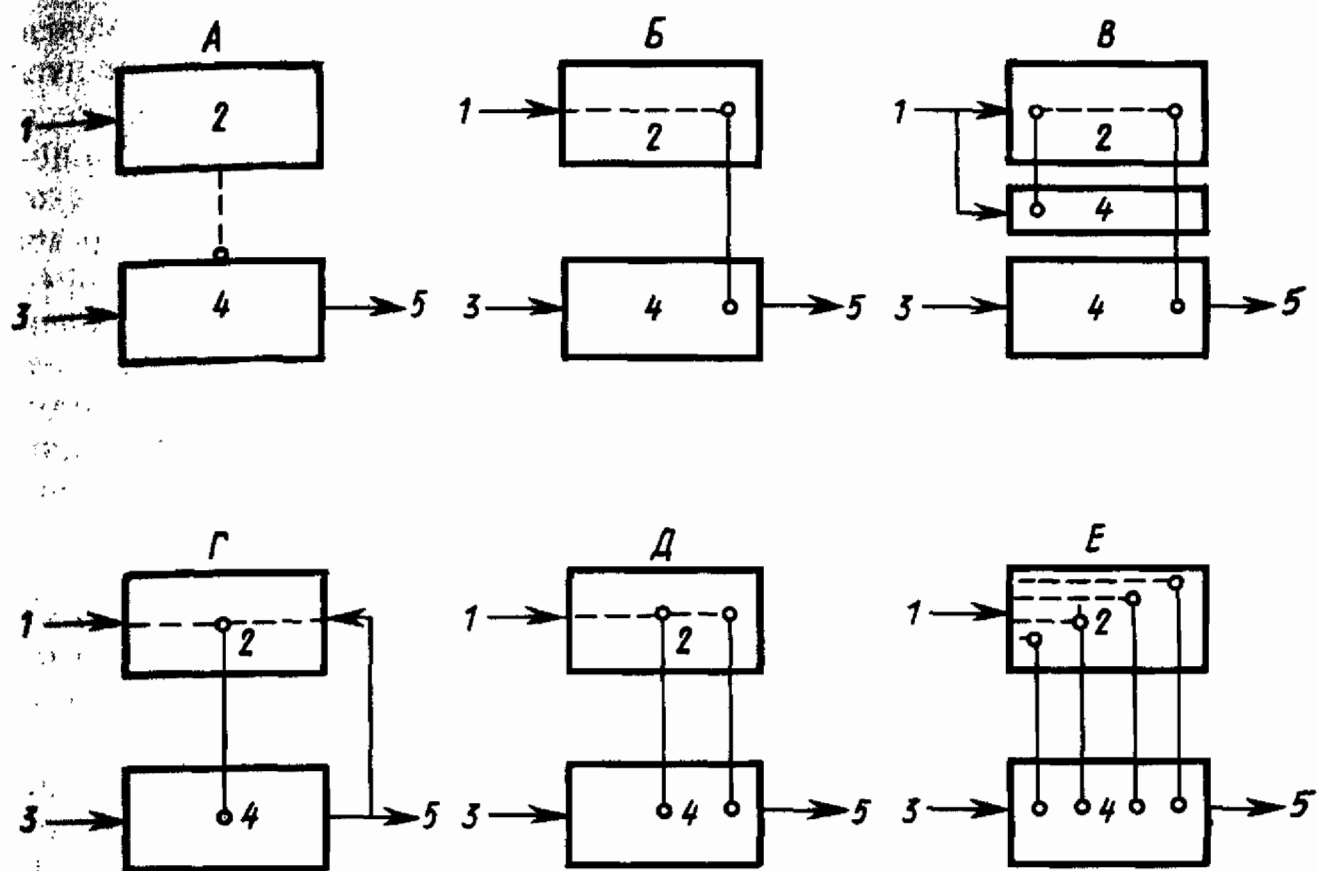


Рис. 11. Различные предположения о структуре временной связи условного рефлекса (объяснение см. в тексте):

1 — условный раздражитель, 2 — корковые структуры, 3 — безусловный раздражитель, 4 — подкорковые структуры, 5 — рефлекторная реакция; прерывистыми линиями показаны временные связи

условный раздражитель не подкреплять, то следующее за ним «сахарное» слюноотделение уменьшается. Значит, этот безусловный рефлекс имеет нервные клетки, расположенные в сфере протекания корковых процессов. Дальнейшие исследования показали, что если удалить у собаки кору, то ее безусловные рефлексy (слюнные, отделение желудочного сока, движения конечностей) претерпевают стойкие изменения. Следовательно, безусловные рефлексy кроме подкоркового центра имеют центры и на корковом уровне. Вместе с тем раздражитель, который сделан условным, также имеет представительство в коре. Отсюда возникло предположение (Э. А. Асратян, 1963), что временные связи условного рефлекса замыкаются между этими представительствами (рис. 11, В).

Рассмотрение процессов замыкания временных связей как центральных звеньев формирования функциональной системы (П. К. Анохин, 1961) относит замыкание к структурам коры, где происходит сопоставление содержания сигнала — *афферентный синтез* — и результата условно-рефлекторного ответа — *акцептор действия* (рис. 11, Г).

Изучение двигательных условных рефлексов показало сложную структуру образующихся при этом временных связей (Л. Г. Воронин, 1952). Каждое совершающееся по сигналу движение само становится

сигнальным для складывающихся при этом двигательных координаций. Образуются две системы временных связей: на сигнал и на движение (рис. 11, Д).

Наконец, исходя из того, что условные рефлексy сохраняются при хирургическом разделении сенсорных и моторных корковых областей и даже после множественных разрезов коры, а также учитывая, что кора обильно снабжена как входящими, так и выходящими путями, было высказано предположение, что замыкание временных связей может происходить в каждом ее микроучастке между его афферентными и эфферентными элементами, которые активируют центры соответствующих безусловных рефлексy, служащих подкреплением (А. Б. Коган, 1961) (см. рис. 9 и 11, Е). Такое предположение соответствует представлению о возникновении временной связи в пределах анализатора условного раздражителя (О. С. Адрианов, 1953), мнению о возможности «местных» условных рефлексy, замыкающихся внутри проекционных зон (Э. А. Асратян, 1965, 1971), и заключению, что в замыкании временной связи ключевую роль играет всегда афферентное звено (У. Г. Гасанов, 1972).

Нейронная структура временной связи в коре больших полушарий. Современные сведения о микроскопическом строении коры больших полушарий в сочетании с результатами электрофизиологических исследований позволяют с известной степенью вероятности судить о возможном участии тех или иных корковых нейронов в образовании временных связей.

Высокоразвитая кора мозга млекопитающих, как известно, делится на шесть слоев разного клеточного состава. Приходящие сюда нервные волокна заканчиваются большей частью у клеток двух видов. Один из них — это вставочные нейроны, расположенные во II, III и отчасти IV слоях. Их аксоны идут в V и VI слои к крупным пирамидным клеткам ассоциативного и центробежного типа. Это наиболее короткие пути, которые, возможно, и представляют собой врожденные связи корковых рефлексy.

Другой вид клеток, с которыми приходящие волокна образуют наибольшее число контактов, составляют кустовидно ветвящиеся округлые и угловатые короткоотростчатые клетки, часто имеющие звездчатую форму. Они располагаются главным образом в IV слое. Их количество увеличивается с развитием мозга млекопитающих. Это обстоятельство наряду с тем, что звездчатые клетки занимают положение конечной станции для приходящих в кору импульсов, позволяет предположить, что именно звездчатые клетки являются основными воспринимающими корковыми клетками анализаторов и что увеличение их численности в эволюции представляет собой морфологическую основу достижения высокой тонкости и точности отражения окружающего мира.

Система вставочных и звездчатых нейронов может вступать в бесчисленное множество контактов с ассоциативными и проекционными крупными нейронами пирамидной формы, расположенными в

V и VI слоях. Ассоциативные нейроны своими аксонами, проходящими через белое вещество, соединяют между собой разные корковые поля, а проекционные нейроны дают начало путям, соединяющим кору с низшими отделами мозга.

Согласно такому представлению о функциях корковых клеток замыкание временной связи осуществляется в системе звездчатых, вставочных и ассоциативных нейронов. Возможны два типа замыкания. Один из них — это замыкание с участием преимущественно зрительных, слуховых и других *экстероцептивных раздражителей*, которое происходит с помощью всех указанных нейронов, начиная со звездчатых. Другой — замыкание с участием преимущественно *проприо- и интероцептивных раздражителей*, происходящее прямо через вставочные нейроны верхних слоев без участия звездчатых нейронов. Предполагают, что именно поэтому некоторые условные рефлексы на проприо- и особенно интероцептивные раздражители, осуществляясь по коротким путям, не вовлекают в деятельность механизмы высших функций мозга человека и, не получая четкого «зеркального» отображения в сознании, проходят мимо него.

Расположение различных корковых нейронов на путях прохождения импульсов и динамика функциональных показателей их активности при образовании условного рефлекса позволяет предположить, что замыкание происходит главным образом на клеточных телах вставочных нейронов. Возможно, особая роль при этом принадлежит нейронам с распространенными рецептивными полями. Существует мнение, что в онтогенезе процессы замыкания зависят от созревания множественных выростов на дендритах нейронов — *шипиках*.

Известны многочисленные попытки выделить по свойствам нейронов клетки, участвующие в образовании временных связей. Такими свойствами считали высокую частоту фоновой импульсации, большую реакцию на условный раздражитель, способность реагировать на раздражители разной модальности, полисенсорность, высокую лабильность, способность к пластическим перестройкам — избирательную полифункциональность, сходство реакции на условный и безусловный раздражители, ответы преимущественно на подкрепление. На основании опытов главным образом с нервной системой моллюсков возникло представление о ведущей роли в образовании новых форм поведения так называемых *командных нейронов*, осуществляющих запуск координированных двигательных актов.

Что же происходит с нейронами, участвующими в замыкании временной связи? Давно замечено, что после выработки условного рефлекса возрастает и величина безусловного рефлекса, хотя сила подкрепляющего раздражителя остается прежней. Отсюда следует, что выработка условного рефлекса связана с повышением возбудимости нервных клеток, образующих новый рефлекторный путь. Повышение возбудимости корковых структур, участвующих в образовании условно-рефлекторной связи, можно обнаружить и непосредственно, измеряя пороги их раздражения.



Рис. 12. Изменение порога прямого раздражения сенсомоторной коры при выработке условного рефлекса сгибания лапы у кошки (по Н. И. Николаевой): стрелкой обозначен момент образования условного рефлекса

После вживления электродов в область двигательного анализатора (например, кошки), можно измерять порог прямого раздражения и определять изменения возбудимости исследуемых нервных клеток мозга у животного при выработке условного рефлекса. Оказалось, что процесс выработки двигательного условного рефлекса выражается прежде всего стойким повышением возбудимости клеток двигательного анализатора (рис. 12). Только когда возбудимость корковых клеток повышается до известного уровня, появляются двигательные признаки условного рефлекса — сгибание лапы. Каждый очередной сигнал вызывает быстрый дополнительный

подъем возбудимости нейронов двигательного анализатора. Если же отменить условный рефлекс, то возбудимость нервных клеток снижается до уровня, предшествующего началу выработки рефлекса. Соответственно изменяются импульсация и ответы на условный раздражитель. При этом меняется деятельность нейронов.

Так, полисенсорные нейроны, которые наиболее часто перестраиваются при образовании условного рефлекса, могут стать моносенсорными или не участвовать в условных реакциях. Исходя из того что при разных видах условно-рефлекторной деятельности в разрядах нейронов лобной коры доминируют межимпульсные интервалы каждый раз определенной длительности, было высказано предположение что положительный условный рефлекс и его торможение кодируются различными классами межимпульсных интервалов.

Электрические показатели образования и осуществления условных связей

Электрические потенциалы, возникающие при деятельности нервной системы, могут служить тонким показателем происходящих в ней процессов. Поэтому в изучении процессов высшей нервной деятельности электрофизиологические исследования занимают особое место. Такие исследования проводят с использованием показателей фоновой ритмики (активности) и вызванных потенциалов разных структур мозга, импульсных разрядов и мембранных потенциалов отдельных нервных клеток. Сопоставление полученных данных в сочетании с показателями условных рефлексов позволяет выявить некоторые сведения о механизмах, свойствах образования и осуществления временных связей.

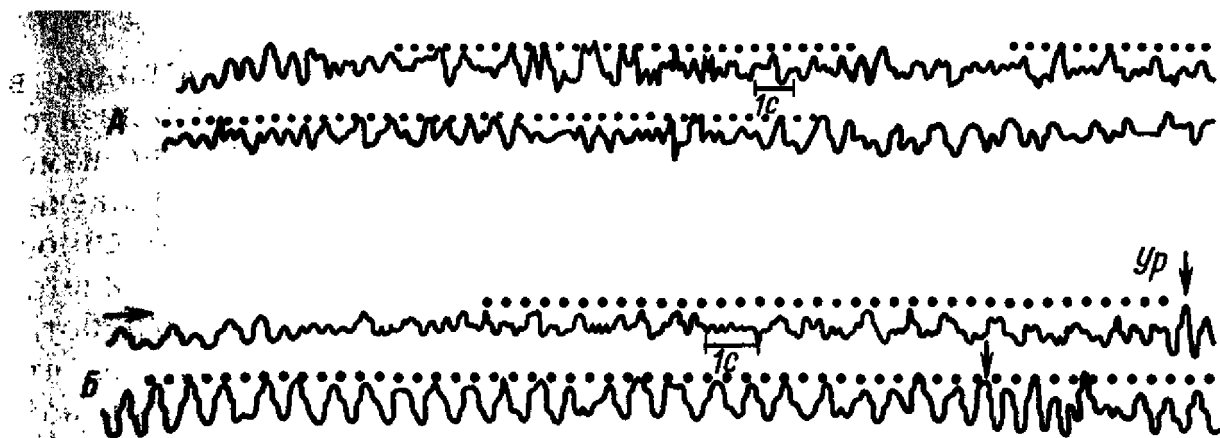


Рис. 13. Синхронизация потенциалов моторной коры мозга кролика ритмическими вспышками света, совпадающими по частоте с электрокожным раздражением лапы при выработке двигательного оборонительного рефлекса. А — до выработки условного рефлекса; Б — после 150 сочетаний (по М. Н. Ливанову, К. Л. Полякову): в каждой паре записей нижняя продолжает верхнюю, точками обозначены вспышки света, Ур — условно-рефлекторное движение лапы

Фоновая ритмика (активность). Непрерывно идущие колебания потенциалов мозга, обозначаемые как фоновая (спонтанная) или основная ритмика, меняют свой характер, отражая течение процессов высшей нервной деятельности. Это явление было обнаружено случайно. После того как несколько раз фотографировали с экрана осциллографа реакцию депрессии альфа-ритма (десинхронизации) электроэнцефалограммы (ЭЭГ) человека на вспышку света, достаточно было испытуемому услышать щелчок затвора фотоаппарата и в его электроэнцефалограмме появлялась эта реакция. Звук щелчка стал сигналом реакции десинхронизации (активации) ЭЭГ, которая приобрела условный характер, что стали использовать для изучения процессов высшей нервной деятельности. Другой реакцией основной ритмики электрической активности мозга, весьма успешно используемой для этой цели, было явление *усвоения ритма* сигнального раздражителя (рис. 13).

Дальнейшие исследования показали, что реакция десинхронизации электрокортикограммы (ЭКоГ) человека и животных, так же как реакция усвоения ритма, может отражать многие свойства нервных механизмов условно-рефлекторной деятельности. Так, во время генерализации условных рефлексов эти реакции возникают на обширной территории коры, охватывая области проекций и условного и безусловного раздражителей, а по мере специализации условных рефлексов сосредоточиваются на более ограниченной зоне, большей частью в двигательной области коры.

В процессе образования временной связи реакции синхронизации и усвоения ритмов раздражителя вначале формируются в корковых проекциях сигнала, затем в зоне проекции подкрепления, при дальнейшем упрочении условного рефлекса идут на убыль в зоне проекции сигнала, но долго сохраняются в зоне проекции подкрепления. При этом усвоение ритма происходит сначала в верхних, а потом в нижних слоях коры. Парная работа полушарий в формировании вре-

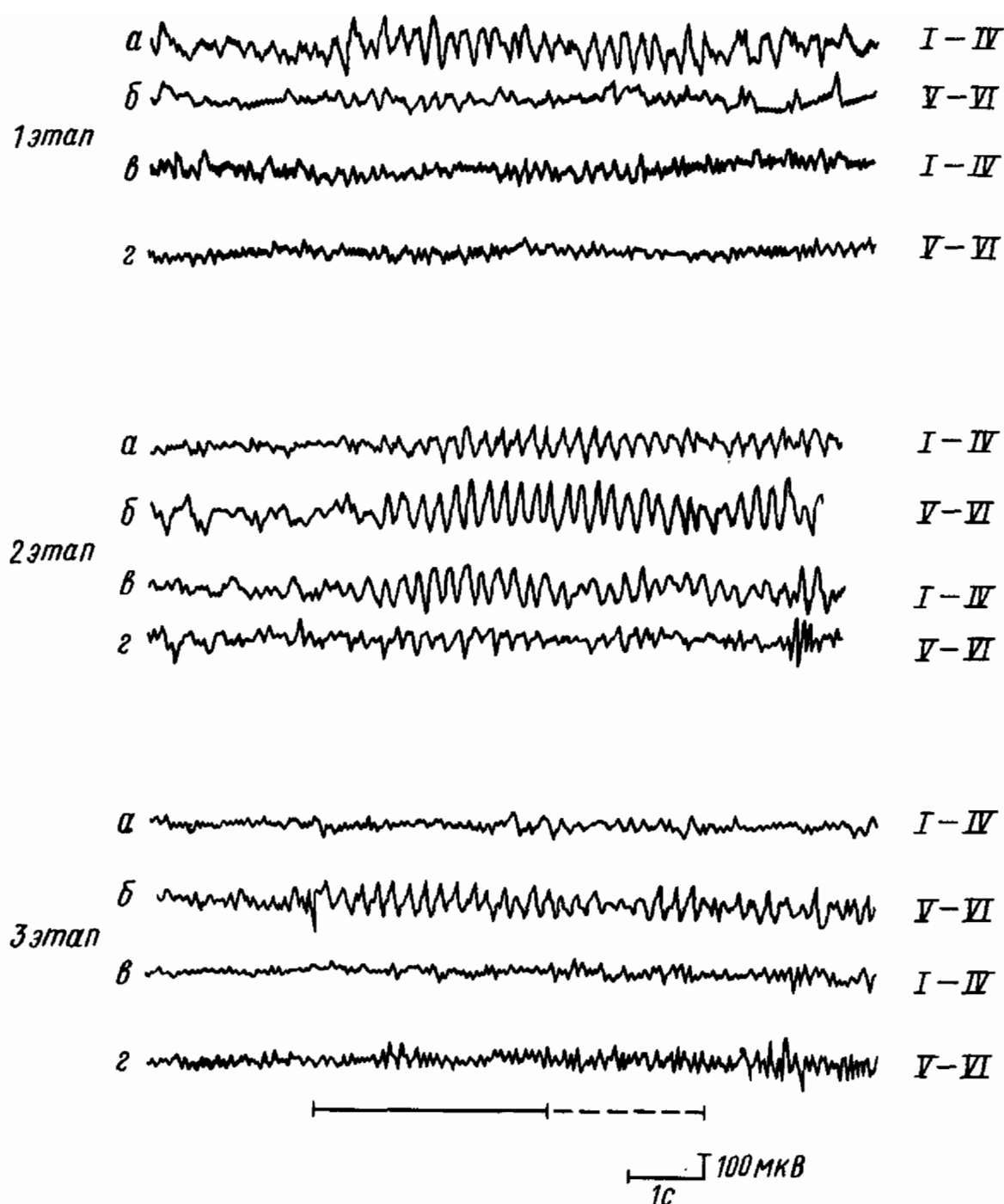


Рис. 14. Пространственная динамика усвоения ритма условного раздражителя в слоях симметричных пунктов коры больших полушарий головного мозга в процессе выработки условного рефлекса (по А. Б. Когану, Г. А. Курасву):

I-VI - слои коры, а, б - запись ЭКоГ от полушария контралатерального относительно стороны подкрепления, в, г - то же, из ипсилатерального полушария; 1, 2, 3 - этапы выработки условного рефлекса (1 - первые сочетания, 2 - генерализованный условный рефлекс, 3 - упроченный специализированный), сплошной линией внизу обозначено действие условного стимула, пунктиром - безусловного

менных связей проявляется в том, что по мере выработки условного рефлекса ритмы сигнального стимула усваиваются вначале структурами верхних слоев коры полушария, контралатерального стороне подкрепления, затем они появляются в его нижних слоях и во всех слоях ипсилатерального полушария, потом они уменьшаются и исче-

зают всюду, кроме нижних слоев полушария, контралатерального стороне подкрепления (рис. 14).

Разработка методов электроэнцефалографии с одновременной регистрацией ЭКоГ от десятков и сотен пунктов коры и использование электронно-вычислительных машин позволили выяснить роль синхронизации ритмов биоэлектрической активности в областях корковой проекции условного и безусловного раздражителей для образования временной связи между ними. Показано, например, что условные оборонительные движения лапы у кролика проявлялись тогда, когда коэффициент корреляции ритмов активности исследуемых корковых нейронов достигал достаточно высокого значения. Это подтверждено и для спонтанных движений. Функциональное значение пространственной синхронизации электрических потенциалов головного мозга было показано на многочисленных примерах. Показатели синхронизации также демонстрируют иррадиацию нервных процессов при начальной генерализации условного рефлекса, а по мере его закрепления и специализации нарастающую их концентрацию (рис. 15).

Многие сведения, существенные для понимания механизма образования временных связей, были получены при исследовании разных режимов условного раздражения и подкрепления, а также пространственных характеристик регистрируемой активности. Так, успех обра-

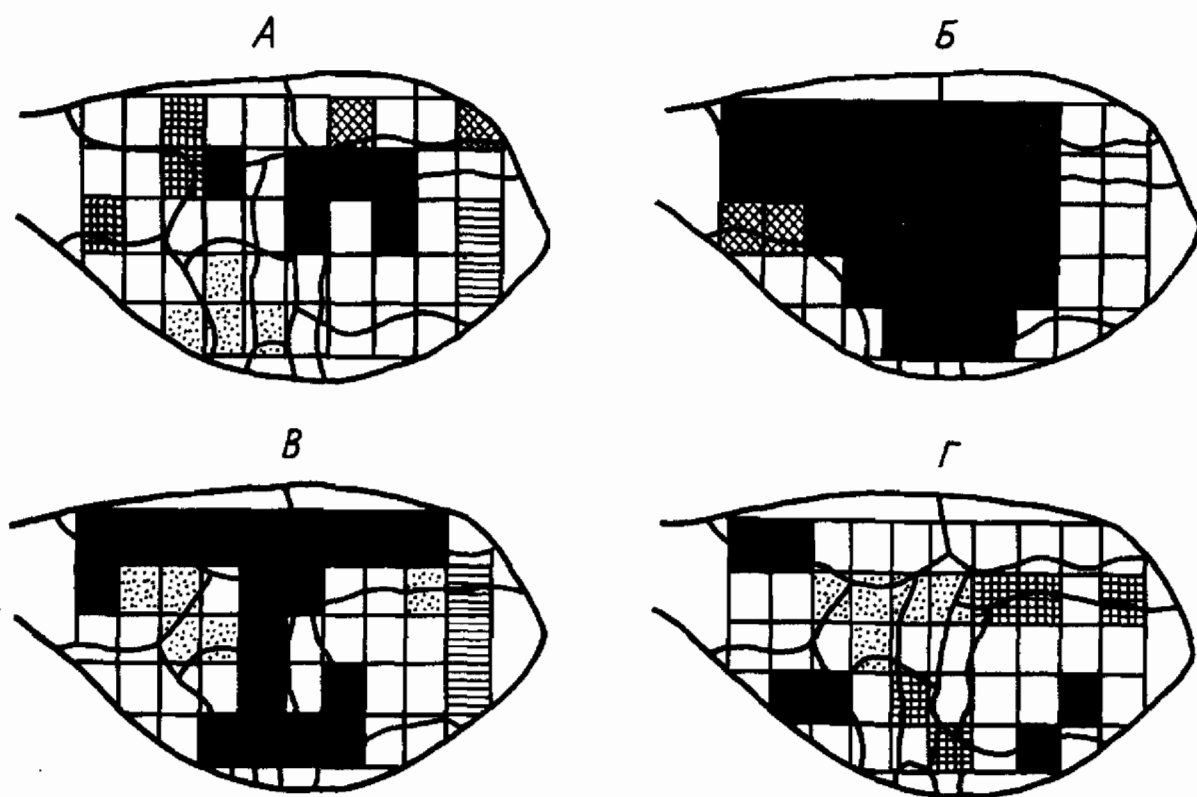


Рис. 15. Динамика синхронизации волн электрокортикограммы кролика в процессе выработки условного рефлекса. А — исходный фон; Б — после 12 сочетаний; В — после 60 сочетаний (появился условный рефлекс); Г — после 90 сочетаний (прочный условный рефлекс):

квадратами обозначены участки отведения; одинаково изображены участки, синхронность волн между которыми сохраняется не менее 70 % времени измерения

зования временной связи по показателям синхронизации усвоенных ритмов оказался зависимым главным образом от четырех факторов: 1) изоритмии сигнала и подкрепления; 2) оптимальности их частоты (для кролика 4—7 Гц); 3) отношения фаз (синфазность) и 4) достаточного объема нервного субстрата, вовлеченного в этот процесс. Отсюда сделано заключение, что наблюдаемая при выработке условных рефлексов синхронизация электрических потенциалов в разных структурах мозга отражает *перестройку их лабильности*, которая делает возможным движение нервных процессов между ними. Временная связь формируется на основе такого «проторения» пути синхронизированными ритмами биоэлектрической активности (М. Н. Ливанов, 1980).

Значение функционального состояния лабильности и возбудимости структур, участвующих в образовании временной связи, показано в опытах с созданием искусственных очагов повышенной возбудимости, имитирующих явления *доминанты* — усиленного ответа на раздражитель по сравнению с другими областями. В таких очагах быстрее и легче усваиваются и могут долго сохраняться сигнальные ритмы, распространяющиеся на другие активируемые структуры.

Доминанту рассматривают в качестве основы для формирования временных связей, как переходную форму от суммационного к настоящему условному рефлексу. В доминантном очаге возникают сложные взаимоотношения между нервными и глиальными клетками. Формирование доминанты имеет динамичный характер. Она проходит ряд стадий, среди которых *стадия специализации* имеет особое значение для организации целенаправленного поведения. О функциональном состоянии мозга, влияющем на течение условно-рефлекторных реакций, определенное представление дает состояние основной ритмики ЭКоГ, на фоне которой подается сигнал.

Образование условных рефлексов, как уже упоминалось, находит отражение в электрической активности не только коры, но и подкорковых структур. При одновременной регистрации потенциалов корковых областей, ядер таламуса и ретикулярной формации среднего мозга в процессе образования условного рефлекса отмечено, что условное возникновение реакции десинхронизации или усвоение ритма сигнального раздражителя может появляться в подкорковых структурах, в частности в ретикулярной формации, раньше, чем в коре (рис. 16), а разрушение неспецифических ядер таламуса устраняет возникшую условную реакцию.

На этом основании было высказано предположение, что временные связи условного рефлекса образуются на подкорковом уровне в неспецифических структурах мозгового ствола. Полагали, что при сочетании условного и безусловного раздражителей по коллатеральным их специфическим путям происходит конвергенция возбуждений в неспецифические структуры ретикулярной формации среднего мозга. Так объясняли образование их связей, а ослабление восходящих активирующих влияний считали причиной ограничения области де-

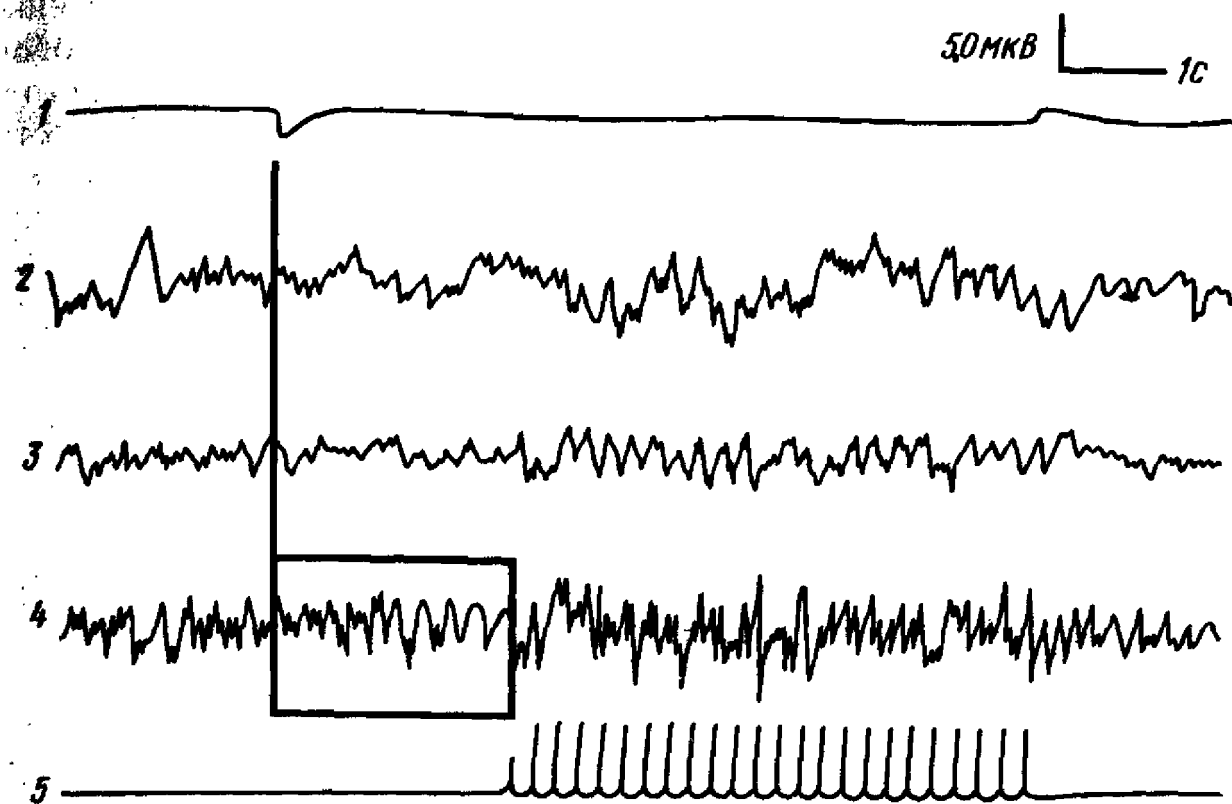


Рис. 16. Условно-рефлекторное воспроизведение ритма сигнального раздражения в ретикулярной формации среднего мозга кошки (отмечено квадратом) (по Н. Иошии и др.):

1 — отметка сигнального звукового раздражителя, 2 — переднее вентральное ядро таламуса, 3 — срединный центр, 4 — ретикулярная формация, 5 — подкрепляющий ритмический световой стимул

синхронизации в коре. Однако наблюдения за динамикой электрической активности корковых и подкорковых структур в процессе выработки и укрепления условного рефлекса показали, что активность неспецифических образований мозгового ствола наиболее выражена в начальных стадиях выработки, когда они вызывают диффузное возбуждение, а по мере упрочения рефлекса на первый план выступают специфические системы на уровне коры (показано в опытах на кошках и собаках).

Деятельность неспецифических структур мозга, в частности восходящей активирующей системы ретикулярной формации среднего мозга, как показали исследования, действительно играет важную роль в образовании временных связей, обеспечивая высокую степень работоспособности высших отделов мозга. Замыкание временных связей является многоуровневым процессом, в который вовлекаются как кора, так и подкорковые образования, причем большую роль в этих процессах играет гиппокамп.

Широкое участие различных структур мозга в образовании временных связей проявляется и в синхронизации ритмов электрической активности корковых областей и многих подкорковых структур. Однако функция большинства из них, особенно неспецифических областей, связана с созданием условий для образования

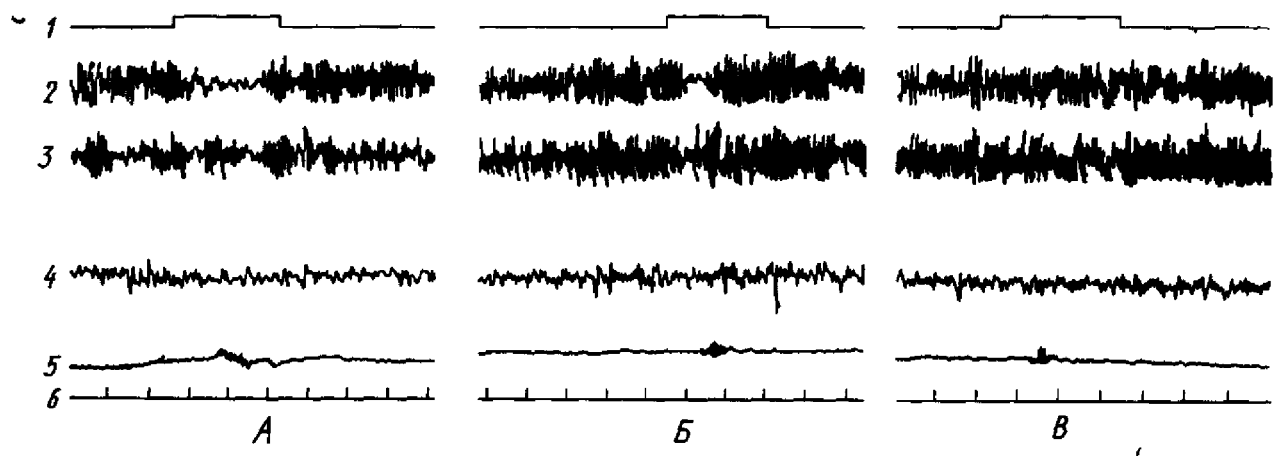


Рис. 17. Изменение ЭЭГ человека при выработке условного двигательного рефлекса на звук метронома. А — после 10 сочетаний; Б — после 28 сочетаний; В — после 80 сочетаний (по А. Б. Когану):

1 — включение метронома, 2, 3 — отведение от левой и правой роландовых борозд, 4 — от височной коры, 5 — электромиограмма общего разгибателя пальцев руки, реагирующей движением, 6 — отметка времени (1 с)

временных связей. Это достигается активацией высших отделов мозга и распространением этого активного состояния на обширные области коры. По мере укрепления связей эти функции отпадают и участие неспецифических областей становится все более ограниченным. Многие электрические показатели этих процессов резко выраженные в начале выработки рефлекса, в дальнейшем ослабевают и могут исчезнуть. Так происходит с условной реакцией десинхронизации ЭЭГ человека при упрочении условного двигательного рефлекса. Как видно из рис. 17, четкая депрессия альфа-ритма в отведении, соответствующем корковому участку движения руки, по мере увеличения числа сочетаний становится все меньше и при прочном рефлексе совершенно исчезает.

Исследование фоновой ритмики при выработке условных пищевых и оборонительных рефлексов у кроликов в условиях свободного поведения показало учащение колебаний ЭКоГ и укорочение периода условного ответа. При этом наблюдали сходный характер изменений электрической активности при пищевом и оборонительном рефлексах. В специальных опытах с созданием пищевой (голодание) или оборонительной (болевое раздражение) доминанты в коре, ретикулярной формации и лимбических структурах возникали синхронизированные колебания, отражающие высокий уровень неспецифической активации. Эта активация проявлялась не только в учащении импульсов ответов нейрона на условные раздражители, но и в периоды между их предъявлением (рис. 18). Так в деятельности нейронов отражались фазические и тонические компоненты ее перестройки при образовании как пищевых, так и оборонительных условных рефлексов. Однако прямо противоположная реакция в случае пищевого или болевого подкрепления сигнала означает, что проявившаяся в электрической активности неспеци-

фическая активация избирательно действует на структуры мозга, реализующие процессы разного биологического значения. Пищевое подкрепление условного рефлекса придает ему эмоционально-положительный, а оборонительное — эмоционально-отрицательный характер.

Процессы образования временных связей находят отражение и в *сверхмедленных колебаниях потенциалов (СМКП)*. Так, при выработке у кролика условного оборонительного рефлекса на световой сигнал, сопровождаемый электрокожным подкреплением, наблюдали закономерные изменения СМКП. При этом в начальный период увеличиваются амплитуда и частота СМКП в коре и ряде подкорковых структур, достигая максимума при генерализации рефлекса. Прочное его закрепление сопровождается уменьшением СМКП до полного исчезновения, а угашение рефлекса вновь их вызывает. При выработке условных рефлексов у кроликов происходил сдвиг потенциалов коры вначале в сторону позитивности, а затем негативности, нарастающей по мере укрепления рефлекса. Такую негативизацию рассматривают как показатель деполяризации, обуславливающей местное возбуждение.

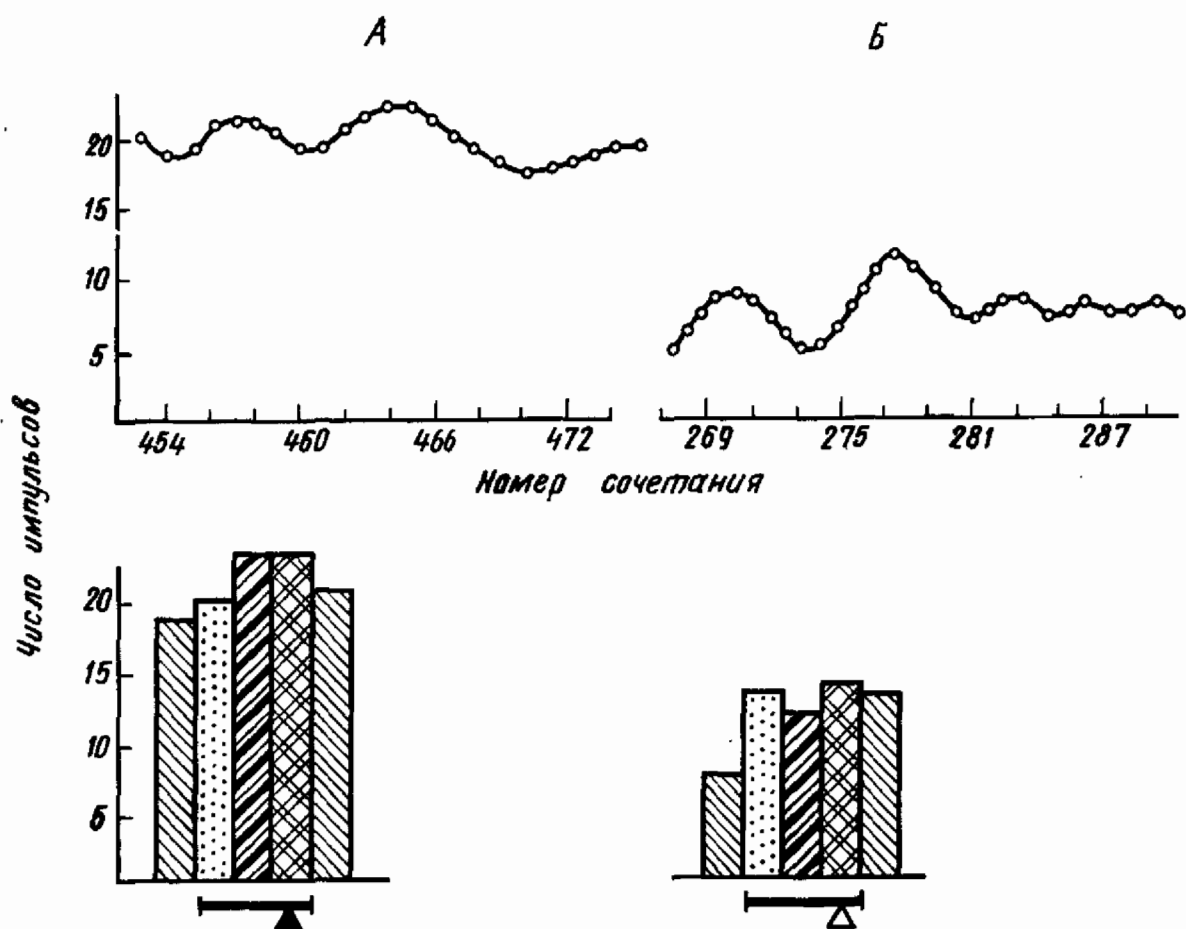


Рис. 18. Тонические и фазические импульсные реакции нейронов гиппокампа при условном пищевом (А) и оборонительном (Б) рефлексах (по Б. И. Котляру, Н. О. Тимофесвой):

А — уровень фоновой активности между сочетаниями, Б — усредненное количество импульсов за 1 с в разные этапы условно-рефлекторной деятельности; чертой отмечено время действия условного раздражителя, треугольником — момент условной реакции

Обнаружение связи медленных электрических процессов с психической деятельностью человека (Н. П. Бехтерева, 1966) было исходным для целого направления исследований их динамики, например при обучении иностранным словам или использовании для анализа нейрофизиологических механизмов мнестической деятельности и процесса формирования матрицы долгосрочной памяти. В последнее время СМКП связывают с метаболическими процессами, влияющими на электродный потенциал, а их сдвиги, наблюдаемые при выработке условного рефлекса, обозначают как колебания биоэлектрохимической активности.

Таким образом, *при формировании временных связей динамика электрических реакций десинхронизации основной ритмики сверхмедленных потенциалов и усвоения ритма условного раздражителя отражает вначале широкий охват возбуждением неспецифических и специфических систем на корковом и подкорковом уровнях. Он соответствует стадии генерализации условного рефлекса, по мере закрепления которого происходит сосредоточение этих электрических реакций в специфических структурах корковых проекций сигнала и двигательного ответа, а также в подкорковых образованиях.*

Вызванные потенциалы. Рассмотренное выше явление усвоения ритмов раздражения представляет собой серии укороченных вызванных потенциалов, в которых полное развитие каждого из них прерывается возникновением следующего. В более полном виде *вызванные потенциалы* (ВП) с их первичными ответами и поздними компонентами выявляются при относительно редких (1—2/с) раздражениях и могут быть использованы как показатели динамики процессов высшей нервной деятельности. В результате многочисленных исследований изменений ВП в зоне сигнального раздражителя при образовании временных связей накопились разнообразные и во многом противоречивые сведения о закономерностях этих изменений.

Так, в первых исследованиях динамики ВП проекционных зон сигнального раздражителя при выработке условного рефлекса одни авторы отмечали его увеличение, другие — уменьшение, третьи — вообще ставили под сомнение наличие закономерной корреляции между ходом образования условного рефлекса и изменениями ВП. Видимо, причина противоречивых результатов состояла в том, что изменения ВП в чрезвычайной степени зависят от стадии образования условного рефлекса (генерализованного или специализированного, непрочного или упроченного), от локализации отведения (проекция условного или безусловного раздражения, первичные или вторичные сенсорные зоны), от вида, возраста и состояния объекта.

Дальнейшие исследования наглядно показали наличие такой зависимости. Изменения ВП происходят по стадиям формирования условного рефлекса. В большинстве случаев начало образования временной связи может сопровождаться некоторым снижением величи-

ВП. На стадии генерализации условного рефлекса иррадиация возбуждения в коре мозга проявляется в виде усиления и широкого распространения ВП почти на все области коры и укорочения латентных периодов их ответов на раздражители.

На стадии упрочения условного рефлекса происходит ограничение области возникновения ВП, отражающее концентрацию процессов возбуждения в его исходном очаге. При этом величина и форма ВП приближаются к исходным. Обобщение результатов исследования динамики ВП в сопоставлении с другими показателями выработки условных рефлексов позволило заключить, что процесс отражения окружающего мира меняет свой характер на разных этапах условно-рефлекторной деятельности. Например, начальное увеличение с последующим снижением негативной волны ВП соответствует восстановлению угашенной реакции внимания. Возрастание амплитуды негативной волны идет параллельно приобретению условным раздражителем сигнального значения.

Сравнение динамики ВП в разных проекционных зонах коры показало, что его уменьшению в зоне проекции сигнального раздражителя может соответствовать возрастание величины ВП в зоне проекции безусловного, служащего подкреплением. Однако в случае инструментального условного рефлекса отношения усложняются. Так, в зоне проекции конечности, выполняющей инструментальное действие, ВП концентрируются на очень ограниченном участке, но оказываются более выраженными в области коркового представительства сигнала. В начальных стадиях образования временных связей ВП указывают на преобладание активности первичных сенсорных зон, потом возрастает роль вторичных.

Особое значение за последнее время приобретает изучение динамики поздних компонентов ВП, следующих за первичным ответом, его позитивных и негативных медленных волн. Так, при выработке зрительных оборонительных условных рефлексов отмечались закономерные перестройки именно поздних волн ВП на вспышки света. Особенно выраженные изменения происходили в медленной негативной волне. Наряду с изменениями формы и амплитуды основных компонентов ВП появлялись новые, ранее не имевшие места волны потенциалов. Если сигналом для условного оборонительного рефлекса сделать низкочастотное раздражение неспецифических ядер таламуса, то в комплексе корковых потенциалов вовлечения по мере выработки рефлекса формируется дополнительная поверхностно-положительная волна, которая при его угашении постепенно исчезает. В то же время поверхностно-отрицательная волна ВП, регистрируемого в ограниченном участке коркового представительства конечности, совершающей оборонительное движение, оказывается более стабильной. Выработка оборонительного условного рефлекса на свет при подкреплении электрокожным раздражением приводит к тому, что ВП на оба эти стимула становятся сходными по своей форме.

Таким образом, динамика вызванных потенциалов, так же как и фоновой ритмики, отражает процессы иррадиации и концентрации возбуждения, главным образом в структурах коры разной глубины, и характер их связи с подкоркой. Поздние и дополнительные компоненты, возможно, связаны с процессами формирования временных связей.

Реакции нервных клеток. Применение микроэлектродов, погружаемых в нервную ткань, позволило исследовать электрическую активность отдельных нейронов при условно-рефлекторной деятельности. Для этого держатель микроэлектрода с регулятором его погружения укрепляли на голове подопытного животного, например обезьяны. Когда был выработан условный оборонительный рефлекс отдергивания руки на вспышки света, то импульсные ответы корковых нейронов на эти вспышки отличались от ответов до выработки условного рефлекса. Характерно, что изменения импульсных ответов у одних нейронов протекали в сторону усиления разряда, а у других — в сторону его ослабления. В этом проявляется сложная функциональная организация коркового процесса условного возбуждения как динамической мозаики возбужденных и заторможенных нейронов.

Соотношение нейронных реакций, отражающих центральные процессы условного возбуждения, оказывается различным в областях коры, осуществляющих разные функции.

Таблица 1. Распределение возбуждающихся и тормозящихся нейронов в разных корковых областях мозга обезьяны при действии условного светового раздражителя (по Г. Джасперу и др.)

Области коры	Реакции корковых нейронов, %		Области коры	Реакции корковых нейронов, %	
	возбуждение	торможение		возбуждение	торможение
Моторная	77	23	Теменная	35	65
Зрительная	78	22	Лобная	38	62

Как видно из табл. 1, в зонах проекции условного раздражителя и представительства двигательной реакции возбуждающихся нейронов зафиксировано примерно втрое больше, чем тормозящихся, а в зонах коры, выполняющих ассоциативные и интегративные функции (теменных и лобных), преобладали тормозящиеся нейроны, которых было почти вдвое больше, чем возбуждающихся. Видимо, для осуществления интегративных функций, более сложных, чем начальная обработка информации, в первичных проекционных зонах возрастает роль торможения, формирующая тонкую мозаику нейронной активности. В опытах на кошках также оказалось, что в областях, не являющихся зонами проекции условного и безусловного раздражителей, преобладают тормозящиеся нейроны. Однако в опытах на кроликах более половины нейронов и в зоне

представительства условного слухового раздражителя отвечали на сигнал торможением. Доля нейронов, реагирующих торможением на сигнал, увеличивалась и в первичной соматосенсорной зоне мозга крысы при выработке мигательного рефлекса.

Роль тормозящихся нейронов в процессе образования условного рефлекса может заключаться в ограничении числа действующих синаптических связей, выделении специфических рецептивных полей и, тем самым, выделении необходимой информации из исходного шума. Вместе с тем анализ межнейронных связей в слуховой коре кошки показал, что при выработке условного рефлекса на звук усиливались возбудительные связи.

Характер условных реакций нейронов во многом зависит от организации их *рецептивных полей*. Так, нейроны, получающие сигналы от ограниченных полей, например кожной рецепции, оказываются наиболее стабильно реагирующими и мало меняют свои ответы на афферентное раздражение, когда он становится условным. Нейроны, получающие сигналы от распространенных полей рецепции, реагируют более вариабельно в связи с динамикой формирования условного рефлекса, что указывает на их более близкое отношение к механизму образования временных связей.

Так, в двигательной области коры кролика «обучающихся» нейронов было 78% среди бимодальных, т. е. отвечающих на два рода раздражений, и только 34% среди мономодальных, т. е. отвечающих лишь на раздражения одного рода. В коре мозга кошки 90% полимодальных нейронов являются «обучающимися».

Способность нейронов включаться в условные реакции в значительной мере зависит от уровня возбудимости, о которой можно судить по частоте их фоновой импульсации. Именно нейроны высокой возбудимости, на которые сходятся сигналы от многих полей рецепции, играют важную роль в механизме образования временных связей. Вероятно поэтому нейронов, проявляющих условные реакции, в первичных проекционных полях оказалось меньше, чем во вторичных, где сопоставляется информация, приходящая по многим путям.

Так, в первичном зрительном поле 17 «обучающихся» нейронов было лишь 18%, в то время как во вторичном зрительном поле 18 их оказалось 68%. Вместе с тем «обучающиеся» клетки в большем или меньшем количестве можно найти в любой структуре мозга.

Активность «обучающихся» нейронов изменяется в соответствии со степенью выраженности внешних проявлений условного рефлекса и зависит от факторов, влияющих на эти проявления. Например, насыщение животного пищей ведет к уменьшению проявлений его пищевых условных рефлексов и резкому снижению условных реакций корковых нейронов. При инструментальных условных рефлексах такая зависимость наглядно показана для нейронов лобных отделов коры мозга обезьяны (рис. 19).

Странность, на первый взгляд, условных ответов корковых нейронов на действие сигнального раздражителя состоит в том, что их латентные периоды оказывались более длительными, чем при

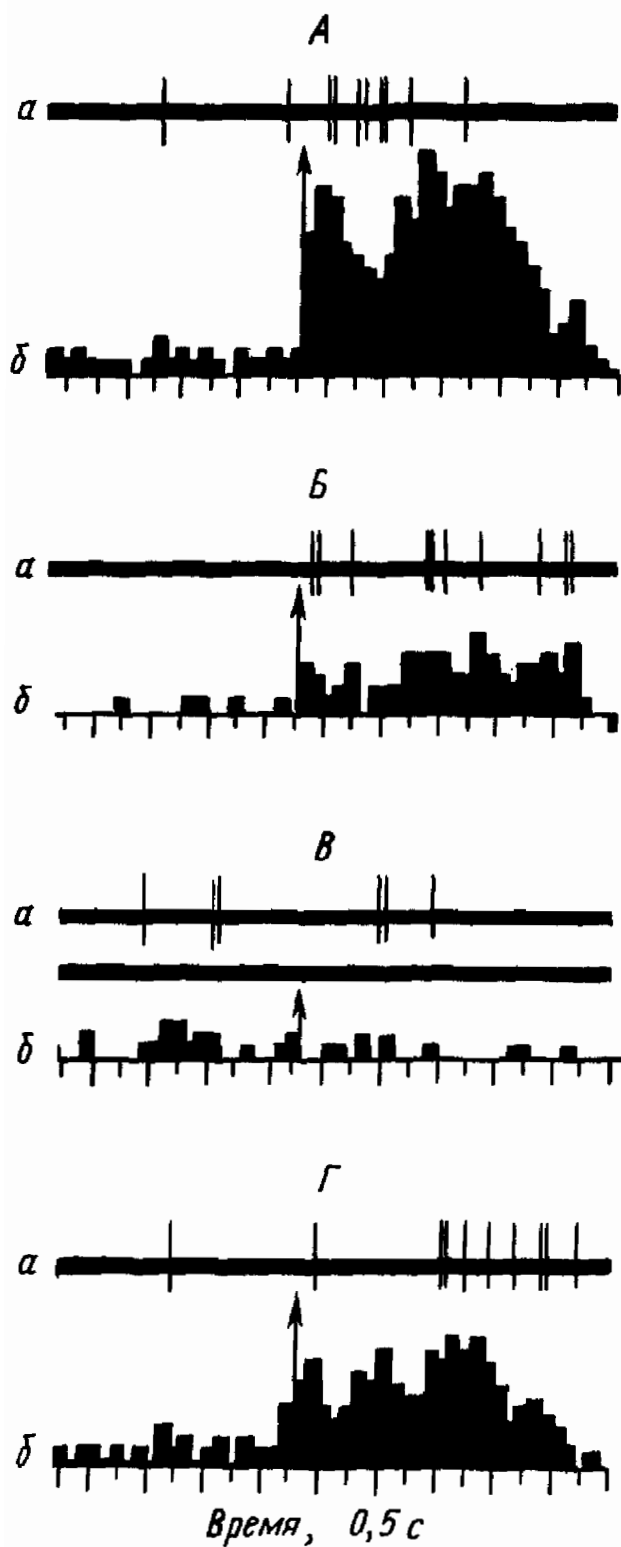


Рис. 19. Участие нейрона лобной коры обезьяны в реализации инструментального условного пищевого рефлекса в зависимости от потребности в пище. А — исходное состояние; Б — после еды; В — сытое животное не реагирует на сигнал; Г — другой вид пищевого подкрепления восстанавливает рефлекс: α — нейрограмма, δ — перистимульная гистограмма, по оси ординат — количество импульсов, стрелкой отмечен пусковой сигнал рефлекса

применении этого раздражителя как индифферентного (до сочетаний с безусловным). Так, некоторые корковые нейроны кошки при выработке оборонительного условного рефлекса на звуковой сигнал могли увеличивать латентный период своего импульсного ответа более чем втрое, от 30 до 100 мс. Для объяснения этого феномена, вероятно, следует исходить из того факта, что включение нейронов в механизм временной связи меняет их положение в нейронных сетях проведения возбуждения и состояние синаптической проводимости. Гистограммный анализ показал, что удлинение латентного периода получено в среднем из сложения удлиненных латентных периодов реакций одних нейронов и укороченных латентных периодов реакций других нейронов. Поэтому можно думать, что при формировании временных связей происходит наряду с усложнением путей передачи сигналов образование нейронных цепочек облегченного их проведения.

На этапе генерализации вырабатываемого условного рефлекса начинают вовлекаться нейроны обширных областей коры и подкорковых структур, гиппокампа, гипоталамуса, ретикулярной формации среднего мозга. По мере укрепления рефлекса реакции нейронов идут на убыль, прежде всего в неспецифических областях и подкорковых структурах, а затем в коре. Специализация условных реакций сопровождается уменьшением числа «обучающихся» клеток, что, видимо, отражает процессы концентрации условного возбуждения. Уменьшаются ответы нейронов как в зоне проекции

безусловного, так и условного раздражителей. Однако в специфических подкорковых путях проявления условных реакций сохраняются, в то время как они идут на убыль в корковых зонах проекции условного и безусловного раздражителей.

Например, у кроликов при выработке оборонительного условного рефлекса на звук возникшая вначале условная реакция при дальнейшем укреплении рефлекса практически исчезала у 20—30% нейронов в слуховой и двигательной зонах коры, хотя в подкорковой области слухового пути (внутреннем коленчатом теле) такую затухающую активность обнаруживали лишь 16% нейронов. При достаточно длительном многократном повторении сочетаний, обеспечивающем высокую прочность вырабатываемого условного рефлекса у кошек, можно было достичь практически полного возвращения импульсных реакций значительной части нейронов на сигнальный раздражитель к тому уровню, когда этот раздражитель был индифферентным (табл. 2).

Таблица 2. Динамика условных реакций 100 нейронов коры мозга кошки при выработке и упрочении зрительно-двигательного условного рефлекса (по А. Б. Когану)

Число сочетаний (условный рефлекс вырабатывался на 25—30 сочетаний)	Средняя частота, имп/с	Распределение нейронов по характеру реакции, %			Латентный период ответа, мс	Коэффициент корреляции импульсных реакций соседних нейронов	
		возбуждение	торможение	не реагируют		положительная корреляция	отрицательная корреляция
Зрительная кора							
1—5	23	54	35	11	46	0,30	0,13
10—15	24	46	39	15	—	0,37	0,17
20—25	22	46	42	12	62	0,43	0,22
270—275	23	54	34	12	49	0,32	0,23
Соматосенсорная кора							
1—5	16	48	38	14	62	0,33	0,28
10—15	21	44	40	16	—	0,48	0,27
20—25	13	46	39	15	115	0,49	0,22
270—275	15	48	38	14	86	0,43	0,22

Из табл. 2 видно, что такие показатели условных реакций популяций нейронов, как средняя частота импульсов в ответе и его характер при очень прочном укреплении рефлекса, возвращаются в исходное состояние. От них отстают показатели латентных периодов, имеющие еще высокие значения. Наиболее стабильными оказались условные изменения коэффициентов корреляции импульсных разрядов. Обратное развитие условных реакций именно корковых нейронов при упрочении условного рефлекса можно объяснить концентрацией возбуждения, покидающего исследуемые нейроны, или «передачей» автоматизированного навыка на более низкие уровни управления. Однако сохранение при этом показателей корреляции импульсных потоков, установившихся в результате выработки условного рефлекса, указывает на то, что если при формировании временной связи происходят изменения деятельности обшир-

ных популяций нейронов, то после завершения процесса его наличие проявляется главным образом в новых сложившихся при этом межнейронных отношениях.

Сопоставление латентных периодов импульсных ответов нейронов и вызванного потенциала показало, что началу первичного ответа соответствует интенсивная активация нейронов в зоне проекции условного раздражителя, к которой присоединяется основная масса реагирующих нейронов в зоне проекции безусловного раздражителя, а более позднему, негативно-позитивному колебанию ВП соответствует тормозная пауза и посттормозный импульсный разряд нейронов.

Исследования нейронной активности мозга человека, проводимые с помощью хронически вживленных с лечебной целью электродов, позволили выявить отражение в этой активности различных форм психической деятельности человека, в том числе процессов обучения (подробнее см. в гл. 17).

Процессы замыкания временных нервных связей при образовании условного рефлекса. Несмотря на многочисленные исследования, до сих пор нет единого мнения о том, что представляют собой процессы замыкания при образовании условного рефлекса, хотя существует много гипотез, каждая из которых подкрепляется солидным фактическим материалом. Одна из причин такой ситуации может состоять в том, что на разных этапах эволюции эти процессы могут иметь различную природу. Так, не вызывает сомнений, что внутриклеточные временные связи простейших, образующиеся при выработке у них примитивных условных реакций, существенно отличаются от межклеточных временных связей в нервной системе. Однако и условные нервные связи далеко не однородны по способу образования, проявлениям и, вероятно, механизмам их осуществления.

Исходя из свойств рефлексов было выделено шесть уровней эволюционного совершенствования их временных связей (Л. Г. Воронин, 1979). Первый уровень — *суммационный рефлекс*, когда в результате повторных, до того не вызывавших реакции раздражений возрастает возбудимость структур синапса и он становится проходимым. Второй — реализует явления так называемого *привыкания*, когда повторные раздражения, ранее вызывавшие реакцию, приводят к гиперполяризации синапсов и снижают реакцию до полного прекращения. Третий — *несамовосстанавливающиеся условные рефлексы* с нестойкой временной связью. Четвертый — *истинные условные рефлексы* со стойкой временной связью. Пятый — *комбинационные условные рефлексы*, где создаются сложные множественные взаимообусловленные межнейронные связи. Шестой — *абстрактно-логические связи*, характерные для процессов человеческого мышления (имеет сложную организацию и включает конструкции второй сигнальной системы).

Естественно предполагать, что при формировании столь различных по своему назначению и устройству механизмов обучения

приспособительному поведению могут быть использованы разные способы образования временных связей. Отсюда различие и трудность сопоставления результатов, полученных на разных объектах. Вместе с тем для всех видов временных связей, во всяком случае между нервными клетками, центральным остается вопрос о мембранных механизмах повышения эффективности синапсов и организации нейронных сетей.

За последнее время получено немало фактов о нейронных механизмах условного рефлекса, начинают накапливаться сведения о роли в этих механизмах синаптических и мембранных процессов. Образование временных связей, изучаемое методом условных рефлексов, лежит в основе явлений памяти; этот материал подробно изложен в гл. 3.

Глава 3

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПАМЯТИ

Эффективность приспособительного поведения животных и успех разумной деятельности человека в значительной мере зависят от того, в какой мере животные используют свой жизненный опыт, а человек — полученные ранее знания для того, чтобы принимать правильные решения и избегать ошибочных. Эти знания извлекаются из *памяти*. Хотя в ее основе лежит нейрофизиологический механизм образования временных связей, понятие памяти имеет более широкий смысл. Рассмотренные в гл. 2 свойства и механизмы образования условной связи раскрывают лишь одну начальную часть явлений памяти, объясняют, что означает *запомнить*. Другая, пожалуй, наиболее важная часть явлений памяти состоит в удержании на долгое время образовавшихся нервных связей, в способности *помнить*. Нередко под памятью подразумевают именно эту способность. Однако для того, чтобы воспользоваться полученной ранее полезной информацией, необходимо не только зафиксировать ее в новых нервных связях, не только сохранить эти связи, но и иметь возможность воспроизвести их в нужный момент, т. е. вспомнить.

Различия механизмов осуществления этих проявлений памяти наглядно демонстрируются врачебными наблюдениями за больными, у которых разные поражения мозга вызвали различные нарушения памяти. Например, описаны случаи, когда человек запоминает с трудом, но помнит долго или может запомнить лишь на очень короткое время или с большим трудом вспоминает то, что он легко запомнил.

Таким образом, *понятие памяти включает в себя совокупность процессов фиксации, хранения и последующего считывания информации, получаемой организмом на протяжении его жизни.*

Краткосрочная память

Давно замечено, что при некоторых заболеваниях мозга теряется способность запоминать события, происходящие во время болезни, хотя все бывшее ранее больной хорошо помнит. Эти явления в резкой форме были вначале обнаружены и описаны при тяжелой форме алкоголизма (С. С. Корсаков, 1880). Больной не был в состоянии запомнить происходящие события, но мог помнить, что происходило с ним раньше. Такую потерю памяти на недавние события наблюдали также у людей, переживших сотрясение мозга, при его очаговых поражениях, особенно в области височных долей, затрагивающих гиппокамп. Психологи отмечали сходные явления забывания событий, предшествовавших нервному потрясению. При этом память на все более давние события полностью сохранялась.

Такие явления *ретроградной амнезии*, т. е. нарушения памяти на события, произошедшие незадолго до воздействия на мозг, при сохранности памяти на прежние события означают разные свойства памяти. На основании этих фактов сделано заключение о двух видах памяти: *краткосрочной* и *долгосрочной* (Д. Хебб, 1949).

Нарушения краткосрочной памяти типа ретроградной амнезии оказалось возможным воспроизвести в экспериментах на животных. Для этого достаточно было сразу после обучения подвергнуть мозг сильному воздействию и только что приобретенное знание исчезало, хотя ранее приобретенные навыки сохранялись. В экспериментах такими воздействиями были различные фармакологические средства, наркотики, переохлаждение мозга, нарушение его кислородного снабжения и другие средства. Однако чаще всего применяли электрическое раздражение мозга, вызывающее судорожные припадки.

На рис. 20 приведены результаты опыта, в котором у мышей вырабатывали условный оборонительный рефлекс избегания выхода на площадку, находящуюся под напряжением.

Получив удар током, мышь избегала выходить на эту площадку. Учитывали поведение мыши в первые 30 с после выхода на площадку. Как видно из рис. 20, если эфирный наркоз был дан сразу или на протяжении не более 10 мин после удара током на площадке, то условный рефлекс ее избегания был нарушен, мышь продолжала выбегать на площадку. Если наркоз был дан позже, спустя 16—20 мин, то он разрушал рефлекс не полностью, а наркотизация через 24 мин вообще не влияла на него.

Многие эксперименты показывали возможность избирательно выключать кратковременную память, не нарушая долговременную, и избирательно воздействовать на долгосрочную память, не нарушая краткосрочную. Такое действие оказывают, например, некоторые антибиотики, угнетающие синтез белка. Из этих данных был сделан вывод, что краткосрочная и долгосрочная память имеют разную природу и регулируются разными механизмами. Однако многие

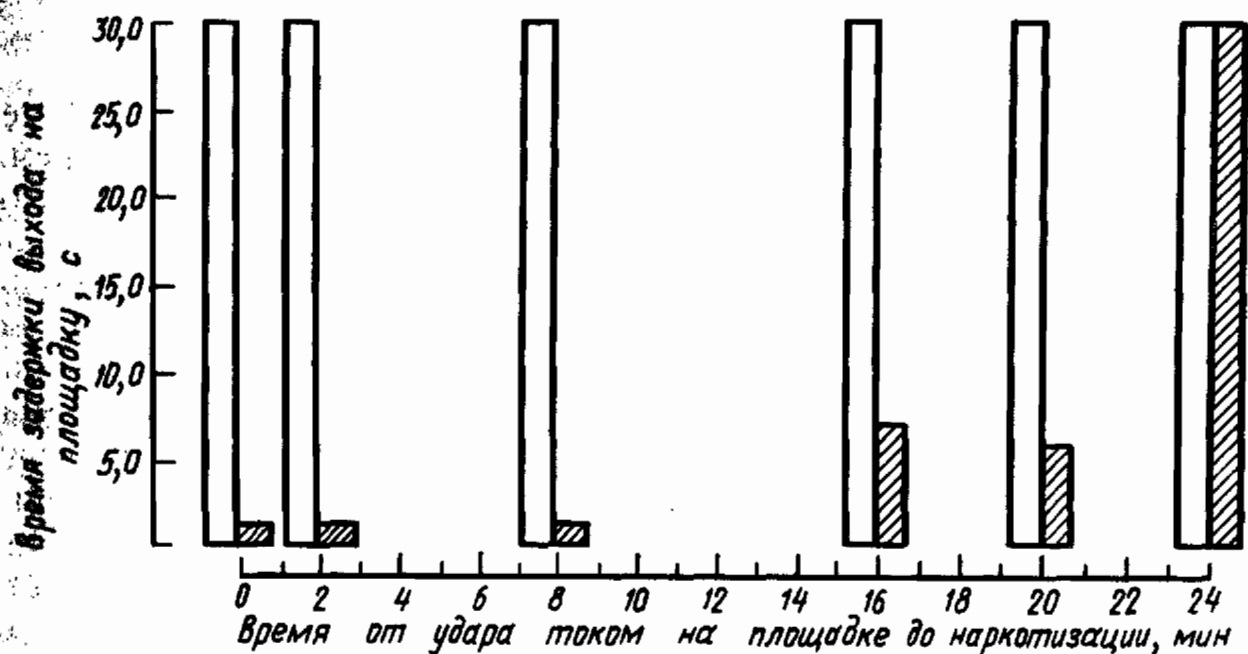


Рис. 20. Влияние наркоза на закрепление у мышей рефлексов избегания выхода на площадку, находящуюся под напряжением (по И. Абт и др.): белыми столбиками изображено проявление рефлекса до наркотизации, заштрихованными — после наркотизации в разные сроки; остальные объяснения см. в тексте

воздействия, выключающие краткосрочную память, как, например, нанесение на поверхность мозга раствора хлористого калия, нарушали и долговременную память. Вместе с тем описаны случаи, когда ретроградная амнезия через некоторое время проходила сама или снималась действием тока более слабого, чем применяемый в качестве подкрепления при выработке исследуемого рефлекса. На основании опытов с обезьянами было высказано предположение, что в условно-рефлекторной деятельности проявляются оба вида памяти: при отсроченных условных рефлексах — преимущественно краткосрочная, при следовых условных рефлексах — долговременная. Поэтому более вероятно, что механизмы краткосрочной и долговременной памяти тесно связаны между собой и являются последовательными этапами единого процесса, где памятный след, менее устойчивый на первом этапе, на втором этапе становится прочным. О природе двух видов памяти высказывают разные предположения, но, несмотря на интенсивные исследования, единой общепризнанной теории памяти пока не существует.

Возможные механизмы краткосрочной памяти. Наиболее распространено предположение, что краткосрочная память реализуется в виде многократной циркуляции потоков импульсов по замкнутым цепям нервных клеток. Основанием для такой гипотезы *реверберации возбуждения* были морфологические данные о наличии в сетях нейронов множественных соединений, образующих по петлям обратных связей круговые пути (Р. Лоренте де Но, 1934). Сочетания условного и безусловного раздражений активируют эти пути и многократное возбуждение нервных клеток, по которым протекают потоки импульсов, постепенно вызывает в них стойкие изменения,

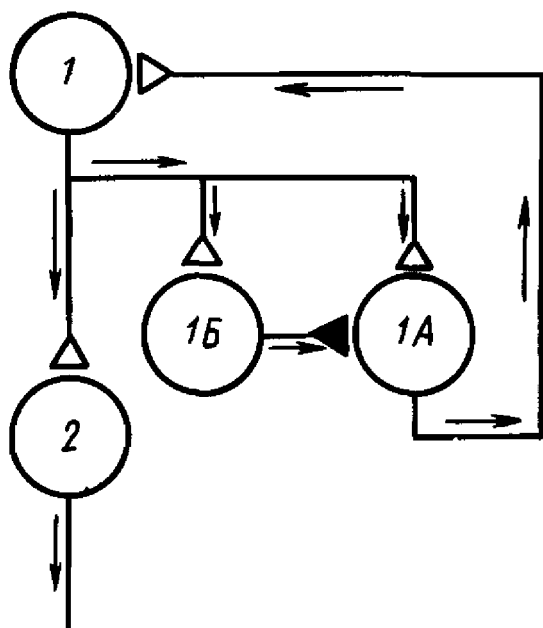


Рис. 21. Нервная сеть с замкнутыми нейронными цепями, по которым могут циркулировать потоки импульсов (по Э. Кенделу):

1 — корковый нейрон, получающий афферентные сигналы, 1А и 1Б — промежуточные нейроны, 2 — эфферентный нейрон; белыми треугольниками изображены возбуждающие синапсы, черными — тормозящий, стрелками показано направление движения потоков импульсов

образующие долгосрочную память. Действительно, все воздействия, нарушающие краткосрочную память, прерывают возникающую циркуляцию потоков импульсов по замкнутым нервным путям.

Однако дальнейшие исследования показали, что в круговых путях нервных сетей находятся не только возбуждающие, но и тормозящие клетки, которые препятствуют «зацикливанию» циркуляции импульсов. На рис. 21 показана такая схема сети, в которой клетка 1 с клеткой 1А могла бы образовать круг реверберации импульсов, обуславливающей ритмическое возбуждение клетки Б. Но достижение порога возбуждения тормозящей клетки 1Б разрывает этот круг, затормозив клетку 1А.

Краткосрочная память не требует для своей реализации синтеза информационных (матричных) молекул РНК и ДНК. Она

и не могла бы обеспечиваться этими биохимическими процессами как генетическая память, поскольку включение в полимер ДНК или РНК нуклеотидов происходит в сотни и тысячи раз медленнее, чем это необходимо для запечатления в них полной информации о текущих событиях. Вместе с тем при любом понимании ее природы, в том числе и реверберационном, речь идет о протекании потоков импульсов по новым для них путям, т. е. о временной *синаптической проводимости*.

Для объяснения механизма синаптической проводимости была предложена гипотеза о взаимодействии медиатора ацетилхолина с рецепторными белками постсинаптической мембраны и Na^+ , K^+ -АТФ-азой при разных концентрациях ионов Na и Ca . При интенсивной импульсации выброшенный из везикул пресинаптической мембраны ацетилхолин связывается с рецепторными белками постсинаптической мембраны, подавляет деятельность ионных насосов, деполяризует мембрану и выключает Na^+ , K^+ -АТФ-азу. Однако возникающие при этом потенциалы возбуждения и уменьшение отношения Na^+ и K^+ приводят к высвобождению ацетилхолина и последующему разрушению его холинэстеразой, что может восстанавливать активность Na^+ , K^+ -АТФ-азы на более высоком уровне.

Временное повышение синаптической проводимости связывают также с высвобождением Ca^{2+} под действием нервных импульсов

в пресинаптических окончаниях, который вызывает усиленное сокращение везикул и выбрасывание медиатора, или с повышенной чувствительностью белков деполяризованной мембраны к протеолитическим ферментам, делающим ее более проходимой для медиатора. В пользу последнего предположения свидетельствует возрастание активности протеаз в ткани мозга животных при выработке условного рефлекса.

Исходя из результатов электрофизиологических исследований было высказано мнение, что краткосрочная память образуется за счет *посттетанической потенциации*, поддерживаемой ревербирующими потоками импульсов. Посттетанической потенцией, или посттетаническим облегчением, называют увеличение числа проводимых синапсов после ритмического раздражения пресинаптических волокон. На то, что это явление зависит от изменений в их окончаниях, а не в постсинаптических структурах, указывает отсутствие такого эффекта при антидромной стимуляции (рис. 22). Из рис. 22 видно, что в данном случае облегчение длится около двух минут и что антидромная стимуляция оказывается безрезультатной.

Несмотря на различия предположений о природе краткосрочной памяти, их объединяет рассмотрение механизма памяти как *возникновения непродолжительных обратимых физико-химических свойств мембран и динамики медиаторов в синапсах, временно перестраивающих поведение нервных сетей*. Эти изменения неизбежно связаны со сложной цепочкой далеко идущих, сравнительно более стойких перестроек метаболизма нервной клетки. Поэтому кратковременная память может оставлять более длительный скрытый след, на основе которого в некоторых случаях она способна восстанавливаться после действия амнестического агента. Углубление и структурно-метаболическое закрепление этих следов, по-видимому, является механизмом перехода краткосрочной памяти в долгосрочную.

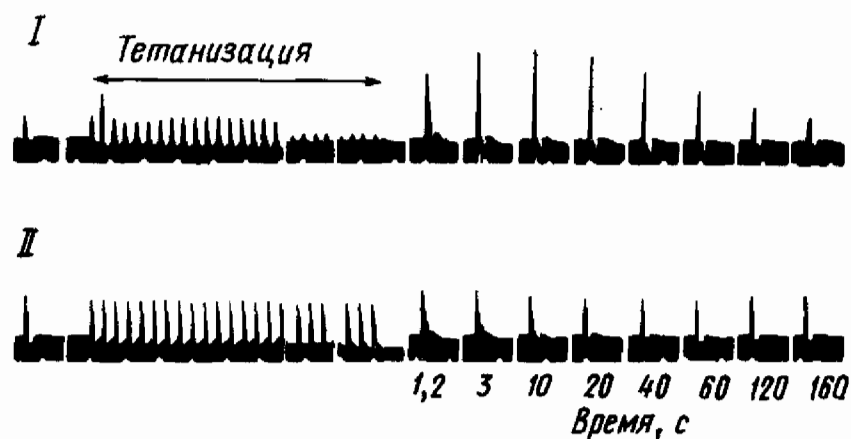


Рис. 22. Посттетаническое временное облегчение проведения через звездчатый ганглий кошки (по М. Ларраби, Д. Бронк):

I — ортодромная стимуляция, II — антидромная стимуляция, объяснение см. в тексте

В отличие от краткосрочной долгосрочная память хранит следы пережитых событий неопределенно долго. Собственно она и является носителем жизненного опыта животного; знаний, приобретенных человеком. О субстрате и способе закрепления долгосрочных памятных следов существуют разные мнения.

Долгосрочная память как возникновение новых межклеточных связей и улучшение проведения по уже существующим связям. Не вызывает сомнений, что в основе всякого обучения лежит процесс проторения путей возбуждения. Наглядной иллюстрацией того, что в результате обучения потоки нервных импульсов легче и быстрее преодолевают синаптическую задержку, может служить модельный опыт с тараканом: после ампутации передних лапок, которыми он чистит усики, таракан обучается пользоваться для этой цели задними лапками. При этом время синаптической задержки моторных импульсов к задним лапкам резко уменьшается (рис. 23).

Исследование динамики активности нейронов виноградной улитки при выработке оборонительного условного рефлекса показало, что повышение эффективности синапсов происходит на входах командных нейронов, реализующих защитные движения.

При выработке условного рефлекса постановки лапы кошки на подставку исследовали реакции ЭЭГ и нейронной активности в моторной коре. Наблюдаемое при этом их единообразие в случае применения различных по характеру и интенсивности условных раздражителей привело к заключению, что сигнал лишь запускает программу ответного двигательного акта. Это происходит, когда наступает повышение эффективности синапсов на входах нейронов — генераторов команд.

Давно высказанное предположение, что памятный след закрепляется «прорастанием» дополнительных нервных окончаний (Р. Кахал, 1911), позже получило новые подтверждения. Оказалось, что

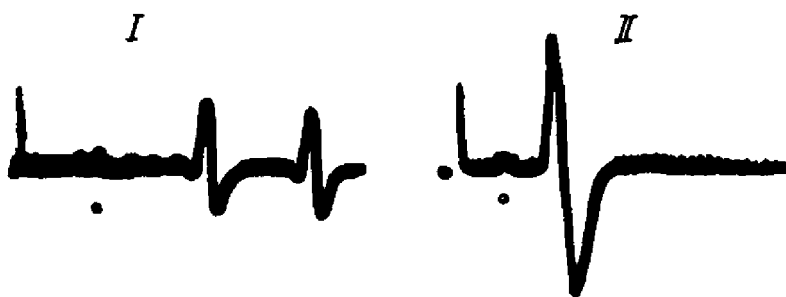


Рис. 23. Укорочение времени прохождения через метоторакальный ганглий таракана нервных импульсов, приводящих в движение его задние лапки, которыми он научился чистить усики после ампутации передний лапок (по Д. Люко, А. Аранда):

I — до ампутации, II — через 12 дней после ампутации, точки под записями — момент прихода импульсов к ганглию, двухфазные потенциалы зарегистрированы от эфферентных волокон данного ганглия

так называемые шипики, несущие синапсы на дендритах корковых клеток, появляются именно в возрасте, когда развивается условно-рефлекторная деятельность. Дополнительные указания на роль шипиков в механизмах памяти дали эксперименты, показавшие интенсивное развитие их синаптического аппарата у животных в резуль-

тате выработки условных рефлексов. К такому пониманию природы долгосрочной памяти приводит и концепция участия генетического аппарата в пластическом обеспечении функций нервных клеток, согласно которой их интенсивная деятельность при обучении вызывает усиление синтеза белка и процессов роста, в частности, образующих новые синаптические связи. Наконец, зависимость количества синапсов (по показателям электронной микроскопии) от интенсивности функционирования нервных механизмов продемонстрирована в экспериментах с повышением активности синапсов путем предъявления сложных задач или ее снижения путем сенсорной депривации.

По другим предположениям долгосрочная память реализуется *облегчением передачи импульсов по существующим синапсам*. Это может быть достигнуто стойкими изменениями структуры и свойств синапсов (табл. 3).

Эффективность передачи возбуждения в синапсах в значительной мере зависит от их функционального состояния, определяемого уровнем деятельности. Показано, что *усиленное использование синапсов* повышает их проходимость для импульсных потоков. При объяснении этого явления учитывается, что ничтожные просветы синаптических щелей соизмеримы с размерами макромолекул мембран, образующих их стенки. Поэтому многократная конвергенция импульсов условного и безусловного раздражителей на синапсах центрального нейрона, вызывая физико-химические изменения его мембран, может, в конечном итоге, сделать синаптическую щель более преодолеваемой.

Физико-химические изменения мембран, возникающие при стойком сдвиге их поляризации, могут служить основой для формирования памятных следов. Такие сдвиги поляризации воспроизведены в экспериментах с созданием зон повышенной возбудимости в коре при помощи постоянного тока и, видимо, имеют место в естественных условиях возникновения доминантных очагов. Опытным путем показано, что создаваемое в доминантном очаге коры состояние возбудимости подпорогового уровня под действием приходящего афферентного возбуждения может достичь порога проявления ответной реакции. Образуется суммационный рефлекс, который при закреплении следов проторения новых путей становится *настоящим условным рефлексом*. Характерная особенность такого рефлекса состоит в том, что по показателям нейронной активности он протекает в две фазы: торможения и последующей отдачи. Образование таких временных связей происходит преимущественно в нейронах нижних слоев коры.

Одним из механизмов повышения эффективности синапсов могут быть процессы, проявляющиеся в так называемой *посттетанической потенциации* (Д. Ллойд, 1949). После раздражения афферентных путей синаптическая проводимость мотонейронов спинного мозга остается повышенной в течение 7 мин. Раздражением гиппокампа

Таблица 3. Возможные механизмы устойчивого повышения проводимости в синапсах (по С. Барондес в модификации И. П. Ашмарина)

Область изменений в синапсе	Состояние синаптической щели	Характер изменений	Молекулярный механизм
Пресинаптическая мембрана	Сужение	Разрастание нервных окончаний	Усиленный синтез белков при запоминании, в дальнейшем их обновление
	Без изменения	Усиление синтеза и выхода медиатора	Дерегрессия части генов медиатора, повышение активности систем трансляции и РНК медиатора Усиление синтеза медиатора и облегчение выхода из везикул
Постсинаптическая мембрана	Без изменений	Увеличение числа и чувствительности рецепторов	Усиленный синтез белков и липидов при запоминании, в дальнейшем их обновление
		Повышение проницаемости и уменьшение скорости расщепления медиатора	Измерение соотношений скоростей синтеза компонентов или образование новых компонентов рецептора при запоминании, в дальнейшем поддержание новых отношений. Репрессия генов энзима, расщепляющего медиатор, дерепрессия генов ингибитора этого энзима
Локализация не установлена	Не известно	Повышение проводимости синапса за счет включения неизвестного вещества	Усиленный синтез веществ типа антител или других факторов межклеточного «узнавания» (например, полипептиды — коннекторы), при запоминании, в дальнейшем их обновление Усиленный синтез некоторых антигенов компонента синапса, вызывающих образование соответствующих антител при запоминании, в дальнейшем их обновление

удавалось продлить такое состояние до нескольких часов. Показано, что гиппокампальная посттетаническая потенция сопровождается увеличением фокальных потенциалов и укорочением их латентного периода, особенно выраженных, если тетанизации подвергались структуры со свойствами самостимуляции.

Анализ этих явлений нейронной активности при выработке локальной условной реакции вздрагивания приводит к выводу о том, что для синаптического проторения путей временной связи необходима кроме конвергенции сигнального и безусловного стимулов активация системы, вызывающей модификацию синапсов, что зависит от биологической значимости образования условной реакции. На изолированном нейроне виноградной улитки получены условные изменения свойств его электровозбудимой мембраны путем сочетания стимулов, приложенных к двум ее локусам, в результате чего между ними возникала временная связь.

При изучении возможных причин стойкого повышения синаптической передачи было обращено внимание на *медиаторы возбуждения* и прежде всего на *ацетилхолин*. Найдено, что обучение сопровождается повышением активности фермента холинэстеразы, разрушающей ацетилхолин, а вещества, подавляющие действие холинэстеразы, вызывают нарушения памяти. В опытах с обучением крыс доставать пищу из узкой трубки определенной передней конечностью активность холинэстеразы возрастала только в контралатеральном полушарии, что подтверждает ее значение в формировании памятных следов.

Сопоставление данных о взаимосвязанной динамике ацетилхолина и холинэстеразы привело к заключению, что повышенная проводимость может возникать и устойчиво поддерживаться некоторым равновесным отношением их синтеза. Избыточная активность холинэстеразы без возрастания количества ацетилхолина не позволяет ему достичь концентрации, необходимой для деполяризации постсинаптической мембраны синапса, а увеличение количества ацетилхолина при малой активности холинэстеразы приводит к глубокой неколеблющейся деполяризации — в обоих случаях проведение импульсов через синапс оказывается блокированным. Существует предположение, что ацетилхолин может транспортироваться через синаптическую щель по трансинаптическим тяжам, которые образуются из соединения белковых мицелл, формирующихся на поверхности пре- и постсинаптической мембран.

Кроме холинэргических имеются и иные синапсы, где медиаторами служат другие вещества. С учетом всех этих сведений была составлена обобщенная схема стойкого облегчения медиаторных процессов в синапсе. На рис. 24, А показано исходное состояние синапсов. Если возбуждение пресинаптического нейрона (рис. 24, Б) вызывает усиленное выделение медиатора, а возбуждение постсинаптического — разрушающего медиатор фермента (рис. 24, В), то при сочетаниях условного и безусловного раздражителей происходит конвергенция импульсных потоков на синапсах (рис. 24, Г), которая обуславливает оптимальный баланс активности медиатора и разрушающего его фермента на стабильном высоком уровне, а также активацию сети белковых тяжей, уменьшающих просвет синаптической щели (рис. 24, Д). Показано, что повышение эффективности

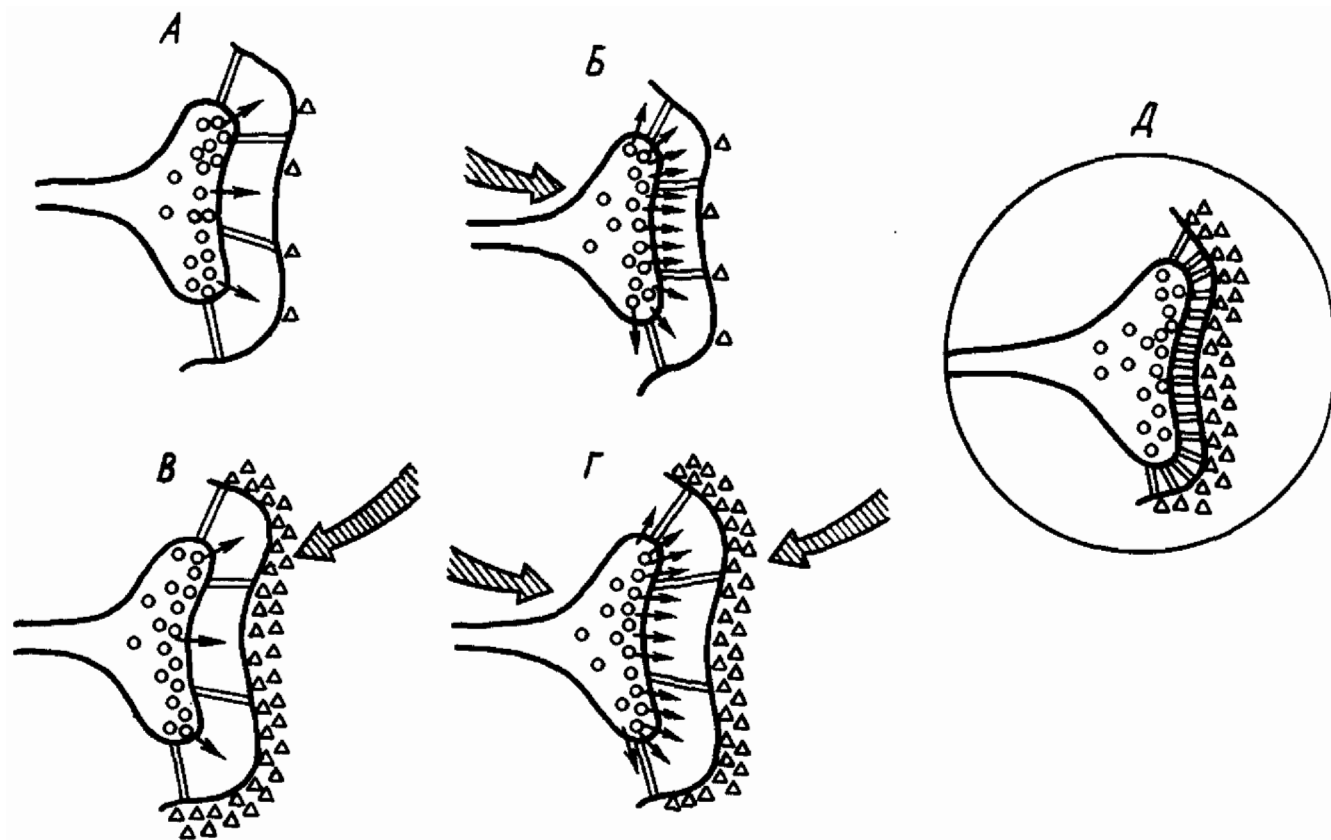


Рис. 24. Развитие процессов стойкого облегчения проводимости сигнала (объяснение см. в тексте) (по В. В. Дергачеву):
 кружками обозначены везикулы медиатора, треугольниками — фермент, расщепляющий медиатор

синапсов сопровождается конформационными изменениями мембранных белков, специфичными для синаптических мембран.

Долгосрочная память как стойкое изменение химизма нервных клеток. Проведение сигналов от клетки к клетке, вызывающее активацию нейронных популяций, происходит в синапсах, однако функциональное состояние синапсов и свойства их деятельности в значительной мере определяются процессами, происходящими в соме клетки, в ее нейроплазме и ядре. Общеизвестна роль сомы в трофическом обеспечении передачи импульсов по путям их проведения и зависимости функционирования нейрона от его метаболизма. Это послужило основанием для поисков долгосрочного памятного следа в стойких изменениях химизма нейроплазмы.

Так как основным субстратом функциональных структур нейрона являются белковые соединения, а их различные модификации задаются матрицами РНК, на которых они синтезируются, то была выдвинута гипотеза о том, что информация, входящая в долгосрочную память, «записывается» структурой полинуклеотидной цепи молекулы (Х. Хиден, 1959). По этой гипотезе разные условные потоки импульсов создают различное распределение ионных концентраций вдоль молекулы РНК и вызывают специфические для каждого сигнала перемещения нуклеотидов в их цепи. В результате каждый сигнал получает определенный отпечаток в структуре

молекулы РНК. Поскольку структура молекулы РНК является матрицей для синтеза белковых соединений, специфические белки и медиаторы могут синтезироваться лишь по тому сигналу, который сформировал эту матрицу своим импульсным потоком. Все возможные перестановки и комбинации нуклеотидных элементов позволяют зафиксировать в молекулах РНК громадное количество информации. По приблизительному подсчету их информационная емкость достигает 10^{15} — 10^{20} бит, что перекрывает объем человеческой памяти.

В качестве экспериментального подтверждения гипотезы о перераспределении нуклеотидов в молекуле РНК как механизме формирования долгосрочной памяти могут служить результаты опытов с крысами, которые обучались добираться к пище, балансируя на проволочном мостике (табл. 4).

Таблица 4. Процентное содержание нуклеотидов в РНК ядра Дейтерса при выработке двигательного навыка у крыс (по Х. Хидену, Е. Эльхази)

Нуклеотидный состав	Контроль		Вестибулярное раздражение		Обучение	
	ядро	цитоплазма	ядро	цитоплазма	ядро	цитоплазма
Аденин	21,4	20,5	21,3	—	24,1	20,9
Гуанин	26,2	33,7	25,7	—	27,7	34,0
Цитозин	31,9	27,4	31,3	—	31,0	26,8
Урацил	20,5	18,4	21,7	—	18,2	18,3

Как показывает табл. 4, у крыс, обучившихся сложным движениям, в нервных клетках ядра Дейтерса, ответственного за выполнение нового двигательного навыка, произошло изменение нуклеотидного состава РНК клеточного ядра. Увеличилась доля аденина, уменьшилась доля урацила. Простое вестибулярное раздражение не изменяло нуклеотидный состав. Исследование глиальных клеток ядра Дейтерса выявило сходные изменения РНК, что позволило сделать предположение об участии глии в кодировании поступающих сигналов путем изменения структуры нуклеотидных цепей РНК.

Однако гипотеза о нуклеотидном коде памятного следа встретилась со многими затруднениями, из которых главное — *недолговечность молекул РНК*. Выполняя информационные и транспортные функции, они могут сохранять свою структуру лишь в течение короткого времени, не соизмеримого с длительностью долгосрочной памяти. Эти и другие возражения ставят под сомнение роль РНК как носителя долгосрочного памятного следа, с чем, в сущности, согласился сам автор нуклеотидной гипотезы (Х. Хиден, 1969).

В связи с этим внимание исследователей обратилось к более долговечным химическим компонентам структурно-функциональной

организации нервной клетки. Памятный след стали искать в *генетическом аппарате*, который управляет деятельностью нервной клетки и определяет свойства на протяжении всей ее жизни. Наиболее стабильной структурой генетического аппарата являются молекулы ДНК, в которых кодируется наследственная информация. Логично было думать, что и информация, приобретаемая в течение жизни фиксируется этими структурами, специально приспособленными к хранению информационных программ. Поэтому были предприняты исследования *ДНК как носителя долговременной памяти*.

Анализ свойств ДНК и влияния ингибиторов ее синтеза на память привел к предположению, что формирование памятного следа связано с активацией определенных генов при деспирализации соответствующих участков цепи ДНК. Это происходит под влиянием ионных сдвигов, отражающих возбуждение нервной клетки при поступлении в нее сигналов.

На основании того, что снятие гистоновой блокады дерепрессирует гены, обуславливающие модификацию свойств клонов клеток была предложена *нейроселективная теория долговременной памяти* (В. В. Дергачев, 1967). Согласно этой теории при запоминании происходит селективная дерепрессия генов, реализующая определенную комбинацию из закодированных в геноме клонов нейроглиальных комплексов. В этих комплексах более лабильная функциональная ДНК программирует такое направление синтеза РНК и белков, которое определяет специфические свойства избирательной возбудимости нервных клеток. О значении ДНК в формировании долговременной памяти свидетельствуют опыты, показывающие нарушения памяти при действии ингибиторов синтеза рибонуклеиновых кислот даже в то время, когда синтез белков продолжался.

Электрофизиологические исследования механизмов привыкания нервных клеток к действию раздражителей привели к представлению, что памятный след отражает не столько временные, сколько пространственные характеристики сигналов. Он представляет собою не «паттерн импульсов», а «паттерн синапсов», кодирующих своим расположением и состоянием значение сигнала (Е. Н. Соколов, 1969). При этом медиаторы через рецепторы синаптических мембран вызывают активацию одних и инактивацию других оперонов молекулы ДНК. В результате формируется система обеспечения синтеза специфических белков, реализующих функцию «обученной нервной клетки» (рис. 25).

За последнее время получены новые доказательства участия ДНК в механизмах долговременной памяти. Показано, что при выработке условных рефлексов происходят своеобразные изменения структуры молекулы ДНК в нервных клетках мозга крыс. Эти изменения состояли в увеличении степени метилирования ДНК, повышающего активность определенных генов. Они были четко выражены в коре больших полушарий и гиппокампе и оказались незначительными в мозжечке. При такой «мягкой» обратимой мод

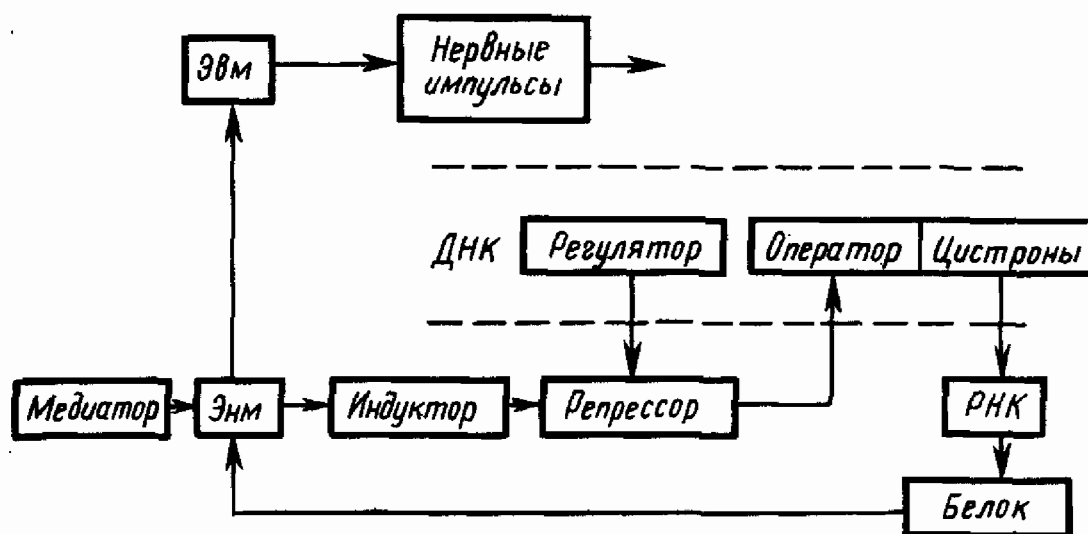


Рис. 25. Участие функциональных структур генетического аппарата молекулы ДНК в долговременной памяти (по Е. Н. Соколову): пунктиром обозначен участок молекулы ДНК; Эвм - - электровозбудимая мембрана, Энм — электроиневозбудимая мембрана

фиксации ДНК ее нуклеотидный состав оставался неизменным (табл. 5).

Таблица 5. Содержание нуклеотидов и метиловых компонентов в ДНК из разных отделов мозга у обученных и контрольных крыс (по Н. А. Тушмаловой)

Отдел мозга	Исследуемые животные	Нуклеотиды в ДНК, мол. %				
		гуанин	аденин	цитидин	тимидин	5-метил-цитозин
Кора больших полушарий	Обученные	21,4	28,6	20,0	28,5	1,45
	Контрольные	21,8	28,7	20,3	28,6	1,07
Гиппокамп	Обученные	21,6	29,6	19,9	27,3	1,63
	Контрольные	21,6	29,2	19,4	28,6	1,15
Мозжечок	Обученные	21,4	28,6	20,4	28,6	0,99
	Контрольные	21,4	28,7	20,3	28,6	0,96

Как уже было упомянуто, основные структуры нервной клетки, реализующие ее функции, состоят главным образом из белковых соединений. Поэтому многие исследователи ведут изучение белков как возможного субстрата долговременной памяти. Усиленный синтез белка при обучении дает основания для суждений о его роли в явлениях памяти. Чтобы выяснить, какие именно белки усиленно синтезируются для обеспечения процессов фиксации памятного следа, предпринималось изучение их отдельных фракций.

Исследование белков мозга голубей выявило, что при их обучении происходит возрастание фракции мембранных гликопротеидов, обозначенных 10В и 11А. Эти белки благодаря своим углеводным компонентам могут регулировать активность возбудимых мембран и таким образом участвовать в процессах памяти. При обу-

чении крыс применять непредпочитаемую лапу для добывания пищи последующее дробное фракционирование мозговых белков показало особое положение встречающихся только в нервной ткани белков S-100 и 14-3-2. Конформационные изменения S-100 при связывании с ионами Са влияют на проницаемость мембран, в частности синаптических, определяя их функциональное состояние.

Значение белков в механизмах формирования долгосрочной памяти продемонстрировано в опытах, где угнетение синтеза белка нарушало переход краткосрочной памяти в долгосрочную. Так, введение ингибитора белкового синтеза пуромицина золотым рыбкам сразу после обучения стирало его следы, но введение пуромицина через 1 ч не вызывало такого действия. Эти опыты были повторены и на других животных, показывая, что синтез белка необходим для консолидации памяти, а когда памятный след закреплен, белок уже не столь нужен.

Какие же именно белки разрушаются под действием ингибитора, препятствующего формированию долговременной памяти? Для ответа на этот вопрос исследовали разные фракции мембранных белков синаптического аппарата после нарушения долговременной памяти пуромицином. Показано, что этот ингибитор наиболее резко тормозит синтез кислых белков, к которым относится специфический для тканей мозга белок S-100. Оказалось также, что белки наиболее чувствительной к ингибитору фракции по своему аминокислотному составу принадлежат к группе внутренних белков мембраны, которые связаны с ее функциями как холинорецепторы. Это соответствует мнению, что носителями долгосрочной памяти являются холинэргические синапсы. Однако имеются указания на участие в механизмах долгосрочной памяти и адренэргической системы. Отмечено, что положительное подкрепление условных рефлексов, например пищевых, связано с функционированием преимущественно серотонинэргических, а отрицательное при оборонительных рефлексах — норадренэргических структур мозга. О возможных нейрохимических компонентах подкрепления существуют разные мнения: сюда относят и норадренэргическую систему, и дофаминэргическую. За последнее время накоплено большое количество фактов, показывающих, как участвуют нейрохимические механизмы в процессах обучения и памяти.

Другой подход к выяснению роли белков в долговременной памяти состоял в прослеживании включения в них меченых аминокислот и изменений этих белков при обучении. Так, внедрение меченого тритием лейцина в белки мозга крыс после обучения возрастало и сопровождалось увеличением числа рибосом, связанных с мембранами. При переучивании крыс способу добывания пищи на стадии бурной двигательной активности происходило даже снижение включения меченого лейцина в белки мозга. По мере усвоения нового навыка включение меченого лейцина в белки, особенно специфические, возрастает. После выработки нового навыка

появления у золотых рыбок отмечен синтез трех новых фракций белков, обнаруженных с помощью меченого валина. У крыс, обученных дифференцированию зрительных сигналов для решения лабиринтной задачи, наблюдали ускоренное включение меченого тиролина в мембранные белки. Выработка условных рефлексов у голубей сопровождалась усилением синтеза гликопротеинов по показателям включения меченого валина.

В последние годы все более широко применяют методы иммунохимической идентификации специфичных для мозга белков, в частности S-100, 14-3-2; гликопротеинов для определения их роли в формировании свойств возбудимых мембран и синаптических процессов. Таким образом, накапливаются веские доказательства непосредственного участия белков, особенно кислых мембранных и гликопротеинов в переходе краткосрочной памяти в долгосрочную.

Сравнительно недавно было выяснено, что к возможным носителям долгосрочной памяти относится ряд пептидов — веществ, как и белки, состоящих из аминокислот, но более простых по своему строению. *Такие пептиды ускоряют формирование условных рефлексов. Их действие на другие организмы воспроизводит выработанный навык, что рассматривается как явление «переноса памяти»* (см. ниже).

К этим пептидам относятся главным образом такие гормоны гипофиза, как адренокортикотропин, меланоцитостимулирующий гормон, вазопрессин, окситоцин и некоторые релизинг-гормоны; а также пептиды, специфически связанные с обучением какому-либо одному определенному навыку. Связь пептидов с памятью, по-видимому, определяется их участием в синаптической передаче. Предполагают даже существование особых «пептидэргических синапсов», которые могут изменять свои свойства проведения.

Кроме того, считают, что факторы пептидной природы могут участвовать в образовании временных связей как химический механизм воздействия подкрепляющих систем на генетический аппарат нервных клеток.

Одно из замечательных свойств памяти состоит в специфической избирательности и локальности образуемых временных связей. В хорошо выработанном условном рефлексе каждый сигнал вызывает только свою строго определенную реакцию. В этом, а также в длительности хранения, свойствах угасания и восстановления, в чувствительности к ядам, тормозящим синтез белков и РНК, «память» нервной системы очень напоминает «память» системы иммунитета. Предположение об участии иммунных реакций в формировании долгосрочной памяти получило новые подтверждения и привело к разработке *гипотезы об иммунохимическом механизме формирования долговременной памяти* (И. П. Ашмарин, 1973).

Согласно этой гипотезе в результате метаболизма синаптических мембран на их поверхности образуются вещества, которые, накапливаясь в избытке, при реверберации импульсов в стадии

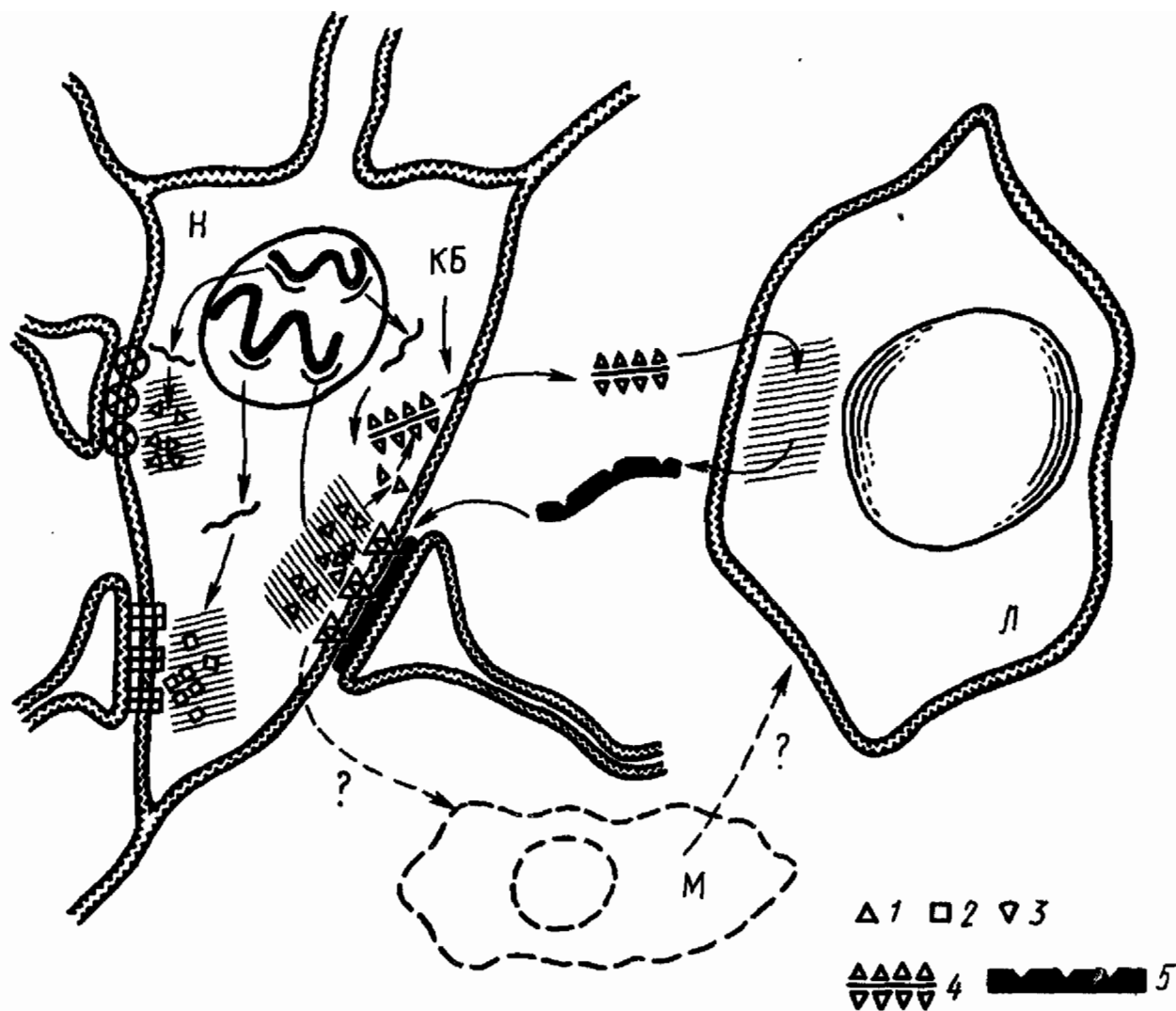


Рис. 26. Иммунологические механизмы, повышающие проводимость определенных синапсов (по И. П. Ашмарину):

КБ — катионные белки, открывающие путь комплексам фрагментов антигена синапса с РНК через оболочку клетки; Л — клетки глии, функционально подобные лимфоцитам, М — клетки глии, функционально подобные макрофагам; 1, 2, 3 — фрагменты синаптических антигенов (зоны их синтеза заштрихованы), 4 — комплекс фрагмента антигена с РНК, 5 — антитела для синапсов, тонкими линиями изображена мРНК, толстыми — ДНК хромосом

краткосрочной памяти играют роль антигена для антител, вырабатываемых в глиальных клетках. Связывание антитела с антигеном происходит при участии активаторов образования медиаторов или ингибитора ферментов, расщепляющих эти активаторы (рис. 26). В пользу этой гипотезы свидетельствуют эксперименты, показавшие, что антитела к синапсомам повышали чувствительность последних к медиаторам и что стимуляторы иммуногенеза улучшали долгосрочную память.

Участие в иммунохимических механизмах памяти специфического для мозга белка S-100 показано в опытах эпидурального введения крысам сыворотки с антителами к этому белку, в результате чего затруднялась выработка навыка поведения в лабиринте. Чтобы выделить в «чистом виде» эффект действия антител на белки, специфические для процессов образования временных связей, изучали навык поведения крыс. При этом вводили антитела, которые

обрабатывались на гомогенаты мозга необученных и обученных крыс; а также крыс, получавших препараты, облегчающие или затрудняющие обучение.

Эффект действия антител резко проявлялся уже в 1-й день обучения в виде угнетения условных реакций животных, получавших антитела к веществам-участникам формирования долговременной памяти под влиянием препаратов, облегчающих обучение. Видимо, такой эффект объясняется связыванием и дезактивацией этих веществ.

Больше половины мозга занимают глиальные клетки, которых примерно в 10 раз больше, чем нервных; каждый нейрон со всех сторон окружен глией. Естественным было предположение, что глия участвует в осуществлении функций мозга, в том числе высшей нервной деятельности. Замедленность реакций клеток глии и сосредоточение в них специфичных для мозга белков S-100, некоторых гликопротеинов и биологически активных соединений создают условия для реализации постепенно стабилизирующихся процессов, к которым относится память. Поэтому появились основания предполагать, что *клетки глии во взаимодействии с нейронами принимают деятельное участие в формировании долговременной памяти.*

Для подтверждения этого предположения проводили эксперименты, показавшие, что инъекции экстрактов глии крысам ускоряли выработку условных рефлексов. В пользу такого предположения свидетельствует и прогрессивное увеличение глиальной ткани относительно нервной в ряду от низших животных к высшим. Медленная электрическая активность глии может быть источником колебаний постоянного потенциала мозга и электротонических потенциалов, создающих очаги повышенной возбудимости, которые считают основой образования временных связей.

О возможном механизме участия глии в фиксации памятного следа существуют различные мнения. Так, предполагали, что выходящие при возбуждении нейрона ионы K захватываются клетками глии и передаются следующему нейрону, вызывая стойкое изменение уровня его поляризации, а следовательно, облегчение его возбуждения. Другое объяснение состоит в том, что выработка условного рефлекса вызывает у прилегающих к нейрону глиальных клеток усиленное образование миелина, который окутывает его тончайшие терминальные волокна и уменьшает фактор риска проведения по ним импульсов, в результате чего «потенциальные» синапсы становятся действующими (А. И. Ройтбак, 1968). Схема происходящих при этом процессов представлена на рис. 27. Эта гипотеза получила экспериментальное подтверждение в стимуляции миелинообразования глиальными клетками с помощью ионов K , которые выходят из возбужденного нейрона в межклеточную среду.

Для того чтобы определить, какова в долговременной памяти роль глии и нейронов, испытывали действие на условные рефлексы крыс антител, полученных при иммунизации гомогенатом или

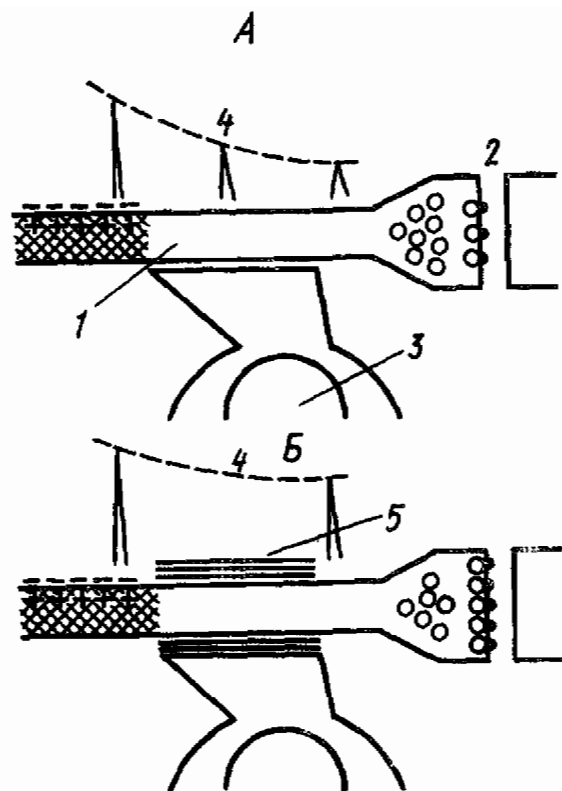


Рис. 27. Гипотеза о роли глии в образовании временной связи условного рефлекса. *А* — синапс не проводит, так как потенциал возбуждения в немиелинизированной пресинаптической терминали ослабляется и медиатор выделяется в количестве, недостаточном для срабатывания синапса; *Б* — глиальная клетка, возбуждаясь при безусловном подкреплении рефлекса, замыкает пресинаптический участок терминали в миелиновую оболочку и потенциал возбуждения сохраняет величину, необходимую для срабатывания синапса (по А. И. Ройтбаку):

1 — аксон, 2 — синапс, 3 — глиальная клетка, 4 — изменение потенциала действия, 5 — миелиновая оболочка

глии, или нейронов. Оказалось, что антинейрональная сыворотка ухудшала главным образом краткосрочную память, а антиглиальная — долгосрочную. Эти результаты рассматривают как указание на то, что краткосрочная память обусловлена реверберацией импульсов по цепям нейронов, а долгосрочная — реализуется пластическими процессами с участием глии.

Уже давно высказали мнение, что *нервные клетки выполняют свои функции в виде объединений*. Таковы *динамические конstellляции* (А. А. Ухтомский, 1945) и образующиеся при обучении *функциональные ансамбли* (Д. Хебб, 1949). Экспериментальные исследования показали реальность существования таких объединений, названных *элементарными нейронными ансамблями* (А. Б. Коган, 1964, 1979). Нейронные ансамбли обладают свойствами, отличными от свойств отдельных нейронов.

Качественное своеобразие системной деятельности нейронов обособляется морфологическими особенностями их связей (Я. Сентаготаи, 1968), эффектами объединения; существует представление о том, что при обучении временные связи формируются путем объединения нейронов различных структур мозга в комплексы, называемые *микросистемами* (М. М. Хананашвили, 1972). Наименьшие микрообъединения нейронов коры, строящие свою деятельность на основе предыдущего опыта, обозначают как *нейроценозы*. Локальная аппликация ацетилхолина в качестве подкрепления выявляла группы нейронов, проявляющие синхронные пластические перестройки. Эти нейроны определяли как *микронулы*.

Существует концепция, по которой каждый акт высшей нервной деятельности связан с активацией определенной совокупности ней-

ов, образующей сложную мозаику. Такой подход к проблеме памяти лишен затруднений, возникающих перед гипотезами ее «молекулярного кодирования», и подкрепляет концепцию «распределенной памяти», согласно которой механизмы фиксации памятного следа сводятся к изменениям свойств отдельных клеток, а состоят в избирательном формировании определенных межнейронных отношений в их популяциях. Об этом свидетельствуют и результаты опытов с так называемым обучением по обратным связям, когда подкреплялась импульсация одного из трёх одновременно регистрируемых нейронов слуховой коры кошки. Корреляционный анализ показал, что нейрон, импульсация которого служила сигналом, устанавливал определенную систему связи с остальными нейронами и такие межнейронные отношения могли сохраняться до 20 мин. Представление о совместной деятельности нейронных объединений легло в основу теории статистической конфигурации (Е. Джон, 1973), согласно которой носителем памятного следа является статистически формируемый набор активных нейронов, образующих фигуру определенных очертаний.

На основании большого экспериментального материала о взаимосвязи ритмических свойств нейронов, образующих цепочки возбуждения разной лабильности и определяющих функциональное состояние центральных нервных структур, было высказано мнение, что новая временная связь запечатлевается в нервной системе в виде специфического пространственно-временного распределения активности нейронов, перестроивших свою лабильность (М. Н. Ливанов, 1975). В пользу этого предположения свидетельствуют результаты исследования конфигурации мозаики нейронной активности, показавшие, что условный рефлекс проявляется лишь тогда, когда рисунок мозаики, вызванный сигналом, соответствует такому ряду памятных следов и подходит к нему, как «ключ к замку». Возникновение разных рисунков нейронной активности с участием одних и тех же нейронов означает перераспределение свойств проводимости их синапсов, которое может осуществляться рассмотренными выше механизмами.

Такое представление близко к взглядам на нейронную структуру условного рефлекса, как на массовое объединение нейронов, в котором воспроизводится вся ситуация в целом (А. Аттли, Т. Блумфилд, Е. Джон, 1973). Обобщение большого материала многолетних нейробиохимических исследований памяти также привело к заключению о ее распределенном характере в ансамблях нейронов. При этом роль биохимических процессов, создающих сложные «рисунки» распределения химизма нервных клеток, заключается в организации «узнавания» клетками друг друга и «сборки» их в функциональные ансамбли. Существует предположение о химической природе сигнала, управляющего проводимостью синапсов нейронов. Это выражается перестройкой классов доминирующих межимпульсных интервалов, в активности нейронов.

Получены также факты, указывающие на то, что механизм образования условного рефлекса не ограничивается перестройками центральных процессов, а включает в себя и *периферические гормональные компоненты*. Особое значение при этом имеет система гипофиз — надпочечники и образование энкефалиноподобных пептидов. Эксперименты с действием *мет-* и *лей-*энкефалина на условные рефлексы избегания у крыс привели к предположению об их возможной роли в обучении и памяти.

«Перенесение» памяти

Особое место в исследованиях занимают явления, получившие название *перенесение памяти*. Начало им положило сообщение об опытах на плоских червях (планариях), которых кормили планариями с предварительно выработанным двигательным защитным рефлексом. При этом у кормленных таким образом червей наблюдали ускоренную выработку условного рефлекса.

Результаты экспериментов по изучению условных реакций планарий, получавших экстракт РНК от «обученных» и «необученных» особей, дали основание предполагать, что «переносчиком» памяти может служить именно РНК.

Опыты проводились и на позвоночных животных, которым вводили экстракт мозга «обученных» животных. Так, экстракт мозга рыбок, у которых был выработан условный рефлекс избегания ударов тока по сигналам синего или зеленого цвета, при введении его необученным рыбкам вызывал у них отрицательную реакцию на соответствующий цвет. Многочисленные опыты с «переносом» памяти были поставлены на крысах, причем были получены как положительные, так и отрицательные результаты (например, исследование влияния такого экстракта мозга на выработку целевых условных рефлексов).

Поиски активного начала мозговых экстрактов привели к выделению из них пептидов, обнаруживших высокую избирательность своего действия (Г. Унгар, 1972). Так, из экстракта мозга крыс, обученных избегать темноту (его введение вызывало у необученных также избегание темноты), был выделен пептид, состоящий из 15 аминокислот. Он получил название *скотофобин* (вызывающий боязнь темноты). Скотофобин был синтезирован и проявлял такое же действие, как естественный. У животных, оказавшихся в темноте, он вызывал реакцию стресса.

Исходя из предположения о том, что нейроны «узнают» друг друга по химическим меткам (в частности, пептидной природы), была высказана гипотеза о формировании на этой основе памятных следов (рис. 28). На рис. 28 показано, как пептид «а» обеспечивает прохождение сигналов по цепи безусловного рефлекса. Когда сигналы условного раздражителя проходят одновременно по нейрону с пептидом «б», они встречаются в «клетке памяти», где

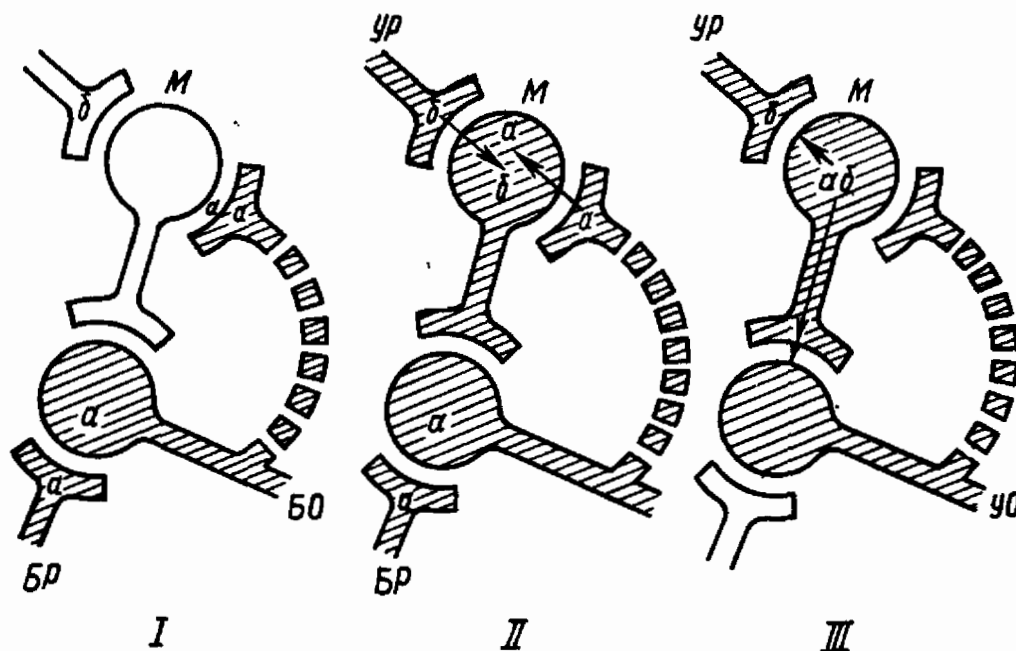


Рис. 28. Пептидный механизм образования новых путей проведения импульсов. I — путь безусловного рефлекса; II — выработка условного рефлекса; III — путь условного рефлекса (по Г. Унгару): БР — раздражитель безусловного рефлекса, БО — безусловный ответ, УР — условный раздражитель, УО — условный ответ, М — «клетка памяти», α, β — генетические метки

фермент транспептидаза синтезирует из них новый пептид «аб», активирующий синаптические мембраны на пути от условного раздражителя до безусловной реакции.

Описано возникновение реакции вкусового отвращения к сахарину у крыс, получавших гомогенизированный экстракт мозга от крыс, у которых эта реакция вырабатывалась сочетанием питья раствора сахарина с действием ионизирующей радиации. Аналогичные результаты получены при другом подкреплении: если у собак с односторонними слюнными условными рефлексами сделать частичный обмен цереброспинальной жидкостью, то наступают изменения рефлексов, появляющиеся на «донорской» стороне. Отмечено, что выработка условного рефлекса отказа от пищи у виноградной улитки происходит быстрее, если ей перелить гемолимфу из цефалопедалного синуса ранее обученной улитки.

Однако концепция переноса памяти не является общепризнанной. Высказываются сомнения как по поводу применяемых методик и достоверности результатов, так и в отношении их трактовки. Так, например, остается неясным, как может «переноситься» программа сложного акта поведения и каков должен быть механизм ее реализации. Вопрос о влиянии экстрактов мозга обученных животных на поведение получивших его необученных, несомненно, имеет большое значение для познания механизмов памяти, но требует дальнейших исследований.

ТОРМОЖЕНИЕ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

До сих пор был рассмотрен лишь один основной физиологический процесс высшей нервной деятельности: процесс *возбуждения* нейронов и его влияние на выработку условных рефлексов. Другим основным физиологическим процессом высшей нервной деятельности является торможение условных рефлексов, всегда протекающее в сочетании с возбуждением.

Торможение — главнейшее средство упорядочения и совершенствования условных рефлексов. Благодаря торможению достигается сосредоточенность на наиболее важной в данный момент для организма деятельности и задерживается все второстепенное (*безусловное торможение*). Благодаря торможению условные рефлексы непрерывно уточняются и совершенствуются применительно к меняющимся условиям среды (*условное торможение*); благодаря торможению тончайший механизм условных рефлексов оберегает себя от непосильных напряжений (*охранительное торможение*).

Взаимодействие всех этих видов торможения обеспечивает замечательную точность и гибкость высшей нервной деятельности.

Безусловное (внешнее) торможение

В процессе жизнедеятельности организм постоянно подвергается тому или иному раздражению извне или изнутри. Каждое из этих раздражений способно вызвать соответствующий рефлекс. Если бы все эти рефлексы могли реализоваться, то деятельность организма была бы хаотической. Однако этого не происходит. Наоборот, для рефлекторной деятельности характерны согласованность и упорядоченность: с помощью безусловного торможения наиболее важный в данный момент для организма рефлекс на время своего осуществления задерживает все остальные, второстепенные рефлексы.

Безусловное торможение свойственно всем элементам нервной системы. Его не нужно вырабатывать, оно сразу появляется с началом рефлекса, вызывающего угнетение остальных рефлексов, и исчезает после его прекращения. Безусловное торможение называют также *внешним*, так как причина его возникновения находится вне структур тормозимого рефлекса, она исходит от другого рефлекса. Раздражители, вызывающие безусловное торможение, делятся на *постоянные* и *гаснущие*.

Постоянный тормоз. У собаки с хорошо выработанным условным слюнным рефлексом каждое применение сигнала вызывает обильное выделение слюны. Однако если включить сигнал и одновременно причинить собаке боль, то из ее слюнного протока не выделится ни капли слюны: условный рефлекс исчез. Угнетение условного слюноотделительного рефлекса произошло вследствие бе-

основного торможения, связанного с возникновением жизненно важного для организма оборонительного рефлекса. Вредящее раздражение — настолько значительное событие, что оно требует сосредоточения всех усилий организма на рефлексе защиты от раздражающего воздействия. Безусловное торможение и обеспечивает такое сосредоточение, задерживая все другие рефлексы.

Можно повторно много раз наносить собаке болевое раздражение, и каждый раз она будет на него реагировать. В соответствии с постоянным характером безусловных рефлексов и связанное с ними безусловное торможение проявляется постоянно, не ослабевая при повторениях.

Источником постоянного безусловного торможения могут быть разнообразные безусловные рефлексы, часто это бывают рефлексы внутренних органов. Например, во время опыта у собаки без всякой видимой причины исчезают все условные рефлексы. Но стоит вывести ее на улицу и освободить мочевой пузырь, как все рефлексы немедленно восстанавливаются: они были заторможены импульсами от интерорецепторов растянутого мочевого пузыря.

Жизнь животных в природе дает множество примеров безусловного постоянного торможения условных рефлексов. Пожирая добычу, хищник становится менее осторожным, так как безусловный пищевой рефлекс тормозит условные оборонительные. О силе торможения, вызванного болевым рефлексом на все остальные рефлексы, можно судить по тому, что раненый зверь «забывает» воспитанный всей жизнью страх перед человеком и может броситься на охотника.

Торможение высшей нервной деятельности человека безусловными рефлексами является повседневным фактом. Тормозящее действие пищеварительных рефлексов, в частности, от интерорецепторов желудка известно каждому. При сильной боли человек теряет способность спокойно рассуждать и «забывает все на свете». Говорят, что у него «все заслонила боль». Так сильно проявляется безусловное торможение, связанное с защитным рефлексом.

Источником безусловного торможения условного рефлекса может также стать другой условный рефлекс. Торможение одних условных рефлексов другими придает особую гибкость поведению животных. Привлекаемая видом зерна, рассыпанного в ловушке, птица подходит все ближе к силкам. Но лишь треснет сухая ветка под ногой неосторожного ловца, как птица взвизгивает в воздух. Реакция бегства как условный оборонительный рефлекс мгновенно затормозила условный пищевой рефлекс. Условный половой рефлекс у лошади может полностью затормозить условные рефлексы, необходимые при езде.

Человек, обладающий разнообразнейшими условными связями, имеет очень много поводов для торможения одних видов своей деятельности другими. Каждому известно, как одно впечатление может подавлять другие. Например, если мы хотим вслушаться

в тихую речь, то закрываем глаза, чтобы прекратить действие зрительных раздражений. Но наиболее важное место занимают в мышлении и поведении человека те случаи, которые психология обозначает как «волевою деятельность». Так, условный оборонительный рефлекс исключительной биологической силы заставляет солдата, залегшего под обстрелом, прижиматься к земле (речь идет о жизни или смерти). Казалось бы, он весь во власти защитной реакции. Но раздается команда: «За Родину, вперед!», рядом поднимаются товарищи, и только что непреодолимый условный оборонительный рефлекс затормаживается высшими условными связями сознания. Человек переживает этот процесс в его субъективном выражении, как подавление животного страха сознательным чувством долга.

Гаснущий тормоз. Безусловное торможение условных рефлексов вызывается также часто возникающим ориентировочным рефлексом. Например, если во время опыта с условным слюноотделением слегка постучать по стене, то собака немедленно насторожится, а условное слюноотделение прекратится. Однако если такое постукивание повторяют многократно, то реакция на постукивание постепенно ослабевает, слюноотделение тормозится все меньше и, наконец, совсем растормаживается. Часто повторяемый ориентировочный рефлекс становится привычным и теряет свое тормозящее действие.

В соответствии с временным характером ориентировочного рефлекса связанное с ним безусловное торможение постепенно ослабевает при повторении, поэтому оно и называется *гаснущим тормозом*.

Тот факт, что ориентировочный рефлекс в однообразной, не меняющейся обстановке постепенно исчезает, имеет большой биологический смысл.

Например, поведение котенка, впервые попавшего во двор: он замирает перед хлопающим крыльями петухом, бросается в сторону от мычащей коровы, засгивает, принюхиваясь к запаху из конюшни. Все для него ново, за каждым знакомым предметом, звуком, запахом может скрываться неведомая опасность. Однако если бы эти ориентировочные реакции оставались на всю жизнь, они затормозили бы всю высшую нервную деятельность животного. Постоянно настороженное животное не могло бы образовывать новые условные рефлексы, не могло бы ничему научиться.

Так не бывает, не бывает именно потому, что ориентировочные рефлексы и связанное с ними торможение условных рефлексов при повторениях постепенно ослабевают и, наконец, полностью исчезают. Поэтому вскоре обстановка двора перестает вызывать на себя ориентировочные реакции и не мешает котенку приобретать необходимый жизненный опыт.

Человек постоянно испытывает действие гаснущего тормоза. Школьникам, особенно малышам, всегда нужно дать «оглядеться» в классе, чтобы ориентировочные рефлексы угасли и не мешали усвоению урока. В незнакомой аудитории лектор иногда теряет

мысли и может вдруг забыть хорошо известные ему понятия, но, немного привыкнув к новым слушателям, он легко вспоминает даже мельчайшие подробности.

Условное (внутреннее) торможение

Высшая нервная деятельность со временем уточняется — поведение избавляется от всего ненужного, устаревшего, всесторонне совершенствуется. Все это связано с тормозными процессами, регулируемые каждым условным рефлексом в отношении самого себя. Благодаря этому рефлексы отменяются, если сигналы потеряли сигнальное значение (*угасательное торможение*), уточняются в отношении различия сигналов (*дифференцировочное торможение*), контролируются дополнительными сигналами (*условный тормоз*) и приурочиваются к нужному моменту (*торможение запаздывания*).

Для всех этих случаев торможения общим является то, что оно вырабатывается, т. е. является *условным*. Условное торможение свойственно главным образом высшим отделам нервной системы. Оно вырабатывается при действии условных раздражителей, сопровождаемых подкреплением, т. е. когда раздражители теряют положительное сигнальное значение. Условное торможение называют также *внутренним*, так как причины торможения условного рефлекса находятся внутри структуры тормозного рефлекса.

Угасательное торможение. Если собаке с хорошо выработанным условным пищевым слюноотделительным рефлексом подавать условный раздражитель, не сопровождая его подкармливанием, то слюны будет выделяться все меньше, а само выделение будет наступать со все большим латентным периодом (табл. 6).

Таблица 6. Уменьшение условного слюноотделения на метроном при его применении без пищевых подкреплений (опыт на лекции И. П. Павлова, 1927)

Порядковый номер применения сигнала без подкрепления	Слюноотделение за 30 с действия сигнала, капли	Время от начала слюноотделения (латентный период), с	Порядковый номер применения сигнала без подкрепления	Слюноотделение за 30 с действия сигнала, капли	Время от начала слюноотделения (латентный период), с
1	10	3	5	7	5
2	7	7	6	4	9
3	8	5	7	3	13
4	5	4			

Отсутствие подкрепления рано или поздно приводит к тому, что сигнал перестает совсем оказывать влияние на слюнную железу: условный рефлекс исчезает.

Таким образом, *угасательным* называется *внутреннее торможение*, развивающееся в результате прекращения подкрепления рефлекса. Оно ведет к его задержке.

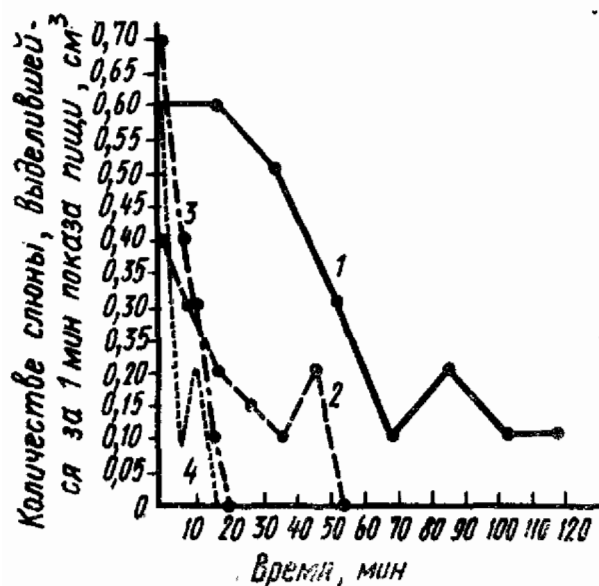


Рис. 29. Угашение натурального пищевого слюноотделительного рефлекса при разной частоте показа мясного порошка (без скармливания) (по Б. П. Бабкину):

1 — кривая угашения при показе через каждые 16 мин, 2 — то же, через каждые 8 мин, 3 — то же, через каждые 4 мин, 4 — то же, через каждые 2 мин

Угасательное торможение представляет собой очень распространенное явление и имеет большое биологическое значение. Нетрудно представить себе, что было бы, если бы все образовавшиеся в разное время условные рефлексы, переставшие соответствовать новым условиям, оставались на всю жизнь. Тогда проголодавшаяся собака долго бесполезно бегала бы «по старой памяти», например, к пустому дому, жильцы которого когда-то ее покормили. Или вышедшая на охоту лисица бесконечно сидела бы у какой-нибудь пустой сусличьей норы. Угашение условного рефлекса происходит тем быстрее, чем чаще предъявляется условный раздражитель без подкрепления (рис. 29).

От устаревших и бесполезных условных связей высшая нервная деятельность освобождается путем их угашения. Люди расстаются с устаревшими взглядами, когда оказывается, что идущая вперед жизнь не подкрепляет ранее сложившихся у них представлений.

Дифференцировочное торможение. У собаки выработали условный рефлекс пищевого слюноотделения на стук метронома 60 ударов/мин. Каждое включение метронома с такой частотой вызывает условное слюноотделение. Но если применить другой метроном с частотой 120 ударов/мин, то и он тоже вызовет отделение слюны, хотя сам никогда не сочетался с едой.

Однако достаточно несколько раз не подкрепить действие метронома с частотой 120 ударов/мин, как он перестает быть сигналом еды и наступает дифференцирование этого раздражителя от метронома с частотой 60 ударов/мин, сопровождающегося едой. Теперь метроном с частотой 120 ударов/мин никакого слюноотделения уже не вызывает, что является результатом дифференцировочного торможения.

Дифференцировочным называется внутреннее торможение, развивающееся при неподкреплении раздражителей, близких к подкрепляемому сигнальному. Оно ведет к различению положительного (подкрепляемого) сигнала и отрицательных (дифференцировочных). В этом случае работа внутреннего торможения направлена на то, чтобы «не путать» сходные раздражители.

Насколько важное место в жизни занимает дифференцировочное торможение, видно, если, например, сравнить поведение неопытного

с поведением взрослой собаки, выработавшей дифференцировки.

Хотя щенка кормит хозяин, он подбегает и к чужим людям. Обратив в бегство кур, он начинает гонять по двору кур. Каким контрастом с постоянными успехами и промахами неопытного щенка выглядит поведение взрослой собаки, умеющей дифференцировать даже разные интонации голоса своего хозяина. Услышав ласковые нотки, она подбегает к нему, а когда в голосе хозяина звучит раздражение, уходит подальше.

Непрерывное, все более тонкое различение, дифференцирование понятий окружающего мира составляет важную часть мышления человека. Человеческий ум переносит центр тяжести такого различения в область понятий, выраженных речью. Путем дифференцирования словесных раздражителей выявляются их частные особенности, необходимые для образования новых понятий.

Условный тормоз. Если при хорошо укреплённом условном слюноотделительном рефлексе, выработанном на стук метронома, время от времени применять метроном вместе с дополнительным раздражителем, например бульканьем, не сопровождая эту комбинацию пищевым подкреплением, то вскоре сам метроном по-прежнему будет вызывать отделение слюны, а в сочетании с бульканьем потеряет свое положительное действие. Прибавочный агент стал условным тормозом.

Условным тормозом называется внутреннее торможение, развивающееся при неподкреплении комбинации положительного (в отдельности подкрепляемого) раздражителя с каким-нибудь дополнительным. Любой раздражитель может быть сделан условным тормозом к любому сигналу. В зависимости от выработанности торможения он будет в большей или меньшей степени снижать величину условного рефлекса вплоть до полной его задержки.

Образуемые жизнью условные тормозы уточняют условные рефлексы и имеют большое приспособительное значение в поведении животных.

Так, издали заметив ползущую гусеницу, цыпленок бросается к ней, но, подбежав, видит длинные волоски -- примету несъедобности -- и отходит в сторону. Вид волосков -- это прибавочный агент, отменяющий пищевое значение условного раздражителя. Когда в лесу слышится шуршание сухих листьев, то притаившийся под кустом заяц настораживается, готовясь к бегству. Но порыв ветра доносит успокаивающий запах безобидного ежа, и заяц снова принимается за обгладывание веток. Жизненный опыт сделал этот запах условным тормозом оборонительного рефлекса бегства от звуков, обычно сигнализирующих приближение опасности.

Торможение запаздывания. Если у собаки с прочно выработанным совпадающим слюнным условным рефлексом увеличивать изолированное действие условного раздражителя до 1, 2 и даже 3 мин, считая от момента включения сигнала до момента подкрепления, то слюноотделение начнет все более «запаздывать». Возникновение условного слюноотделения будет постепенно приближаться к моменту подкармливания. Большая же часть времени действия раздражителя с момента его включения является недействительной фазой ус-

ловного рефлекса, и она связана с развитием торможения запаздывания. *Торможением запаздывания* называется внутреннее торможение, развивающееся при неподкреплении начальной части действия сигнального раздражения, т. е. при увеличении времени его изолированного действия. Торможение запаздывания приурочивает условную реакцию именно к тому времени, когда она должна возникнуть в ответ на подкрепление.

Таким образом, один и тот же условный раздражитель сначала действует тормозящим образом, а потом возбуждающим. Этот парадокс объясняется тем, что появляется другой раздражитель — *время*. Время образует с условным раздражителем одновременный комплекс. В недействительной фазе условного рефлекса время образует с положительным сигналом отрицательный комплексный раздражитель, так как в этой фазе отсутствует подкрепление. В действительной же фазе время образует с ним положительный комплексный раздражитель, потому что он начинает свое временно подкрепляться.

Хорошим примером приспособительного значения торможения запаздывания может служить условное выделение желудочного сока. Благодаря торможению запаздывания, избегается бесполезное, а возможно, и вредное наполнение пустого желудка кислым желудочным соком, «запальный» сок вовремя встречает поступающую в желудок пищу, обеспечивая полноценное ее переваривание.

Взаимодействие разных видов торможения

Торможение возникает в каждое мгновение нервной деятельности. Выше были рассмотрены основные его виды, каждый в отдельности, в связи с причинами их возникновения. Однако в жизни поводы для возникновения торможения так переплетаются, что развитие торможения всегда происходит в условиях сложного взаимодействия разных его видов. Можно наметить два главных типа такого взаимодействия: взаимодействие раздражителей, когда один тормозной процесс ослабляет или даже уничтожает другой — *растормаживание рефлексов*, и когда один тормозной процесс усиливает другой — *суммация торможения*.

Растормаживание угашенного условного рефлекса. Показывая студентам опыт с угасанием условного слюноотделительного рефлекса, И. П. Павлов обратил внимание слушателей на следующую подробность. Как правило, с каждым применением сигнала без подкрепления величина рефлекса становилась все меньше. Но неожиданно при очередном неподкреплении слюна вдруг пошла быстрее. Это совпало с небольшим шумом в аудитории, т. е. внешним торможением. Потом опять наступила тишина и угасание рефлекса продолжалось вновь. Следовательно, внешнее торможение, натолкнувшись на внутреннее, может его ослабить. Однако это ослабление прекращается, как только прекратится действие внешней причины. Действительно, уже следующее применение неподкреплен-

го сигнала при установившейся в аудитории тишине дало вновь такое падение величины угашаемого рефлекса.

Взаимодействие внешнего и внутреннего торможения в этих случаях выступает в наиболее простой форме. Внешнее торможение, встретившись с внутренним, уничтожает его. Одно торможение тормозит другое, и, образно говоря, два отрицательных явления приводят к положительному результату. В этом и состоит внешнее проявление растормаживания. Растормаживание угашенного рефлекса заключается во временном устранении угасательного торможения при помощи внешнего. Оно вызывается разнообразными видами внешнего тормоза (безусловными и условными рефлексами) умеренной силы и проявляется в полном или частичном восстановлении рефлекса во время их действия.

Растормаживание дифференцировок. Растормаживание дифференцировок наглядно демонстрирует следующий опыт. У собаки условным пищевым рефлексом слюноотделения на звук тона было выработано дифференцирование неподкрепляемого пищей звука 1/8 тона. В многочисленных пробах тон положительный сигнальный постоянно вызывал отделение слюны, а применение 1/8 тона такого действия не имело. Затем были взяты посторонние раздражители — звук бульканья и запах амилового эфира. Испытанные каждый в отдельности, они не только не вызывали отделения слюны, но в качестве гаснущего тормоза даже временно задерживали положительные слюноотделительные рефлексy. Однако если присоединить один из этих видов тормоза к тоже тормозному дифференцировочному раздражителю 1/8 тона, то последний растормаживается. Он превращается в положительный раздражитель и вызывает отделение слюны, пока действует внешний тормоз.

Растормаживание дифференцировок заключается в срочном устранении дифференцировочного торможения внешним. Оно происходит под влиянием внешнего тормоза умеренной силы и проявляется во временном возвращении дифференцировочному раздражителю его положительного условного действия. В результате теряется выработанное различие подкрепляемых и неподкрепляемых разновидностей сигнала.

Растормаживание условного тормоза. Условный тормоз, как и другие виды внутреннего торможения, при встрече с внешним торможением разрушается. Это показывает, например, опыт с действием таких посторонних агентов, как метроном или тепловое раздражение кожи, на условно-тормозную комбинацию из вертящегося предмета (положительный сигнал) и тона (прибавочный отрицательный агент).

Прочно выработанная условно-тормозная комбинация вида вертящегося предмета со звуком тона при добавлении постороннего раздражителя (метронома) сразу потеряла свое тормозное значение и вызвала отделение слюны. Но повторное испытание тормозной комбинации без присоединения метронома показало, что

уже через несколько минут на нее опять не выделяется слюна. Раствормаживание бесследно исчезло. Следовательно, *раствормаживание условного тормоза заключается во временном устранении условного торможения безусловным*. На время действия внешнего тормоза условно-тормозная комбинация теряет свое отрицательное значение.

Так же, как и в других случаях раствормаживания, гаснущие тормозы при повторных применениях действуют все слабее. С каждым разом уменьшается вызываемая ими ориентировочная реакция и все меньший ущерб наносится внутреннему торможению. В то же время безусловные и условные постоянные тормозы могут стойко препятствовать отрицательному действию условно-тормозной комбинации.

Раствормаживание запаздывающего условного рефлекса. Когда у собаки хорошо выработано запаздывание условного слюнного рефлекса, то при включении условного раздражителя собака не будет на него реагировать, пока не приблизится срок подкрепления. В течение одной, двух и даже трех минут непрерывного действия сигнала слюна не выделяется. Однако если в это время к бездействующему сигналу присоединить постороннее раздражение, то слюна потечет немедленно. Прорвется сдерживаемый торможением запаздывания условный рефлекс, но к моменту подкрепления он окажется подавленным. В этом факте открывается двоякое действие постороннего агента: раствормаживание недействительной части сигнала и затормаживание действительной. Внешнее торможение в данных условиях опыта освобождает задержанный рефлекс от условного торможения, но, заставляя рефлекс готовым к действию, само его задерживает. В других условиях опыта, при иных временных и силовых отношениях постороннего агента и сигнала, результаты будут другими.

Таким образом, *раствормаживание запаздывающего рефлекса заключается в устранении выработанного начального торможения при помощи внешнего тормоза*. Последний в определенных условиях возвращает заторможенной части сигнала возбуждающее действие, но свободную от торможения часть сигнала тормозит.

Раствормаживание изменяет приспособительное значение условных рефлексов, аннулирует уточнение условного рефлекса, определенно снижает его приспособительную ценность. Но вместе с тем в чрезвычайных обстоятельствах (а это и есть обстановка действия внешнего тормоза) возврат к грубым, неуточненным, зато более универсальным формам рефлексов может иметь положительное значение.

Например, у лисицы, которая повадилась таскать кур с птицефермы, выработалось дифференцирование: она скрывалась при виде собаки, а при виде сторожа, который не мог ее догнать, только отбегала подальше. Надеясь подстрелить похитительницу, сторож обзаводится ружьем, но теперь лисица скрывается и от него: вид необычного предмета — ружья — подействовал как внешний тормоз и вернул лисице ее былую осторожность, раствормозив оборонительный рефлекс бегства

Каждый знает, какое воздействие может оказать такой внешний тормоз, как неожиданное известие или необычайное событие. При этом человек начинает путать то, что раньше различал (рас- тормаживание дифференцировок). Вместе с тем в этой ситуации может вспомнить давно забытое (растормаживание угашенных связей).

Суммация торможения. Встреча тормозных процессов далеко не всегда приводит к их ущербу, как это было в случае растормаживания. В результате такой встречи может произойти их сложение и усиление. Наиболее часто такое сложение, или *суммация*, торможения происходит при одновременном начале его развития по разным поводам в отношении одного и того же рефлекса.

Можно наглядно показать суммацию двух разновидностей внутреннего торможения, например угасательного и запаздывательного. Для этого у собаки производят угашение ранее выработанных условных рефлексов. Один раз угашают короткоотставленный рефлекс, т. е. практически вырабатывают угасательное торможение. Второй раз, для сравнения, угашают рефлекс после его перевода на длительное отставление, т. е. одновременно вырабатывают угасательное и запаздывательное торможение. Оказалось, что рефлекс угасает быстрее во втором случае (рис. 30). Угасательное торможение с помощью запаздывательного полностью задерживало рефлекс после двух неподкреплений. Без запаздывательного оно подавляло полностью рефлекс только после 16 неподкреплений.

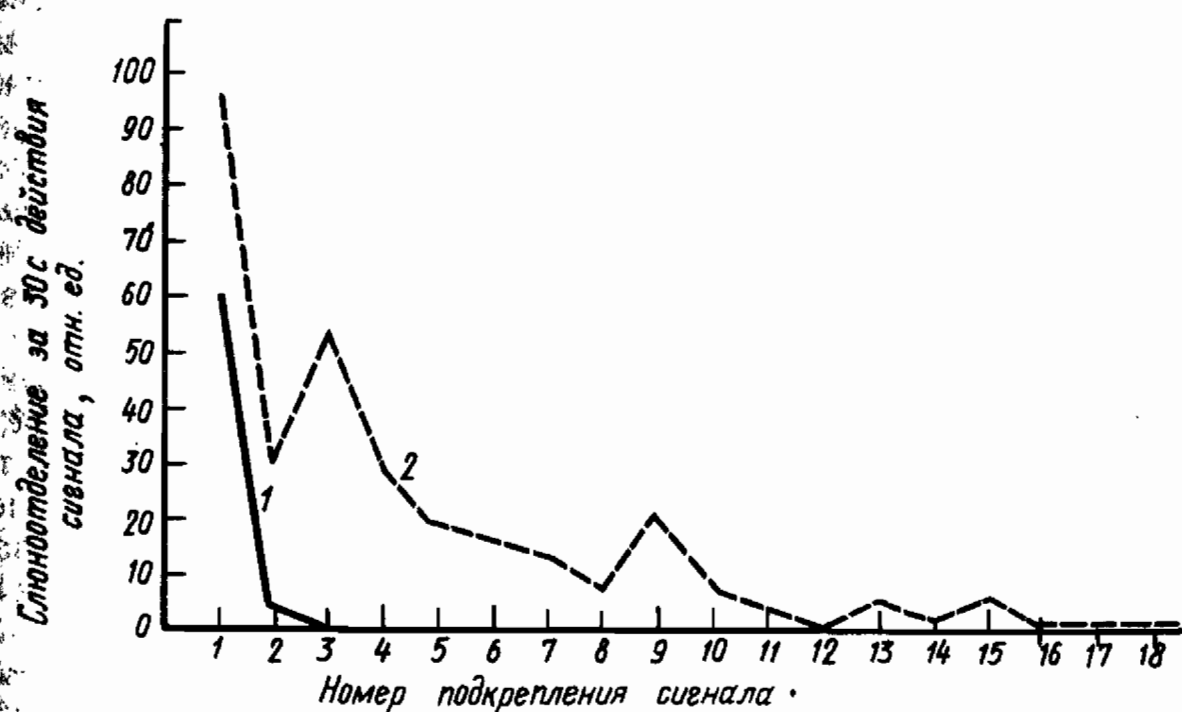


рис. 30. Угашение условного пищевого рефлекса слюноотделения на свет при разном отставлении неподкрепляемого условного раздражения: 1 — на фоне выработки запаздывания (длинное отставление 30 с), 2 — после устранения запаздывания (короткое отставление 5 с), раздражения подавались с 3-минутным интервалом

При соответствующих условиях может суммироваться даже внешнее торможение с внутренним.

Рассмотрение разновидностей внутреннего торможения: угасательного, дифференцировочного, условного и запаздывательного — показывает, что все они — разные поводы к развитию одного и того же нервного процесса. Отсюда неудивительна их способность к суммации. Факты суммирования внешнего торможения с внутренним, переход одного из них в другое показывают, что даже внешнее и внутреннее — разные виды торможения — имеют одну физиологическую природу.

Физиологический механизм условного торможения

После того как И. М. Сеченов открыл центральное торможение, было много попыток понять, как может одна нервная клетка привести другую в недеятельное состояние. Однако до сих пор природа торможения остается до конца нерешенным и, как говорил И. П. Павлов, «проклятым» вопросом физиологии. Не разбирая громадный материал часто противоречивых сведений о тормозных процессах в разных отделах нервной системы, необходимо сосредоточить внимание на торможении, свойственном ее высшим отделам, — на *условном торможении*. Попытка систематизировать имеющиеся о нем сведения может пролить некоторый свет на физиологический механизм этого важнейшего процесса условно-рефлекторной деятельности.

Условное торможение как активный процесс. Активный характер условного внутреннего торможения заключается уже в том, что оно вырабатывается нервными клетками. Внутреннее торможение представляет собой результат деятельности нервных клеток и нередко, как, например, в случаях тонких дифференцировок, очень сложной деятельности. Однако торможение не является утомлением, поскольку в таком случае всякое ослабление нервных клеток, например наркотиками, ускоряло бы и усиливало дифференцирование, запаздывание и другие формы условного торможения. В действительности же происходит наоборот: ослабление корковых клеток устраняет торможение. Очень убедительным доказательством активного характера условного торможения является факт растормаживания отрицательных рефлексов дополнительными раздражениями. Торможение снимается дополнительной работой клетки. Если бы торможение было утомлением, то каждое новое усилие могло его только углублять, но никак не устранять.

Активная природа отдельных разновидностей условного торможения обнаруживается в основных свойствах их проявлений. Например, у собаки были выработаны два условных слюнных рефлекса: на стук метронома и звук звонка. Если угашать рефлекс на стук метронома, а затем испытать рефлекс на звонок, то последний окажется уменьшенным. Угасательное торможение, возникшее

Первом рефлексе, распространилось на второй. Но ведь второй рефлекс «не работал» и в нем не может быть утомления. Следовательно, угасательное торможение не является результатом истощения нейронов.

Также не может быть следствием истощения запаздывательное торможение, так как по мере его выработки величина рефлекса растет, т. е. усиливается развиваемое клеткой условное возбуждение. Несовместимы с утомлением и свойства других разновидностей внутреннего торможения.

Но если внутреннее торможение является активным процессом, тяжелой работой, то как с этим примирить его восстановительное действие (например, в случае сна)? На первый взгляд, здесь явное противоречие. Однако противоречие исчезает, если вспомнить, что условное торможение *вырабатывается*. Можно предположить, что, вырабатывая торможение, нервная система напряженно работает, но когда торможение вырабатывается, она оказывается освобожденной от большей части своей деятельности и отдыхает.

Естественно, что отношения работы и отдыха при разных условиях развития торможения могут быть очень различными. Следует также иметь в виду, что при любом виде торможения лишь часть нервных клеток снижает свою импульсную активность, а другая часть ее увеличивает. *Торможение нервного центра — не бездеятельность всех составляющих его нейронов, а активная деятельность, организованная особым образом из возбужденных и заторможенных клеток.*

Локализация условного торможения. В каких анатомических отделах нервной системы может возникать и развиваться условное торможение? Ясный ответ на этот вопрос дает следующий факт. При повторении индифферентного раздражения у собаки происходит угашение ориентировочного рефлекса на этот раздражитель. Так как это торможение вырабатывается, следовательно, оно является внутренним. Если же проделать такой опыт с собакой, у которой в большом удалены большие полушария мозга, то угашения ориентировочного рефлекса не происходит. Без высших отделов мозга развитие угасательного, как и других форм приобретаемого торможения, становится невозможным. Поэтому безусловные рефлексы протекают у бесполушарных животных так стереотипно. Осуществляющие их низшие отделы головного и спинного мозга сами не способны к выработке условных форм торможения, хотя и обнаруживают более простые свойства «привыкания». Однако они участвуют в его формировании путем воздействия на функциональное состояние коры главным образом через тормозящую таламо-кортикальную систему.

Выработка условного торможения так же, как и выработка временных связей условного рефлекса, происходит в высших отделах нервной системы; у высших позвоночных — в коре и подкорковых структурах больших полушарий мозга.

Но высшие отделы мозга, в частности кора больших полушарий, имеют сложную структуру. Условный рефлекс образуется благодаря временной связи между анализаторами сигнального раздражения и механизмом подкрепляющей реакции; в каком же звене нейронных сетей, образующих пути осуществления условного рефлекса, вырабатывается условное торможение?

Результаты специальных исследований по изучению локализации условного торможения в корковых структурах мозга приводили ученых к разным взглядам (схематически представлены на рис. 31).

Первые исследования процесса угашения условного рефлекса, показавшие, что сигнальный стимул при определенных условиях перестает быть действующим, дали основание предполагать, что *условное торможение развивается в зоне корковой проекции условного раздражителя* (рис. 31, а). Дальнейшие опыты со слюноотделительными рефlekсами на подкрепление вливанием в рот раствора кислоты привели к заключению о задержке сигналов в «кислотном центре» и выводу, что *условное торможение развивается в зоне корковой проекции безусловного раздражителя* (рис. 31, б). Так как

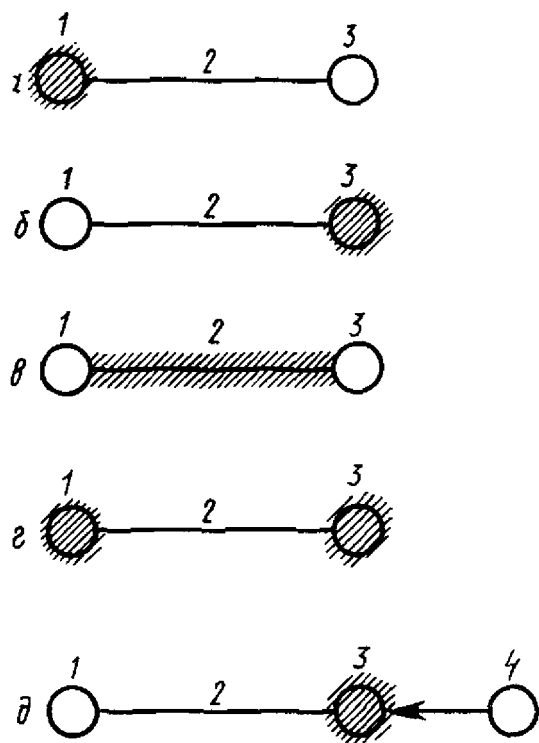


Рис. 31. Локализация внутреннего торможения (заштриховано) по представлениям различных авторов (по Л. Г. Воронину): а — по Б. В. Бабкину, б — по И. Я. Перельцевейгу, в — по Э. А. Асрагяну, г — по П. С. Купалову, д — по П. К. Анохину; 1 — корковая проекция условного раздражителя, 2 — временная связь, 3 — корковое представление безусловного рефлекса, 4 — биологически отрицательная реакция

на один и тот же сигнал можно было выработать два условных рефлекса: положительный и отрицательный, то, следовательно, зона проекции условного раздражителя не заторможена. В то же время на примере цепного двигательного рефлекса было показано, что зона проекции движений также остается незаторможенной. Это свидетельствовало в пользу мнения, что *условное торможение развивается между зонами корковой проекции условного и безусловного раздражителей в структурах замыкания временной связи* (рис. 31, в).

Исследование взаимодействия условных слюнных рефлексов при их выработке на базе безусловных, вызываемых раздражением выведенных наружу лоскутков слизистой языка, привело к заключению, что *условное торможение развивается в зоне корковой проекции как условного, так и безусловного раздражителей* (рис. 31, г). Наконец, исходя из того, что неподкрепление условного рефлекса вызывает «биологически отрицательную реакцию», которая может затормозить другую, одновременно протекающую деятельность, предположили,

условное торможение является внешним, которое «биологически значительная реакция» оказывает на зону корковой проекции безусловного раздражителя (рис. 31, д).

Систематические исследования функционального состояния всех звеньев структуры условного рефлекса при его угашении привели к заключению, что ни в одном из них не возникал очаг торможения, который мог блокировать условное возбуждение, и оно в зоне проекции сигнального раздражителя становилось источником внутреннего торможения. Этому соответствует тот факт, что нейронные реакции коры мозга кошки при выработке дифференцировочного торможения оказались различными в зонах условного и безусловного раздражителей.

Разногласия по вопросу о том, в каком звене механизма условного рефлекса развивается условное торможение, крайне затрудняют суждение о его нейронной структуре. Однако можно с большой долей вероятности принять, что оно протекает в тех же нервных клетках, которые в свое время участвовали в образовании временной связи. Об этом свидетельствует, к примеру, такой факт, что при угасательном торможении корковый нейрон замедляет свой разряд с тем же латентным периодом, с которым он учащал разряд при положительном рефлексе. В опытах с клеточным аналогом временной связи выработка дифференцировочного торможения изменяла лишь ту часть импульсной реакции нейрона, которая составляла его условный ответ. В процессе развития внутреннего торможения существенную роль играет взаимодействие корковых элементов с подкорковыми, в частности со структурами неспецифической системы таламуса и ретикулярной формации среднего мозга.

Электрофизиологические показатели условного торможения. Когда условный рефлекс угашается, он просто прекращается. В этом проявляется конечный результат деятельности торможения, но не сама деятельность. Некоторые стороны этой деятельности, скрытой от внешнего наблюдения, находят свое отражение в динамике *ритмов основной электрической активности*. Если у кошки с вживленными электродами вырабатывать на метроном 120 ударов/мин дифференцировку условного пищевого рефлекса подбегания к кормушке, образованного на метроном 60 ударов/мин, то произойдут характерные изменения в картине электрических потенциалов. При этом положительный условный раздражитель будет продолжать подавлять колебания основного ритма (6—8 колебаний/с) электрической активности и усиливать более быстрые колебания (30—40 колебаний/с). В то же время дифференцировочный раздражитель вскоре перестанет вызывать такие изменения основной электрической активности.

По мере дальнейшего развития дифференцировочного торможения неподкрепляемый сигнал при каждом своем применении будет усиливать колебания основного ритма и подавлять более быстрые

колебания. При этом колебания основного ритма сами сильно замедляются. Когда дифференцировка будет прочно выработана, отрицательный раздражитель — метроном с частотой 120 ударов/мин — не вызовет никакой двигательной реакции, но каждое его применение станет приводить к изменению электрической активности коры в сторону ее замедления. Часто при этом развивается дремотное состояние и возникают гигантские волны дельта-ритма. Однако медленные волны, наблюдаемые при угашении и выработке дифференцировок, рассматривают как необязательно связанные с развитием сна, а отражающие состояние неподвижности при бодрствовании, обозначая их «ритмами бодрствования — неподвижности». Отмечают, что при глубоком угашении условного рефлекса и выработке прочных дифференцировок медленные волны могут уменьшаться и электрическая активность возвращается к исходному состоянию.

Возможно, переделка ритмических свойств, т. е. подвижности корковых нейронов, составляет наиболее трудную работу торможения. Что касается гигантских размеров медленных волн, то они могут указывать на вовлечение в общий ритм «холостого хода» громадного числа нейронов, освобожденных торможением от разночастотных рабочих возбуждений. Медленные волны возникали при выработке запаздывающего условного рефлекса, при дифференцировании сигналов и во всех других случаях развития внутреннего торможения, что свидетельствует об их общей природе. Однако существуют указания, что в некоторых случаях тормозной раздражитель может не вызвать медленные волны, особенно в начале его действия.

Так как условные связи возникают в результате согласования пространственно-временной организации ритмической активности структур мозга (М. Н. Ливанов, 1970), то при торможении условного рефлекса происходит их рассогласование. Сходство электрических реакций коры на действие положительных и тормозных условных раздражителей привело к заключению, что на уровне коры и тот и другой вызывают процессы возбуждения, а торможение по их командам реализуется на уровне подкорковых исполнительных механизмов.

Таким образом, *наиболее общее изменение в фоновой ритмике потенциалов при условном торможении — это сдвиг в сторону более редких ритмов, устранение бета- и резкое замедление альфа-ритма со значительным возрастанием амплитуды последнего.* Тем самым электрические показатели характеризуют условное торможение как перестройку ритмических свойств корковых нейронов в сторону снижения их подвижности (лабильности).

Описаны изменения, которые претерпевали при развитии внутреннего торможения *вызванные потенциалы.* Однако в описании этих изменений существуют разногласия. Многие исследователи описывали уменьшение их величины, о которой судили главным образом

первичным ответам. Это отмечали при угашении условных рефлексов, например, на звуковые и зрительные раздражители при дифференцировании слуховых сигналов и при других видах внутреннего торможения. Другие авторы отмечали увеличение амплитуды вызванных потенциалов при угашении условных рефлексов у кошек и крыс, хотя в последнем случае дальнейшее углубление торможения приводило к снижению их амплитуды.

Вместе с тем накапливались факты, свидетельствующие о том, что первичные ответы, отражая общее состояние и уровень возбудимости коры, мало меняются при условно-рефлекторной деятельности. Поэтому особое внимание привлекают поздние компоненты вызванных потенциалов, которые считают наиболее близкими к отражающим процессы высшей нервной деятельности. Большинство авторов описывают их увеличение.

Из рис. 32 видны наступающее при углублении дифференцировочного торможения возрастание амплитуды первичного ответа и радикальная перестройка поздних компонентов вызванного потенциала. Многие авторы рассматривают усиление поздней поверхностно негативной волны как дипольное отражение развития тормозных процессов в глубоких слоях коры. Уменьшение этих волн при подкреплении считают результатом закрепления тормозными клетками импัลсации от ретикулярной формации среднего мозга. Однако известно и уменьшение поздних волн вызванных потенциалов. При развитии условного торможения изменяется не только амплитуда, но и форма поздних компонентов вызванных потенциалов, происходит перестройка положительных и отрицательных фаз и появляются новые компоненты.

К сожалению, пока не представляется возможным обобщить накопленные весьма разнородные сведения и дать им единое толкование. Видимо, неоднозначность результатов, особенно изменений поздних компонентов вызванных потенциалов, зависит от разных условий эксперимента: влияния посторонних раздражителей, локализа-

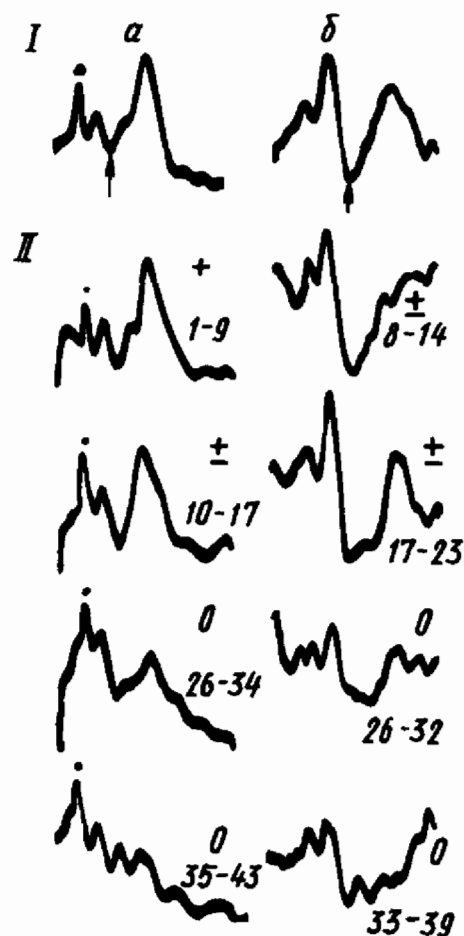


Рис. 32. Динамика вызванных потенциалов корковой проекции мышцы смыкания век на щелчки, подкрепляемые обдуванием глаза, при угашении условного рефлекса (по У. Г. Гасанову):

а, б — записи от двух подопытных животных; I — до угашения, II — в процессе угашения; арабскими цифрами указан порядковый номер подачи сигнала без подкрепления, знаки, означающие это сохранение условного рефлекса: «+» — частичное выпадение рефлексов, «0» — полное торможение, точки — артефакты от щелчков, стрелками отмечен пик поздней позитивной волны

ции отведения, стадий развития условного торможения, фона электрокортикограммы, двигательной активности животного и многих других условий. В сложной картине динамики поздних негативных и позитивных компонентов вызванных потенциалов отражается развитие активности и смена состояния популяций нейронов разных слоев коры. Не менее сложные отношения складываются при регистрации вызванных потенциалов подкорковых структур. Вместе с тем систематический анализ динамики вызванных потенциалов, особенно его поздних волн, в разных структурах мозга при различных видах внутреннего торможения может быть ценным источником сведений о нейрофизиологическом механизме торможения.

Таким образом, при условном торможении изменения первичного ответа вызванного потенциала отражают главным образом общее состояние степени активности высших отделов мозга, а его поздние компоненты обнаруживают более специфические для развития тормозных процессов перестройки своей структуры, оценка значения которых требует дальнейших исследований.

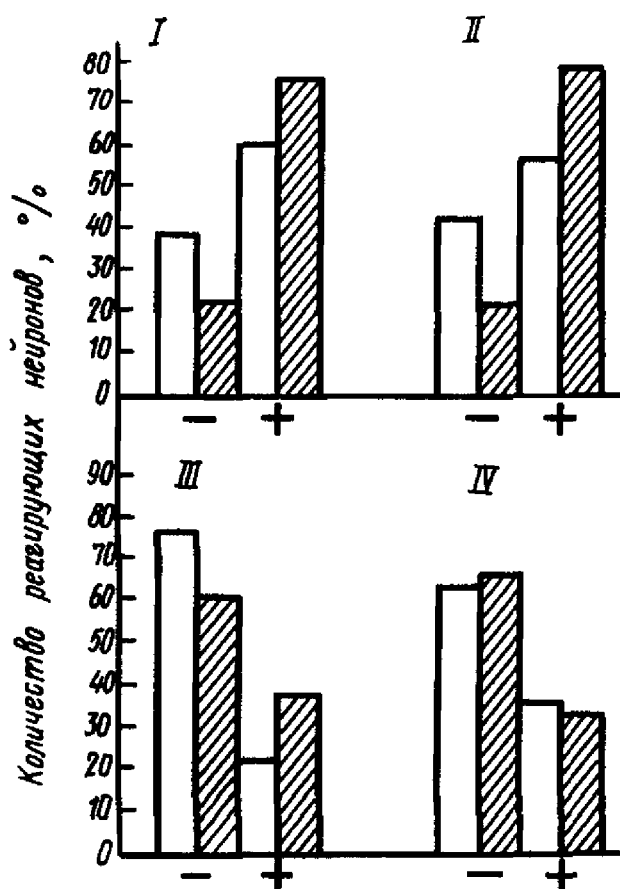


Рис. 33. Реакция нейронов коры мозга обезьяны, отвечающих возбуждением (+) или торможением (—) на действие положительного сигнала с электрокожным подкреплением (заштрихованные столбики) и дифференцировочным без подкрепления (белые светлые столбики) (по Г. Джасперу и др.): I — моторная зона, II — зрительная, III — теменная, IV — лобная

Так же как образование временной связи условного рефлекса происходило путем совместной деятельности возбуждающихся и тормозящихся нейронов, так и при развитии тормозного состояния в коре действуют как тормозящиеся, так и возбужденные нервные клетки (рис. 33). Видно, что при выработке дифференцировочного торможения в зрительной и двигательной зонах коры из общего числа реагирующих нейронов возбуждающихся оказывается даже больше, чем тормозящихся, а в лобных и теменных отделах заторможенных больше, чем возбужденных. Примечательно, что подобные реакции нейронов этих корковых областей отмечались и при образовании условного рефлекса. Так, максимальная тормозная реакция нейрона и ее латентный период совпадают с таковыми максимальной возбуждательной его реакции при выработке условного рефлекса. Такое совпадение лишней раз подтверждает, что условное

оможение развивается в тех же структурах, которые образовали временную связь, и морфофункциональные различия этих структур аналогично отражаются в свойствах как формирования временной связи, так и ее затормаживания. Преобладание возбужденных нейронов в зонах корковых проекций условного и безусловного раздражителей может указывать на высокую активность нервных процессов в этих «узловых» этапах условно-рефлекторной деятельности.

Развитие внутреннего торможения, например, при угашении условных рефлексов проявлялось в том, что у нейронов, реагирующих на возбуждение, наблюдали снижение частоты условного разряда и даже замедление фоновой импульсации. У нейронов, реагирующих на торможение, отмечали повышение частоты разряда на отрицательный сигнал. Наглядная иллюстрация такой динамики нейронных реакций представлена на рис. 34.

Одна из особенностей тормозных реакций нейронов состоит в том, что они угашаются быстрее, чем возбуждательные. Так, в опытах на угашение условных рефлексов показано, что в то время как условные реакции возбуждающихся нейронов угашались постепенно и не полностью, реакции тормозящихся нейронов быстро исчезали. При этом наиболее устойчивыми оказывались те фазы импульсного ответа нейрона, которые соответствовали времени бывшего подкрепления. Отмечены существенные различия реакций нейронов разных отделов мозга на развитие внутреннего торможения. Например, нейроны ретикулярной формации среднего мозга крысы при неподкреплении сигнала пищевого рефлекса очень быстро перестают на него реагировать, а нейроны гиппокампа еще продолжают отвечать, лишь уменьшив частоту импульсов. Указывают, что импульсные ответы нейронов гиппокампа обладают более высокой точностью дифференцирования по сравнению с другими подкорковыми структурами. Особенности динамики нейронных реакций при выработке условного торможения описаны при исследовании слуховой и моторной коры, а также внутреннего коленчатого тела у кроликов.

В опытах на зрительной коре морской свинки было показано, что тормозные влияния осуществляются от периферических частей микроансамблей нейронов к их центральным частям.

По поводу нейронов, тормозящихся даже при осуществлении условных рефлексов, было высказано предположение, что они представляют особую форму внутреннего торможения, которая сопутствует каждому акту условно-рефлекторной деятельности, и обеспечивают его приспособительную точность. Однако такое определение роли тормозящихся нейронов встретило возражение, согласно которому в описываемой ситуации речь идет не о внутреннем, а о координационном торможении, обеспечивающем точность выполнения условного рефлекса.

Таким образом, *условное торможение проявляется в специфической организации возбужденных и заторможенных нейронов, участвующих в создании временной связи, и различных их*

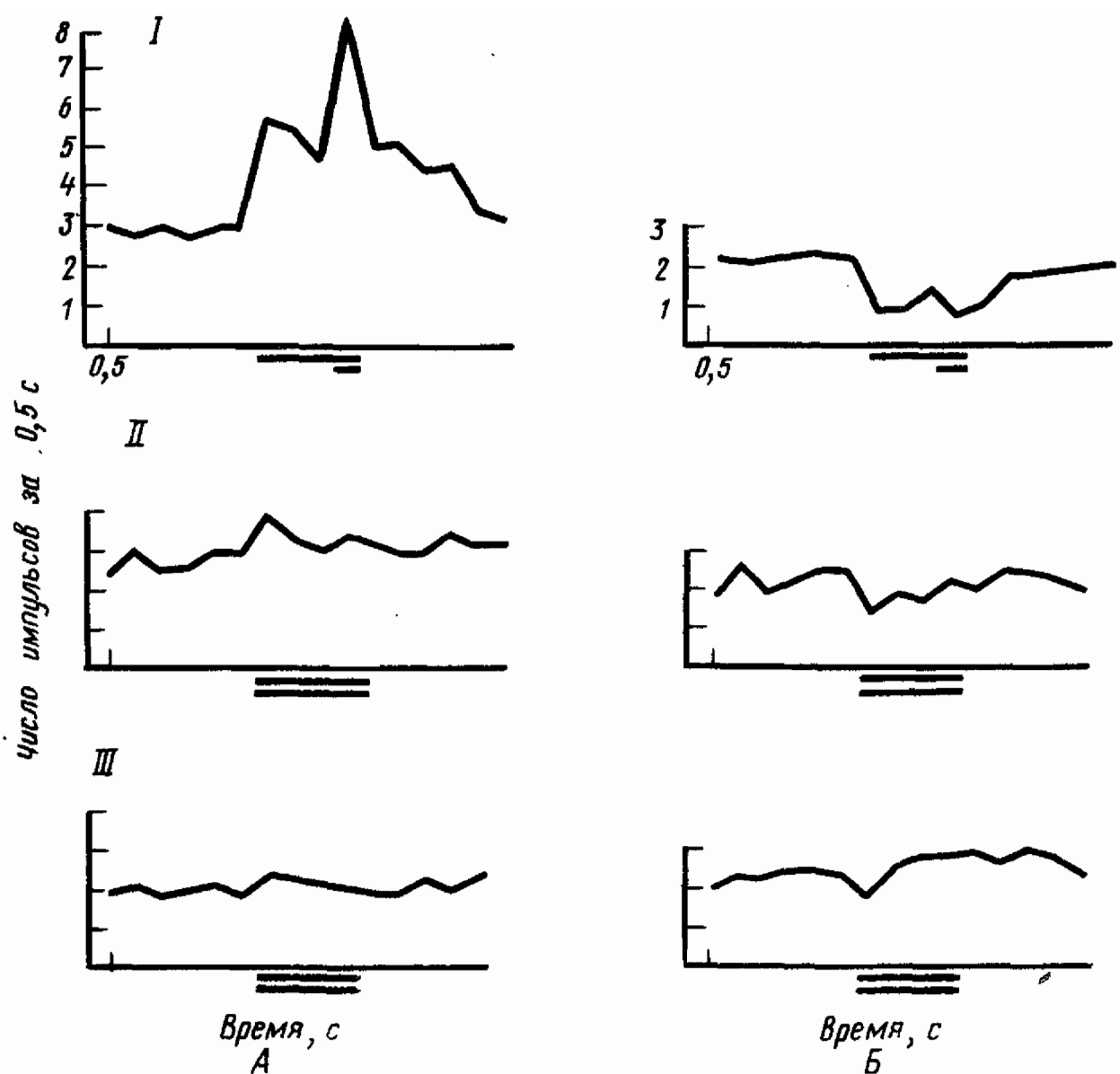


Рис. 34. Динамика реакций I, II, III возбуждения (А) и торможения (Б) нейронов двигательной коры кролика при выработке дифференцированного торможения (по Е. Л. Полонской):

длинной линией под абсциссой обозначено время действия условного раздражителя, короткой линией под ней — присоединение безусловного, двумя длинными линиями — действие условного раздражителя без безусловного

взаимоотношениях в разных структурах коры и подкорковых образованиях мозга.

Нейрофизиологический механизм внутреннего торможения. О нейрофизиологии внутреннего торможения высказывались разные предположения. Так, И. П. Павлов (1927), не решая окончательно вопрос о его природе, считал возможным рассматривать развитие внутреннего торможения при неподкреплении как результат перевозбуждения клеток коркового представительства сигнала, которые при подкреплении предохранялись от этого затормаживанием. Исследование свойств угасательного торможения привело к сходному заключению о том, что оно является фазой перевозбуждения воз-

удительного очага. Другое предположение исходило из того, что при неподкреплении ослабляются прямые временные связи от зоны корковой проекции условного раздражителя к зоне безусловного, усиливаются обратные, по которым активируются апикальные дендриты выходных пирамидных нейронов в зоне представителя безусловного рефлекса. Такое локальное возбуждение дендритов создает электротоническую блокаду синапсов, и рефлекс прерывается (И. С. Беритов, 1956). Другим источником локального возбуждения апикальных дендритов пирамид могут быть неспецифические структуры таламуса (А. И. Ройтбак, 1958).

Исходя из того, что рабочее состояние высших отделов мозга обуславливается тоническим восходящим активирующим влиянием ретикулярной формации среднего мозга, условное торможение рассматривали как результат снижения этого влияния. Дальнейшие исследования показали, что для развития внутреннего торможения важное значение имеет изменение тонуса ретикулярной формации (Б. И. Котляр, 1977). Однако это не единственная причина внутреннего торможения.

По другому предположению, ведущую роль в угнетении условных рефлексов играет антагонист мезэнцефалической системы — восходящая «синхронизирующая» таламокортикальная система (Г. Мегун, 1956). Считают также, что поскольку автостабилизация корковых процессов поддерживается «превентивным» торможением (П. В. Симонов, 1965), его углубление при действии неподкрепляемых раздражений образует внутреннее торможение.

На основании сходства ряда электрофизиологических показателей реализации положительных и отрицательных условных рефлексов, особенно при тонких дифференцировках, условное торможение рассматривают как возбуждение, ослабленное отсутствием обратной дифференциации от исполнительных органов ввиду отсутствия подкрепления (Ю. Г. Кратин, 1967). Неподкрепление условного рефлекса само по себе становится сигналом «неблагополучия» и создает «трудное состояние», возникновение которого по механизму внешнего торможения задерживает рефлекс (П. К. Анохин, 1968). Различия порогов реакций, вызываемых безусловным и условным раздражителем, объясняют частичным торможением центральных структур собственного рефлекса на раздражитель, который сделали условным, а отмена подкрепления нарушает этот механизм, вызывает перевозбуждение и охранительное торможение в элементах временной связи (Э. А. Асратян, 1970).

Существует мнение, что внутреннее торможение есть не что иное, как образование нового рефлекса, в котором подкреплением является отсутствие безусловного раздражителя (Ю. Конорски, 1970). Условное торможение по многим своим проявлениям и электрофизиологическим показателям обнаруживает свойства доминанты, которая становится очагом нераспространяющихся возбуждений (В. С. Русинов, 1969). Если образование условного рефлекса проис-

ходит путем «прокладывания связей» между сигналом и доминантным очагом безусловного рефлекса, то при отсутствии подкрепления предполагают накопление в представительстве сигнального стимула нераспространяющегося возбуждения, образующего своеобразный локальный доминантный очаг. Поскольку образование пути условного возбуждения определяется пространственной синхронизацией и когерентностью ритмов активности (М. Н. Ливанов, 1972), их рассогласование препятствует распространению возбуждения по путям временных связей. Этому соответствуют данные о том, что при выработке дифференцировки двигательного рефлекса на звук коэффициенты корреляции импульсных потоков нейронов слуховой и ассоциативной коры кошки ранее положительные становятся отрицательными.

На основании результатов опытов, в которых изучали влияние симпатической части нервной системы на высшую нервную деятельность, был сделан вывод о ее участии в механизме формирования внутреннего торможения. Было высказано предположение, что выработка дифференцировочного торможения представляет собой образование нового рефлекса с подкреплением из памяти. Исследование процессов внутреннего торможения на нейронном и системном уровнях привело к заключению о существенной роли в его механизме явлений возвратного торможения и развития гиперполяризационных процессов в коре. Недавно представлены факты, свидетельствующие о том, что при изучении механизма внутреннего торможения следует учитывать изменения тонуса активности нейронов коры и подкорковых структур головного мозга.

Если относить к внутреннему все виды торможения, которые вырабатываются, то к нему принадлежит и торможение, возникающее при многократном повторении любого афферентного раздражения, которое приводит к угашению ориентировочной реакции на него. Такие явления «привыкания», или «габитуации», в сущности представляют собой случаи угашения натурального условного рефлекса. За последнее время они детально изучены на нейронном и молекулярном уровнях на гигантских нейронах беспозвоночных. При этом найдено, что угашение реакции втягивания жабер у аплизии сопровождается снижением моносинаптических ВПСП мотонейрона в результате уменьшения выброса медиатора из пресинаптических терминалей в синаптическую щель. Исследование квантового состава выделяющегося в синапс медиатора на примерах привыкания нервных клеток виноградной улитки и нейронов коры и гиппокампа кролика показало, что во всех случаях имело место уменьшение числа, а в некоторых случаях и объема квантов.

Несмотря на обилие работ по изучению внутреннего торможения, остается еще много неясного в его механизмах.

ДИНАМИКА ПРОЦЕССОВ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Вся сложная и разнообразная деятельность высших отделов нервной системы построена на работе двух основных нервных процессов — возбуждения и торможения. Протекая в подвижных пространственных и временных отношениях друг с другом, эти процессы то разливаются (иррадиируют), то сосредоточиваются (концентрируются), то возбуждение порождает торможение (отрицательная индукция), то торможение дает начало возбуждению (положительная индукция). Непрерывное взаимодействие движущихся и выходящих друг друга возбуждательных и тормозных процессов создает в высших отделах мозга чрезвычайно тонкую мозаику, колеблющийся ритм из переплетения возбужденных и заторможенных нейронов. Такие мозаики лежат в основе как различных актов поведения, так и их торможения в явлениях сна.

Иррадиация и концентрация нервных процессов

Возбуждение или торможение, возникшие в какой-либо клетке или группе клеток мозга, не остаются неподвижными, а всегда склонны к распространению. *Распространение нервного процесса из очага его возникновения на окружающие нервные клетки называется иррадиацией.*

Иррадиация торможения. Иррадиацию условного торможения можно наблюдать в каждом анализаторе. Широко развернутая кожная поверхность тела является как бы увеличивающим зеркалом, в котором можно ясно видеть, как по последовательно расположенным проекционным полям будет иррадиировать тормозное состояние, например дифференцировочное торможение.

Иррадиацию дифференцировочного торможения обнаружили в следующем опыте.

Вдоль задней ноги собаки от стопы до бедра наклеивали пять «касалонок» — наборов для механического раздражения кожи (рис. 35). Четыре верхние касалки использовали как сигналы условных пищевых слюноотделительных рефлексов. Эти рефлексы укрепляли, пока их слюноотделительный эффект не стал приблизительно постоянным. Нижняя касалка служила дифференцировочным раздражителем и применялась без подкрепления едой, пока не перестала вызывать даже малейшего слюноотделения. Если теперь, вслед за применением дифференцировочной касалки, пробовать положительные раздражители, то оказывается, что слюногонное действие последних претерпевает закономерные изменения.

В классических опытах Н. Н. Красногорского и Б. А. Когана условный рефлекс на каждую из положительных касалонок составлял 5 капель слюны за 30 с. Но каждый раз, когда дифференцировочная касалка создавала очаг торможения, начинали изменяться и соседние положительные рефлексы. Следовательно, торможение выходит за пределы своего очага и захватывает соседние клетки анализатора, в таком случае те, на которые проецируются кожные пункты положи-

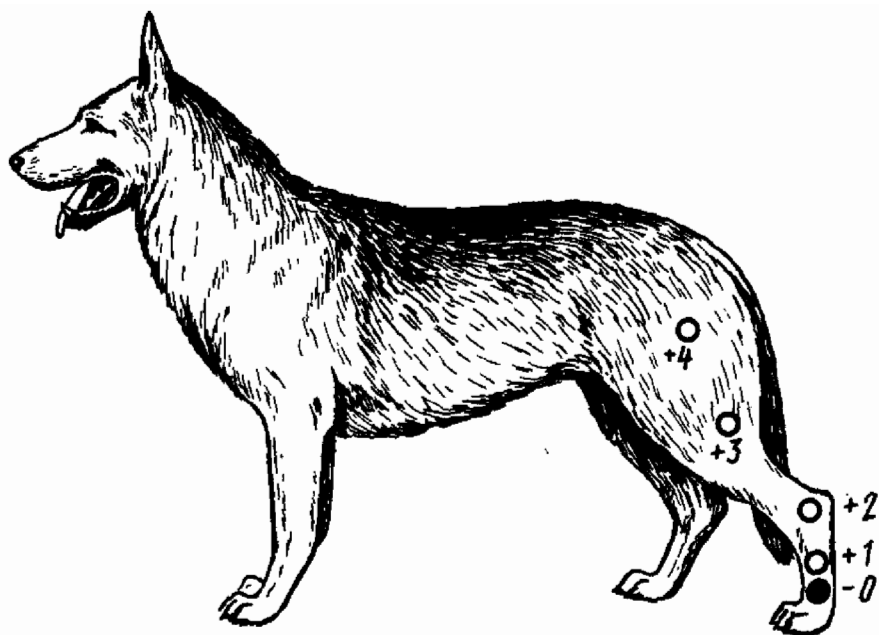


Рис. 35. Опыт с иррадиацией дифференцировочного торможения по корковым клеткам кожного анализатора:
 0— дифференцировочный раздражитель, 1, 2, 3, 4— положительные условные раздражители (прикладываются к пунктам кожи ноги на расстоянии от дифференцировочного раздражителя соответственно на 3, 9, 15 и 22 см)

тельных касалок. Далее видно, что в одинаковых условиях минутного интервала после троекратного действия дифференцировочной касалки условные рефлексы с положительных касалок изменяются по-разному, в зависимости от расположения последних относительно дифференцировочной. Так, рефлекс с ближайшего пункта (касалка 1) оказался полностью заторможенным. Рефлекс с пункта, расположенного несколько дальше (касалка № 2), был только уменьшен. Рефлексы с остальных пунктов, расположенных еще дальше, не только не испытали торможения, но даже усилились. Следовательно, *иррадиирующее торможение оказывает тем более сильное воздействие на клетки анализатора, чем ближе они находятся к тормозному очагу*. По своей природе иррадиация торможения — это развитие ТПСР на все большей территории коры, но не истинное движение процесса.

Концентрация торможения. После широкой иррадиации наступает сосредоточение, концентрация торможения в месте своего возникновения. Этот процесс тоже удобно проследить на примере дифференцировочного торможения в кожном анализаторе. Опыты проводили так же, как и при наблюдении иррадиации, но положительные рефлексы с каждого пункта кожи испытывали в различные сроки после окончания действия тормозного раздражителя. При помощи такого приема можно увидеть, как сначала далеко распространившееся тормозное состояние начинает сосредоточиваться, возвращаясь к исходному пункту.

При своем концентрировании торможение проходит в обратной последовательности все те пункты проекционных полей анализаторов,

которые оно захватывало в своем поступательном движе-

Что собой представляет процесс концентрации торможения? Здесь не исключены две возможности. Первая заключается в том, что распространившееся торможение рассеивается, затухает на периферии и занимаемая им территория постепенно уменьшается. Вторая возможность — это подъем обратной волны торможения к тому месту, откуда оно распространилось. Последнее более вероятно, так как, например, упрочение дифференцировки сопровождается усилением тормозного процесса. Следовательно, концентрация торможения связана не с рассеиванием и ослаблением, а с его сосредоточением и усилением.

Скорость иррадиации и концентрации торможения в коре головного мозга собаки. Скорость иррадиирования тормозного состояния удалось измерить в кожном анализаторе. Для этого определяли время развития вторичного торможения условного рефлекса на раздражение пункта кожи, находящегося в известном удалении от первичного угасаемого. опыты проводили следующим образом. В разных местах тела собаки приклеивали к коже касалки. На все касалки вырабатывали условные пищевые слюнные рефлексы и укрепляли их до одинаковой величины. Затем наносили повторные раздражения какой-либо одной касалкой без подкреплений до тех пор, пока не достигали исчезновения слюноотделения. Как только эта касалка проявляла свое тормозное действие, испытывали состояние рефлекса с другого пункта. На основании ряда таких испытаний в разные сроки после вызова угасательного торможения и при разных расстояниях испытываемых пунктов от его очага определяли время иррадиирования (Б. А. Коган).

В этом опыте вторично затормаживаемые пункты испытывали немедленно после раздражения, давшего нулевой результат, т. е. без всякого промежутка времени между ними. В этот момент, как видно, торможение из пункта, соответствующего правой стороне груди, еще не успело распространиться дальше ближайших участков. В области, например, правой предплюсны оно еще не дошло. Однако постепенно увеличивая промежутки времени от тормозного раздражения до момента испытания рефлекса, можно уловить момент, когда торможение дойдет до пункта, соответствующего правой предплюсне. Оказалось, что процесс иррадиирования торможения по нервным клеткам коры протекает очень медленно. Для прохождения области одного только кожного анализатора торможению требуются минуты.

Продолжая увеличивать промежуток времени между моментом приложения тормозного раздражителя к одному пункту и моментом испытания рефлекса с другого пункта, можно определить и скорость концентрирования угасательного торможения в кожном анализаторе.

Абсолютные величины времени концентрации тормозного процесса, как и времени его иррадиации, сильно зависят от индивидуаль-

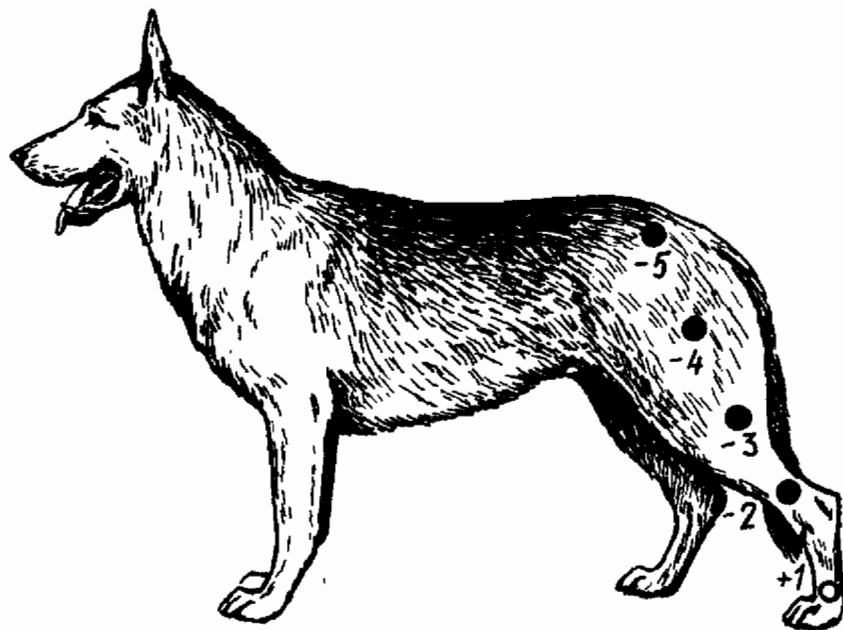


Рис. 36. Опыт с иррадиацией возбуждения по корковым клеткам кожного анализатора:
1 — положительный условный раздражитель, 2, 3, 4, 5 — дифференцировочные раздражители

ных особенностей подопытных животных, однако их соотношение оказалось довольно постоянным у всех испытуемых собак. Как правило, *иррадиирование происходит в 4—5 раз быстрее, чем последующее концентрирование.*

Иррадиация возбуждения. Опыт, показывающий иррадиацию возбуждательного процесса, в некоторых отношениях напоминает описанные выше опыты с иррадиацией торможения.

У собаки вдоль задней ноги от плюсны до таза на примерно одинаковом расстоянии друг от друга приклеивали пять касалок (рис. 36). На действие самой нижней касалки (№ 1) вырабатывали условный рефлекс слюноотделения, подкрепляемый вливанием раствора кислоты в рот собаки. При первом испытании и другие касалки (№ 2, 3, 4 и 5) как сходные раздражители тоже вызывали слюноотделение. Поэтому необходимо было выработать дифференцирование этих касалок, применяя многократно касалку № 1 с подкреплением, а остальные касалки — без подкрепления. Теперь только касалка № 1 вызывала слюноотделение, а остальные превратились в тормозные сигналы.

После такой подготовки приступали к главной части опыта. Включали положительную касалку № 1 на 15 с и сразу после ее выключения действовали отдифференцированной касалкой № 2. Однако ее действие тоже вызывало слюноотделение. Это означало, что пункт кожного анализатора, соответствующий касалке № 2, обычно находящийся в тормозном состоянии, сразу после возникновения очага возбуждения в пункте, соответствующем касалке № 1, тоже оказался в возбужденном состоянии. Иначе говоря, возбуждение из пункта касалки № 1 в это время распространилось на пункт касалки № 2. Если испытать таким образом и какой-либо другой, более удаленный пункт кожного анализатора, то можно судить о районе такой иррадиации. Эти опыты показали, что иррадирующее возбуждение по мере удаления от очага своего развития постепенно ослабевает.

В другом варианте опытов под наблюдение была взята более обширная область кожного анализатора. Касалки располагали от конца передней лапы через все туловище до конца задней лапы.

Первая касалка на конце передней лапы была положительным сигналом, а все остальные — дифференцировочными. Испытания дифференцировочными касалками показали, что уже через 0,5—1 с после прекращения положительного сигнала возбудительный процесс наруживается на соседних пунктах.

Таким образом, *иррадиация возбуждения в коре мозга происходит гораздо быстрее, чем иррадиация торможения, и требует менее секунды для распространения по области кожного анализатора.*

Через некоторое время после положительного сигнала соседние пункты анализатора вновь оказываются в прежнем тормозном состоянии. Это означает, что волна возбуждения успела уже разлиться по коре и вновь сосредоточиться в исходном пункте.

Индукция нервных процессов

Движение основных процессов высшей нервной деятельности определяется не только свойствами иррадиации и концентрации, но и свойствами их взаимной индукции. *Индукцией называется свойство каждого из основных нервных процессов вызывать вокруг себя и посередине себя противоположный процесс.*

Положительная индукция из очагов угасательного и дифференцировочного торможения. В опытах с иррадиацией угасательного торможения по кожному анализатору часто наблюдают такое явление: повторение раздражения какой-либо одной касалкой без подкрепления способствует полному угасанию условного рефлекса с раздражаемого пункта кожи. Однако сразу после этого раздражение касалкой с другого отдаленного пункта выявляет этот рефлекс в резко усиленном виде. Возникший в первом пункте очаг угасательного торможения индуцировал в отдаленном пункте возбуждение, привел этот пункт в состояние повышенной возбудимости.

Еще более четко явление положительной индукции было выявлено в специальных опытах на примере индукции, развиваемой дифференцировочным торможением. Так, у собаки вырабатывали условный пищевой рефлекс слюноотделения, в котором сигналом служило раздражение касалкой кожи передней лапы. Другая касалка была установлена на задней ноге. Ее применяли без подкреплений, так что скоро она приобрела тормозное значение дифференцировочного раздражителя. На включение дифференцировочной касалки слюноотделения не наступало, однако испробованный сразу после нее положительный раздражитель давал резко усиленный рефлекс (табл. 7).

Измерение силы условного рефлекса количеством слюны обнаруживает, что торможение в пункте задней лапы усилило условное возбуждение в пункте передней лапы почти на 50 %. Следовательно, в данном случае *положительная индукция произошла из очага торможения в дальнем пункте анализатора.*

Таблица 7. Положительная индукция из очага дифференцировочного торможения в кожном анализаторе (по Д. С. Фурсикову, 1922)

Время исследования, мин	Условный раздражитель, расположение касалки	Слюноотделение за 30 с, капли	Латентный период условного рефлекса, с
1-я	На передней лапе	8	3
16-я	» » »	7 ¹ / ₂	3
25-я	» задней »	0	—
25,5-я	» передней »	12	2
38-я	» » »	5	8
50-я	» » »	6 ¹ / ₂	5

Однако мозг часто дифференцирует раздражители, связанные с одним и тем же пунктом анализатора, но отличающиеся друг от друга по силе или характеру воздействия. Будет ли в таких случаях проявляться положительная индукция? Ответ на этот вопрос дает следующий опыт. У собаки был выработан условный пищевой рефлекс на сильный свет, от него отдифференцировали слабый свет. Затем сильный свет был испробован сразу после слабого. И здесь условный слюнный рефлекс, вызванный сразу после дифференцировочного, увеличился почти на 50 %. Следовательно, в данном случае *положительная индукция произошла из очага торможения в том же пункте анализатора.*

Таким образом, положительная индукция может проявляться в различных анализаторах и при разных отношениях тормозного очага и положительно индуцируемого рефлекса.

Отрицательная индукция из очага возбуждения в очаг торможения. Явления отрицательной индукции можно продемонстрировать в следующем опыте. У собаки образован условный пищевой рефлекс на метроном 120 ударов/мин. К этому положительному раздражителю выработана дифференцировка метронома 60 ударов/мин. Как известно, дифференцировку очень легко разрушить, если начать сопровождать дифференцировочный раздражитель подкреплением. И действительно, после того как несколько раз метроном 60 ударов/мин применили с подкармливанием, он сам начал вызывать слюноотделение. Это простой и безотказный способ уничтожения тормозного очага.

Однако при помощи некоторых средств можно задержать разрушение дифференцировки, т. е. продлить существование очагов условного торможения. В частности, таким средством оказалось применение положительных сигналов, т. е. создание очагов условного возбуждения. Это видно из следующих опытов.

Например, собаку подкармливают после каждого применения метронома с частотой 60 ударов/мин до тех пор, пока у нее не начнет сильно выделяться слюна (разрушение дифференцировки). Тогда применяют с подкреплением один раз метроном с частотой 120 ударов/мин. В результате используемый вслед за ним метроном

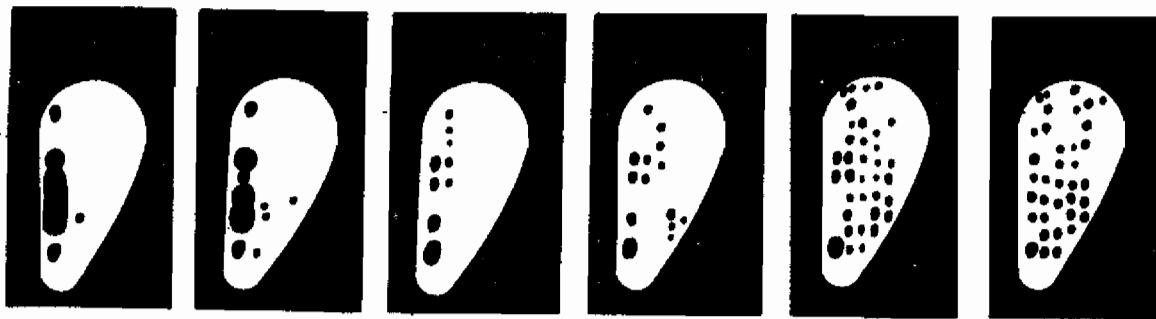


Рис. 37. Перераспределение очагов активности в коре мозга кролика при выработке условного двигательного рефлекса на зрительное раздражение (по М. Н. Ливанову):

кадры киносъемки из опыта с сочетаниями вспышек света и изоритмических электрокожных раздражений лапы, яркость каждой точки на экране топоскопа отражает величину электрической активности этого пункта в данный момент (обратить внимание на постепенную концентрацию активности в районе двигательного и зрительного анализаторов)

10 ударов/мин, который только что вызывал слюноотделение, сразу перестает свое действие. Дифференцировка при этом восстанавливается, что связано с возникновением рядом очага возбуждения. Этот очаг отрицательно индуцировал, т. е. затормозил клетки пункта метеонома с частотой 60 ударов/мин, и индукционное торможение усилило остатки дифференцировочного.

Таким образом, *положительный сигнал благодаря отрицательной индукции укрепляет свое дифференцирование от близких отрицательных сигналов.*

Мозаика возбуждения и торможения в высших отделах нервной системы. Взаимодействие иррадирующих и индуцированных нервных процессов создает необычно сложное и меняющееся от момента к моменту их уравнивание и территориальное разграничение. В результате возбуждение и торможение образуют drobный рисунок подвижной мозаики, непрерывно меняющей свои очертания.

В свое время И. П. Павлов говорил о том, какую замечательную картину вспыхивающих и затухающих, непрерывно перемежающихся мерцаний мы увидели бы на поверхности мозга, если бы его возбужденные пункты светились.

Эта мысль Павлова получила осуществление при изучении движения нервных процессов по коре больших полушарий с помощью методики электроэнцефалоскопии (М. Н. Ливанов, В. М. Ананьев, 1960). Электроэнцефалоскоп позволяет наблюдать мозаику электрической активности коры мозга при одновременном отведении из 100 ее пунктов и воспроизводит на экране телевизионной трубки непрерывно возникающие и меняющиеся подвижные картины, которые фиксируются киносъемкой (рис. 37). Такой «телевизор» мозга значительно расширяет возможности объективного изучения пространственной динамики активности коры при условно-рефлекторной деятельности.

Глава 6

СОН И СНОВИДЕНИЯ

Сон — своеобразное состояние организма, когда он замирает в неподвижности. Все животные и человек чередуют бодрствование со сном. Примерно треть своей жизни человек проводит во сне. Суточный ритм смены сна и бодрствования подчинил себе основные функции организма и его изменения связаны с трудной перестройкой их периодичности. Состояния, подобные сну, имеющие приспособительное значение, наблюдаются в жизни животных и могут быть вызваны при особых условиях и у человека, хотя они имеют иную природу.

Эволюция сна животных

Периодическая смена деятельности и покоя наблюдается у всех живых существ. Однако под сном принято понимать совершенно определенное явление. *Сон как специфическое состояние нервных механизмов характеризуется типичной электрической активностью структур мозга, неподвижностью и угнетением тонической иннервации мускулатуры, торможением дыхания, сердечной деятельности и ряда вегетативных функций.* В наиболее четком виде все эти характеристики сна проявляются лишь у высших животных и человека. Очень трудно их оценить в поведении низших животных, особенно беспозвоночных, у которых само понятие сна приобретает иной смысл.

Сон рыб. Сон рыб зависит от их экологии. Так, ночные хищники спят большую часть дня и охотятся ночью, однако сон их своеобразен. Например, карликовый сомик и ночью, временами впадая в «сонное» состояние, остается неподвижным, сердечные сокращения замедляются, но тонус мускулатуры — напряженный. Это состояние обозначили как «ночной покой» в отличие от «дневного покоя». Однако по показателям частоты сердечных сокращений дневной покой этого ночного хищника оказался более глубоким, чем ночной (соответственно 26 и 36 сокращений сердца/мин при 48 сокращениях при бодрствовании). Дыхание также становилось гораздо реже при дневном покое (15 вдохов/мин), чем при ночном покое (34 вдохов/мин), при гораздо более частом дыхании в состоянии бодрствования (68 вдохов/мин). Учет сравнительной длительности бодрствования и покоя карликового сомика при круглосуточной естественной освещенности показал сходные результаты (рис. 38), что свидетельствует о наличии у него внутреннего ритма смены бодрствования и покоя.

Другой характер суточной периодики поведения наблюдали у рыб, питающихся в дневное время. Например, у кефали урежение сердечных сокращений во время ночного покоя более выражено, чем во время дневного. Однако смена покоя и бодрствования не

провождается у рыб характерными изменениями электрической активности мозга, которые проявляются у птиц и млекопитающих и свидетельствуют о развитии в высших отделах нервной системы определенных стадий процессов сонного торможения. Поэтому такие состояния покоя у низших позвоночных, предшествующие в эволюции сну высших животных, получили название *первичного сна*.

Сон амфибий. У амфибий точное распределение бодрствования и покоя нерегулярно и имеет резко выраженные экологические различия. Так, у травяной лягушки, ведущей ночной образ жизни, днем преобладает состояние покоя с урежением сердечных сокращений. У озерной лягушки, подстерегающей добычу 80—90 % времени суток занимает состояние неподвижности, которое внешне является покоем, но без потери мышечного тонуса и урежения сердечных сокращений, чем отличается от истинного сноподобного покоя. Вместе с тем у амфибий можно наблюдать периоды более глубокого торможения, которые сменяются фазическими движениями, сопровождающимися быстрыми колебаниями электрических потенциалов в крыше среднего и отделах переднего мозга.

Сон рептилий. У рептилий суточная периодичность смены бодрствования и покоя становится более четкой. Например, болотная черепаха днем бодрствует или находится в состоянии дневного покоя (рис. 39). Однако дневной покой черепахи выражается лишь в ее неподвижности при открытых глазах, сохранении мышечного тонуса и способности к ориентировочным реакциям. Зато ночной покой характеризуется углублением состояния общего торможения, расслаблением мускулатуры при закрытых глазах. При этом в структурах головного мозга появляются медленные колебания потенциалов в диапазоне 3—7 Гц, сходные с «сонными потенциалами» высших животных.

Сон птиц. Птицам свойственна четкая определенность суточной периодики смены сна и бодрствования, зависящей от условий их жизни. Так, у типичных дневных птиц — кур — бодрствование днем занимает 33 % времени суток, хотя и перемежается периодами дневного покоя (18 % суточного времени). При этом курица непод-

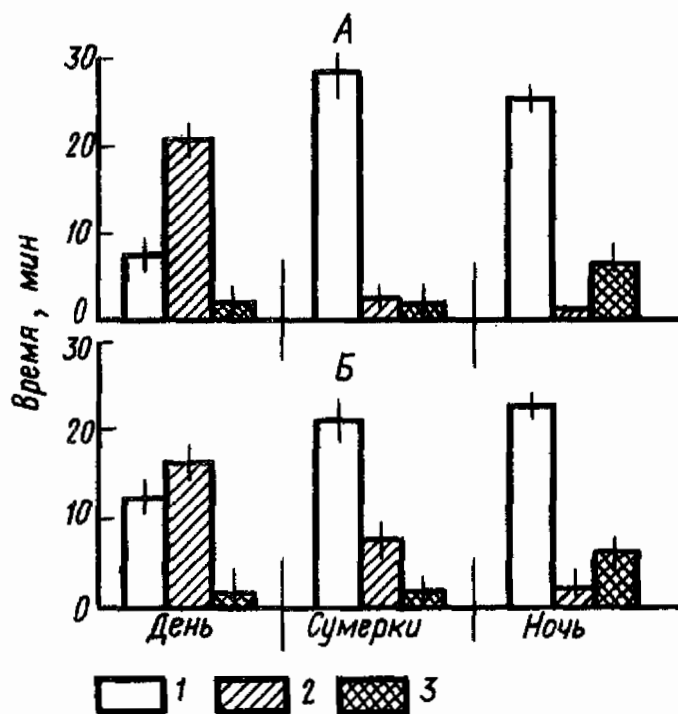


Рис. 38. Средняя длительность бодрствования (1), дневного покоя (2) и ночного покоя (3) в разное время суток у карликового сомика при непрерывном свете (А) и естественной освещенности (Б) (по И. Г. Кармановой)

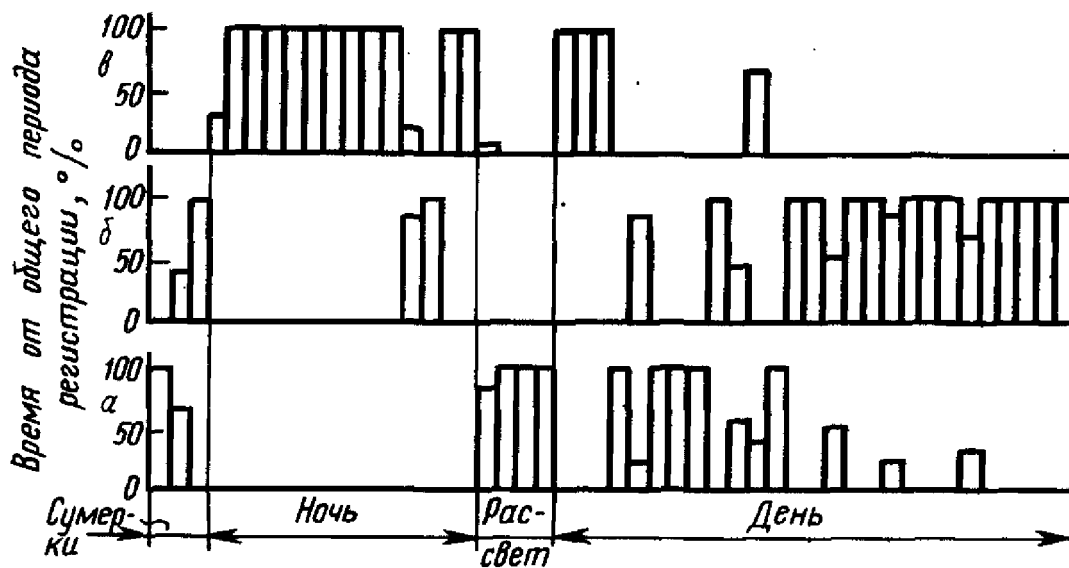


Рис. 39. Суточная периодика бодрствования (а), дневного покоя (б) и сна (в) у болотной черепахи (по И. Г. Кармановой)

вижна, с открытыми глазами, сохраняет мышечный тонус и может реагировать ориентировочной реакцией на слабые раздражители. Ночной покой кур, по наблюдениям, длится 49 % времени суток. В это время куры с закрытыми глазами, расслабив мускулатуру, погружаются в состояние общего торможения. По показателям поведения, вегетативных реакций и электрических потенциалов мозга это истинный сон в том виде, в каком он проявляется у высших животных.

У птиц впервые четко обнаружено по показателям электрической активности мозга деление ночного сна на так называемую *медленноволновую стадию* (МС) и *парадоксальную* (ПС) стадию, занимающие соответственно 44 и 5 % суточного времени. Эти стадии сна, резко отличающиеся друг от друга характером электрической активности мозга, состоянием мышечных и вегетативных функций, будут подробно рассмотрены при описании сна человека. На рис. 40 показано распределение времени бодрствования, дневного покоя и ночного сна в течение суток наблюдения за поведением кур.

Типичные ночные птицы — совы — спят днем и бодрствуют ночью. По некоторым наблюдениям, время их бодрствования составляет 47 % общего времени суток. В дневном сне МС занимает 25 %, а ПС — 3 % времени суток. Однако кроме активного сна у сов наблюдаются и периоды дневного покоя, составляющие 25 % времени суток. По своим проявлениям дневной покой совы, застывшей с открытыми глазами, напоминает каталептическое состояние (в это время экспериментатор мог брать сову за клюв и придавать ее голове неестественное положение, которое длительно сохранялось).

Сон млекопитающих. Эволюция приспособительного поведения животных привела на уровне теплокровных к регулярному чередованию бодрствования и покоя, принявшего форму глубокого сон-

го торможения. При этом происходило усложнение структуры сна у разных животных в соответствии с видовыми особенностями их образа жизни. Четко разграничились МС и ПС сна. Существуют данные о том, что у дельфинов медленные дельта-волны могут возникнуть лишь в каком-либо одном полушарии, а в другом сохраняются альфа-подобные волны, свойственные состоянию бодрствования. Это позволило предположить, что дельфины «спят одним из полушарий». Высокой степени тонкого приспособления достигла организация смены сна и бодрствования у хищных в связи с их охотой. Общеизвестна способность кошки засыпать и просыпаться многократно на протяжении сравнительно небольшого отрезка времени.

Сон человека. Сон человека — это состояние избирательного торможения процессов высшей нервной деятельности, которое возникало как защитная неподвижность в ночное время, сформировало нейрогуморальные механизмы регулирования смены сна и бодрствования и подчинило своему суточному ритму все функции организма вплоть до обмена веществ. Время сна дифференцировано на МС и ПС главным образом для пластических репарационных процессов, обработки накопившейся информации и консолидации долговременной памяти.

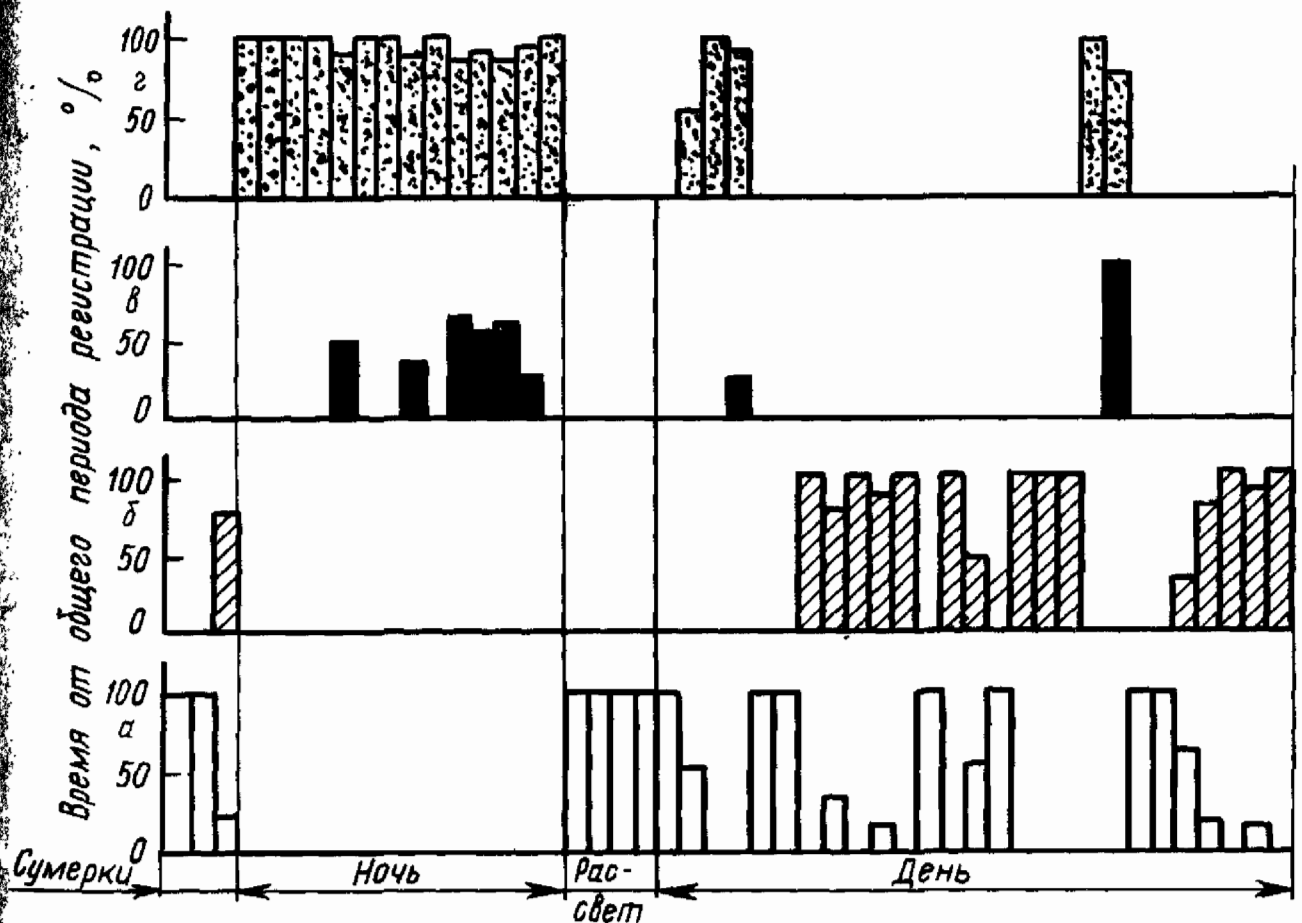


Рис. 40. Суточная периодика бодрствования (а), дневного покоя (б), парадоксальной (в) и медленноволновой (г) стадий сна у кур (по И. Г. Кармановой)

Суточный ритм жизни человека сложился из активной деятельности днем и глубокого сна ночью. Современный человек спит в среднем 7—8 ч/сут. Однако с возрастом продолжительность сна меняется. Так, новорожденный ребенок, кроме времени кормления, спит непрерывно. В возрасте 3—5 месяцев он спит уже только 17—18 ч, а к 2—3 годам жизни время сна уменьшается примерно до 12 ч/сут. Нормальная для взрослого человека продолжительность сна 7—8 ч/сут устанавливается к 15—18 годам жизни. В старческом возрасте обычно спят меньше. Вместе с тем длительность сна может быть различна у разных людей. Из жизнеописания Петра Первого следует, что он спал не более 5—6 ч, и этого было ему достаточно. Описаны также многочисленные случаи, когда человек довольствовался еще более ограниченным временем сна.

С наступлением сна расслабляется вся мускулатура. Однако это происходит в известной последовательности. Когда человека одолевает сон, он начинает, как говорят, «клевать носом», так как мышцы шеи, поддерживающие голову, постепенно теряют свой тонус. Затем расслабляются мышцы, сохраняющие позу и положение тела. Поэтому человек спит лежа, когда все его мышцы максимально расслаблены. При этом тормозятся и некоторые вегетативные функции: замедляются сердечные сокращения, снижается артериальное кровяное давление, становится более редким дыхание, уменьшаются траты энергии в организме. В то же время усиливается секреция желудочных и кишечных желез, более интенсивно идет всасывание, активируются многие синтетические процессы.

Динамику электрической активности мозга в процессе развития и течения сна у человека изучали многие исследователи. Была предложена классификация стадий сна на основе изменения уровня сознания и формы электроэнцефалограммы (А. Лумис и др., 1937). К описанным стадиям затем добавили стадию «быстрых движений глаз», названную стадией REM (от англ. rapid eye movement) (В. Демент, Н. Клайтман, 1957) и более известную под названием *парадоксальной стадии сна* (М. Жуве, 1967). На рис. 41 показаны основные стадии развития естественного сна у человека.

Стадия А — исходная для засыпания, преобладает альфа-ритм (8—12 колебаний/с), характерный для состояния спокойного бодрствования, который прерывается десинхронизацией, отражающей напряжение внимания. Стадия В — сонливость, преобладают низковольтные колебания разной частоты. Стадия С — поверхностный сон, в электрической активности мозга появляются веретенообразные группы колебаний 12—14 колебаний/с и отдельные медленные волны. Стадия D — углубление сна, появляются гигантские (200—300 мкВ) медленные волны дельта-ритма (1—3 колебаний/с). Стадия E — глубокий сон, непрерывные ряды медленных волн дельта-ритма. Стадия P (парадоксальная) — глубокий сон, сопровождаемый вздрагиваниями, движениями глазных яблок, сновидениями; в электроэнцефалограмме — десинхронизация, напоминающая реакции

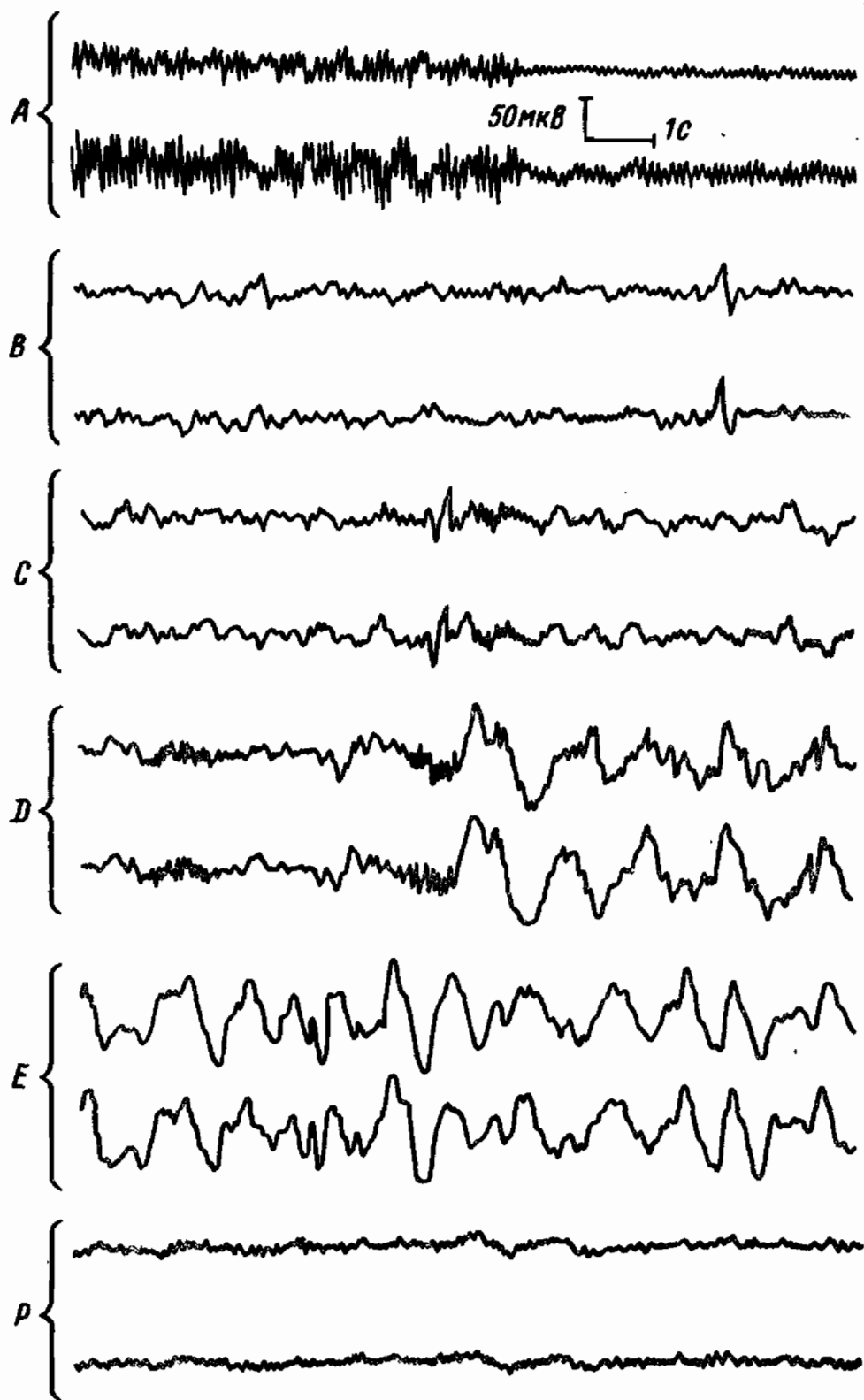


Рис. 41. Изменения электроэнцефалограммы человека при развитии сна, объяснения см. в тексте (по А. Н. Шеповальникову)

внимания при бодрствовании, но более высокой частоты (до 40 колебаний/с).

Стадии *D* и *E* обозначают как период МС, а стадию *P* — как период ПС. В течение ночи глубина сна может многократно меняться. Соответственно стадии сна будут сменять друг друга при

выходе из глубокого сна в обратном порядке, а при следующем его углублении — в обычной последовательности. Поэтому стадии МС и ПС много раз чередуются. При нормальном 8-часовом ночном сне МС занимает в общей сложности 6,5 ч, а ПС — более 1,5 ч. Распределение МС и ПС сна меняется в зависимости от его длительности, времени засыпания, предшествующей деятельности, степени утомления и других обстоятельств.

У человека также проявляются избирательность порога пробуждения, наличие своеобразных «сторожевых пунктов». Так, мать у постели больного ребенка после бессонных ночей засыпает так крепко, что ее не разбудит ни громкий разговор, ни хлопанье дверью, ни бравурная музыка по радио. Но она мгновенно просыпается, услышав тихий стон ребенка.

В некоторые стадии сна (главным образом, ПС) могут возникать, хотя и в неадекватной, искаженной форме, образы внешнего мира в виде *сновидений*. Их содержание определяется впечатлениями от пережитых событий, оставивших глубокий след в памяти. При общем торможении высших отделов мозга очаги возбуждения от этих следов становятся источниками частичного растормаживания, вызывая в сознании причудливую смесь бывалого и небывалого. Например, пережившему автомобильную катастрофу часто будут сниться столкновение машин, милиционеры и толпы любопытных, а разлученному с любимой будет являться во сне ее образ. В сновидении могут возникать картины событий, возможность которых тревожила человека подсознательно. Например, сын, беспокоящийся о живущей в другом городе матери, видит сон, что она умерла и потом узнает, что это действительно случилось. Так сбываются «вещие» сны, они имеют вполне реальные основания.

В сновидениях отражаются прошлая жизнь человека и его переживания (З. Фрейд, 1933). Анализ снов 21 студента, разбуженных в период ПС, показал, что содержание почти всех сновидений основывалось на пережитом (Дж. Матсумото, 1985).

Другим источником сновидений могут быть текущие ощущения. Например, человеку приснилось, что он пошел в дальний поход, переходил замерзшую реку, провалился под лед и ноги оказались в ледяной воде. В действительности у него с ног сползло одеяло. В этом и других случаях проявляется удивительное свойство сновидений за кратчайший срок пронести в сонном сознании человека фантастические события, развивающиеся в течение длительного времени. Об этом очень наглядно свидетельствует пример, приведенный одним французским исследователем, который спал в постели под пологом, подвешенным на палке. Ему приснился длинный сон о том, как его схватили, судили, приговорили к смерти, привели к гильотине, положили голову на плаху, нож гильотины упал на шею... и он проснулся, разбуженный ударом по шее сорвавшейся палкой полога. За мгновение, прошедшее от удара до пробуждения, в его мыслях пронеслись все события этого сновидения.

О связи сновидений с бывшими впечатлениями убедительно свидетельствует тот факт, что в своих снах слепорожденные не видят зрительных сцен, а глухорожденные не слышат голосов и звуков.

Нейрофизиология сна

Все показатели поведения и состояния большинства других функций организма указывают на то, что сон представляет собой в нейрофизиологическом понимании разлитое торможение процессов высшей нервной деятельности, особенно выраженное в коре больших полушарий головного мозга. Условиями его развития могут быть торможение в результате ограничения афферентации и условное торможение на время суток («пассивный» и «активный» сон, по И. П. Павлову, 1932), охранительное торможение, вызываемое утомлением корковых клеток, торможение под действием специфических медиаторов, безусловно-рефлекторное торможение в процессе инстинктивного поведения.

О последовательности охвата торможением мозговых структур можно судить по тому, как при засыпании сначала теряется ясность мышления, затем исчезает сознание, потом расслабляется мускулатура и наконец снижается деятельность вегетативных органов. Если рассматривать развитие и распространение процессов торможения по электрическим проявлениям медленноволновой стадии сна — «сонным потенциалам» (дельта-волны), то, как видно из рис. 42, при естественном засыпании кошки торможение возникает вначале в лобных областях коры, потом распространяется на ее теменные и затылочные области, а затем спускается в подкорковые и стволовые структуры мозга. По-видимому, ведущая роль лобных областей коры больших полушарий у кошки в развитии «сонных потенциалов», как и в генерации фоновой ритмики, определяется тем, что они имеют более тесные связи с восходящими неспецифическими системами мозга. Однако у человека, мозг которого организован так, что его фоновая ритмика наиболее выражена в затылочных областях коры, развитие «сонных потенциалов» начинается именно из них.

Послойный анализ электрической активности коры мозга кролика показал, что источником дельта-волн во время наркотического сна являются тела пирамидных нейронов V слоя. Одновременная запись потенциалов всех шести слоев сенсомоторной коры мозга кошки во время ее естественного засыпания выявила определенную последовательность развития в них тормозного процесса (рис. 43).

Уже на стадии сонливости (B) в глубоких слоях появляются небольшие дельта-волны. На стадии углубления сна дельта-волны увеличиваются в глубоких слоях и распространяются на средние, а в верхних слоях возникают «сонные веретена». Лишь на стадии глубокого сна (E) гигантские дельта-волны регистрируются во всех слоях коры. Следовательно, тормозной процесс вначале охватывает эфферентные выходные структуры коры, а затем распространяется на ее афферентные входные структуры.

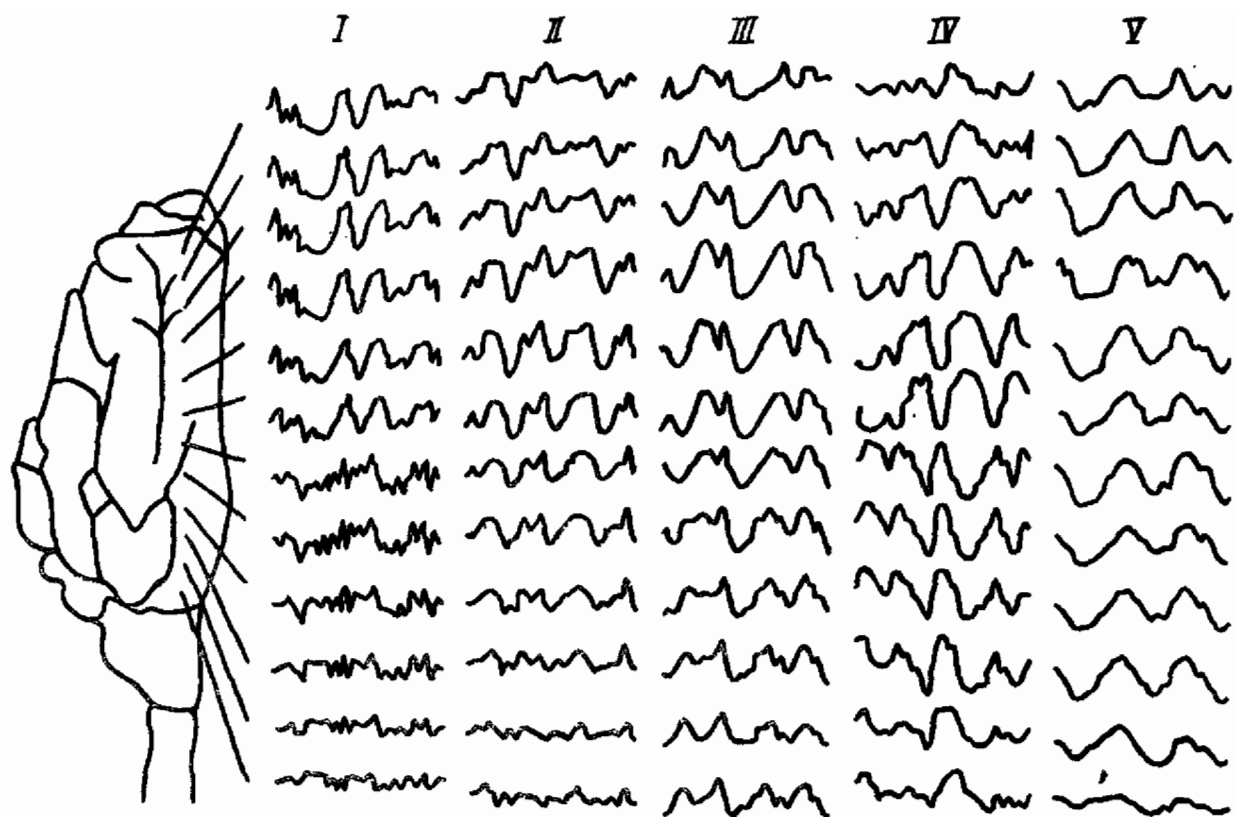


Рис. 42. Распространение дельта-волн по поверхности коры мозга кошки при развитии сна (по А. Б. Когану):

I — дельта-волны возникают в передних отделах коры, *II* — распространяются на теменные отделы, *III* — охватывают всю поверхность коры, *IV* — развивается противофазность волн передних и задних отделов коры, *V* — восстанавливается их синфазность

Нейрофизиологический механизм сна постепенно раскрывался по мере накопления фактов о естественных и искусственных условиях его возникновения. Сведения о том, что утомленный человек быстрее засыпает и крепче спит, указывали на возможную связь деятельности мозга с состоянием гуморальных систем. Патологические изменения нервной ткани в области начала силвиева водопровода при «сонной болезни» — летаргическом энцефалите (И. Маутнер, 1820) показали, что центры мозгового ствола могут иметь отношение к явлениям сна. В лаборатории создателя учения об условных рефlekсах — И. П. Павлова сон вызывали у собак сигналами условного торможения, развивающегося в высших отделах мозга.

Вместе с тем оказалось, что раздражением некоторых структур промежуточного мозга у кошек можно вызвать полную картину естественного сна. В экспериментах с перерезками ствола мозга на разном уровне наблюдали сохранение электрокортикограммы, характерной для бодрствования, если разрез был ниже продолговатого мозга, и развитие «сонных потенциалов», когда он был выше среднего мозга. Наконец, прямым раздражением ретикулярной формации среднего мозга было показано ее активирующее действие на высшие отделы мозга (Д. Моруцци, Г. Мэгун, 1949). Прекращение этого действия погружает животное в сон, а его возобновление

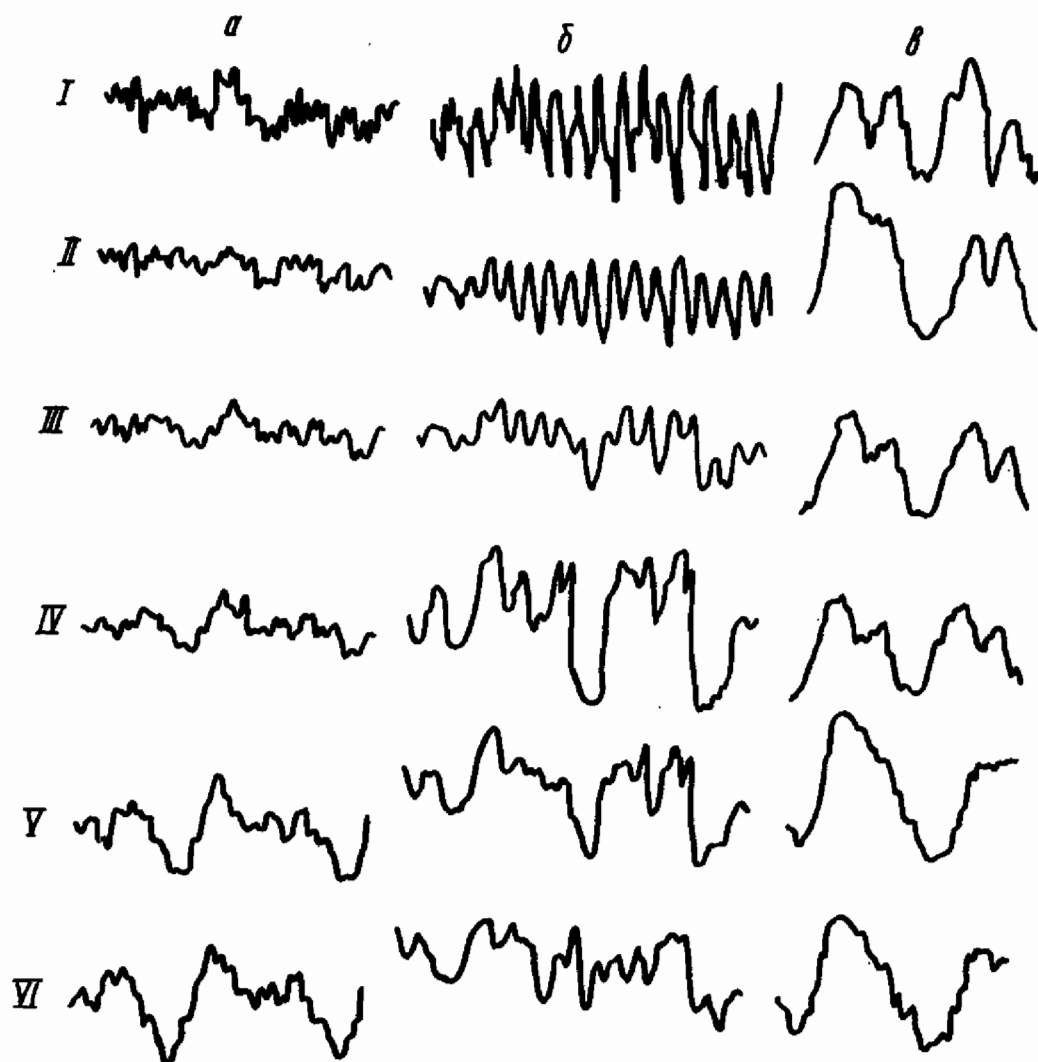


Рис. 43. Распространение дельта-волн по слоям коры мозга кошки (I—VI) при развитии сна (по Г. Л. Фельдману, Э. И. Ульяницкой):
а — сонливость, б — поверхностный сон, в — глубокий сон

вызывает «реакцию пробуждения». Наряду с активирующей системой, десинхронизирующей электрокортикограмму, были обнаружены стволовые гипногенные системы, которые при низкочастотном раздражении синхронизируют электрокортикограмму и приводят к состоянию сна. К ним относятся базальные отделы переднего мозга, медиальные структуры таламуса, некоторые структуры хвостатого ядра продолговатого мозга, гиппокампа и гипоталамуса. Раздражение дорсомедиальных отделов варолиевого моста вызывает возникновение парадоксальной стадии сна, а повреждение ядер шва создает бессонницу.

Исследование процессов сонного торможения на нейронном уровне показало, что при этом не происходит общего затормаживания всех корковых нейронов. Часть нейронов действительно замедляет свою фоновую импульсацию, но другая часть — учащает. Такие неоднозначные изменения частоты импульсов нейронов при развитии сна наблюдали также в гиппокампе, таламусе и других подкорковых и стволовых структурах мозга.

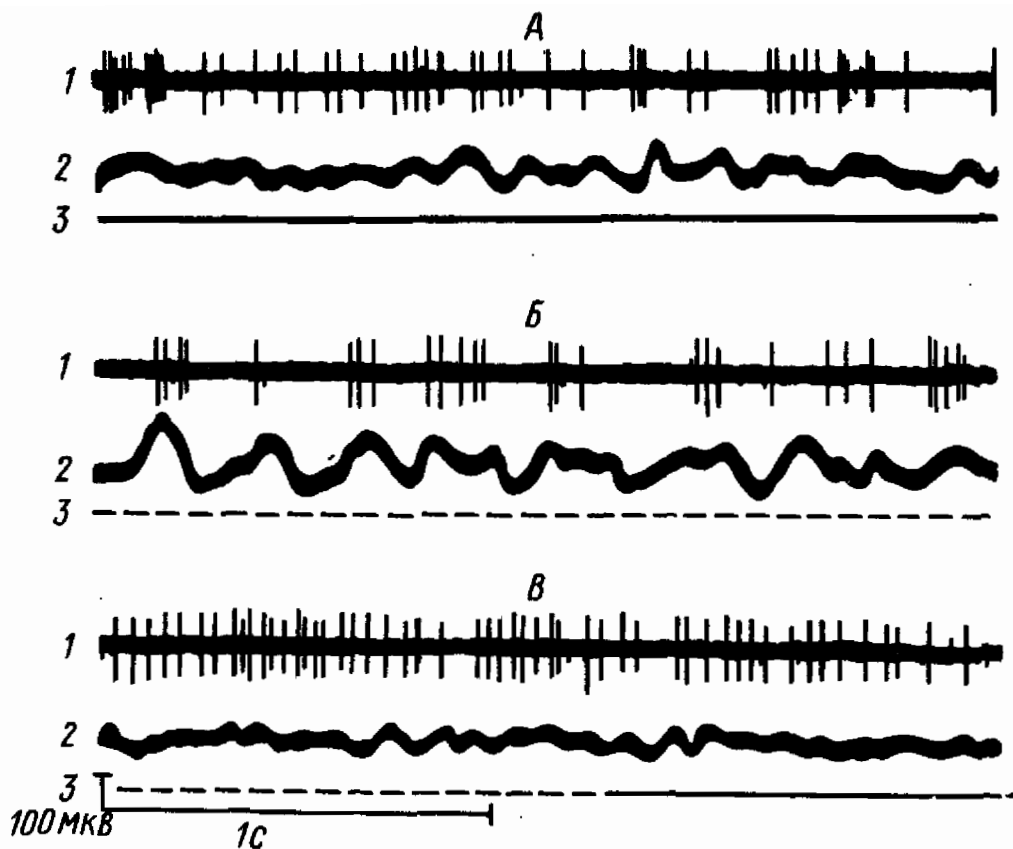


Рис. 44. Фоновая импульсация нейронов теменной коры мозга кошки в состоянии бодрствования (А), медленноволнового сна (Б) и парадоксального сна, прерываемого пробуждением (В):

1 — импульсная активность, 2 — электрокортикограмма, 3 — состояние животного (бодрствование — сплошная линия, сон — пунктир)

Отсюда следует, что сонное торможение создается определенной организацией возбуждающихся и тормозящихся нейронов. Эта организация обнаружила следующие характерные особенности поведения корковых нейронов в разные стадии сна.

1. При подсчете средней частоты фоновой импульсации всех нейронов, как замедляющих, так и учащающих свой разряд, выяснили, что *при МС средняя частота разряда уменьшается по сравнению с бодрствованием, а при ПС увеличивается, превышая уровень бодрствования.* Например, расчет для случайной выборки 300 нейронов показал динамику средней частоты их импульсов при бодрствовании 9,5 имп/с, при МС 7,9 имп/с, при ПС 10,9 имп/с. При этом нейроны, замедляющие импульсы в МС, оказались разряжающимися с относительно высокой частотой при бодрствовании, а клетки, работавшие при бодрствовании с относительно низкой частотой в МС, учащали свои импульсы. Существуют указания, что в моторной коре кошки длинноаксонные пирамидные нейроны снижают частоту импульсов при засыпании, а короткоаксонные — учащают. При переходе к ПС нейроны, учащавшие в МС свою импульсацию, начинают ее замедлять, а замедлявшие — резко учащать; и так как их большинство, то интенсивность импульсных потоков в ПС превышает таковую в состоянии бодрствования.

2. Перестраивается структура импульсных потоков. *Непрерывно-аритмическое следование импульсов в состоянии бодрствования при переходе к МС сменяется их группированием в пачки, а при наступлении ПС следует частичное возвращение к непрерывно-аритмическому типу импульсации* (рис. 44). Результаты анализа 900 отрезков записи фоновой активности корковых нейронов, каждого при состоянии бодрствования животного, во время МС и ПС представлены в табл. 8.

Таблица 8. Распределение различной структуры импульсных потоков теменной коры кошки в разные стадии сна, %

Тип импульса	Состояние животного		
	бодрствование	МС	ПС
Непрерывно-аритмический	69	8	52
Пачечно-групповой	9	67	21
Смешанный	22	25	27

Во время МС каждая пачка объединяет 5—15 импульсов с интервалами молчания между пачками 200—500 мс. Такое формирование структуры импульсного потока характерно для влияний нисходящей неспецифической таламокортикальной системы, приводящих к развитию тормозных процессов в коре. Во время ПС большинство нейронов возвращается к непрерывно-аритмическому типу фоновой импульсации. Однако часть нейронов сохраняет ее пачечно-групповую структуру, т. е. в этой стадии возникает некоторое разделение возбуждающих и тормозящих механизмов корковой деятельности.

3. Исследование взаимосвязи импульсации корковых нейронов показало, что в *медленноволновой стадии она резко усиливается, повышается синхронизация импульсных потоков нейронов, находящихся не только близко друг от друга, но и на таком расстоянии, при котором синхронизация их импульсации при бодрствовании была незначительной; в парадоксальной стадии она снова становится незначимой* (табл. 9).

Таблица 9. Взаимосвязь импульсных потоков (по коэффициентам корреляции) разноудаленных нейронов теменной коры мозга кошки в разные стадии сна

Расстояние между нейронами, мкм	Состояние животного		
	бодрствование	МС	ПС
До 100	0,141	0,246	0,081
» 200—500	0,071	0,242	0,069
» 1000	0,065	0,238	0,065
Среднее для всех расстояний	0,092	0,242	0,071

Такая синхронность разрядов обширных популяций нейронов, видимо, также обусловлена диффузными влияниями восходящей таламокортикальной системы, организующей развитие процессов сонного торможения. Этим объясняется и то, что возникающие в МС пачки импульсов оказываются приуроченными к фазам дельта-волн. Аналогичные изменения корреляции импульсных разрядов корковых нейронов наблюдались при раздражении неспецифических структур таламуса, приводящем к возникновению веретен. При переходе к ПС таламические влияния ослабевают и усиливается активность структур среднего мозга.

4. При испытании реактивности нейронов теменной коры кошки оказалось, что в ответах на *афферентное (слуховое, зрительное, тактильное)* и в меньшей степени на *прямое раздражение таламической радиации в медленноволновой и парадоксальной стадиях прогрессивно уменьшается число нейронов, реагирующих как возбуждением, так и торможением* (табл. 10).

Таблица 10. Динамика реактивности корковых нейронов в процессе развития сна

Применяемое раздражение	Распределение реакций, %								
	бодрствование			МС			ПС		
	воз- буж- дение	тор- може- ние	не ре- агиру- ют	воз- буж- дение	тор- може- ние	не ре- агиру- ют	воз- буж- дение	тор- може- ние	не ре- агиру- ют
Слуховое	28	34	38	22	24	54	18	21	61
Зрительное	18	31	51	17	28	55	15	23	62
Тактильное	30	28	42	26	30	44	24	26	50
Электрическая стиму- ляция таламической ра- диации	32	48	20	29	49	22	18	47	35

Существует некоторое различие в динамике ответов на афферентные раздражения и прямую стимуляцию входных в кору путей, в частности практически неизменный высокий процент заторможенных нейронов в одном случае и сравнительно малое число нереагирующих — в другом. Эти различия могут указывать на то, что развитие сна затрагивает и специфические релейные ядра таламуса, затрудняя прохождение через них афферентных сигналов. Нейроны, реагировавшие возбуждением при бодрствовании животного, могли при развитии сна не только перестать возбуждаться, но и начинали реагировать торможением. Примечательно, что в стадии МС уменьшается вариабельность импульсных реакций нейронов на раздражения, что можно объяснить как результат резкого ограничения полисенсорного реагирования.

5. Построение гистограмм распределения величин латентных периодов импульсных ответов отдельно для их значений менее и более 5 мс выявило, что *прогрессирующее в МС и ПС уменьшение средней величины латентного периода импульсных ответов происходит не за*

счет ускорения проведения импульсов, а в результате уменьшения доли длиннотентных реакций при неизменности короткотентных. Если при бодрствовании последние составляли менее трети всех ответов, то в период ПС их было больше половины. Сон упрощает путь движения нервных процессов в коре.

6. Возникающий в ответ на раздражение сложный узор мозаики активности элементарных нейронных ансамблей с наступлением сна претерпевает глубокие изменения. В период МС функциональная мозаика элементарных нейронных ансамблей становится более грубой ввиду размывания границ между ними, приводящему к их слиянию, а в ПС происходит лишь некоторый сдвиг в сторону восстановления структуры мозаики.

Это наглядно показывает математическая реконструкция мозаик активности нейронов, построенная по данным одновременной мультитектродной регистрации нейронных реакций методом поэтапной оптимизации. При этом во время МС микроочаги возбуждающихся нейронов, ранее разделенные тормозящимися, сливаются между собой, образуя массивные зоны возбуждения наряду с массивами тормозящихся нейронов. В период ПС эти массивы дробятся, но не достигают степени дробности, характерной для состояния бодрствования.

7. Если считать, что нейроны передают информацию потоками импульсов, то можно попытаться оценить их информационную деятельность в понятиях теории информации, разработанной для технических систем связи (К. Шеннон, 1963). Результаты такой оценки представлены в табл. 11.

Таблица 11. Информационные характеристики импульсной активности нейронов теменной коры мозга кошки в разные фазы сна

Состояние животного	Количество информации, бит	Пропускная способность, бит	Избыточность канала связи, бит
Бодрствование	4,52	3,33	0,12
МС	4,11	2,61	0,31
ПС	4,37	3,42	0,19

В медленноволновую стадию по сравнению с состоянием бодрствования количество и особенно скорость передачи информации уменьшаются, хотя избыточность канала связи резко возрастает, а в парадоксальную стадию эти показатели вновь увеличиваются, превышая по пропускной способности наблюдавшиеся при бодрствовании. По-видимому, при засыпании выключаются некоторые источники потоков информации и нейронные каналы связи оказываются недозагруженными, что и обуславливает увеличение избыточности. Возрастание пропускной способности нервных каналов связи при переходе к ПС может отражать их мобилизацию для передачи информации, необходимой для деятельности, осуществляемой в эту стадию сна.

Все перечисленные особенности поведения корковых нейронов в разные стадии сна дают основание судить о нейрофизиологических механизмах его развития на нейронном уровне. Так, выключаемые из деятельности при засыпании нейроны, которые характеризуются полимодальностью, длинным латентным периодом и вариабельностью реакции, а также высокой частотой импульсации и повышенной возбудимостью, очевидно, имеют наиболее близкое отношение к осуществлению высших функций мозга. Можно предположить, что с их исключением связана потеря способности к активному восприятию окружающего и утрата сознания. Ограничение других функций мозга, возможно, обусловлено снижением возбудимости нейронов, замедляющих свои разряды, уменьшением информативности передаваемых сигналов, огрублением рабочих мозаик нейронной активности и перестройкой структуры импульсных потоков с преобладанием пачечного типа, характерного для восходящих таламокортикальных тормозных влияний.

Восстановление показателей нейронной активности в период ПС имело частичный характер. Можно предполагать, что это восстановление отражает растормаживание нейронных механизмов, имеющих отношение к явлениям, специфическим для ПС, как, например, быстрым движениям глаз или возникновению сновидений. Однако для такого разграничения имеющихся сведений недостаточно, их могут дать дальнейшие исследования.

На рис. 45 приведена сводная схема расположения в структурах мозга систем, участвующих в регуляции уровня бодрствования и глубины сна. В соответствии с этой схемой последовательное включение нейрогуморальных механизмов, обуславливающих засыпание, смены стадий сна и пробуждение, можно представить по сигналам наступления темноты, прекращения деятельности и обстановки приготовления ко сну.

Условное и безусловное торможение, которое развивается на фоне изменения активности гормонов и метаболизма, а также ограничение сенсорной информации и умеренное утомление обуславливают угнетение внешней деятельности путем ослабления влияния активирующих десинхронизирующих систем (рис. 45, 4, 6, 9, 11). Начинается засыпание.

Снижение тонуса активирующих систем помогает выявлению развивающейся к этому времени деятельности гипногенных синхронизирующих систем (рис. 45, 1, 2, 5, 7, 10). Гипоталамус оказывает трофотропное влияние на структуры ствола. В процесс вовлекается хвостатое ядро и утрачивается способность к активным движениям, блокируется поступление сенсорной информации. В нервных клетках ствола мозга, особенно в области синхронизирующей бульбарной системы, накапливается серотонин. Развивается медленноволновый сон.

Нарастающая на протяжении десятков минут медленноволнового сна деятельность гипногенных систем достигает степени, при которой

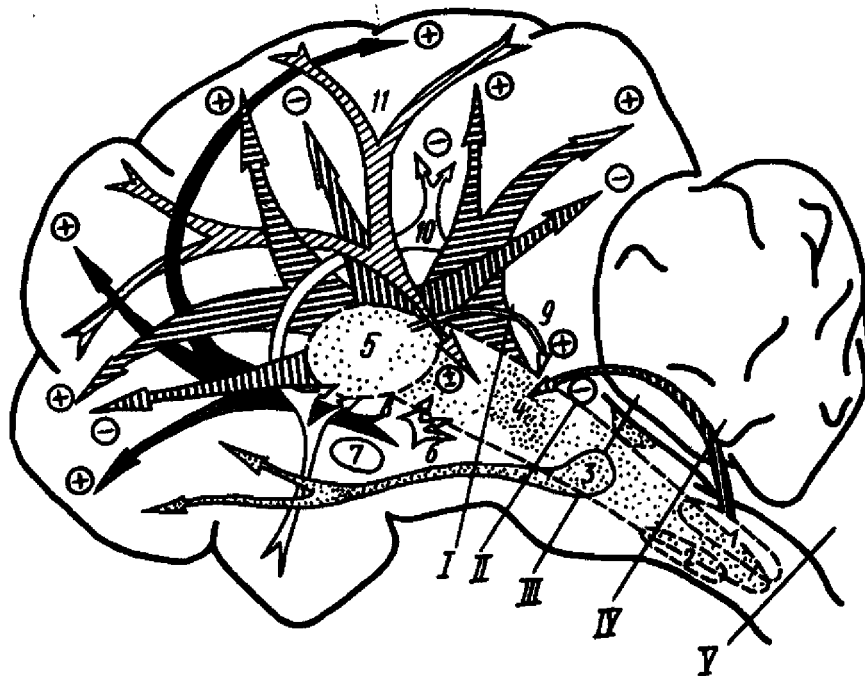


Рис. 45. Структуры мозга, участвующие в регуляции уровня бодрствования и глубины сна (по А. Н. Шеповальникову):

1— синхронизирующая бульбарная система, 2— «дополнительная» бульбарная система, 3— мостовой комплекс, обеспечивающий парадоксальный сон, 4— активирующая ретикулярная формация ствола мозга, 5— синхронизирующая таламическая система, 6— активирующие влияния гипоталамуса на структуры ствола мозга, 7— базальная синхронизирующая область, 8— активирующие влияния гипоталамуса на структуры коры, 9— облегчающее влияние высокочастотной стимуляции интралимбических ядер таламуса на ретикулярную систему, 10— влияния лимбической системы, способствующей сну, 11— облегчающие и угнетающие влияния коры мозга на ретикулярную систему; I—V— уровни перерезок мозгового ствола при изучении нервных механизмов сна; знаком «+» обозначено активирующее действие, знаком «—» — угнетающее

(пока неясно, каким образом) происходит быстрый переход к активации центров дорсомедиальных отделов моста (рис. 45, 3), обуславливающих десинхронизацию в коре без участия ретикулярной формации среднего мозга. В соответствующих отделах мозга усиливается обмен веществ и повышается температура. Частичная активизация коры и ее связи с лимбической системой создают условия для появления сновидений. В структурах ствола мозга накапливается норадреналин и уменьшается серотонин. Возникает парадоксальный сон.

Активность нейрогуморальных механизмов парадоксального сна постепенно уменьшается и может на протяжении нескольких минут снизиться настолько, что усилившиеся за это время влияния гипногенных систем вызовут быструю обратную перестройку деятельности мозга в состояние медленноволнового сна. Однако это состояние, хотя и более продолжительное, чем состояние парадоксального сна, через некоторое время снова сменится им. Такое циклическое чередование стадий сна длится всю ночь, причем к утру продолжительность стадий парадоксального сна обычно возрастает.

С утренним рассветом связаны такие изменения активности гормонов и обмена веществ, которые в суточной периодике означают переход к активной внешней деятельности в светлое время. Под влиянием этих изменений, а также нарастающих потоков сенсорной информации и завершения восстановительных процессов в накануне работавших до утомления структурах мозга происходит снижение тонуса гипногенных систем, что благоприятствует резкому возрастанию деятельности активирующих систем, особенно десинхронизирующего действия ретикулярной формации среднего мозга. Наступает пробуждение.

В разные стадии сна по-разному протекают процессы высшей нервной деятельности. Так, выработанная на словесную инструкцию двигательная реакция сжатия руки в кулак сопровождалась изменениями ЭЭГ и ЭМГ, наиболее выраженными в ПС. Описаны нарушения памяти при устранении ПС. Однако приводятся доказательства того, что этим не исключается консолидация долгосрочной памяти при выработке реакций пассивного избегания.

В управлении сном принимает участие наряду с нервной гуморальная регуляция. Из аминокислотных остатков выделен дельта-пептид сна, вызывающий дельта-волны и характерный для МС (М. Монье, Г. Шененбергер, 1975). Из мозга животных, лишенных сна, выделен фактор S, увеличивающий продолжительность МС. В опытах на животных и в наблюдениях на людях показана роль серотонина и норадреналина в процессах сна. На основе этих данных предложен следующий механизм развития и прекращения сна: подавление симпатической активности приводит к поверхностному сну, расходование серотонина соответствует глубокому МС, расходование норадреналина — ПС, возбуждение симпатической активности вызывает пробуждение.

Теории сна и его физиологическое значение

По мере накопления факторов и наблюдений за сном человека и животных возникали разные теоретические представления о его природе.

Теория гипнотоксинов. Всем известное освежающее действие сна наводило на мысль, что за это время организм освобождается от накопившихся при дневной деятельности токсических продуктов обмена веществ, которые и вызывают сонное торможение нервных клеток мозга. Доказательством такого представления о химической природе сна служили опыты, в которых сыворотка крови долго не спавшей собаки, введенная другой собаке, вызывала у нее сон (Р. Лежандр, А. Пьерон, 1910). Однако скоро выяснилось, что это неспецифическое действие белков любой сыворотки крови. Кроме того, теории гипнотоксинов противоречит тот факт, что сон можно превозмочь интересным занятием. Самое наглядное опровержение химической теории сна дало наблюдение за сросшимися близнецами: при общем

кровообращении, т. е. в одной и той же химической среде одна голова может спать, в то время как другая — бодрствовать.

Вместе с тем недавно было показано участие гуморальных факторов в развитии сна. Из крови животного, заснувшего в результате раздражения гипногенных зон таламуса, был получен уже упоминавшийся выше пептид, введение которого вызывало сон. Такой пептид дельта-сна, извлеченный из экстракта ткани ствола мозга, оказался активнее, чем приготовленный из ткани коры.

Теория центров сна. Эта теория ведет начало от клинических наблюдений за больными энцефалитом, вызывающим летаргический сон. У этих больных оказывался воспаленным определенный участок ствола мозга, который стали рассматривать как центр сна (К. Экономо, 1930). Предположение, что сон вызывается возбуждением специальных центров мозгового ствола, получило поддержку в опытах с раздражением структуры промежуточного мозга, под действием которого кошка укладывалась в характерную позу сна и засыпала (В. Гесс, 1933). Однако дальнейшие исследования показали, что такой результат можно получить, раздражая в определенном режиме стимуляции различные структуры мозга, что противоречило представлению о нервном центре, который должен был иметь определенную локализацию. Кроме того, клинические наблюдения показали, что патология сна не связана с определенной локализацией поражения мозга. Вместе с тем вопрос о центрах сна представляет существенный интерес.

Теория условного торможения. При изучении условных рефлексов в школе И. П. Павлова было обнаружено, что выработка различных видов условного торможения может приводить ко сну. Это наблюдали при угашении условного рефлекса, выработке дифференцировок, запаздывания, условного тормоза. Аналогичные обстоятельства вызывают сонливость у человека. Отсюда был сделан вывод, что «внутреннее торможение условных рефлексов и сон — один и тот же процесс» (И. П. Павлов, 1922). Особенность сна состоит в том, что торможение разливается, охватывая основные механизмы высших отделов мозга. Такое представление о природе сна объясняло накопившиеся к тому времени факты, в том числе противоречащие теориям гипнотоксинов и центров сна.

Теория деафферентации сенсорных систем. Основанием для этой теории явились факты развития глубокого сна у животных с выключенными основными путями поступления информации в большие полушария (путем перерезки мозгового ствола на уровне, предшествующем среднему мозгу). В подкрепление этой теории приводят описание больного, сохранившего из всех органов чувств только один глаз и одно ухо (этот больной засыпал, как только их закрывали), и эксперименты с хирургическим выключением у собаки зрения, слуха и обоняния, в результате чего она почти все время спала. С позиций теории условного торможения эти случаи считают проявлением «пассивного сна» (И. П. Павлов, 1932).

Теории неспецифических регуляторов сна и бодрствования. Особую роль в неспецифической регуляции функционального состояния высших отделов мозга играет восходящая активирующая система ретикулярной формации среднего мозга (Д. Морuzzi, Г. Мэгун, 1949). Ее раздражение вызывает «реакцию пробуждения», десинхронизирует электроэнцефалограмму, повышает возбудимость коры мозга. Снижение влияний ретикулярной формации на кору приводит к возникновению «сонных потенциалов» и развитию сна. Этим объясняется глубокий непробудный сон после перерезок мозгового ствола перед средним мозгом. Если перерезка была сделана позади среднего мозга, такой сон не наступает. Возможно что патологический сон при летаргическом энцефалите был также результатом поражения ретикулярных структур среднего мозга. Силу активирующего действия ретикулярной формации демонстрирует опыт, в котором ее электрическая стимуляция пробуждает котенка, находящегося после длительного лишения сна в состоянии полной прострации и отсутствия реакций даже на болевые раздражения.

Действие активирующей, десинхронизирующей системы среднего мозга чередуется с действием тормозящих, синхронизирующих систем главным образом промежуточного мозга, отвечающих на низкочастотную стимуляцию. Именно здесь локализуются структуры, раздражение которых вызывает сон. Суточная периодичность природных факторов среды и состояния организма создают условия преобладания той или другой из этих систем, определяющих смену бодрствования и сна.

Современные представления о природе сна. Еще многое не ясно, однако современные успехи изучения сна все больше раскрывают сложный нейрогуморальный механизм его возникновения и развития. Основным в картине сна является потеря связи с внешним миром как результат затормаживания процессов деятельности высших отделов мозга. Такое торможение возникает и развивается в связи со многими обстоятельствами, среди которых важную роль играет суточная смена благоприятных и неблагоприятных условий существования (ночь для дневных и день для ночных животных), что обуславливает соответствующую периодичность всех функций организма. Поэтому на определяемое время суток и обстановку отхода ко сну в высших отделах мозга возникает условное торможение. Оно суммируется с безусловным торможением защитной неподвижности как компонентом инстинктивного поведения. К нему добавляется охранительное торможение, которое зависит от степени утомления корковых клеток во время дневной деятельности. Распространению тормозного процесса способствует ограничение афферентации при подготовке ко сну.

В то же время эндокринно-метаболические сдвиги, характерные для данного времени суток, изменяют соответствующим образом функциональное состояние нервных механизмов мозга.

Такое действие оказывают главным образом гормоны гипофиза, щитовидной железы, надпочечников, а также медиаторы и другие биологически активные вещества. При этом холинэргические соединения способствуют активированию гипногенных синхронизирующих систем, в первую очередь медиальных таламических, бульбарных и структур основания мозга, возбуждение которых реципрокно и обратными связями через кору тормозит ретикулярную среднемозговую систему, поддерживающую состояние бодрствования. Развитие медленноволновой стадии (МС) сна связано с действием серотонина, накапливающегося главным образом в клетках средней линии мозгового ствола, а переход в стадию парадоксальной (ПС) сна — норадреналина, аккумулирующегося в клетках покрышки моста. Получены сведения об участии в организации процессов сна специфических пептидов, моноаминов, гистамина, гамма-аминомасляной кислоты и других биологически активных веществ. Таким образом, физиологические механизмы сна включают в себя как нервные, так и гуморальные механизмы в их взаимодействии.

По поводу физиологического значения сна существуют разные предположения, которые условно можно свести в следующие группы.

Восстановление специфического метаболизма нервных клеток мозга, которое обеспечит его полноценную деятельность в состоянии бодрствования. И. П. Павлов (1935) полагал, что наступающее в течение напряженной дневной работы «истощение» корковых клеток вызывает *сонное торможение*, в течение которого восстанавливается их работоспособность. Когда оказалось, что в среднем нейроны коры продолжают разряжаться импульсами, было высказано предположение, что в «отдыхе» нуждается лишь небольшая их часть, так называемые обучающиеся нейроны, (*гностические* или *психонервные*, по другой терминологии). Однако если иметь в виду утомление нервной клетки от бомбардировки импульсами, то, видимо, можно говорить не об утомлении нейронов, а об утомлении синапсов.

Анаболическая теория сна (И. Освальд, 1977) усматривает его значение в происходящем при этом синтезе белка, РНК и других веществ, восстанавливающих структуры макромолекул, в частности образующих возбудимые мембраны. Предполагают, что эти процессы в медленноволновую стадию сна идут главным образом в глиальных клетках, а в парадоксальную стадию — в нейронах, которые в это время получают «инъекцию топлива» из глии. Однако комплексные исследования динамики белков, РНК и протеолитических ферментов в нейронах и глиальных клетках у крыс и кошек показали неоднозначность таких изменений в коре и подкорковых ядрах в разные стадии сна.

Приспособление к неблагоприятным условиям деятельности. Животные, ведущие дневной образ жизни, становятся беспомощными ночью, так как не ориентируются в темноте и могут стать легкой добычей ночных хищников. В свою очередь

последние оказываются в аналогичном положении днем. Сон обеспечивает не только отдых, но и безопасность путем защитной неподвижности в укромном месте. Это один из видов инстинктивного приспособительного поведения.

Изучение нейрофизиологического механизма сна как сложнейшего безусловного рефлекса выявило свойства его возникновения и протекания, а также участие в этом определенных структур головного мозга (рис. 46). Дальнейшие исследования выявили усложнение и своеобразие форм сна в эволюции, отражающие особенности уровня развития нервной системы и экологию вида.

Значение сна как акта инстинктивной деятельности рассматривали с точки зрения двух ее компонентов: формирования потребности и ее удовлетворения. Одни исследователи считают, что оба компонента реализуются в ПС сна (Т. Н. Ониани, 1976), другие — связывают потребность с МС, а ее удовлетворение с ПС (Г. Фогель, 1979).

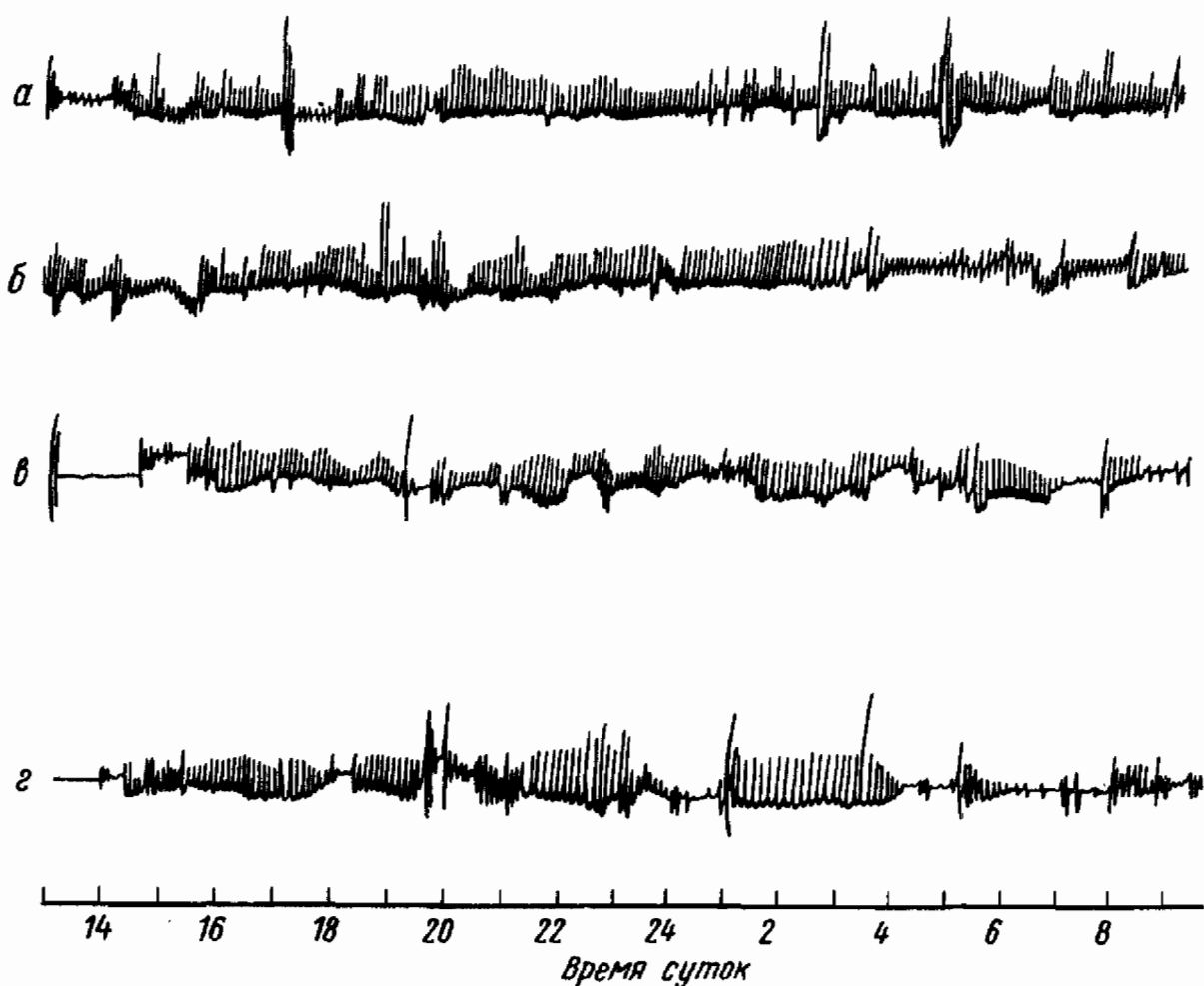


Рис. 46. Фрагменты непрерывной регистрации движений бесполушарного голубя, находящегося при постоянном освещении 100 суток в состоянии бодрствования (по Н. А. Рожанскому):

а — 5-е сутки, б — 20-е, в — 50-е, г — 80-е

Упорядочение процессов обработки и хранения информации. Значение сна для состояния памяти понимают двояко. Ряд ученых считают, что происходит устранение накопившейся за день «ненужной» информации, наступает «дезынтеграция памяти». Такую подготовку мозга к восприятиям следующего дня сравнивают со стиранием информации в ячейках памяти запоминающего устройства вычислительной машины. Другие, наоборот, считают, что во время сна происходит консолидация памяти, переход кратковременной в долговременную. Высказывают также предположение о переработке во время сна информации, которую мозг не успел переработать в течение дня.

В последние годы сон стали рассматривать как механизм «психологической защиты» от внутренних, обычно неосознаваемых конфликтных ситуаций, например неосуществимых желаний и пр. Действие этого механизма связывают с ПС сна и возникающими в это время сновидениями. Такой подход к значению сна близок развиваемой в свое время концепции о скрытых в подсознании влечениях, которые проявляются в сновидениях и могут быть обнаружены психоанализом (З. Фрейд, 1933). Сами сновидения оценивают как средство снятия психического напряжения путем имитации решения «текущих эмоциональных проблем». Современные физиологические и клинические исследования указывают на большое функциональное значение сновидений. Для расшифровки сновидений разрабатывают своеобразные «грамматики сна».

Восстановление согласованности временного течения функций организма. Бесчисленное множество биохимических реакций выстраивается в сложную систему обеспечения функций клеток, тканей и органов. Согласование во времени этих взаимосвязанных периодически изменяющихся функций является необходимым условием нормальной жизни организма. Нарушения их согласования ведут к тяжелым явлениям десинхроноза. Такое рассогласование со всеми его последствиями возникает, например, при сдвинутых режимах сна, перелетах с пересечением часовых поясов, когда внутренние ритмы течения функций приходят в противоречие с внешними периодами смены дня и ночи. Однако и в обычных условиях активной деятельности днем многочисленные воздействия и ответные реакции в какой-то степени нарушают плавное течение ритмики тех или иных функций. Предполагают, что восстановление их согласования происходит во время сна, когда внешние воздействия выключаются. Именно поэтому одним из симптомов десинхроноза является повышенная потребность в сне.

Сезонная спячка и другие сноподобные состояния

Длительное торможение процессов высшей нервной деятельности, сопровождаемое резким снижением уровня вегетативных функций, наступает у некоторых видов животных как приспособление

к существованию в неблагоприятные сезоны года. Оно получило название *сезонной спячки*.

Многие животные, обитающие в местности, где зимой они лишаются источников питания и не могут вести активный образ жизни, впадают на это время в *зимнюю спячку*. Так ведут себя, например, летучие мыши, ежи, сурки, суслики, хомяки, медведи. При зимней спячке происходит гораздо более глубокое, чем при обычном сне, торможение процессов высшей нервной деятельности и всех функций организма. О глубине этого торможения можно судить по тому, что у животного, погруженного в спячку, полностью прекращается электрическая активность мозга.

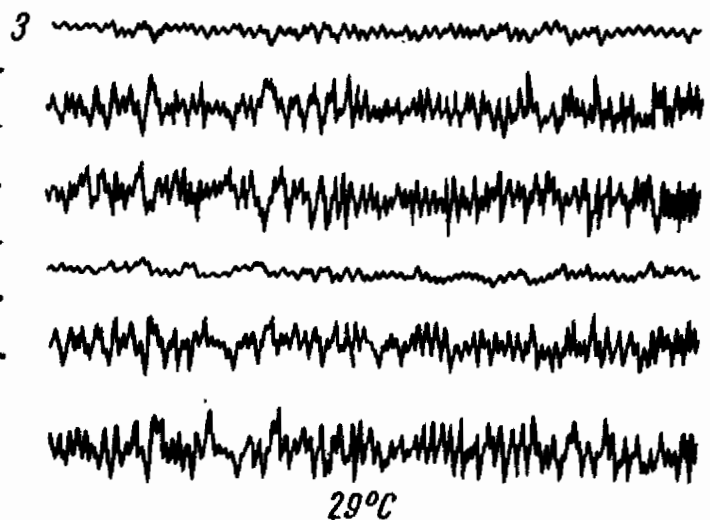
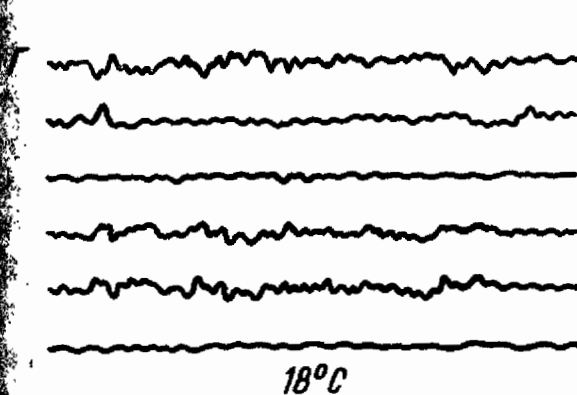
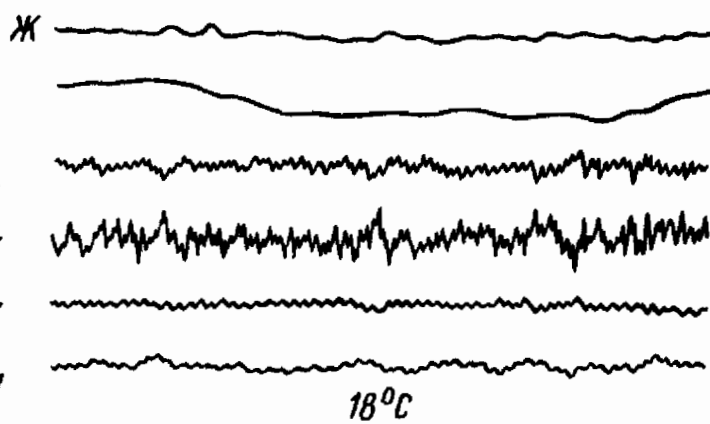
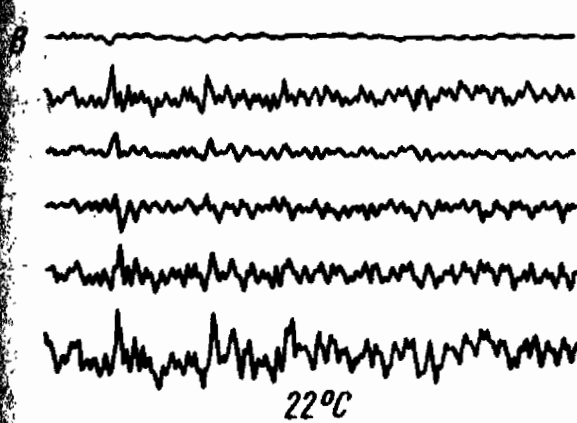
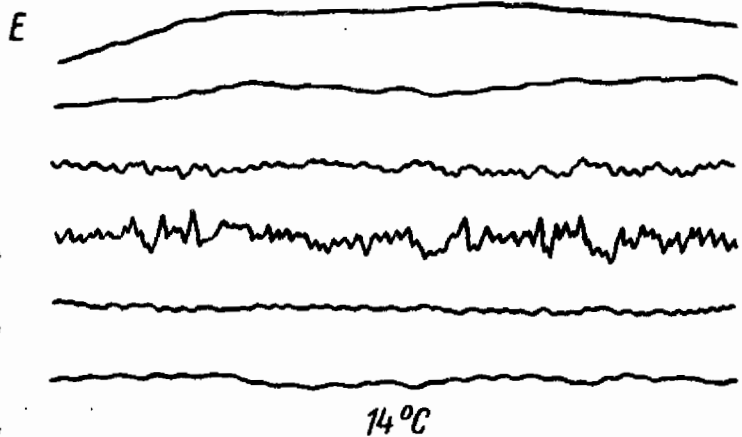
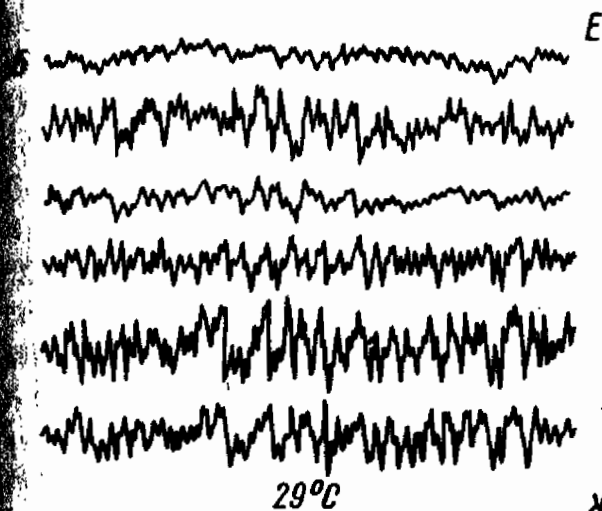
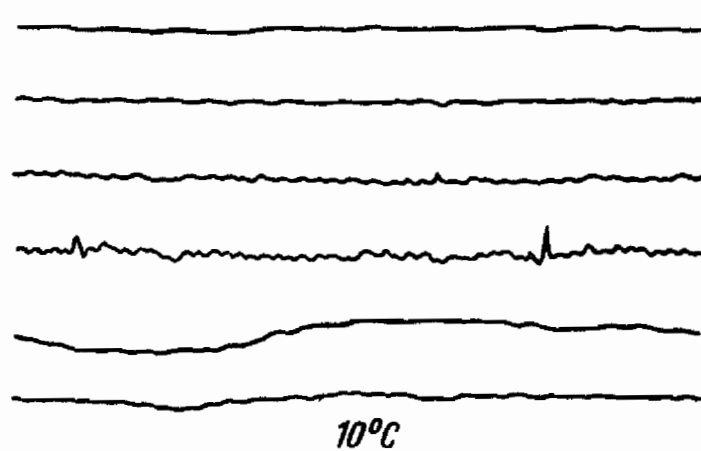
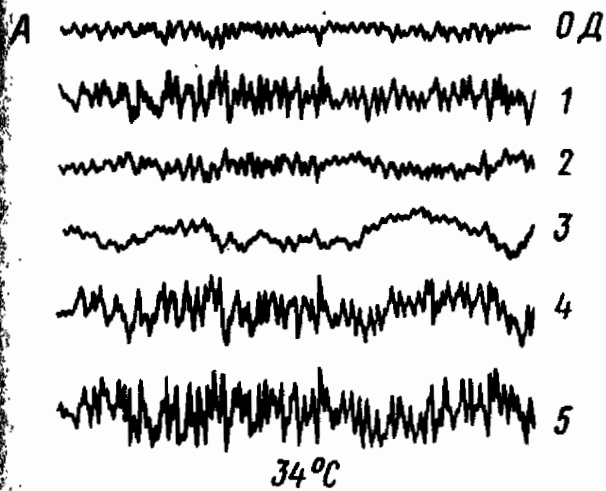
Последовательность затормаживания мозговых структур видна на рис. 47. Обращает на себя внимание тот факт, что уже после прекращения активности в неокортексе в гиппокампе наблюдается «взрыв» деятельности. По поводу влияния спячки на условные рефлексы существуют противоречивые данные. Так, описана потеря во время спячки выработанных ранее условных рефлексов у хомяков и ежей, но сохранение их у сусликов. Однако некоторые безусловные рефлексы во время спячки оказываются усиленными. К ним относятся сложные рефлексы поддержания специфической позы спящего животного, в том числе проприоцептивные и лабиринтные (так, если летучую мышь, которая во время спячки висит вниз головой, перевернуть, то она переползает так, чтобы снова очутиться в прежней позе).

Наиболее яркое и удивительное изменение функций организма при такой спячке состоит в значительном сокращении обмена веществ. Исследование скорости включения меченого фосфора (P^{98}) в ткани мозга показало его резчайшее падение во время зимней спячки суслика. Примечательно, что наиболее угнетенным оказывается синтез РНК. Траты энергии уменьшаются во много раз по сравнению с бодрствованием. Температура тела снижается почти до уровня, установившегося в норе или берлоге.

Описано крайнее замедление частоты дыхания при наступлении зимней спячки по сравнению с периодом бодрствования: с 40—50 вдохов/мин до 1—6 у ежей, с 25 до 4—5 у сурков, а у орешниковой сони наблюдались даже 5—10-минутные остановки дыхания. Падают величины основных показателей кровообращения. Так, частота сердечных сокращений снижается у ежа с 230 до 24 ударов/мин, объем крови, выбрасываемой в 1 мин сердцем суслика, уменьшается в 60 раз, время кругооборота крови возрастает в десятки раз,

Рис. 47. Электрическая активность разных отделов головного мозга европейского ежа при бодрствовании (А, Б), погружении в спячку (В, Г), развитии глубокого оцепенения (Д, Е) и пробуждения (Ж, З) (по Б. М. Штарку):

цифрами показаны отведения, 0 — от сенсомоторной зоны коры, 1 — задней комиссуры, 2 — заднего ядра гипоталамуса, 3 — гиппокампа, 4 — нижне-переднего ядра, 5 — сетчатого ядра покрышки, под каждой записью указана температура мозга



артериальное кровяное давление становится в 5—6 раз ниже. Глубокие перестройки происходят в эндокринной системе и процессах тканевого метаболизма, изменяется течение всех вегетативных функций. Следует заметить, что регуляция этих функций у большинства зимоспящих животных уже в состоянии бодрствования обнаруживает особенности, создающие благоприятные условия для развития явлений сначки. Так, и в состоянии бодрствования температура тела у них оказывается ниже, чем у животных, не впадающих в зимнюю сначку.

Многие обитатели пустынь и полупустынь в засушливое время года при высокой температуре среды, высыхании водоемов и истощении растительности погружаются в *летнюю сначку*. При этом так же, как при зимней сначке, тормозятся все процессы высшей нервной деятельности, резко сокращается обмен веществ, падает температура тела, замедляются сердечные сокращения и дыхательные движения, снижаются все функции организма. Летней сначке подвержены многие насекомоядные, грызуны, некоторые полуобезьяны.

Нервный механизм возникновения и развития сезонных сначек включает в себя как условные, так и безусловные рефлексы, перестройки ряда процессов, прежде всего энергетического обмена и терморегуляции. Эти перестройки происходят под влиянием климатических и биоценотических сигналов на фоне их сезонной периодичности, сложившейся в эволюции. Исполнительными механизмами являются терморегуляторные центры мозгового отдела и эндокринные регуляторы обмена веществ. О значении факторов питания свидетельствуют эксперименты, в которых полное водное голодание вызвало у малого суслика летнюю сначку.

Своеобразным сноподобным состоянием является так называемый *животный гипноз*: если животному насильственно придать неестественное положение и так удерживать его некоторое время, а затем очень осторожно постепенно опустить, то животное остается в состоянии оцепенелой каталептической неподвижности. Так, лягушка может оставаться часами в «позе Будды», курица лежать на спине с расслабленной мускулатурой. При этом развивается настолько сильное общее торможение, что в некоторых случаях даже болевое раздражение не выводит животное из этого состояния. Такая каталепсия наступает тем легче, чем более подготовлена нервная система животного к развитию тормозных процессов. Об этом наглядно свидетельствует опыт, в котором взрослый ожиревший суслик, готовящийся к зимней сначке, сразу засыпал, как только его иммобилизовали, растянув за лапки.

Сходные явления каталептической неподвижности наблюдали в лабораториях И. П. Павлова, как переходное состояние между бодрствованием и сном, вызванным иррадиацией внутреннего торможения в коре при исследовании условных рефлексов у со-

бак. Когда в результате однообразия экспериментальной обстановки и действия отрицательных раздражителей торможение начинало распространяться по структурам мозга, то вначале выключались произвольные движения (реакция двигательной коры). При этом действовали стволовые центры сохранения данной позы и слюноотделительных рефлексов. Затем наступала каталептическая неподвижность: собака застывала в станке, не брала пищу, но выделяла на ее вид слюну. Дальнейшее распространение торможения на структуры мозгового ствола вызывало ряд промежуточных состояний постепенной потери позы, расслабления мускулатуры, наконец, прекращения выделения слюны на пищу, наступал полный сон. Такие промежуточные состояния можно было видеть в динамике показателей условных слюноотделительных рефлексов и по аналогии со стадиями *парабиоза* (Н. Е. Введенский, 1901) и они были обозначены как *уравнительная* и *парадоксальная стадии гипнотических состояний* (И. П. Павлов, 1926).

В табл. 12 показаны результаты одного из опытов, когда в исходном бодром состоянии животного величина рефлекса зависит от силы условного раздражителя в ряду: свисток, удары метронома, механическое раздражение кожи, вспыхивание лампочки. Однако после развития напряженного дифференцировочного торможения, «столкнувшегося» с возбуждением, возникли переходные состояния в виде гипнотических уравнительной и парадоксальной фаз.

Таблица 12. Гипнотические фазы переходных состояний условно-рефлекторной деятельности (по И. П. Разенкову)

Условный раздражитель, в течение 30 с	Слюноотделение, капли 30 с		
	Исходное состояние	Уравнительная фаза	Парадоксальная фаза
Свисток	5,0	4,0	0,0
Удары метронома	3,5	4,5	3,0
Механическое раздражение кожи	3,0	4,0	1,0
Вспыхивание лампочки	2,0	4,0	5,5

С давних пор вызывали и вызывают у всех большой интерес явления *гипноза человека*. Ушли в прошлое домыслы о «флюидах» и «магнетической силе» гипнотизера, уступив место научному пониманию сущности гипноза и его использованию в лечебных целях (В. М. Бехтерев, 1925). В понятиях физиологии высшей нервной деятельности *гипноз представляет собой искусственно вызванный частичный сон, при котором незаторможенными остаются участки высших отделов мозга, что достаточно для контакта с гипнотизером, но недостаточно для осознания происходящего* (И. П. Павлов, 1935). Гипнотизер создает обстановку минимизации внешних воздействий (тишина, покой) и, применяя монотон-

ные раздражители (фиксация взглядом заданной точки, однообразные движения — пассы, повторение слов-приказов), вызывает у гипнотизируемого развитие сонного торможения, поддерживая в деятельном состоянии лишь структуры, которые обеспечивают с ним связь, так называемый *раппорт*.

Внушения при гипнозе приобретают особую силу потому, что они не контролируются всеми остальными заторможенными механизмами сознания. Загипнотизированному можно внушить, что он обедает, и он будет с аппетитом черпать ложкой из пустой тарелки. При этом у него «слюнки текут», начинает выделяться желудочный сок и изменяется состав крови. Гипнозу очень легко поддаются люди с сильной уравновешенной нервной системой, способные к самоорганизации и аутотренингу, а также с ослабленной нервной системой, в которой возбуждение скорее переходит в торможение. В то же время гипнотический сон является для таких людей лечебным средством, снимающим нагрузку, и может заменять снотворные при терапии сном. Он применяется также при лечении некоторых нервных заболеваний, алкоголизма и для мобилизации резервных сил организма больного путем внушения ему веры в выздоровление.

С психологической точки зрения гипноз был образно определен как *моральная капитуляция* (П. В. Симонов, 1975). Исследование физиологического механизма гипноза показали сдвиги ЭЭГ, свидетельствующие о преобладании тормозных процессов, при этом появляются и сверхмедленные колебания.

Глава 7

АНАЛИТИКО-СИНТЕТИЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ МОЗГА

Вся высшая нервная деятельность состоит из непрерывного *анализа* — расчленения раздражителей окружающего мира на все более простые их элементы, и *синтеза* — обратного слияния этих элементов в целостное восприятие действительности. Тонкая аналитико-синтетическая работа мозга обеспечивает гибкую ориентировку животного в сложной обстановке и правильное отражение окружающей действительности в сознании человека.

Генерализация и специализация условных рефлексов

Анализ и синтез всегда взаимосвязаны. Тенденция к этому проявляется в любом условном рефлексе. В результате условный рефлекс непрерывно совершенствуется. Возникая приблизи-

ельным и расплывчатым, он постепенно становится точным и определенным. Такое совершенствование условного рефлекса связано с преобладанием сначала его генерализации, а затем специализации.

Стадия генерализации. Явление генерализации особенно наглядно продемонстрировано на примере классического слюнного условного рефлекса, выработанного на кожное раздражение (касалкой).

Вдоль всего тела собаки от передней лапы через туловище до задней лапы было расставлено семь касалок, но рефлекс вырабатывали только на одну из них: установленную на бедре. Когда рефлекс на эту касалку был выработан, попробовали остальные касалки, действие которых никогда не сочеталось с едой и ранее не вызывало слюноотделения. Однако теперь они тоже стали вызывать слюноотделение. Это не случайно: каждый новый условный рефлекс вначале имеет приблизительно, обобщенный характер.

Стадия генерализации условного рефлекса проявляется в условных ответах на все раздражители, сходные с основным сигналом.

Генерализация условного пищевого рефлекса волчонка, который впервые отведал свежей крови, поймав выпавшего из гнезда птенца, проявляется в безрассудной отваге, с которой он просается теперь преследовать все живое, движущееся. Генерализация условного оборонительного рефлекса заставляет пуганую ворону куста бояться.

Явления генерализации условных рефлексов очень часто встречаются в повседневной жизни человека. В научном познании приблизительно, обобщенный характер первых сведений о предмете всегда предшествует достижению точных знаний.

Физиологический механизм и биологическое значение генерализации. Для того чтобы понять физиологический механизм генерализации условного рефлекса, необходимо вспомнить главное условие образования временных связей. Это условие заключается в совпадении во времени возбужденного состояния пунктов сигнала и подкрепления. Следовательно, если близкие к основному другие сигналы тоже оказались связанными с подкрепляющей реакцией, очевидно, соответствующие им пункты были возбуждены, когда протекало возбуждение основного сигнального пункта. Это происходит благодаря свойству *иррадиации* возбуждательного процесса.

О ходе нервных процессов, происходящих в мозге при генерализации условного рефлекса, ясное представление дает рис. 48. Основным очагом возбуждения при действии сигнала здесь был пункт проекции бедренной касалки в кожном анализаторе. Однако с пищевым подкреплением оказались связанными также пункты проекции касалок голени, туловища и даже передней лапы. Как это могло произойти, схематически показано на рис. 48.

Возбуждение, возникшее в пункте II, иррадиировало по всему кожному анализатору. Поэтому к моменту подкрепления в возбужденном состоянии кроме пункта бедра (II) оказались и пункт конца задней лапы (I), и пункт таза (III),

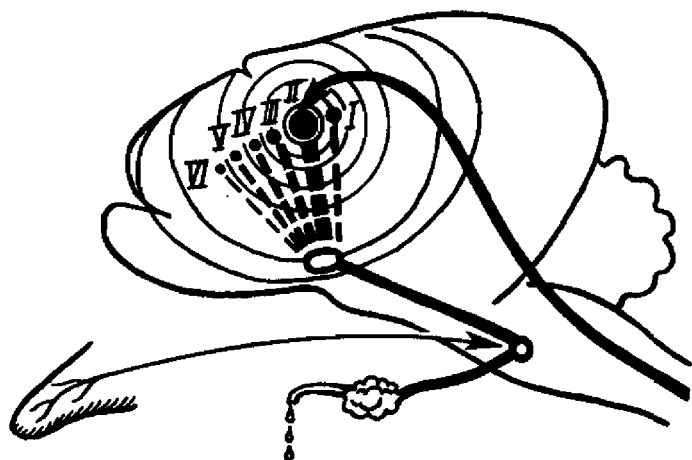


Рис. 48. Иррадиация возбуждения при образовании побочных временных связей и генерализации условного рефлекса:

I, II, III, IV, V, VI — пункты проекции в кожном анализаторе участков кожи под касалками, расположенными последовательно по задней конечности и туловищу; условный рефлекс вырабатывается на касалку II, расположенную на бедре; концентрическими кругами от пункта II изображена иррадиация возбуждения

и пункт туловища (IV) и др. Эти пункты «самопроизвольно» без специальной выработки образовали побочные временные связи с пищевым подкрепляющим рефлексом.

Таким образом, физиологический механизм стадии генерализации условного рефлекса заключается в образовании побочных временных связей подкрепляющей реакции с пунктами сигналов, близких к основному. Эти пункты получили возбуждение в результате его иррадиации из пункта основного сигнала. Следовательно, в первоначальном свойстве сигналов, близких к основному, и генерализации условных рефлексов проявляются уже известные свойства движения нервных процессов в высших отделах мозга.

Каково биологическое значение генерализованного характера новых условных рефлексов? Выгоду генерализованности новых условных рефлексов можно оценить на примере упомянутого выше волчонка, который поймал выпавшего из гнезда птенца. Если представить, что условный пищевой рефлекс при этом у него образовался бы не генерализованным, а сразу очень точным, то волчонок впредь охотился бы только на птенцов и оставался равнодушным к другой пище. Именно генерализация этого новообразованного охотничьего условного рефлекса заставляет его преследовать все живое, движущееся. Не меньшее значение имеет первоначальная генерализация в образовании оборонительных условных рефлексов. Именно благодаря страху перед каждым незнакомым предметом «пуганая ворона» может избежать опасности быть подстреленной.

С явлением генерализации связаны некоторые процессы обобщения в мыслительной деятельности человека.

Стадия специализации. Можно вновь рассмотреть опыт с выработкой условного пищевого рефлекса слюноотделения. Если продолжать укрепление основного рефлекса на касалку с бедра, а остальные касалки применять, не сопровождая кормлением, то через некоторое время основной рефлекс на касалку с бедра становится прочным, а рефлексы с других касалок начинают быстро ослабевать. Затем они совершенно исчезают, и остается основной, и теперь единственный, точный и определенный условный рефлекс на касалку с бед-

ра. Рефлекс стал специализированным. Стадия специализации условного рефлекса проявляется в том, что условные ответы может вызывать только основной сигнал. Все сходные с ним теряют свое сигнальное значение, приобретенное в стадию генерализации.

Так, волчонок после легкой победы над птенцом будет преследовать каждую встречную птицу. Но вскоре опыт безуспешных попыток схватить улетающих взрослых птиц заставит его бросить это напрасное занятие и сосредоточить внимание на поисках доступных гнезд — его охотничий условный рефлекс специализировался. «Пуганая ворона» со временем перестанет бояться не только безобидного куста, но даже человека.

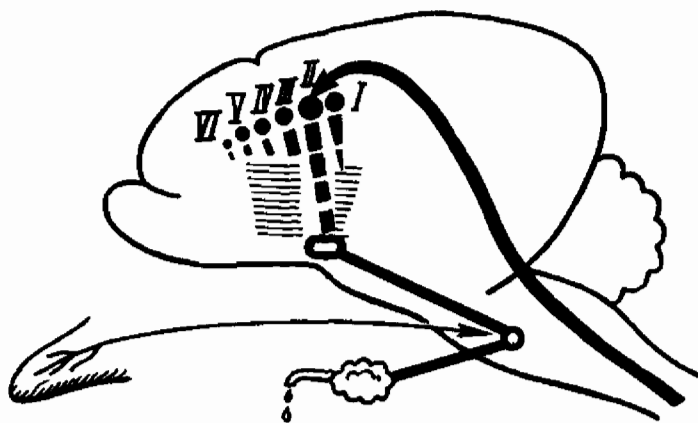
В жизни человека первые впечатления, в силу своеобразной генерализации мысли, иногда бывают преувеличенными. Более глубокое знакомство с вопросом позволяет укрепить то, что соответствует действительности, и отбросить неподкрепляемое фактами.

Физиологический механизм и биологическое значение специализации. При специализации условных рефлексов основной сигнал подкрепляется, смежные не подкрепляются, т. е. возникают условия для развития дифференцировочного торможения. В результате основная временная связь усиливается, а побочные ослабевают. Следовательно, физиологический механизм стадии специализации условного рефлекса заключается в угашении побочных временных связей на смежные раздражители благодаря развитию дифференцировочного торможения. Условное возбуждение на основной сигнал концентрируется точно в его анализаторном пункте. Схематическое изображение этого механизма в случае описанного выше опыта с условным слюноотделительным рефлексом с кожного анализатора представлено на рис. 49.

Что касается биологического значения специализации условного рефлекса, то оно не требует особых пояснений. Если продолжить историю приведенных выше примеров, то в результате специализации условных рефлексов волчонок научится правильно выбирать объекты своей охоты, «пуганая ворона» сохранит жизнь, не обращаясь в бегство даже от того, что может быть источником корма. Специализация восприятия позволяет человеку уточнять свои знания.

Рис. 49. Концентрация возбуждения при угашении побочных временных связей и специализации условного рефлекса:

обозначения те же, что в рис. 48, временная связь пищевой реакции с пунктом касалки на бедре (II) укреплена, побочные связи со всеми другими пунктами угашены дифференцировочным торможением, штриховкой изображена зона торможения



Условные рефлексы на комплексные раздражители

В реальной жизненной обстановке возникающие сигналы никогда не бывают столь простыми и единичными, как применяемые в лаборатории. Естественные сигналы всегда сложные, составные. Вид присевшего под кустом зайца, его запах, хруст обрываемых молодых побегов — все это составляет для подкрадывающейся лисы единый сигнал для завершающего охоту прыжка. Человек узнает знакомого по чертам лица, звукам голоса, походке и другим признакам, из которых и складывается общий облик, сохраняемый нашей памятью.

Не одиночные, а комплексные раздражители являются в естественной обстановке основными условными сигналами. Они образуют условные рефлексы, несравненно более сложные и изменчивые, чем рефлексы, возникающие на одиночные сигналы. В комплексных условных рефлексах идет непрерывный синтез новых комплексов и анализ их отношений к отдельным членам. Здесь течение анализа и синтеза приближается к их действительной природной сложности. Поэтому, изучая свойства условных рефлексов на комплексные раздражители, можно узнать некоторые общие правила аналитическо-синтетической работы мозга.

Условные рефлексы на одновременные комплексы раздражений. Если у животного вырабатывать условный рефлекс на несколько одномоментно действующих раздражителей, то они объединяются в *одновременный комплекс*, воспринимаемый как целостный образ. При этом каждый из этих раздражителей, примененный отдельно, может вызывать у животных рефлекс, сила и вероятность проявления которого будут находиться в зависимости от силы и биологической значимости раздражителя.

Условные рефлексы на суммарные раздражители. Если применять несколько условных сигналов вместе, то они объединяются в комплекс. Такой комплекс, образованный из отдельных уже готовых условных раздражителей, называется *условным суммарным раздражителем*. Условный рефлекс на суммарный раздражитель значительно превышает величину каждого из составивших его рефлексов в отдельности. Последние, по мере укрепления комплекса, еще более ослабляются. При этом относительно сильные раздражители могут инактивировать более слабые. Сам комплекс выступает в роли наиболее сильного раздражителя. В опыте это проявляется следующим образом. У собаки были выработаны три пищевых условных рефлекса: на тон, вертящийся предмет и вспыхивание лампочки; испытано суммарное действие этих сигналов и определена устойчивость к условному тормозу — механическому раздражению кожи. Наиболее значительное слюноотделение проявлялось в ответ на комплекс. Преобладающая сила суммарного раздражителя наглядно обнаружилась также

способности противостоять условному тормозу, который полностью подавлял рефлексы на отдельные его компоненты.

Условные рефлексы на последовательные комплексы раздражителей. Если несколько индифферентных раздражителей, следующих друг за другом с «перекрытием» в определенном и всегда постоянном порядке, сопровождать подкрепляющей реакцией, то образуется условный рефлекс на последовательный комплекс. Ряд последовательно действующих раздражителей сольется в синтетический сложный сигнал.

В последовательном комплексе наиболее сильным оказывается последний подкрепляемый сигнал, а сигнальное значение остальных членов комплекса оказывается тем большим, чем ближе они стоят к подкреплению.

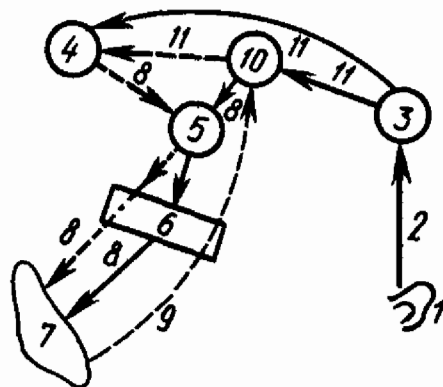
Условные рефлексы на цепи раздражителей. Если индифферентные раздражители, из которых образуется комплексный сигнал, действуют один за другим без всякого «переслаивания», то возникает условный рефлекс на цепь раздражителей. В этом случае ни один из членов цепи не действует одновременно с другими, а подкрепляется только последний из них. Поэтому сигнальное, пусковое значение приобретает только последний из них, а остальные создают «условно-рефлекторную настройку» (И. П. Павлов), обеспечивая «предпусковую интеграцию» (П. К. Анохин), и усиливают действие пускового раздражителя.

Образование условных рефлексов на цепи раздражителей лежит в основе выработки различных так называемых *двигательных навыков путем подкрепления случайных или вынужденных движений*. Например, попавший в капкан волк может случайно надавить пружину замка и освободиться. Теперь это движение приобретает значение сигнала защитной реакции. Или, например, хозяин говорит собаке «дай лапу» и поднимает ее лапу, «награждая» животное лакомым куском. Вскоре собака, услышав эти слова, сама «подает лапу».

На рис. 50 приведена схема образования такого условного рефлекса на цепь раздражителей из звуков слова, проприоцептивных сигналов поднятия лапы и, наконец, натуральных сигналов пищи. Вначале прокладываются временные связи между тремя очагами возбуждения: слухового, двигательного и пищевого

Рис. 50. Рефлекторные пути двучленного двигательного условного рефлекса (по Л. Г. Воронину):

1— слуховые рецепторы, 2— пути звуковых сигналов, 3— корковая область слухового анализатора, 4— корковый отдел пищевого центра, 5— двигательные нервные элементы коры, 6— подкорковые двигательные аппараты, 7— мускулатура, 8— центробежные пути, 9— центростремительные пути, 10— корковая область проприоцептивного анализатора, 11— временные связи между корковыми очагами возбуждения



центра. Затем закрепляется последовательность действия членов цепи. Наконец, уточняется положение основных ее членов: звукового сигнала («дай лапу»), проприоцептивных (движение конечности) и натурального пищевого (подкармливание).

Так как жизнь все время изменяет сигнальное значение членов комплексов, рефлексы на комплексные раздражители непрерывно перестраиваются, внося все новые усложнения в текущую аналитико-синтетическую работу мозга.

Целостность в условно-рефлекторной деятельности

Происходящий наряду с анализом непрерывный синтез мозговой деятельности постоянно сливает отдельные раздражители в комплексы нарастающей сложности. Эти комплексы вступают между собой в еще более сложные отношения: например, следующие друг за другом комплексы одновременных раздражителей будут синтезироваться в последовательные цепи комплексов. В конечном итоге, все раздражители внешнего окружения и внутреннего состояния организма оказываются так или иначе связанными между собой. Целостность условно-рефлекторной деятельности проявляется в *системности, стереотипии, «настройках», «переключениях»* реакций по сигналам обстановки. Благодаря этому поведение животных определяется не одиночными сигналами, а всей целостной картиной окружающего; благодаря этому сознание человека дает целостное и единое зеркальное отражение объективно существующего мира. В результате этого высшая нервная деятельность, охватывая многие стороны настоящего, связывает его с опытом прошлого и может осуществлять тонкое приспособление к событиям будущего.

Системность в работе мозга. Если у собаки выработать несколько условных рефлексов и всегда повторять их в строго определенном порядке, то эти рефлексы свяжутся в стройную взаимозависимую систему. Такая системность рефлексов четко выявляется в следующем опыте.

У собаки вырабатывали слюноотделительные рефлексы на свет, касалку, звонок, шипение и метроном с частотой 60 ударов/мин, от которого был отдифференцирован метроном с частотой 120 ударов/мин. Рефлексы укрепляли и испытывали через 5-минутные интервалы в постоянном порядке. Результаты представлены на рис. 51. Затем вместо поочередного вызывания этих рефлексов в прежней последовательности экспериментатор стал подавать через 5-минутные интервалы один и тот же раздражитель. Этот раздражитель действовал не только на «своем месте», но и на местах остальных сигналов, вместо них. Оказалось, что, попадая на «чужое место», каждый условный раздражитель приобретал черты действия сигнала, обычно находящегося на этом месте (рис. 51, б, в, г). Например, попадая на место дифференцировочного сигнала, все раздражители резко ослабляют свое действие. Это «тормозное место». Попадая на место сильного условного раздражителя (звонка), даже слабый раздражитель (свет) стал вызывать совершенно не свойственное ему большое слюноотделение. Мозг запечатлел порядок следования рефлексов на разные сигналы, связал их все в определенную систему.

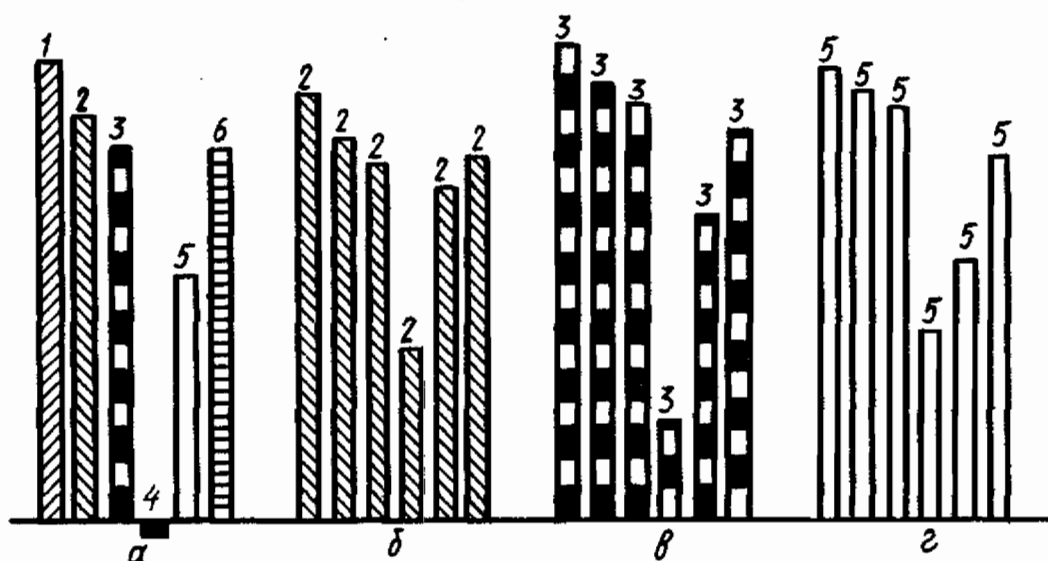


Рис. 51. Системность в работе больших полушарий головного мозга (по Э. А. Асрагяну):

а — применение системы разных условных раздражителей, б — повторение одного и того же метронома (60 ударов/мин) вместо разных условных раздражителей, в — повторение шипения, г — повторение вснышек света вместо разных условных раздражителей; 1 — звонок, 2 — метроном с частотой 60 ударов/мин, 3 — шипение, 4 — метроном с частотой 120 ударов/мин, 5 — свет, 6 — касалка

Такая системность работы мозга является высшим синтезом всей совокупности действующих раздражителей окружающей среды, где каждый из них занимает определенное место во времени и пространстве.

Системность условно-рефлекторной деятельности объясняет целостность восприятия человека. Проблема целостности долгое время была предметом дискуссий и даже вызвала своеобразный кризис в психологии. Результатом этого кризиса был отказ от крайнего аналитического так называемого *ассоциативного направления* и возникновение другой крайности в виде так называемой *гештальтной теории*. Исходя из того, что целостное восприятие нельзя понять как простую сумму действующих раздражителей, но не используя учение И. П. Павлова об аналитико-синтетической деятельности мозга, психологи-гештальтисты рассматривали восприятие как изначально данные неразложимые целостные образы. Учение о системности в работе мозга раскрывает физиологический механизм, создающий целостность восприятия.

Динамический стереотип раздражителей. Системность в работе мозга проявляется тем ярче и сильнее, чем лучше выражена стереотипия раздражителей. *Стереотипом раздражителей называют их набор, расположенный в строго определенном порядке в пространстве и времени и неизменно повторяющийся в той же последовательности.*

Такой набор раздражителей может быть стандартным по какому-нибудь одному признаку и представлять небольшие вариации в каких-то других отношениях. Основой стереотипии становится наиболее стандартный признак. Поэтому различают *виды*

стереотипов по качеству раздражителей, силе раздражителей, по расположению раздражителей в пространстве и по расположению их во времени. Например, лиса, как многие другие хищники, обходит свой охотничий район в определенной последовательности (стереотип в пространстве), а бродячая собака прибегает к столовой в часы обеда (стереотип во времени). Человек привыкает вставать в определенное время, идти на работу по одному и тому же пути, видеть одни и те же лица товарищей, выполнять знакомую работу.

Стереотип раздражителей в природной жизни животных отражает экологические особенности среды обитания. Стереотипы раздражителей в жизни человека определяются его привычным местом в общественной среде. При изменении условий стереотип раздражителей перестраивается, почему и называется *динамическим*.

Свойства и значение стереотипии рефлексов. В результате анализа и синтеза стереотипов раздражителей складываются постоянные стереотипы вызываемых ими рефлексов. Целостность восприятия дополняется целостностью поведения. Стереотипы обладают следующими важными характеристиками.

1. *Стереотипные действия легче выполнять.* Известно, как облегчается ходьба, когда она образует ритмический стереотип маршировки. К любой работе нужно приноровиться, и тогда она уже не требует таких усилий, как вначале.

2. *Сложившийся стереотип направляет образование новых навыков по своему руслу.* Например, при освоении новых объектов охоты хищник использует наиболее надежные из уже знакомых ему охотничьих приемов. Порой заключения о людях и вещах также нередко несут на себе отпечаток сложившегося стереотипа предвзятых мнений.

3. *Стереотип позволяет адекватно реагировать, несмотря на некоторые изменения в обстановке.* Так, однажды выработанный двигательный стереотип управления автомашиной позволяет водить машины даже с несколько различным управлением.

Из рассмотрения свойств стереотипии рефлексов можно понять ее исключительное значение в поведении животных и жизни людей. Охота хищников, норовая деятельность грызунов, пастьба травоядных, гнездостроение птиц — всюду проявляются стереотипы рефлексов. Из стереотипов комплексных рефлексов животных в природе складывается то, что называют их *образом жизни*. Весь уклад жизни человека ведет к формированию бесчисленного множества бытовых и трудовых стереотипов. Они проявляются возникновением аппетита в привычное время еды и в подъеме настроения после утренней зарядки, во всевозможных бытовых привычках и в поразительной точности двигательного стереотипа последовательных трудовых операций на работе. Для пунктуального человека весь распорядок дня может стать жест-

ким стереотипом. Важной задачей педагогики является соблюдение условий, облегчающих учащемуся выработку нужных стереотипов. Это относится и к организации учебы (режим школьного дня, расписание уроков), и к содержанию занятий (объяснение дальнейшего, пользуясь усвоенным).

С возрастом стереотипы крепнут и их становится все труднее изменять. Отсюда известный консерватизм пожилых людей, у которых к тому же снижается подвижность основных нервных процессов. *Переделка сложившихся стереотипов всегда представляет значительную трудность для нервной системы.* Крутая ломка привычного уклада жизни может вызывать даже нервные расстройства. Люди, проработавшие всю свою жизнь и оставившие работу по старости, нередко тяжело переживают вынужденное безделье не только из-за сознания отрыва от общественно-полезной деятельности, но и из-за ломки сложившихся стереотипов поведения.

Условно-рефлекторная настройка. Очень сложные стереотипы поведения складываются с участием комплексных раздражителей обстановки. Так, например, образование последовательных комплексов из обстановочных и основных условных раздражителей по типу цепи с далеко расставленными звеньями является *физиологическим механизмом так называемой условно-рефлекторной настройки.* Как показывает само название — настройка, речь идет не о совершении конкретной деятельности, а о вызванном по механизму временной связи состоянии готовности к этой деятельности.

Возникновение условно-рефлекторной настройки ясно проявляется, например, если сравнивать поведение двух собак, у одной из которых вырабатывают пищевые условные рефлексы, у другой — оборонительные. Когда собаку, служащую для опытов с пищевыми рефлексами, приводят в лабораторию, она бросается навстречу экспериментатору, лижет ему руки, виляет хвостом и сама вскакивает в станок. Когда же приводят собаку, служащую для работы с оборонительными рефлексами, особенно на болевом подкреплении, то она упирается, поджимает хвост и расплывается на полу, ее приходится брать на руки, чтобы поставить в станок, откуда она пытается при первой возможности убежать.

Условно-рефлекторная настройка поведения имеет громадное приспособительное значение в жизни животных. Услышав далекий рев тигра, буйвол настораживается. Он чаще оглядывается на окружающие его заросли, внимательнее принюхивается к доносящимся запахам. Такая «оборонительная настройка» может спасти ему жизнь.

Условно-рефлекторная настройка действует и в жизни человека. Всем понятно, какое значение имеют четкость и быстрота действий, например, для солдата или спортсмена. Недаром человеческий опыт привел к широкому использованию в военном деле и спорте так называемых *предварительных команд.* Для бегуна на старте предварительная команда «приготовиться» является условно-рефлекторной двигательной настройкой. При

этом сигнале повышается возбудимость соответствующих локомоторных механизмов, мобилизуются кровообращение, дыхание. Такая «стартовая реакция» обеспечивает готовность к немедленному напряжению всех сил в момент броска по команде. От правильности ее отработки может зависеть исход состязания.

Условно-рефлекторная настройка проявляется и в повседневных восприятиях. Художественную иллюстрацию этого мы находим, например, в рассказе К. Гельвеция о даме и священнике, смотревших в телескоп на Луну. Дама воскликнула: «Я вижу там тени двух влюбленных», священник возразил: «Вы ошиблись, сударыня, это две башни на главной колокольне».

Когда раздражители обстановки начинают играть более значительную роль в сигнальном комплексе, они могут вызвать не только настройку на определенный вид деятельности, но и самую деятельность. Характер этой деятельности при одних и тех же основных сигналах может быть иным в разной обстановке. Такое образование комплексов разного сигнального значения из одних и тех же основных сигналов с добавлением разных обстановочных раздражителей проявляется в так называемом *условно-рефлекторном переключении*.

Явление переключения обнаружили при выработке условных рефлексов на один и тот же сигнал, но с различным подкреплением в разной обстановке. Оно четко проявляется в следующем опыте.

Собака находилась в помещении, где звук бульканья сопровождали подкармливанием. Когда же ее приводили в другое помещение, то здесь звук бульканья сопровождали болевым раздражением лапы. Вскоре звук бульканья стал раздражителем условного рефлекса. В обстановке помещения, где бульканье сопровождалось дачей корма, оно вызывало слюноотделение. В обстановке другого помещения, где бульканье сопровождалось болевым раздражением конечности, то же бульканье вызывало отдергивание лапы. Обстановочные раздражители переключали условное возбуждение в первом случае в русло пищевой, во втором — оборонительной реакции.

Нейрофизиологический механизм переключения считают своеобразной формой тонического условного рефлекса, создающего предрасположение к определенной форме деятельности (Э. А. Асратян, 1970). Такой взгляд получил подтверждение в опытах регистрации активности нейронов гиппокампа кролика при переключении рефлекса на звук с пищевого на оборонительный, в изучении динамики ЭКоГ и ВП коры мозга собак в процессе переключения, показавших развитие при этом тонического торможения и при наблюдении за свободным поведением животных в условиях переключения действия в инструментальном пищевом или питьевом условных рефлексах.

Недавно выдвинута гипотеза *информационного переключения*, согласно которой в зависимости от характеристик межимпульсных интервалов, задаваемых системой оценки подкрепления, интервалселективные цепи нейронов могут менять каналы эфферентного

выхода при одном и том же афферентном сигнале (Г. А. Вартанян и др., 1986).

Переключения реакций по сигналам обстановки часто наблюдаются в повседневной жизни. Достаточно вспомнить поведение кошки, которая убегает от собаки во дворе и смело нападает на ту же собаку, подошедшую в комнате к корзине с котятами. Каждому человеку, конечно, приходилось испытывать переключающее действие обстановки, которая может так сильно менять направление мыслей.

Сложные формы высшей нервной деятельности животных

Приспособительное поведение животных, особенно в сложных ситуациях, нередко принимает такие формы, которые трудно «уложить» в рамки рассмотренных выше актов элементарной условно-рефлекторной деятельности. Наблюдая, как шимпанзе ставит ящик на ящик и, взобравшись на них, достает приманку, подвешенную к потолку клетки, И. П. Павлов говорил: «Когда обезьяна строит свою вышку, чтобы достать плод, то это «условным рефлексом» назвать нельзя. Это есть случай образования знания, уловления нормальной связи вещей». Действующая при этом сложная система условных связей на основе пищевой мотивации обеспечивает целесообразную последовательность действий животного, посредством которых оно достигает удовлетворения своей потребности. Исследование нейрофизиологических механизмов таких сложных форм поведения животных составляет очередную задачу физиологии высшей нервной деятельности. Значение таких исследований определяется и тем, что раскрытие этих механизмов образования своеобразных сложных систем условных связей может пролить свет на биологические предпосылки формирования некоторых свойств аналитико-синтетической деятельности мозга человека.

Одной из таких сложных форм высшей нервной деятельности является так называемое *образное или психонервное поведение* (И. С. Бериташвили, 1963). Представление о своеобразии такого поведения основывается на фактах, полученных при изучении пищевых реакций животных в условиях свободного поведения. Так, достаточно однажды покормить собаку в определенном месте и она будет туда прибегать. Предполагают, что при первом же поедании корма возникают множественные связи всех признаков местонахождения пищи и ее самой в виде синтетического их образа. Этот образ хранится в памяти, и когда по внешним (обстановка) или внутренним (голод) побуждениям он репродуцируется, то осуществляет соответствующее поведение. В случае возникновения образа угрожающей ситуации репродукция этого образа по какому-либо его компоненту направляет поведение на избегание опасности.

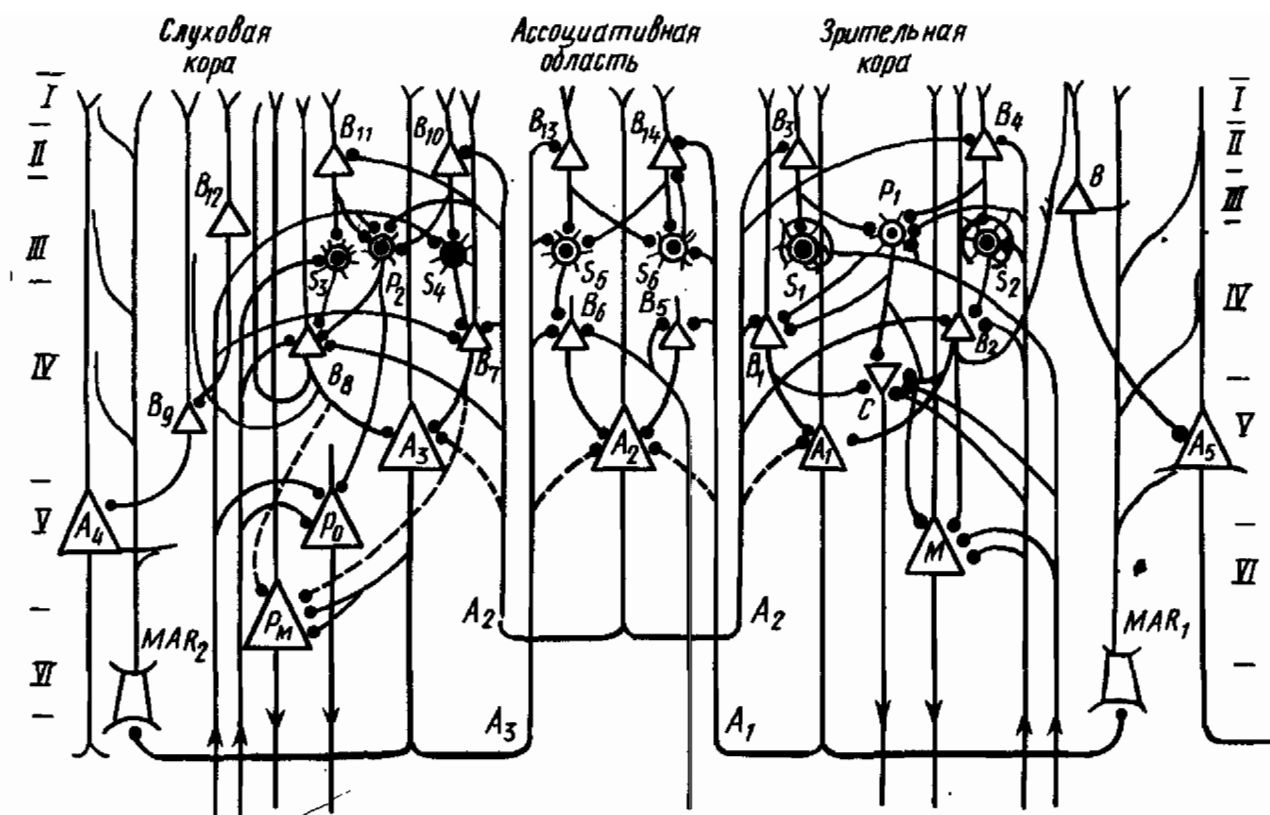


Рис. 52. Нейронный механизм объединения слухового и зрительного восприятия, создающего целостный образ звучания объекта (по И. С. Беритову):

$S_1 - S_6$ — сенсорные нейроны, $P_1 - P_2$ — передаточные звездчатые нейроны, $B_1 - B_{14}$ — вставочные пирамидные нейроны, $A_1 - A_5$ — ассоциативные пирамидные нейроны, P_M — пирамидные проекционные нейроны, M — пирамидные нейроны Мейнерта, C — звездчатые нейроны Кахала, $MAR_1 - MAR_2$ — вставочные нейроны Мартинотта, I—VI — слои коры; стрелками вверх и вниз обозначены афферентный вход и эфферентный выход соответственно

Считают, что в отличие от простых условных рефлексов, требующих повторения сочетаний сигнала и подкрепления, условные связи формирования образов возникают сразу. В качестве доказательства различия образного и простого условно-рефлекторного поведения приводят результаты опытов с выработкой пищевых условных рефлексов при усложненном подходе к кормушке. Когда звучал сигнальный звонок, находящийся от кормушки в 4—5 м, собаку сначала подвели к нему, потом вели в другую сторону и только затем приводили к кормушке для подкрепления едой. Оказалось, что после первого поедания корма собака стала бежать прямо к кормушке, и несмотря на сотни сочетаний условный рефлекс следования по усложненному пути был неустойчив и прерывался прямой побегом к кормушке. Образ местонахождения пищи оказывался ведущим в поведении.

Поиски нервного субстрата формирования образов привели к заключению о том, что оно осуществляется с участием подкорковых структур совместной деятельностью проекционных и ассоциативных областей коры мозга, в которой особую роль играют *звездчатые нейроны* (И. С. Беритов, 1969). Их морфофизиологические особенности позволяют предположить, что звездчатые нейроны с околосетчатой сетью аксонов, образующие своеобразную

матрицу в IV слое проекционных полей коры, являются сенсорными, порождающими ощущения; а звездчатые нейроны с аксонами, идущими к вставочным и ассоциативным пирамидным клеткам, связывают через них отдельные компоненты восприятия разных модальностей в целостный образ внешнего мира. На рис. 52 показан возможный нейронный механизм объединения зрительных и слуховых компонентов восприятия в целостный образ.

Другая сложная форма высшей нервной деятельности, демонстрирующая «улавливание нормальной связи вещей», о котором говорил И. П. Павлов, была исследована на примере *экстраполяционного, или рассудочного, поведения* (Л. В. Крушинский, 1977). Как показывает само название, речь идет о способности животного, наблюдавшего течение существенного для него события, «уловить» закономерности его протекания, а когда наблюдение прерывается, то экстраполировать, т. е. «мысленно» продолжить, ход событий и соответственно строить свое поведение без специального обучения. Примером такого поведения в природных условиях может служить случай, описанный известным натуралистом Э. Сетон-Томпсоном, когда ворона, пролетая над ручьем, уходящим в трубу, уронила в него кусок хлеба, который она несла в клюве. Заглянув внутрь, она быстро облетела трубу, дождалась выплывания куска, выловила его и полетела дальше.

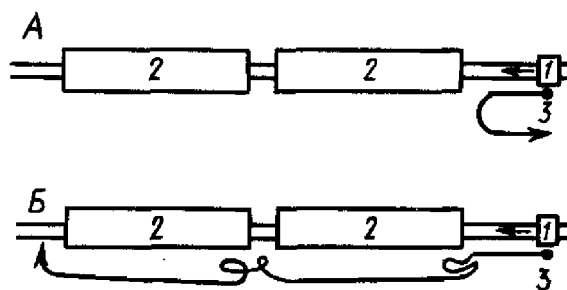
Для экспериментального исследования способности к экстраполяции была разработана методика движущейся кормушки, скрывающейся на некоторое время в коридоре (Л. В. Крушинский, 1960).

На рис. 53 показана схема такой установки и результаты опытов на ней с разными птицами. Кормушка исчезала из поля зрения, проходя со скоростью 8—10 см/с через два полуметровых коридора, между которыми оставался промежуток в 3—5 см. Как видно по поведению подопытных птиц, только сорока могла довольно точно экстраполировать движение кормушки и «предвидеть» ее появление из коридора.

Исследования, проведенные с помощью соответственно модифицированных методик (прохождение кормушки под горизонтальной плоскостью, помещение кормушки в движущиеся объемные фигуры и др.), позволили дать сравнительную оценку способности к экстраполяции у исследованных животных разных видов. Так, среди млекопитающих на 1-м месте оказались обезьяны, дельфины и бурые медведи, 2-е место заняли лисицы, волки, собаки, 3-е — песцы и лисицы звероферм, 4-е — кошки, 5-е — мышевидные

Рис. 53. Поведение голубя (А) и сороки (Б) в опыте с экстраполяцией направления движения (по Л. В. Крушинскому):

1 — кормушка,двигающаяся по рельсам в направлении, указанном стрелками, 2 — коридоры, в которых движение кормушки перестает быть видимым, 3 — путь птицы



грызуны, зайцы, б-е — пасюки, кролики. Среди птиц на 1-м месте — вороновые, на 2-м — хищные птицы, утки, куры, на 3-м — голуби. Способность к экстраполяцией у черепах оказалась на уровне между 1-м и 2-м местами у птиц. Лягушки и жабы были совершенно неспособны к обучению, рыб можно было обучить экстраполяцией.

Поиски нейрофизиологических механизмов, лежащих в основе экстраполяционного поведения, привели к заключению, что у млекопитающих особую роль в его осуществлении играют лобные отделы мозга, удаление которых делает экстраполяцию невозможной. У птиц, по-видимому, эту роль выполняет особый вырост стриарных тел — вульст, развитие которого коррелирует с показателями экстраполяционной деятельности. У рептилий такая деятельность нарушается при повреждении передних отделов примитивной дорсальной коры мозга. В отношении нейронной организации экстраполяционных процессов предполагают, что они осуществляются при участии нейронов, детектирующих характер изменения действующих раздражителей, свойства которых формировались генетически в онтогенезе.

Нейрофизиологические механизмы аналитико-синтетической деятельности

Анализ воздействия окружающей среды начинается с общеизвестной избирательной чувствительности рецепторов к раздражителям различной модальности. Такой *качественный анализ*, позволяющий воспринимать раздельно видимое, слышимое, пахнущее и т. п., дополняет *количественный анализ*, когда интенсивность воздействия кодируется амплитудой рецепторного потенциала, а затем частотой импульсов в афферентном нерве. Однако уже на этом первичном нервном уровне начинаются и процессы синтеза. Одним из них является интеграция сигналов от соседних рецепторов. Это впервые было показано на сложном глазе мечехвоста (*Limulus*) (Г. Хартлайн, Ф. Ратлифф, 1957). Разряд импульсов от одного омматидия тормозится при освещении другого, находящегося поблизости. Благодаря такому *латеральному торможению* освещение обоих рецепторов дает меньший эффект, чем каждого в отдельности. Оно выделяет контуры изображения и делает его более контрастным.

В сетчатке позвоночных обнаружены более сложные формы интеграции нейронных реакций, связанные со специфическим пространственным распределением их рецептивных полей. Типичными для такого распределения являются *концентрические рецептивные поля* (С. Каффлер, 1953). Для них характерны противоположные реакции центра и окружения. При этом выделяются так называемые *on-нейроны*, которые возбуждаются точечным засветом центра своего рецептивного поля, и *off-нейроны*, возбуждающиеся при выключении этого засвета; нейроны, которые возбуждаются

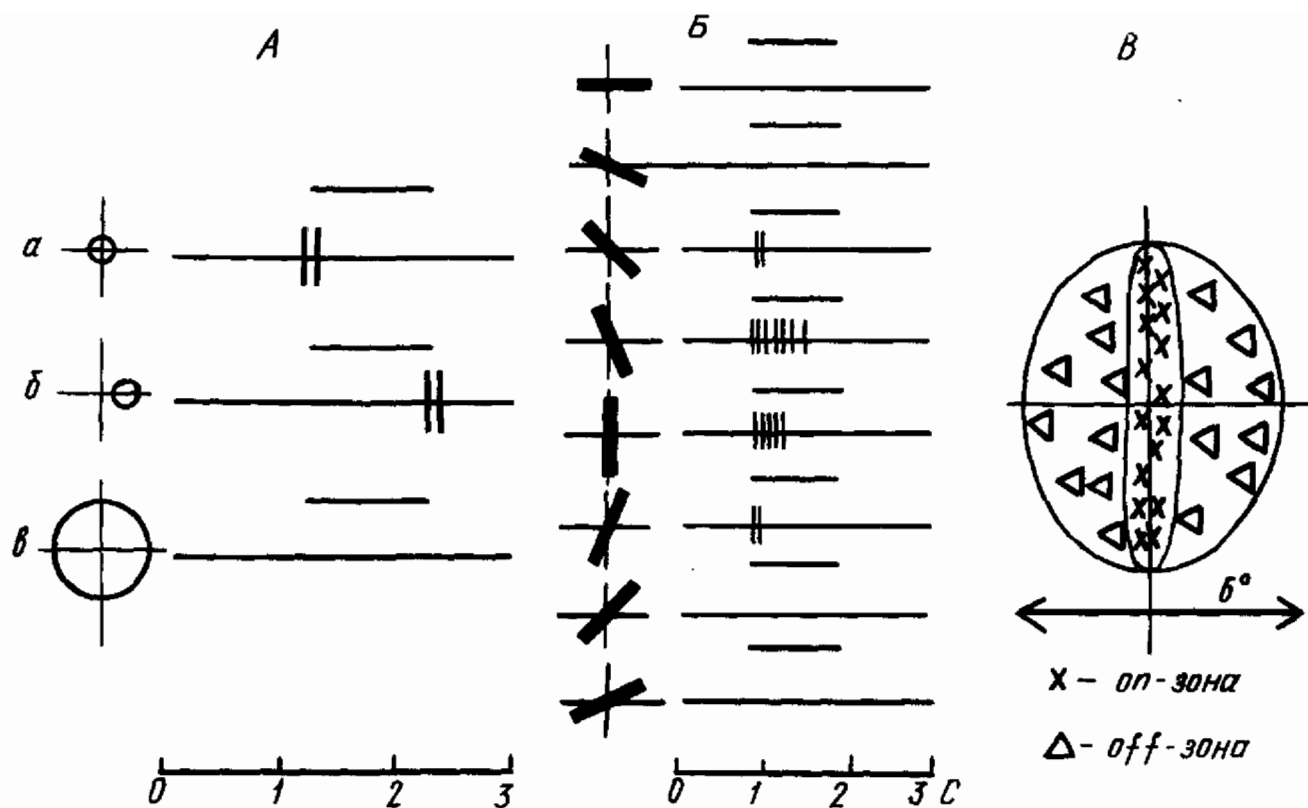


Рис. 54. Реакции нейронов зрительной коры мозга кошки на световое пятно (А, а, б), диффузное освещение (А, в) и световую полосу (Б) и общая форма вытянутого рецептивного поля (В):

слева от каждой нейрограммы указана форма стимула (кружок, полоска) и его локализация относительно рецептивного поля (крестик), над каждой нейрограммой чертой обозначена длительность стимуляции

и в том и в другом случае, обозначаются как *on-off*-нейроны. Засвет периферии рецептивного поля вызывает противоположные реакции, т. е. *on*-нейроны затормаживаются, а *off*-нейроны возбуждаются. Тормозное взаимодействие центра и периферии рецептивного поля осуществляется горизонтальными и амакриновыми клетками. В сигналах от нейронов дискретных концентрических рецептивных полей кодируются локальные перепады освещенности частей воспринимаемого изображения.

На более высоких уровнях обработки сенсорной информации происходит дальнейший синтез афферентных сигналов о признаках объекта. В связи с разной функцией нервных клеток они обнаруживают *рецептивные поля разной конфигурации*. На рис. 54, А показаны ответы нейрона зрительной коры кошки на точечный засвет в центре рецептивного поля и в зоне его периферии, а также на общее освещение. По наличию реакций в первом и во втором случаях этот нейрон относится к *on-off*-типу. Отсутствие реакций на общий засвет указывает на уравновешенность возбуждения в *on*- и торможения в *off*-нейронах. Примечательно, что рецептивное поле этого нейрона имело характерную вытянутую в виде полосы форму (рис. 54, Б). Значение такой формы рецептивного поля раскрывается в опытах с изменением наклона световой

полоски, что приводит к уменьшению реакции при перекрытии полоской периферической части рецептивного поля.

Систематические исследования реакций нейронов зрительной коры мозга 17-го, 18-го и 19-го полей на световые стимулы разной формы и интенсивности, неподвижные и движущиеся, выявили важные закономерности формирования некоторых фрагментов нейрофизиологических механизмов зрительного восприятия (Д. Хьюбел, Т. Визел, 1974). Так, некоторые корковые нейроны наиболее активно реагировали на световую полосу, ориентированную вдоль вытянутого центра его рецептивного поля (рис. 54, Б). Как видно из рис. 54, наклоны полосы приводили к уменьшению ответа вплоть до его полного отсутствия. Такая избирательность коркового нейрона к ориентации линии находит объяснение в том, что на нем конвергируют сигналы от нескольких нейронов предыдущего этажа обработки зрительной информации (латерального колленчатого тела), и их концентрические рецептивные поля расположены в ряд, покрывающий световую полосу. Чем больше наклон полосы, тем меньше число вовлекаемых в реакции концентрических полей, а следовательно, и степень активации коркового нейрона. Если учесть, что в коре имеется множество нейронов с такими свойствами, но избирательно чувствительных к разной ориентации, то синтез их сигналов может дать описание всех видов линейных элементов контура воспринимаемого изображения. Такие нейроны называют *простыми*.

Другие нейроны зрительной коры имеют более сложную конфигурацию рецептивных полей, особенность которых состоит в отсутствии тормозного взаимодействия между участками поля. Поэтому они реагируют возбуждением на световой стимул, попадающий на разные его участки. Однако эти нейроны также строго избирательны к ориентации перепада освещенности. Вместе с тем их способность реагировать на стимул, последовательно проходящий ряд участков рецептивного поля, позволяет более точно оценивать его движение. При этом многие из них обнаруживают чувствительность лишь к одному направлению движения. Такие нейроны называют *сложными*.

Третий вид корковых нейронов, принимающих участие в обработке зрительной информации, характерен для рецептивных полей с комплексным возбуждательным центром и тормозными зонами, ограничивающими размеры светового стимула, в частности длины его полосы. Эти клетки избирательно реагируют на ориентацию перепадов освещенности, линий и углов (главное, на их угловые размеры), оценивают направление движения стимулов. Такие нейроны называют *сверхсложными*.

Предполагают, что простые, сложные и сверхсложные клетки представляют три уровня синтеза результатов анализа зрительной информации. Свойства простой корковой клетки определяет

конвергенция на ней сигналов от клеток латерального коленчатого тела, свойства сложной клетки — конвергенция на ней от простых клеток. Вопрос о происхождении сверхсложных клеток пока является дискуссионным.

Аналитико-синтетические процессы обеспечивают поэтапную обработку зрительной информации, направленную на восприятие целостного образа объекта. Изучение нейрофизиологических механизмов, осуществляющих эту обработку на разных этапах зрительного пути привело к представлению о четырех основных уровнях формирования целостного зрительного образа (В. Д. Глезер, 1985).

На *первом уровне* нейроны сетчатки и латерального коленчатого тела оценивают общую освещенность, выделяют сигналы из шума, подчеркивают контуры и дробят сетчаточное изображение на фрагменты.

На *втором уровне* нейроны 17-го поля коры определяют пространственно-частотные и ориентационные характеристики этих фрагментов. Здесь формируются группы нейронов, настроенные на разные ориентации и частоты, но направленные на один фрагмент. Они определяют его спектральный состав и связь с фрагментами иного спектрального состава.

На *третьем уровне* нейроны 19-го поля зрительной коры оценивают пространственное распределение возбуждения в нейронах предыдущего уровня и сопоставляют фрагменты изображения на основе их спектрального состава. Здесь также работают модули из нейронов разных свойств, обрабатывающих один участок зрительного поля, в результате чего выделяются отдельные компоненты фигур.

Наконец, *четвертый уровень* включает в себя обучающиеся нейроны, расположенные в нижневисочной и заднетеменной коре (НВК и ЗТК). Путем синтеза информации, поступающей от нервных механизмов предыдущего уровня, НВК обеспечивает опознание зрительного образа, ЗТК — его конкретизацию в пространстве.

Исследования процессов анализа и синтеза в процессах зрительного восприятия показали их значительную *изменчивость* в зависимости от многих условий: световой и темновой адаптации, контраста изображения с фоном, интенсивности светового стимула, внимания и т. п. На рис. 55 показаны изменения рецептивного поля коркового нейрона в разных условиях световой стимуляции. Эти и другие факты послужили основанием для гипотезы о том, что свойства нейронов зрительной коры определяются не столько жесткими отношениями конвергенции сигналов с предыдущих уровней, сколько адаптивной динамикой внутрикоркового взаимодействия нейронов, особенно тормозных.

Изучения межнейронных отношений привели к заключению, что гибкая приспособительная изменчивость интегративных механиз-

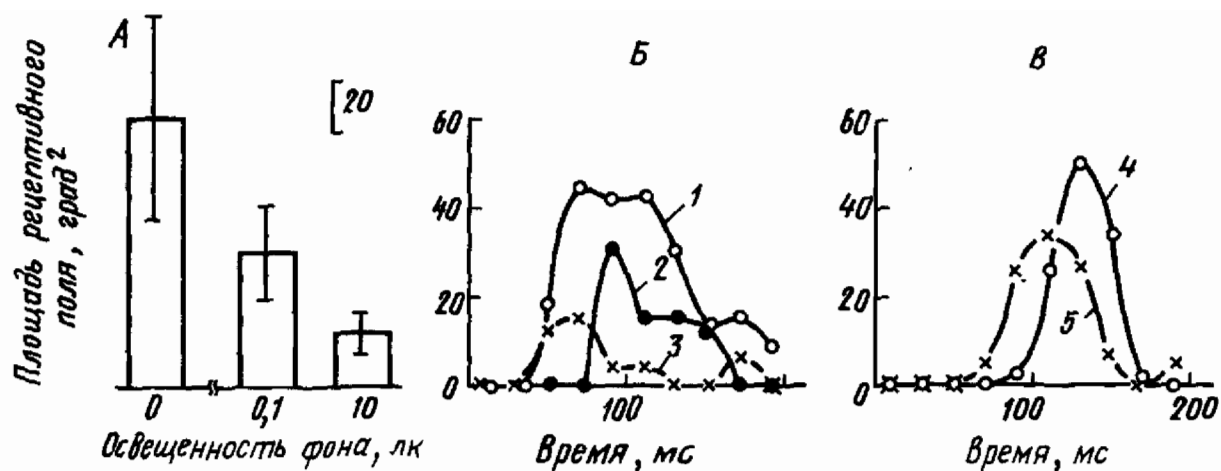


Рис. 55. Изменения размеров рецептивного поля коркового нейрона при разном уровне зрительной адаптации (А), контраста светового стимула с фоном (Б) и энергии вспышки света (В) (по И. А. Шевелеву):

1, 2, 3— реакция на вспышку (1—70 лк на фоне 0,1 лк, 2—0,7 лк на фоне 0,1 лк, 3—70 лк на фоне 10 лк), 4, 5— реакция на световой квадрат поля (4— 1 град², 35 лк, 5—0,5 град², 70 лк)

мов, в частности обработки зрительной информации, имеет в своей основе не жестко фиксированные связи между нейронами, а их вероятностное участие в формировании пространственно-временных мозаик возбуждающихся и тормозящихся нейронов. Мощное влияние на организацию аналитико-синтетической деятельности зрительной системы оказывают экологические различия образа жизни. Так, в зрительной коре у кошки преобладает ориентационная избирательность, у приматов — цветоразличение и стереоскопическое зрение, у белки — избирательность к быстрым движениям.

Многие принципы и способы организации нейрофизиологических механизмов аналитико-синтетических процессов зрительного восприятия оказываются общими и проявляются в деятельности всех сенсорных систем. Это относится прежде всего к механизмам оценки *биологического значения* действующих раздражителей. Такая оценка происходит на сравнительно высоком уровне интеграции поступившей сенсорной информации, ее сигнальной роли и текущего состояния организма. При этом мономодальные образы синтезируются в полимодальные и с учетом состояния организма, его потребностей и жизненного опыта формируется динамичный целостный образ воспринимаемого явления. В зависимости от того, является ли этот образ показателем благоприятных или опасных событий, возникает и соответствующая эмоциональная окраска восприятия.

Сложными процессами аналитико-синтетической деятельности мозга обусловлено возникновение новых видов приспособительного поведения животных. При этом формируются нервные механизмы объединения афферентных и эффекторных структур в целостную организацию достижения полезного результата, как это представлено в учении о *функциональной системе* (П. К. Анохин,

1968). Систематические исследования нейрофизиологического механизма формирования функциональной системы при осуществлении акта приспособительного поведения выявили определенную связь динамики вызванных потенциалов и нейронной активности с деятельностью ее основных блоков (афферентный синтез, принятие решения, программа действия, акцептор результатов действия).

На рис. 56 схематически представлена динамика этих показателей нервных процессов на микро- и макроуровне при организации двигательной реакции. Сигнальное раздражение через 80 мс вызывало движение (миограмма). Во время первичного ответа ВП информация от акцептора результатов действия предыдущей двигательной реакции активирует нейроны, участвовавшие в этой реакции, и влияет на начало организации афферентного синтеза. Негативной волне первичного ответа соответствуют завершение синтеза афферентных сигналов и этап принятия решения, когда активны нейроны, участвовавшие в достижении нужного результата в любых обстоятельствах. Окончание негативной волны ВП предшествует началу ответного движения и соответствует этапам формирования программы действия и акцептора результатов предстоящего действия, где участвуют нейроны, активность которых ранее приводила к нужному результату.

Нейрофизиологические механизмы феномена *переключения условных рефлексов* исследовали на системном и нейронном уровнях. Одновременная регистрация электрической активности гиппокампа, миндалины и коры, электрокардиограммы и дыхания у со-

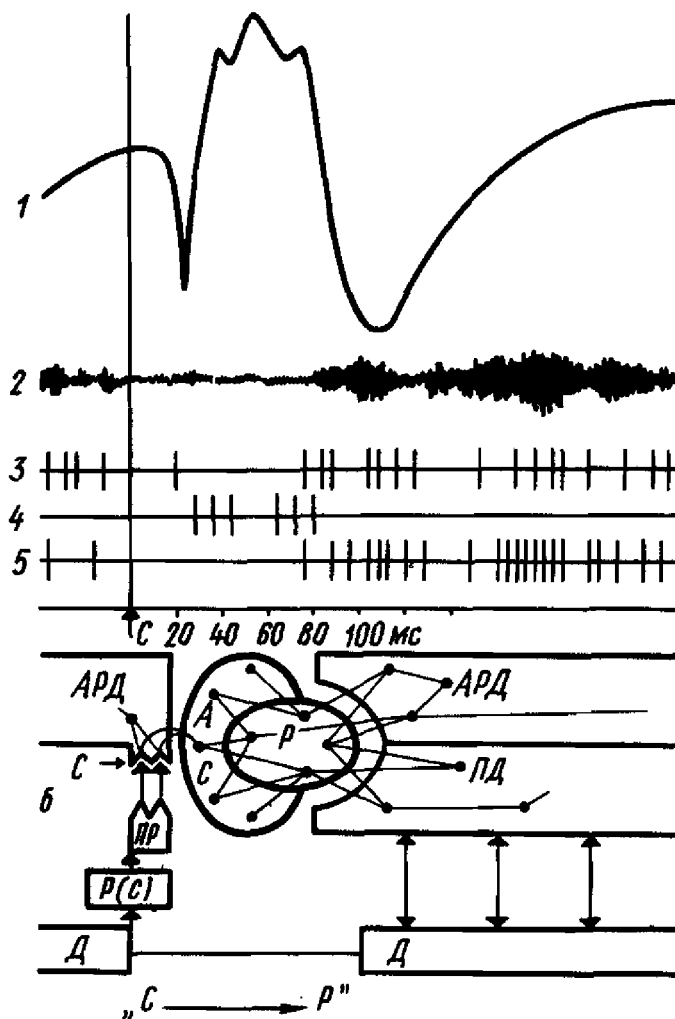


Рис. 56. Соотношение электрических показателей деятельности мозга с узловыми механизмами функциональной системы элементарного поведенческого акта (по В. Б. Швыркову):

1 — вызванный потенциал, 2 — электромиограмма ответного движения, 3, 4, 5 — нейроны, участвующие в формировании разных звеньев функциональной системы, 6 — схема узловых механизмов функциональной системы и их взаимосвязей, АРД — акцептор результатов действия, С — сличение параметров результата (РР) предыдущего поведения (Р), Д — действие, АС — афферентный синтез, Р — принятие решения, ПД — программа действия, «С — Р» — интервал «стимул — реакция»; стрелкой и вертикальной линией обозначен момент подачи сигнала

бак при переключении звукового условного раздражителя (был сигналом пищевой реакции, стал сигналом оборонительной) выявила, что эмоциональное напряжение сопровождается выраженным тета-ритмом гиппокампа, одышкой и учащением сердечных сокращений. Существуют и другие указания на важную роль гиппокампа в изменениях эмоционального напряжения. Переключение звукового условного раздражителя с пищевого на оборонительный рефлекс у кроликов вызывало перестройки импульсных ответов нейронов гиппокампа, зрительной и ассоциативной коры. При этом изменялись не только частота и другие характеристики ответного разряда, но и импульсация нейрона в межимпульсные периоды, свидетельствуя об изменении центрального тонуса.

Формирование нейрофизиологических механизмов аналитико-синтетической деятельности мозга связано с взаимодействием его афферентных систем различной модальности, в основе которого лежит сложная организация пространственно-временной синхронизации ритмической активности участвующих в деятельности структур.

На основании обширного материала проведенных экспериментов выделены основные принципы организации интегративной деятельности мозга, осуществляемой на базе анализа и синтеза. Это прежде всего *упорядоченность его функциональной организации*, понимаемая как диалектическое сочетание «жесткого каркаса» и динамичных «кружевных переплетений». Другой принцип — *мультифункциональность* — проявляется в многочисленных примерах участия структур мозга, в частности ассоциативных отделов коры гиппокампа, таламуса и других, в осуществлении разных функций. Принцип *иерархической организации* обеспечивает оптимальный порядок использования поступающей информации (которая передается на последующие уровни в обобщенном виде) и *рациональное управление* (когда на высоком уровне задается цель, достигающаяся рядом действий, которые организуются на низших уровнях центральной нервной системы). Вместе с тем, еще остается немало нерешенных вопросов о нейрофизиологических механизмах аналитико-синтетической деятельности мозга.

Глава 8

ТИПОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Нервная деятельность, как мышечная сила, рост, цвет глаз и прочие признаки, может быть индивидуально различной. Эти различия во многом зависят от наследственности. В свою очередь, наследственность формируется свойствами, приобре-

таемыми в истории вида. Отбор и наследственное закрепление новых типологических признаков и форм поведения является механизмом эволюции высшей нервной деятельности.

Общие типы нервной системы

Повседневная жизнь дает немало примеров тому, как по-разному ведут себя отдельные животные и поступают разные люди в одной и той же обстановке. Несмотря на чрезвычайное разнообразие, эти индивидуальные особенности имеют некоторые общие черты. По общим чертам поведения намечаются общие типы нервной системы, которые определяют разные темпераменты животных и характеры людей.

Темперамент и характер. Знаменитый врач древности Гиппократ объяснял природу индивидуальных особенностей поведения различием пропорций «жизненных соков» тела: крови, слизи и желчи. До наших дней сохранилось понятие — темперамент (от лат. *temperamentum* — надлежащее соотношение, соразмерность). Большое количество внимательных наблюдений позволяло Гиппократу подметить и описать четыре действительно наиболее часто встречающихся в жизни вида темперамента: сангвинический, флегматический, холерический и меланхолический.

Гиппократ считал, что когда у человека из всех его соков преобладает пылкая кровь (*sanguis*), то его поведение дает нам черты сангвинического темперамента — энергию, настойчивость, решительность. Если же пылкую кровь охлаждает находящаяся в избытке слизь (*phlegma*), то получается флегматик — хладнокровный и медлительный. Едкая желчь (*chole*) способствует образованию раздражительного, вспыльчивого, не знающего меры холерического темперамента. Но когда накапливается много испорченной черной желчи (*melan chole*), то такой вялый меланхолик постоянно будет пребывать в унынии.

Выяснение истинных функций крови, желчи и других «соков» тела привело к появлению других предположений о природе разных темпераментов. Так, в начале XX в. широкое распространение среди врачей получили взгляды на темперамент как следствие определенного анатомического склада тела. Например, утверждали, что полнота располагает к добродушию, а худые люди бывают большей частью желчными и злыми. В таких утверждениях явно перепутаны причина и следствие. Действительно, веселые, жизнерадостные люди часто бывают полными, а хмурые, раздражительные — худыми. Но это далеко не правило, более того, нередко бывает наоборот. Поэтому нет оснований считать анатомический склад тела (конституцию) причиной того или иного темперамента. Как правило, черты темперамента и внешний облик человека в равной мере зависят от условий его жизни. Конечно, жизненные невзгоды и лишения не только вызывают фи-

зическое истощение, но и делают человека озлобленным и раздражительным. Понятно также, что спокойная жизнь в достатке, часто с излишествами в еде, располагает к полноте и к благодушному настроению. Не от телесного сложения зависит настроение, а от условий жизни, которые определяют то или иное развитие наследственных задатков темперамента, и конституции. Поэтому лишены всякого научного основания попытки судить о темпераменте, а тем более о характере человека по каким-либо анатомическим показателям строения его тела.

Настоящая природа темперамента и характеров была раскрыта И. П. Павловым (1927) с помощью учения о высшей нервной деятельности. Многочисленные наблюдения и специальные опыты на лабораторных животных убедительно показали, что *разные темпераменты есть не что иное, как проявление индивидуальных различий в свойствах протекания возбуждательных и тормозных процессов в высших отделах мозга*. Различия темпераментов отражают различия общих типов нервной системы, свойственных и человеку, и животным. Характер человека складывается из его прирожденного темперамента плюс изменения темперамента, обусловленные воспитанием, плюс сумма сложнейших отношений с окружающими людьми и событиями. (Более подробно о физиологических предпосылках формирования характера человека речь будет идти в гл. 17.)

Индивидуальные различия в протекании условных рефлексов. Проводя эксперименты на большом числе лабораторных собак, И. П. Павлов обратил внимание на то, что все они «работают» по-разному. Одни собаки легко и быстро, после нескольких сочетаний, образуют прочные условные рефлексы. Другие вырабатывают условный рефлекс с большим трудом, медленно, лишь после многих десятков сочетаний. Но даже когда они выработают рефлекс, то последний оказывается непрочным и слабым. Он то появляется, то исчезает. Несмотря на частые подкрепления, он остается неустойчивым, небольшим по величине и легко разрушается. Такая разница в образовании условных рефлексов обуславливается разной способностью к образованию крепких временных связей, т. е. разной силой условного возбуждения. Так выявился *первый показатель типологических различий высшей нервной деятельности — сила возбуждательных процессов*. Показатель силы возбуждательных процессов позволяет объективно оценить способность корковых клеток к развитию более или менее сильного условного возбуждения.

Однако если отобрать для дальнейших опытов собак с примерно одинаковой силой возбуждательных процессов, то среди них почти обязательно проявятся другие индивидуальные различия условно-рефлекторной деятельности. Эти различия обнаружатся, как только у собак начнут вырабатывать дифференцировки условных раздражителей. Здесь может случиться, что две собаки,

одинаково быстро и прочно образовавшие положительный условный рефлекс, например, на метроном с частотой 60 ударов/мин, резко разойдутся в своих способностях отдифференцировать от него неподкрепляемый сигнал — метроном с частотой 120 ударов/мин. Одна собака уже после нескольких применений метронома 120 ударов/мин без подкармливания перестает на него реагировать. Другая — не может угасить рефлекс на этот дифференцировочный раздражитель. Также плохо идет у нее выработка запаздывания, условного тормоза и угасания, т. е. разновидностей условного торможения. Такое различие в выработке тормозов говорит о разной способности к концентрированию возбудительного процесса, т. е. о разной силе условного торможения.

Так выявился *второй показатель типологических различий высшей нервной деятельности* — *сила тормозных процессов*. Показатель силы тормозных процессов позволяет объективно оценить способность корковых клеток к развитию более или менее сильного условного торможения.

Однако даже среди собак, проявивших одинаковые способности к развитию условного возбуждения и торможения, опять обнаруживаются индивидуальные различия условно-рефлекторной деятельности. Эти различия особенно ярко выявляются при переделках сигнального значения условных раздражителей, что свидетельствует о разной способности к замене возбудительного процесса тормозным и наоборот, т. е. о разной подвижности возбуждения и торможения. Так выявился *третий показатель типологических различий высшей нервной деятельности* — *подвижность нервных процессов*. Показатель подвижности нервных процессов позволяет объективно оценить способность корковых клеток к быстрому и полному переходу из возбужденного в тормозное состояние и обратно.

Итак, различия в свойствах условно-рефлекторной деятельности разных животных оказываются результатом индивидуальных вариаций силы возбуждения, силы торможения и их подвижности. Однако для проявления конечных результатов в поведении важна не столько абсолютная сила тормозного процесса, сколько его отношение к возбудительному. Например, резкий перевес возбуждения помешает даже сильному торможению в выработке дифференцировки. А без такой помехи даже более слабое торможение успешно справится с этой задачей. Поэтому вместо показателя абсолютной силы торможения в типологии обычно используют сравнительный показатель силы торможения относительно возбуждения, или показатель их уравновешенности. Тогда индивидуальные различия протекания процессов высшей нервной деятельности можно оценивать по трем показателям: силы, уравновешенности и подвижности. Следовательно, корковые процессы могут быть сильными или слабыми, уравновешенными или неуравновешенными, подвижными или инертными.

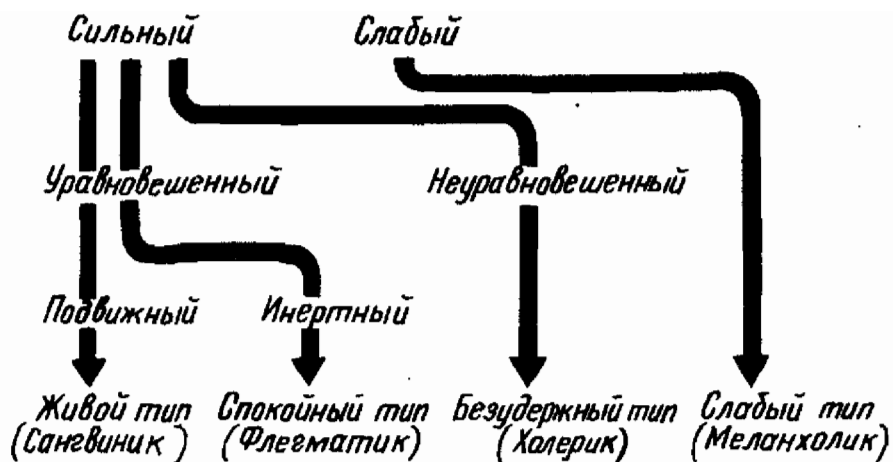


Рис. 57. Основные типы высшей нервной деятельности

Основные общие типы нервной системы. Из набора разных свойств — силы или слабости, уравновешенности или неуравновешенности, подвижности или инертности нервных процессов — в природе складывается множество комбинаций. При этом из всех возможных комбинаций наиболее четко вырисовываются четыре. Это и есть главные общие типы нервной системы, подмеченные еще Гиппократом в четырех темпераментах людей.

Какие свойства протекания процессов высшей нервной деятельности характеризуют четыре главных общих типа нервной системы (рис. 57)?

Первое, наиболее часто встречающееся в жизни сочетание свойств нервных процессов заключается в их удовлетворительной силе, хорошей уравновешенности и достаточной подвижности. *Хорошие сила, уравновешенность и подвижность нервных процессов характеризуют живой тип* по Павлову, соответствующий сангвинику Гиппократа. В лабораторных опытах такой темперамент проявляется в скором и прочном образовании условных рефлексов (сила), легкости выработки дифференцировок (уравновешенность) и осуществлении переделок (подвижность).

В природном поведении животных черты этого нервного типа выступают как активность и стойкость в борьбе (сила), как большая выдержка, например, у подстерегающих добычу (уравновешенность), как способность быстро менять свои жизненные навыки при изменениях обстановки (подвижность). В характере человека черты живого типа проявляются энергией и настойчивостью в преодолении трудностей (сила), большим самообладанием, умением «держаться в руках» (уравновешенность) и вместе с тем, в случае необходимости, быстрой перестройкой своих привычек и привязанностей (подвижность). Такие люди очень работоспособны, особенно когда есть интересующее их дело, и упорны в достижении цели. Они спокойно принимают перемены в жизни и умеют осваиваться в новой обстановке.

Другое часто встречающееся в жизни сочетание свойств нер-

вных процессов — это их хорошая сила и уравновешенность, но малая подвижность. *Хорошие сила и уравновешенность, но инертность нервных процессов характерны для спокойного типа*, по Павлову, соответствующего флегматику Гиппократу. В лабораторных опытах такой темперамент проявляется в скором и прочном образовании условных рефлексов (сила) и легкости выработки дифференцировок (уравновешенность), однако переделки сигнального значения условных раздражителей идут с большим трудом (малая подвижность). В природе у животных черты спокойного типа выступают в том, что большая настойчивость (сила) и выдержка (уравновешенность) могут сочетаться с некоторой косностью поведения, неспособностью к быстрой переделке, например охотничьих навыков при изменении повадок добычи (малая подвижность).

В характере человека черты флегматического темперамента проявляются прежде всего неторопливостью. Наряду с энергией и работоспособностью (сила), самообладанием и хорошим «чувством меры» (уравновешенность) обнаруживается большая сила привычек, некоторая медлительность в принятии решений, особенно при неожиданных событиях (малая подвижность). Такие люди не склонны к поспешности, им чужды суетливость и готовность во всем следовать велениям момента. Флегматик трудно сходится с новыми людьми, но если сойдется, то будет верным другом. Это ровный и спокойный, упорный труженик жизни.

Следующее, нередко встречающееся сочетание свойств нервных процессов — это их удовлетворительная сила при неуравновешенности. В этом случае о подвижности вообще ничего сказать нельзя. Неуравновешенность обычно выражается в преобладании возбудительного процесса над тормозным. *Сила, но неуравновешенность с преобладанием возбуждения характерны для безудержного типа*, по Павлову, соответствующего холерику Гиппократу. В лабораторных опытах такой темперамент проявляется также скорым и прочным образованием условных рефлексов (сила), но дифференцировки у этих собак вырабатываются очень плохо. В природном поведении животных безудержный темперамент проявляется в сочетании смелости (сила) с отсутствием выдержки: например, нападает на крупного зверя и при подстерегании добычи раньше времени выскакивает из засады.

В характерах людей черты безудержного типа дают себя знать в самозабвенных увлечениях, когда человек, например, может сделать громадную работу «запоем» (сила), а потом с таким же азартом ухватится за другое дело и здесь тоже «не знает меры». Они проявляются и в отношениях с людьми, когда какой-нибудь пустяк может вызвать взрыв гнева, в котором безудержный человек сам потом будет раскаиваться (неуравновешенность с преобладанием возбуждения).

Наконец, последний, сравнительно редко встречающийся темперамент, определяется слабостью и возбуждательных и тормозных процессов. *Слабость нервных процессов и быстрый переход корковых клеток в состояние запредельного торможения характерны для слабого типа*, по Павлову, соответствующего меланхолику Гиппократу. В лабораторных опытах этот нервный тип проявляется в крайней нестойкости условных рефлексов, невозможности их образования на сигналы большой силы, так как всякое сильное раздражение вызывает общее угнетение ввиду запредельного торможения. Наблюдая поведение таких животных, их называют трусливыми. Эти животные избегают сильных раздражений, при встрече с врагом спасаются бегством, не проявляют настойчивости, например, быстро отказываются от затянувшегося преследования, решительным сопротивлением и даже просто громким окриком их можно вынудить к отступлению (слабость нервных процессов).

Черты меланхолического темперамента проявляются у человека прежде всего в том, что называют «слабость характера», т. е. в легком подчинении чужой воле, неспособности настоять на своем. Сильные жизненные раздражители оказываются для таких людей сверхсильными, в чрезвычайных обстоятельствах эти люди впадают в панику, жизнь представляется им состоящей из непреодолимых трудностей, полной тоски и уныния (слабость нервных процессов). Такие люди стремятся оградить себя от жизни с ее волнениями, избегают общества, боятся всякой ответственности. Яркий художественный образ меланхолика — «человека в футляре» — нарисовал А. П. Чехов в рассказе о робком учителе греческого языка, который всю жизнь боялся, «как бы чего не вышло».

Таковы четыре главных, встречающихся в жизни общих для человека и животных типа нервной системы. Однако в столь крайнем выражении, как они сейчас описаны, эти типы встречаются редко. Большей частью в жизни существуют промежуточные формы с преобладанием свойств того или другого типа.

Существует довольно распространенное мнение, что при определении типа нервной системы как бы оценивают ее «сорт»: например, сангвиник — обладатель первосортной нервной системы, а меланхолик — представитель последнего сорта. Такое мнение является ошибочным, далеким от действительности. Нет оснований мерить социальную ценность людей по их темпераментам. В разных областях деятельности могут оказаться нужными разные характеры. Если, например, отобрать у Чапаева некоторые черты его безудержного темперамента, то вряд ли он мог бы увлечь своих бойцов в лихом ударе по врагам. Но, чтобы терпеливо распутывать интриги врагов в дипломатических салонах, полезно обладать хорошей уравновешенностью и большой выдержкой.

Главная причина того, что темперамент не определяет со-

циальной ценности человека, заключается в руководящей роли человеческого сознания. Образуя специальную надстройку высшей нервной деятельности в виде второй сигнальной системы, сознание человека подчиняет себе все поведение. Чувство долга удерживает слабохарактерного от соблазна, воспитание помогает неуравновешенному держать себя в руках, порывы темперамента сдерживаются голосом человеческого разума.

Генотип и фенотип. Наблюдая в течение длительного времени за животным, например за щенком, вырастающим во взрослую собаку, нетрудно заметить, как меняется его поведение. Но что тогда считать свойствами, характеризующими тип нервной системы?

Чтобы ответить на этот вопрос, понятие о типе нервной системы приходится усложнить, разделив его на понятие генотипа и фенотипа. *Генотип характеризуется врожденными, переданными по наследству свойствами процессов высшей нервной деятельности. Фенотип характеризуется теми свойствами, которые сложились из взаимодействия врожденных и приобретенных под влиянием условий жизни.*

Строго говоря, настоящий генотип животного обычно ускользает от определения, так как условия жизни начинают действовать на него, начиная с момента появления организма на свет. Однако исходя из стойкости генотипических признаков, считают, что их можно обнаружить и во взрослом состоянии, если с животным не произошло за это время ничего чрезвычайного, что могло бы вызвать резкие изменения в его нервной системе. Например, тяжелые нервные потрясения могут ослабить корковые клетки и привести к появлению черт меланхолического темперамента у животного сангвинического генотипа. Но и без всяких чрезвычайных происшествий жизнь непрерывно вносит в поведение дополнения и изменения. Жизненная обстановка, благоприятствующая тренированию внутреннего торможения, может несколько сгладить его холерическую неуравновешенность с возбуждением. Опыты показали, что если многократно переделывать сигнальные значения условных раздражений, то каждая последующая переделка наступает легче и быстрее. Следовательно, есть основания ожидать, что жизнь, богатая переменами, может помочь преодолению черт флегматичности. Все эти изменения свойств протекания нервных процессов, вносимые жизнью, накапливаются в фенотипе. Условия воспитания могут замаскировать истинные свойства нервного типа.

Многочисленные эксперименты, проведенные на животных разных видов, показали влияние условий жизни на формирование фенотипа. Например, подсчитывали число спариваний за 30 минут особей видов-двойников *Drosophila melanogaster* и *Drosophila simulans*, выращенных при разной температуре среды (от 12 до 30 °C). Наблюдения вели на 10 линиях, каждая из которых брала

начало от одной оплодотворенной самки, т. е. имела один генотип. Тем не менее половое поведение мух оказалось различным в зависимости от температурных условий среды их развития. Из наблюдений за поведением позвоночных животных весьма демонстративны опыты с мышами, которые должны были отыскивать пищу. Оказалось, что особи всех шести инбредных линий при воспитании в условиях разнообразия обстановки, обозначаемого как «обогащенная среда», быстрее находили пищу, чем воспитанные в стандартных, более однообразных условиях.

Описаны наглядные примеры влияния воспитания на поведение птиц. Так, если воробьиных овсянок, предпочитающих ветви дуба, вырастить в лаборатории на ветях сосны, то они будут предпочитать сосну. Птенцы воробьев, воспитанные в среде канареек, вместо врожденного чириканья начинают издавать звуки, похожие на пение канареек. Общеизвестны многочисленные случаи, когда дикие животные, даже хищники, воспитанные с раннего возраста человеком, коренным образом изменяли свой генотип поведения и становились ручными.

Рассмотренные выше примеры показывают влияние условий жизни, которые, не соответствуя требованиям генотипа, формируют фенотип, отклоняющийся от генетической программы поведения. Однако могут складываться такие условия жизни, которые не приходят в противоречие, а, наоборот, способствуют осуществлению программы генотипа. Эти условия создаются, например, для особей, нашедших для себя экологически оптимальные регионы обитания, или сельскохозяйственных животных, получающих тем больше пищи, чем выше их продуктивность.

О значении воспитания свидетельствует следующий чрезвычайно наглядный опыт.

Щенков одного помета разделили на две группы и стали воспитывать по-разному. Одни росли на свободе, подвергались действию природных раздражителей, накапливая жизненный опыт. Другие — были изолированы от окружения и росли в уединении, лишённые естественного разнообразия раздражителей, не имея повода для активной деятельности. Когда те и другие щенки выросли, их объединили. Разница в поведении животных была очевидна. Собаки, выросшие на свободе, вели себя гораздо более активно и непринужденно, чем воспитанные в изоляции.

Результаты этого опыта поучительны. Они убедительно показывают важность жизненной закалки характера и пагубность так называемого «оранжерейного» воспитания. Об этом всегда должны помнить родители и педагоги.

Определение типов нервной деятельности у животных

Необходимость в определении типа нервной деятельности животного возникает во многих случаях: и при изучении свойств условных рефлексов с учетом индивидуальных вариаций, и

при решении практических вопросов рационального использования животных и увеличения их хозяйственной продуктивности.

Полная оценка типа нервной деятельности по классической методике слюнных рефлексов. В лабораториях И. П. Павлова на основании слюнных условных рефлексов были разработаны специальные пробы для определения типа нервной деятельности животных. Из этих проб со временем в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР составили так называемый «Большой стандарт» испытаний для диагностики функционального типа нервной системы.

Однако испытания условных слюноотделительных рефлексов по программе «Большого стандарта» занимают около двух лет, и хотя эта программа позволяет получить точное и полное представление о типе нервной системы исследуемой собаки, длительность эксперимента делает ее малоприемлемой. Чтобы получить сведения о типологических различиях собак в более короткие сроки, необходимо несколько сократить всесторонность типологического обследования, тем более что многие из перечисленных в «Большом стандарте» испытаний имеют ценность лишь при сопоставлении с результатами других испытаний. Поэтому выявление сравнительных данных в показателях силы, уравновешенности и подвижности процессов высшей нервной деятельности способствовало подбору минимума наиболее надежных проб, из которых составили так называемый «Малый стандарт» испытаний.

Подготовка собаки к испытаниям строго регламентирована. Вначале ее приучают есть из кормушки, затем вырабатывают условные рефлексы в определенном порядке, наконец, закрепляют стереотип из положительных и отрицательных сигналов. Стереотип состоит из положительных раздражителей — звонка, света, тона, шума, затем дифференцировочного тона и, в заключение, опять положительного раздражителя — звонка. Затем приступают к испытаниям по специальной программе.

Программа «Малого стандарта» для определения типа высшей нервной деятельности собаки состоит из следующих испытаний.

1. Силу возбуждения оценивают по скорости выработки рефлекса и испытывают кофеином.

2. Силу торможения прежде всего оценивают по скорости выработки дифференцировки.

3. Силу торможения также испытывают продлением времени действия дифференцировки до 5 мин. Результаты этого испытания учитывают лишь тогда, когда дифференцировка выдерживается первые 20 с. Учитывают влияние такого испытания на последующие опыты.

4. Подвижность нервных процессов испытывают одновременной переделкой положительного сигнала в отрицательный, а отрицательного в положительный. В новом сигнальном значении раздра-

жители применяют 30 раз, и лишь в исключительных случаях больше.

5. Подвижность нервных процессов оценивают также выработкой рефлекса с запаздыванием. Для этого новый сигнал средней силы (зуммер) вводят в стереотип на второе место взамен света.

Испытания свойств условно-рефлекторной деятельности по такой короткой программе «Малого стандарта» дают возможность в течение 6—7 месяцев с большой надежностью определить тип нервной системы собаки.

Оценка функционального типа нервной системы по двигательным искусственным условным рефлексам. «Малый стандарт» испытания условных слюноотделительных рефлексов, к сожалению, не всегда можно применить для определения типа нервной системы животного. Во-первых, его сложно использовать при типологическом исследовании животного в раннем возрасте (это и техническая сложность выведения слюнного потока у очень молодых животных, и изменение нервных процессов у животного в течение достаточно длительного срока испытания, так как животное вырастет за этот период). Во-вторых, изучение слюнных рефлексов, т. е. необходимость операции наложения фистулы протока, исключает возможность массовых определений типа нервной системы у животных для практических целей в различных областях.

Поэтому при типологических исследованиях в раннем возрасте, а также при изучении сельскохозяйственных животных широкое применение находят показатели не слюноотделительных, а двигательных условных рефлексов. В специальных опытах на собаках установлено, что испытания двигательных условных рефлексов дают результаты, несколько отличающиеся от результатов слюноотделительных рефлексов. Однако *сила, уравновешенность и подвижность нервных процессов отражаются в динамике двигательных проявлений условных рефлексов столь же полно, как и в динамике их секреторных (слюноотделительных) проявлений.* Сохраняют свое значение и те испытания, посредством которых выявляются свойства протекания возбуждательных и тормозных процессов.

Типологические различия высшей нервной деятельности у щенков можно обнаружить в опытах с выработкой условного рефлекса подбегания к кормушке по сигналу. Для этого стенка ящика, в котором находятся щенки, откидывается и образует мостик к кормушке.

У одних щенков условное подбегание вырабатывалось быстро, происходило регулярно, с коротким латентным периодом, совершалось энергично. Это признаки хорошей силы, возбуждения. У других щенков выработка условного рефлекса задерживалась, подбегания наблюдались нерегулярно, с большими латентными периодами; щенки бежали к кормушке нерешительно, часто не до-

бегали и поворачивали обратно. Это признаки слабости возбуждающих процессов.

Продолжая такой опыт со щенками, можно вырабатывать у них дифференцирование условных раздражителей, а затем и переделку их сигнального значения. При этом четко выявляются индивидуальные различия силы торможения и подвижности нервных процессов.

Изучение типов нервной системы сельскохозяйственных животных производят главным образом при помощи двигательных пищевых рефлексов. Для различных животных разработана разная техника исследования этих рефлексов соответственно биологическим особенностям их питания.

Оценка типа нервной системы по двигательным натуральным условным рефлексам. Во всех описанных выше примерах определения типа нервной системы прежде чем приступить к испытаниям условных рефлексов (слюнных или двигательных) их нужно было вырабатывать. Именно из-за предварительной выработки искусственных условных рефлексов много времени уходит на повторные длительные опыты. При максимальном сокращении программы испытаний выработка условных рефлексов может занимать больше времени, чем сами испытания. *К натуральным рефлексам применимы все приемы типологических испытаний, разработанные для искусственных.* Результаты этих испытаний быстро, хотя и приблизительно, характеризуют состояние процессов высшей нервной деятельности.

Испытания натуральных условных рефлексов были применены, например, для быстрой оценки типологических различий служебных собак. Схема установки для проведения таких испытаний в условиях питомника служебного собаководства изображена на рис. 58. Если для оценки типа нервной системы испытывают пищевые условные рефлексы, то условным раздражителем служит привычный для служебной собаки бачок с едой. Сила возбуждающих процессов характеризуется тем, насколько нарастает двигательная реакция при усилении условного пищевого раздражителя (приближение бачка с едой). Сила тормозных процессов характеризуется скоростью и полнотой угашения двигательной реакции на стоящий перед собакой бачок с едой. Подвижность нервных процессов приблизительно характеризуется ходом восстановления этой угашенной двигательной реакции. Все исследование длится несколько минут.

Типологическое значение получаемых показателей устанавливают однажды в данных условиях опытов по «эталонным» собакам, типы нервной системы которых были обнаружены по стандарту классической слюноотделительной методикой.

Если испытывать у собаки на той же установке не пищевой, а агрессивный натуральный условный рефлекс, то результаты такого испытания могут обнаружить иные типологические черты

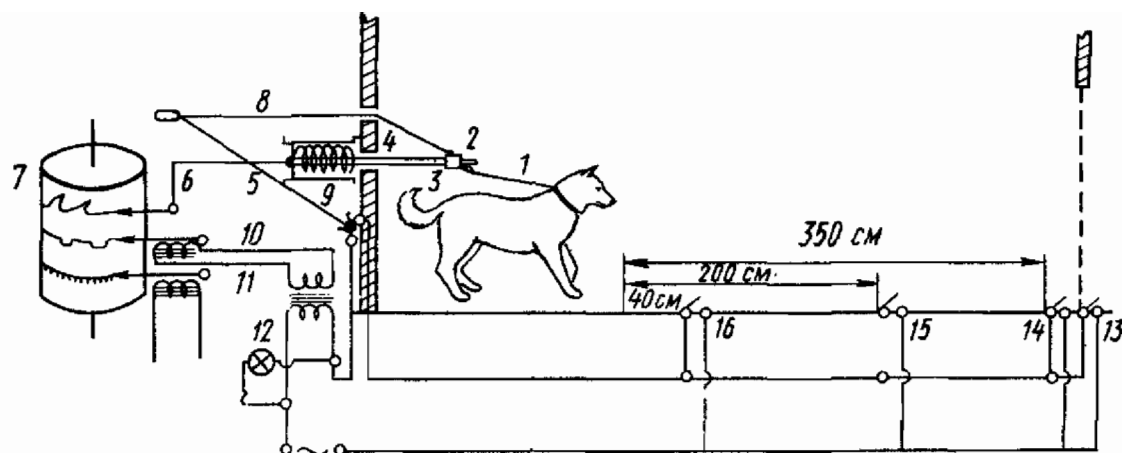


Рис. 58. Установка для быстрой оценки типологических различий служебных собак (по Э. А. Варухе):

1— поводок от ошейника собаки, 2— замок прикрепления поводка к стержню, 3— муфта освобождения поводка, чтобы собака могла побежать за подкреплением, 4— стержень, сжимающий пружину при рывках собаки, 5 — пружина в обойме, 6— угловой рычаг, записывающий движение натурального условного рефлекса, 7— кимограф, 8— шнур для освобождения поводка с отметкой этого момента размыкателем (9), 11— отметка времени, 13—16 — выключатели на полу для отметки раздражений в записи (10) и сигнальной лампочки (12) при испытании натурального условного рефлекса с разных расстояний

животного, в зависимости от его доминирующей мотивации. Следовательно, в разных системах рефлексов (в данном случае — пищевых и агрессивных) могут проявляться несколько различные свойства протекания нервных процессов, что необходимо учитывать, например, при отборе служебных собак с требуемыми типологическими качествами.

Генетика высшей нервной деятельности животных

Механизмы и свойства процессов высшей нервной деятельности формировались и совершенствовались на протяжении многовековой эволюции мозга. В бесчисленном ряду поколений природа отбирала и формировала генотипы прогрессивных форм поведения, обеспечивающих наибольшее приспособление к условиям жизни.

Генетика поведения. По своей роли в повседневном решении задачи выжить в изменчивой среде обитания поведение животного, являясь весьма динамичным, имеет первостепенное значение. Человек на протяжении многих поколений путем настойчивого отбора коренным образом преобразовывал поведение животных в соответствии со своими потребностями.

Закономерности наследования особенностей поведения в естественных условиях и при отборе изучали у животных разных классов и видов, стоящих на разных ступенях филогенеза (у насекомых, рыб, птиц, млекопитающих). Важные результаты получены при генетическом исследовании поведения насекомых. Например,

при скрещивании двух рас пчел по показателям ритма сигнальных движений так называемого галца пчел (см. гл. II) выявилось доминирование материнских генов. При селекции мух по медленности спаривания доминирующими также оказались гены самок (рис. 59).

В других случаях (исследования на курах) могут доминировать отцовские гены. Так, например, в результате длительного отбора по признаку яйценоскости куры породы леггорн перестали насиживать яйца. Однако когда этих кур спаривали с петухами породы корниш, куры которой в подавляющем большинстве являются наседками, то 88% кур первого поколения от такого скрещивания проявили инстинкт насиживания. Здесь доминирующими оказались гены петухов, а материнские — рецессивными.

Исследования генетики поведения кур показало значение наследственности также в пищевом и оборонительном поведении. При этом отбор по одному признаку (например, на высокую агрессивность бойцовых петухов) вызывает приспособительную перестройку и других физиологических функций (например, ускорение свертывания крови, что должно способствовать выживанию в «битве»).

Своеобразная передача признаков родителей гибридам была описана и при скрещивании двух видов попугаев: *Agapornis rogeicollis* и *Agapornis fischeri*. Так, самки первого вида при постройке гнезда приносят для него веточки, листья и другие материалы, засовывая их между перьями, а самки второго вида — в клюве. Гибриды пытаются совместить оба эти способа, но засовывают веточки очень неловко или не выпускают их из клюва и не могут построить гнездо несмотря на все усилия. В результате у большинства птиц верх берет генетическая программа доставки гнездостроительного материала в клюве, но это достигается обучением в те-

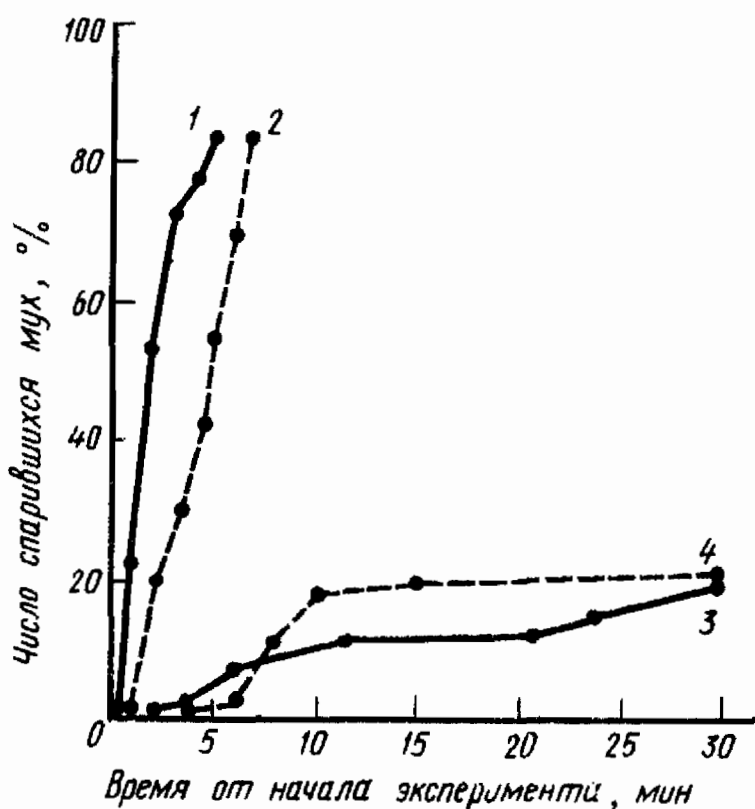


Рис. 59. Скорость спаривания мух (по А. Мэннингу):

1 — выбранная самка и контрольная самка, 2 — контрольная самка и контрольная самка, 3 — выбранная самка и выбранная самка, 4 — контрольная самка и выбранная самка.

чение 2—3 лет. Вместе с тем гибриды, как и их родители, легко и быстро обучаются всевозможным навыкам поведения.

Наблюдения на мышах показали, что ген, определяющий окраску шерсти, влияет и на поведение. Кроме того, описана связь одних поведенческих признаков с другими. Так, отбор мышей по «эмоциональности», которую оценивали частотой дефекации, привел к выведению двух линий, обозначаемых как реактивные и нереактивные. Оказалось, что в обеих линиях происходило однонаправленное изменение признака двигательной активности, по которому не велось отбора.

В некоторых случаях выявилась связь поведенческих признаков с морфологическими. Так, мыши линии C57BL, отличающиеся высокой двигательной активностью, выраженностью ориентировочно-исследовательских реакций и малой эмоциональностью, были крупными, с густой шерстью на животе и коротким хвостом, а у мышей линии BALB/c все эти признаки имели противоположную направленность.

Фенотипические программы поведения гибридов отличаются от родительских и тем, что они оказываются более устойчивыми к внешним влияниям. Вместе с тем, когда эти программы складываются с участием влияния раннего опыта, они несут на себе отпечаток условий среды. Для мышей, например, особое значение имеют присутствие человека, шум, освещение, разнообразие окружения и действующих раздражителей, обозначаемые как обогащенная среда. Влияние условий развития мышей в обогащенной среде проявляется в большей степени на гибридах, чем на их родителях из инбредных линий (рис. 60).

Исследование характеристик памяти на примере сохранения зрительного оборонительного условного рефлекса у крыс показало, что *потомки наследуют свойства долговременной, но не краткосрочной памяти родителей.*

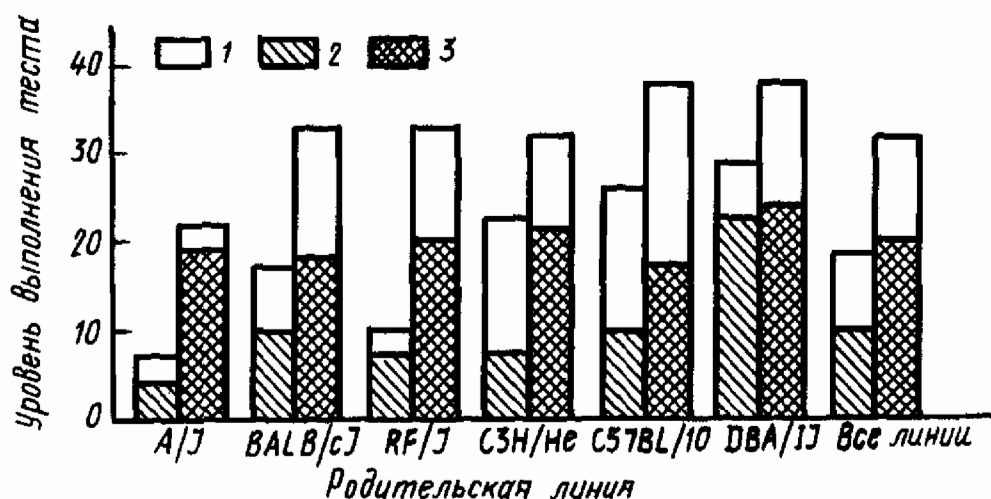


Рис. 60. Средние показатели успешного нахождения пищи мышами инбредных линий и гибридами от их скрещивания, выращенными в условиях стандартной и «обогащенной» среды (по Н. Гендерсону): 1— эффект обогащенной среды, 2— инбредная линия, 3— гибрид

Генетические программы пищевого поведения рогатого скота формировались в связи с условиями его содержания и кормления. Поэтому, например, у коров обнаруживаются характерные наследуемые породные особенности процесса жвачки. Различия программ пищевого поведения проявляются также в конкурентных отношениях с другими особями при подходе к кормушке. По этим показателям наблюдается прямая зависимость между такой активностью и размерами коров данной породы. Однако сравнительное исследование совместного поведения коров разных пород выявило, что наиболее активны в этом отношении коровы ангусской породы, им уступают шортгорны и на последнем месте оказались герефорды. Внутрипородные отношения перекрываются межпородными. Поэтому крупный герефорд уступает место у кормушки меньшему по размерам ангусу.

Значение наследственности в приручении диких животных наглядно показали наблюдения в питомнике серебристо-черных лисиц, распределение которых по классам прирученности (1—высшей, 2—средний, 3—низший) оказалось зависящим от числа ручных предков в их родословной (табл. 13).

Таблица 13. Распределение по классам прирученности, %
(по Л. Н. Трут)

Число исследованных лисиц	Число ручных предков	1-й класс	2-й класс	3-й класс
36	0	3	8	89
65	1	8	23	69
61	2—4	36	49	15
113	5	61	32	7

К наследуемым признакам относятся и некоторые *патологические формы поведения*. Так, отбор по чувствительности к звуковому раздражителю позволил вывести линию крыс, в которой 98—99 % особей реагировали на звук судорожными припадками. Характерной особенностью их поведения было двигательное возбуждение после прекращения звукового раздражения. Гибридологический анализ этой линии КМ (Л. В. Крушинский, Л. Н. Молодкина) показал, что такая наследуемая особенность поведения контролируется двумя генами.

Примером другой патологической формы поведения может служить подергивание лапок при выходе из эфирного наркоза у мух *Drosophila melanogaster*. Особи селекционированной по этому признаку линии были подвергнуты генетическому и нейрофизиологическому исследованию. Оказалось, что такой гиперкинез связан с геном, локализованным в X-хромосоме, и осуществляется нервными клетками грудного ганглия. Продолжение патологических разрядов нейрона даже при перерезке периферических нервов озна-

чает, что генерируемая им импульсация зависит от состояния его генетического аппарата.

Наблюдения за пищевым поведением инфузорий показали, что оно определяется их хеморецепцией, на которую оказывает регулирующее влияние аппарат ядра.

Дальнейшее более глубокое изучение механизмов генетического контроля поведения на уровне клетки проводили путем сопоставления мутантных признаков с состоянием физиологических, биохимических и электрофизических характеристик. Так, в опытах со скрещиванием мутантов инфузории *Paramecium aurelia* установлено, что изменение поведения парамеций путем перестройки движения ресничек при деполяризации или гиперполяризации мембраны контролируется генами определенной локализации. Генетический анализ с помощью спонтанных и индуцированных мутаций и испытания последних на аллельность и рекомбинации позволяют определить локализацию соответствующих генов и выяснить их связь с особенностями поведения.

Из поведения особей, связанного с половым отбором, складывается генотипический состав популяции. В результате миграции индивидов с различным набором генов и предпочтительного выбора самками гетерогенных самцов поддерживается генетический полиморфизм, открывающий широкие возможности возникновения новых признаков, которые закрепляются наследственностью. Таким образом, поведение и его изменчивость становятся одним из механизмов приспособительной эволюции вида.

Наследование типологических особенностей. История приручения диких предков домашних животных дает много поразительных примеров коренного изменения их темперамента. Например, такой контраст наблюдался между поведением коровы, спокойно пережевывающей жвачку, и ее предка — дикого тура, безудержного во взрывах дикой ярости. Подобные метаморфозы поведения достигались настойчивым отбором на протяжении многих веков. Животных отбирали с полезными для их использования типологическими особенностями. Скрещивание особей с наиболее выраженными полезными свойствами усиливало эти признаки. Так, были отобраны спокойные коровы, которые давали себя доить, смелые собаки, которые бросались на опасного хищного зверя, быстрые лошади, чутко реагирующие на малейшее движение всадника. Естественный отбор в природе приспособливает темперамент животного к условиям его жизни.

Достигнутые в результате отбора признаки типа нервной системы передаются по наследству и проявляются в потомстве как врожденные. Это было показано в результате типологического изучения ряда поколений собак основного генетического стада в лаборатории экспериментальной генетики Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР.

Точные опыты определения типа нервной системы по стандар-

ту, испытаний слюноотделительных рефлексов у родительских пар и потомства показали интересные закономерности наследования материнских и отцовских черт темперамента. Примером может служить следующее наблюдение.

У собаки-самки Пены наблюдали относительную слабость торможения. Она с большим трудом, после длительных применений, выработала дифференцировку, да и то неполную. Пену случили с кобелем Томбушем, имевшим отличную силу как возбудительного, так и тормозного процесса. О силе торможения у Томбуша можно было судить по тому, что ему достаточно было только трех применений дифференцировочного раздражителя, чтобы выработать абсолютную дифференцировку, которая оставалась полной все дальнейшее время работы. У Пены от Томбуша родилось три щенка: Прибой, Познай и Прииц. Когда они подросли, типы их нервной системы стали изучать по стандарту типологических испытаний. Это исследование, продолжавшееся более двух лет, показало у всех потомков Пены и Томбуша унаследованную от матери четко выраженную относительную слабость торможения. Все они, как и Пена, с большим трудом вырабатывали дифференцировки, которые так и оставались нестойкими и неполными. Таким образом, типологические признаки одного из родителей оказались доминирующими, а признаки другого — рецессивными.

В другой серии опытов были получены следующие результаты: если оба родителя имели сильные возбудительные процессы, то из 48 потомков 44 были сильного типа и только 4 слабого, но когда один из родителей был сильного типа, а другой — слабого, то потомков сильного типа оказалось меньше (15), а слабого больше (29).

В опытах по изучению степени наследования свойств подвижности оказалось, что у группы мышей с высокой подвижностью нервных процессов 50 % потомков были подвижными и 11 % инертными, а у инертных родителей 50 % инертных и только 6 % подвижных.

Наряду с фактами сохранения типологических признаков родителей в потомстве изучали изменение этих признаков под влиянием условий воспитания. Например, наблюдали, как влияет тренировка нервных процессов мышей на свойства условных рефлексов их потомства. Для этого от пары мышей было получено три помета (24 мышонка). Затем нервная система родительской пары была подвергнута функциональной тренировке. Эта тренировка заключалась в выработке положительных и отрицательных условных рефлексов с последующей неоднократной полной обратной переделкой сигнального значения положительных и отрицательных сигналов. После такой тренировки от этой пары мышей было опять получено три помета (18 мышат).

Все потомство — родившиеся до и после тренировки родителей — прошло типологическое исследование с определением силы, уравновешенности и подвижности их нервных процессов. Оказалось, что мышата, родившиеся после тренировки родителей, имеют несколько большую силу возбудительных процессов и более высокую подвижность. Однако эти эксперименты и выводы из них встретили ряд возражений (Л. В. Крушинский, 1981).

Наследование способности к обучению. Способность обучаться, приспособливать свое поведение к меняющимся условиям среды обитания на основании индивидуального опыта играет ведущую роль в жизни животных. Поэтому можно ожидать, что эта способность будет совершенствоваться в результате естественного отбора.

Установлено, что различия в скорости образования условных рефлексов выхода из лабиринта у крыс наследуются их потомством. Скрещивание крыс, быстро и медленно обучающихся решению лабиринтной задачи, показало, что в потомстве второго поколения по этому признаку происходило четкое расщепление 3:1. Однако дальнейшие исследования выраженности защитных реакций и эмоциональности у родителей и потомства дали основание предположить, что на скорость образования условного рефлекса влияет степень приуроченности, пугливости животных и выраженность ориентировочно-исследовательского инстинкта.

Во многих работах проводили селекцию по признаку способности к обучению. Так, отбор по лучшим и худшим результатам обучения выходу из 17-тупикового лабиринта, уже начиная с 8-го поколения, дал достоверные различия, а доведенный до 22-го поколения привел к формированию двух стабильных линий — «способных» и «неспособных» крыс. Однако «способные», выведенные экспериментаторами на пищевом подкреплении, в условиях, требующих обучения оборонительным реакциям, оказались хуже успевающими, чем «неспособные». При отборе крыс по скорости выработки условного пищедобывательного рефлекса рефлекс вырабатывался уже в 4-м поколении у крыс «способной» линии за 15 сочетаний, в то время как «неспособные» требовали для этого 23 сочетания.

Обучение является сложным процессом; в него входят восприятие сигнальных раздражений, их анализ, установление связей в механизмах краткосрочной памяти, их консолидация в долгосрочной. Оказалось, что эти компоненты процесса обучения могут наследоваться независимо друг от друга. Особенно значительные различия выявлены при сравнительном изучении краткосрочной и долгосрочной памяти. Так, крысы, быстро обучающиеся, дольше закрепляют памятный след, чем медленно обучающиеся.

Скрещивания кур австралоры и плимутрок показало, что признак величины положительных условных рефлексов наследуется по материнской линии, а величина отрицательных условных рефлексов и подвижность нервных процессов проявляют промежуточный тип наследования. Вопросы наследования способности к обучению у людей рассмотрены в гл. 17.

Генетическая связь условных и безусловных рефлексов. В физиологии высшей нервной деятельности проблема наследования способности к обучению получила своеобразное развитие в изучении взаимоотношений условных и безусловных рефлексов. Условные

рефлексы обеспечивают индивидуальную приспособленность, а безусловные воспроизводят в масштабах вида одни и те же акты приспособительного поведения, необходимые для данных условий жизни. Так, у некоторых насекомых можно выработать условные рефлексы питания новыми растительными объектами, а у целых видов насекомых, питавшихся дикими растениями, после посева на целине культурных злаковых был обнаружен на последние безусловный пищевой рефлекс, так что эти насекомые стали злостными вредителями. Таким образом, возникает вопрос о возможности некоторой генетической связи между безусловными и условными рефлексами.

Впервые этот вопрос поставил один из основателей университетской школы физиологов в Ленинграде А. А. Ухтомский (1942). Проследившая историю развития рефлекторной функции нервной системы, он пришел к заключению, что безусловный рефлекс — не исходный и принципиально общий тип рефлекторной активности центров, над которой специализируется особая область условных рефлексов, но наоборот — частный, специальный и поздний продукт редукции и упрощения условного рефлекса.

Позже мысль об условном происхождении безусловных рефлексов, обеспечивающих приспособление животных данного вида к новым условиям среды, высказывал ученик и преемник И. П. Павлова Л. А. Орбели (1949). Он считал, что приобретенные рефлексы не проходят бесследно для потомства, что наследственная передача приобретенных признаков может идти путем чрезвычайно медленного, постепенного изменения и фиксации определенных качеств и свойств и что она не должна носить характер точного копирования того, что было у предка.

И. П. Павлов еще в 1913 г. высказал мнение, что условные рефлексы, образующиеся при неизменности условий жизни, из поколения в поколение могут постепенно входить в наследственную основу и становиться врожденными, безусловными. Он подчеркивал, что наследоваться должны не случайные преходящие связи, возникающие по временным поводам, а именно те реакции, которыми животные приспосабливаются к исторически складывающимся новым стабильным условиям жизни. Для экспериментальной проверки такого мнения были проведены опыты на мышах, у которых вырабатывали из поколения в поколение один и тот же условный пищевой рефлекс.

Этот рефлекс заключался в том, что включали электрический звонок и после 5 с его изолированного действия открывали на 2 мин кормушку с овсом. Экспериментатор, проводивший опыты, утверждал, что в каждом последующем поколении рефлекс подбегания к кормушке по звонку вырабатывался у мышей легче и быстрее. Результаты этих опытов были истолкованы как начало закрепления в наследственности условных рефлексов, вырабатываемых из поколения в поколение. Однако проверка достоверности опытов показала, что такие результаты были получены вследствие методических ошибок и поэтому И. П. Павлов не отказался от признания наследуемости условных рефлексов.

Попытку обнаружить наследование условных рефлексов предпринимали в работах, например, при выработке оборонительного условного рефлекса в ряде поколений белых крыс (У. Мак-Дуголл, 1927—1938).

Здесь крыс обучали спастись из затопляемой водой камеры через слабо освещенный выход. Если же крыса пыталась выйти через другой, более освещенный выход, то она получала удар электрическим током. Автор описывает, что из поколения в поколение обучение облегчалось и крысы делали все меньше ошибок в выборе «правильного» выхода (в 1-м поколении — 144 ошибки, в 14-м — 80, в 23-м — 25, в 44-м — 9 ошибок).

Однако проверочные опыты, поставленные другими исследователями, дали прямо противоположные результаты. Несмотря на выработку условных рефлексов, в десятках поколений никакого облегчения их образования, не говоря уже о превращении их в безусловные, не наблюдалось. Более того, оказалось, что у белых крыс, даже не подвергавшихся никаким воздействиям, обучение может на протяжении ряда поколений постепенно облегчаться, а затем вновь затрудняться. Положительные результаты, полученные первыми авторами, были объяснены методическими погрешностями.

Строго говоря, даже в случае подтверждения факта ускорения выработки условных рефлексов в последующих поколениях это еще не свидетельствует о наследовании приобретаемых связей. Ведь изучаемый условный рефлекс вырабатывают заново в каждом поколении. Он продолжает оставаться приобретаемым и не превращается во врожденный. Поэтому правильнее обсуждать в таких случаях наследование изменений свойств нервных процессов.

Можно ожидать, что если такое наследование и происходит, то оно должно потребовать большого числа поколений. Вместе с тем оно должно совершаться тем успешнее, чем естественнее сочетание биологически оправданного сигнала с жизненно важным подкрепляющим рефлексом, а также чем меньше консерватизм наследственности. Поэтому определенный интерес может иметь проведение таких опытов на низших животных с быстрой сменой поколений и гибкой, легко изменяемой наследственностью.

Например, при помещении дафний в искусственные условия, когда они из поколения в поколение голодали на свету и получали пищу только в темноте, можно было наблюдать, что некоторые новорожденные 20-го поколения оказывались темнолюбивыми.

Примеры *отношения условных и безусловных рефлексов* дают некоторые виды поведения, вызываемые еще сигналами, как условные рефлексы, но уже ставшие врожденными, как безусловные рефлексы. Например, только вылупившийся из яйца цыпленок клюет зерна, крошки и даже нарисованные черные точки. Последнее обстоятельство свидетельствует, что это зрительный пищевой рефлекс. Однако этот рефлекс нельзя назвать условным, так как он врожденный, нельзя назвать безусловным, так как он сигнальный. От

безусловных он отличается и свойствами, так как может временно угашаться при неподкреплении.

Еще более интересный рефлекс можно наблюдать у новорожденного грачонка. Если над гнездом с только что вылупившимися грачатами громко произнести кр-р-р-а, как кричат грачи, то все птенцы мгновенно подсакивают и, опираясь на крылышки, вытягивают изо всех сил вверх головы с широко раскрытыми клювами. Этот рефлекс немедленно возникает также, если птенцов чем-нибудь обмахивать или слегка встряхнуть гнездо. Нетрудно догадаться, что все эти раздражители являются сигналами прилета родителей с кормом: грачиный крик, взмахи крыльев и, наконец, посадка на край гнезда. Если такой неподкрепляемый сигнал продлевать, реакция на него угасает. Однако через непродолжительное время она вновь восстанавливается. Это сигнальный рефлекс, но врожденный.

К этой же категории рефлексов, по-видимому, относится и пищевая двигательная реакция щенков на впервые в жизни встретившийся запах мяса, и пищевая реакция мышей на запах зерна, и слюноотделение у щенков, впервые увидевших, как едят другие собаки. Все это — врожденные акты поведения (вошедшие в наследственность) по сигналам обстановки, повторяющейся в истории вида.

К таким своеобразным формам врожденного поведения по сигналам принадлежит также *импринтинг*. Импринтинг, или запечатление, проявляется в том, что молодые животные, птицы и рыбы воспринимают первый увиденный после рождения объект как родителя и следуют за ним (К. Лоренц, 1970). В естественных условиях это действительно родители, но им может быть другое животное и даже человек. Так, гусенок, которого вывели в инкубаторе, не отстает от взявшего его человека, жалобно пищит, ожидает кормления и не обращает внимания на гусыню. Таким мнимым родителем может стать любой движущийся предмет. Свойство запечатления, полезное для незащитного молодняка, сохраняется недолго после рождения, например, у кур и уток 13—16 ч, у диких кабанов 2—3 недели, у ребенка его проявления отмечаются в возрасте от 6 месяцев.

Удивителен факт, что возникший в результате направленного обучения особи условный рефлекс и эволюционно отобранный в результате случайных мутаций безусловный рефлекс оказываются идентичными в своих проявлениях. Возникает предположение о сходных в этих случаях генетических программах.

Современная генетика, отрицая ламаркистское представление о прямом направленном влиянии индивидуального опыта на наследственность ввиду односторонности передачи информации о генетической программе ДНК в РНК, допускает прямое, через ДНК, влияние мутагенов на генетическую программу индивидуума. Однако известно, что выработка новых форм поведения вызывает изменения в структуре ДНК.

Могут ли эти изменения иметь отношение к мутагенным процессам? Если учесть, что изучаемые в эксперименте мутации вызываются мощным воздействием чужеродных веществ и энергий извне, преодолевая защитные силы организма, а в данном случае речь идет о действии собственных компонентов нейрохимического метаболизма, то возможности их эффективного воздействия «изнутри» на генетический аппарат более высоки, и такое предположение может оказаться не столь невероятным. Подобное расшатывание наследственности создает широкий выбор ее вариаций, определяющих модификации поведения. Среди этих модификаций отбор выделяет те, которые адекватны условиям жизни в той же степени, как вырабатываемые индивидуально этими условиями.

Следует, конечно, иметь в виду, что такая фундаментальная проблема, как связь условных и безусловных рефлексов, требует для своего решения дальнейших всесторонних исследований, а высказанные выше предположения представляют собой лишь повод для размышлений.

Глава 9

ИЗМЕНЕНИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПРИ РАЗНЫХ СОСТОЯНИЯХ ОРГАНИЗМА

Гибкий и подвижный механизм высшей нервной деятельности обнаруживает громадные приспособительные возможности нормального функционирования при самых разных состояниях организма.

Знание наступающих при этом изменений нервных процессов помогает лучше понимать физиологическое действие указанных факторов и искать наиболее рациональные пути использования полезных и устранения вредных результатов таких воздействий.

Влияние физической и умственной работы

Влияние физической и умственной работы на процессы высшей нервной деятельности имеет большое практическое значение. Всякий труд, даже, на первый взгляд, чисто физический, связан со сложной высшей нервной деятельностью. Каждой профессии нужно учиться. Поэтому изучение влияния физической и умственной работы на условные рефлексы является ключом к решению основных проблем физиологии труда: тренировки, утомления, рациональной организации трудовых процессов и т. д.

Феномен Сеченова. Изучая закономерности утомления при мышечной работе, И. М. Сеченов обратил внимание на то, что лучшим видом отдыха является не бездеятельность, а смена деятельности с вовлечением в работу других мышечных групп. Так, если записывать при помощи эргографа ритмические поднятия груза одной рукой,

то можно видеть, как постепенно высота поднятий уменьшается — развивается *утомление* (рис. 61, *а*). Перерыв в работе ведет к частичному восстановлению прежней высоты (рис. 61, *б*). Но если вместо отдыха поработать другой рукой (рис. 61, *в*), то восстановление оказывается гораздо более значительным (рис. 61, *г*).

Эти явления объясняются следующим образом: когда в результате работы определенных мышечных групп наступает утомление (т. е. падение работоспособности), то это означает, что соответствующие клетки двигательного анализатора не в состоянии более поддерживать свое возбуждение и начинают переходить в тормозное состояние. Если теперь привести в действие другие мышечные группы, то среди корковых клеток двигательного анализатора возникнут новые очаги возбуждения. По правилу отрицательной индукции они будут оказывать тормозящее действие на ранее существовавшие очаги возбуждения и растормаживать возникшие очаги торможения. Такому растормаживанию и подвергнутся корковые клетки, которые были заторможены в связи с развивающимся утомлением.

Итак, *утомление, развившееся при работе одних мышц, устраняется работой других мышц лучше, чем отсутствием всякой работы*. В основе такого активного отдыха лежит явление отрицательной индукции в двигательном анализаторе с растормаживанием корковых клеток, оказавшихся в тормозном состоянии.

Феномен Сеченова послужил отправным пунктом для многочисленных исследований в области физиологии труда и спорта. С учетом благотворного влияния чередующейся мышечной деятельности строятся режим работы на производстве и тренировка спортсменов. На принципе активного отдыха основаны приемы производственной гимнастики, способствующей борьбе с утомлением. Тонизирующее действие мышечных упражнений человек испытывает каждый день, когда при помощи утренней зарядки рассеивает остатки сонного торможения и поднимает работоспособность своего мозга на более высокий уровень.

Мышечная работа. Феномен Сеченова представляет собой случай благотворного влияния умеренной мышечной работы на корковую деятельность. Однако с увеличением тяжести мышечной работы ее действие на процессы высшей нервной деятельности становится все менее благоприятным. Умеренная работа приводит к увеличению



Рис. 61. Влияние работы одной рукой на скорость восстановления работоспособности другой (по И. М. Сеченову): *а* — запись работы правой рукой в течение 25 мин, *б* — продолжение записи после 10 мин отдыха, *в* — работа левой рукой в течение 2,5 мин, *г* — возобновление работы правой рукой

положительных условных рефлексов. Особенно возрастают условные рефлексы на сигналы, поступающие с кожного анализатора. Возможно, что в этом проявляется тесная связь кожного и двигательного анализаторов, обуславливающая их взаимодействие такого же типа, как взаимодействие между частями двигательного анализатора в феномене Сеченова. Что касается отрицательных условных рефлексов, то легкая работа, повышая возбудительные процессы, ведет к растормаживанию дифференцировок.

Однако при увеличении тяжести работы или увеличении ее продолжительности изменения процессов высшей нервной деятельности приобретают иной, прямо противоположный характер. Эти изменения заключаются прежде всего в том, что положительные условные рефлексы резко снижаются. В то же время дифференцировки становятся нулевыми. Видимо, ослабление возбудительных процессов приводит к относительному преобладанию тормозных. Выражением такого преобладания является также наблюдавшееся в этих опытах углубление последовательного торможения от дифференцировок.

Общие закономерности изменений высшей нервной деятельности в зависимости от тяжести работы подтвердились и в наблюдениях, проведенных на людях.

У спортсменов-подростков после забегов на разные дистанции отмечали затруднения в дифференцировании условных раздражителей и переделках их сигнального значения. Степень этих затруднений увеличивалась с тяжестью нагрузки.

Изменения условно-рефлекторной деятельности, наступающие при мышечной работе, зависят не только от тяжести работы, но и от ее характера. Особенно утомительна статическая работа, создающая длительное локальное возбуждение. Имеют большое значение и типологические различия. Так, например, в опытах с собакой сильного типа можно наблюдать увеличение условных рефлексов даже при очень тяжелой работе, при которой у собак с меньшей силой нервных процессов условные рефлексы уже резко снизили свою величину.

Таким образом, легкая мышечная работа, вызывая относительное усиление возбудительных процессов, увеличивает положительные условные рефлексы и растормаживает дифференцировки. Тяжелая мышечная работа, особенно статическая, перенапрягая возбудительный процесс в корковых клетках, приводит к падению положительных рефлексов и появлению охранительного торможения, т. е. дает картину утомления.

Умственная работа. Сведения о влиянии умственной работы на свойства процессов высшей нервной деятельности получены главным образом при исследовании условных рефлексов у учащихся или студентов.

Влияние умственной работы обычного учебного дня на различные условные рефлексы изучали, например, на группе студентов, у кото-

рых предварительно вырабатывали разнообразные условные рефлексы на простые звуковые и световые сигналы, а также связанные с использованием слова как специального раздражителя человека. К этому добавляли так называемый словесный эксперимент, в котором испытуемые отдавали отчет о своих реакциях во время хода опыта.

В результате таких исследований было выяснено, что после обычного 6-часового учебного дня наряду с некоторым нарастанием величины условных рефлексов на простые сигналы (например, звуковые) наступало удлинение латентного периода и снижение величины наиболее сложных условных рефлексов, осуществляемых с участием словесных раздражителей. В словесном отчете испытуемых появлялись ошибки. Так, например, испытуемый утверждал, что в процессе опыта он нажимал на рычаг только при слове «нажмите», в действительности же он производил нажатие и на простой звуковой сигнал. Заслуживает большого внимания тот факт, что в те дни, когда были занятия по физкультуре, изменения со стороны словесных условных рефлексов были выражены значительно слабее. Мышечная работа снимала утомление от умственной.

Описаны характерные изменения ЭЭГ при кратковременных умственных нагрузках и при разных видах умственной деятельности. Умственная работа сказывается и на вегетативных условных рефлексах. Наблюдения, проведенные на студентах, у которых были ранее выработаны сосудистые условные рефлексы, образованные на подкрепление охлаждением или нагреванием руки, показали, что после напряженной умственной работы, например во время подготовки к зачетам, эти рефлексы претерпевали резкие изменения. В большинстве случаев величина положительных условных сосудистых рефлексов становилась меньше, а некоторые полностью исчезали. Глубокие изменения наступали при этом в отрицательных условных рефлексах. Дифференцировочный раздражитель, дававший ранее только нулевые реакции, теперь стал вызывать резкое расширение сосудов. Таким образом, утомительная умственная работа может обусловить не только изменения величины условных рефлексов, но и их извращения.

Итак, *умственная деятельность, т. е. специальная высшая нервная деятельность человека, вначале сама себя усиливает, но по мере своего продолжения начинает подвергаться ослаблению за счет развития тормозных процессов.* В первую очередь страдают наиболее сложные специально «человеческие» условные рефлексы, связанные со словесными раздражениями. Чередование умственных занятий с физическими замедляет падение работоспособности корковых клеток.

Значение питания

На высшую нервную деятельность определенное влияние оказывает как общий недостаток или избыток пищи, так и недостаток или избыток отдельных ее составных частей — белков, углеводов, жиров, витаминов и неорганических веществ.

Общее голодание. *Сытная еда* снижает возбудимость нервных клеток пищевого центра. Испытанные непосредственно после еды пищевые рефлексы оказываются резко сниженными. Наоборот, задержка в поступлении пищи ведет к повышению пищевой возбудимости. Здесь имеет большое значение тип нервной системы. Поэтому условные пищевые рефлексы, например слюнные, у собак сильного типа оказываются тем выше, чем больший срок прошел после кормления. У собак слабого типа повышение пищевой возбудимости может быстро привести к достижению предела работоспособности корковых клеток. В таких случаях постановка опыта даже на 3—4 ч позднее обычного нередко ведет к снижению величины условных рефлексов.

Еще более резко выявляются изменения в условно-рефлекторной деятельности при длительном *лишении пищи*. Так, при суточном голодании происходят колебания в величине условных слюнных рефлексов, проявляющие фазный характер в зависимости от силы условных раздражителей: условные рефлексы на сильный звуковой сигнал в день голодания снижались, а условные рефлексы на слабые световой и кожно-механические сигналы повышались. В этом обнаруживается своеобразное действие голодания. Задержка в поступлении пищи приводит к повышению возбудимости пищевого центра, деятельность которого создает фон постоянного возбуждения в коре мозга. Поэтому слабые сигналы, вызывая ранее лишь небольшое условное возбуждение, теперь приводят к более значительному суммированию с фоновым возбуждением, и величина условных рефлексов на эти сигналы возрастала. В то же время сильные сигналы, вызывавшие и без того значительное условное возбуждение, при повышенной голодом возбудимости корковых клеток стали способствовать возникновению в них возбуждения, превышающего предел их работоспособности, так что рефлексы снизились (возможно даже запредельное торможение).

Показано, что изменения высшей нервной деятельности развиваются при голодании в следующем порядке.

1. Начальное повышение возбудимости коры с усилением условных рефлексов.
2. Ограничение нормальной условно-рефлекторной деятельности охранительным торможением.
3. Истощение процессов условного торможения с разрушением дифференцировок, запаздывания и т. п.
4. Истощение процессов условного возбуждения с исчезновением положительных условных рефлексов, вначале искусственных, затем и натуральных.

Белки, углеводы и жиры. Не только голодание, но и изменения в составе пищи влияют на состояние процессов высшей нервной деятельности. Если у крыс, получающих разное количество белка, вырабатывать оборонительные условные рефлексы на звуковые и световые сигналы, сопровождаемые электрокожным раздражением лапы, то прочность вырабатываемых рефлексов у них оказывается различной. Из рис. 62 видно, что у крыс, получавших наибольшее количество белков, условные оборонительные рефлексы оказались в среднем вдвое более прочными, чем у остальных. Еще более наглядно выступает влияние белка пищи на условные рефлексы крыс, если наблюдать за характером условных двигательных реакций. У крыс, находящихся в условиях белкового голодания, двигательная реакция на сигнал большей частью представляет собой очень слабое одиночное вздрагивание. В то же время двигательная реакция крыс, получавших много белка, состоит, как правило, из повторных рывков, не уступающих по интенсивности безусловной реакции на электрический ток.

Если увеличивать или уменьшать порцию мяса в суточном рационе собаки (при неизменной его калорийности), то это заметно отражается на условных слюнных рефлексах. С первых же дней недостаток белка (0,2 г/кг массы животного) ведет к постепенному растормаживанию дифференцировок. Следовательно, наиболее уязвимыми в этом отношении оказываются процессы внутреннего торможения. Однако положительные условные рефлексы не обнаруживают значительных изменений даже при месячном содержании собаки на таком недостаточном белковом рационе.

Избыток белка (6,0 г белка/кг массы), наоборот, быстро улучшает дифференцировку, т. е. делает ее более полной. Положительные условные рефлексы возрастают по величине и становятся более прочными. Однако после содержания собаки примерно в течение 1 месяца на рационе питания с избытком белка наступают изменения другого рода. Дифференцировки остаются полными, но положительные рефлексы снижаются.

Существуют наблюдения, что повышенное содержание жира в пище собак ведет к изменениям условных слюноотде-

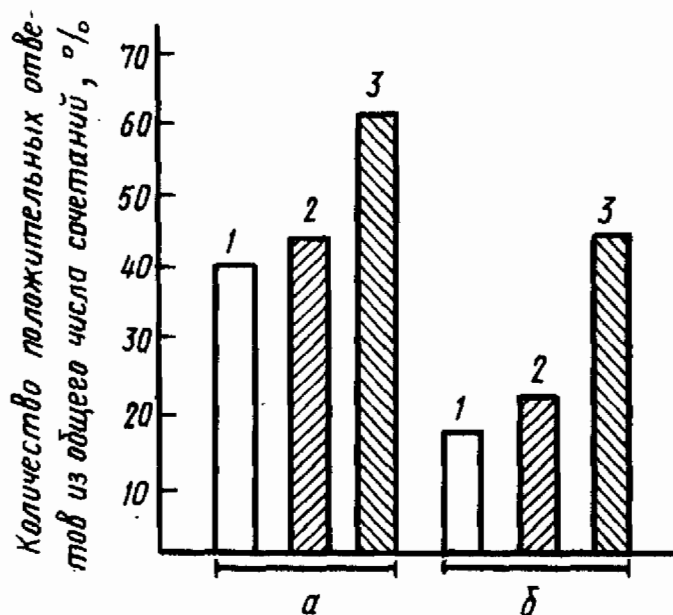


Рис. 62. Прочность оборонительного условного рефлекса на метроном у крыс при разном содержании белка в пище (по А. И. Макарычеву и М. А. Сергеевой):

а — условная реакция отдергивания лапки, б — условная реакция писка; 1 — крысы на рационе, содержащем лишь следы белка, 2 — крысы на рационе, содержащем 18 % белка, 3 — крысы на рационе, содержащем 36 % белка

длительных рефлексов, что свидетельствует о повышении возбудимости нервных клеток коры. Преимущественно *углеводная пища* вызывает противоположные изменения условно-рефлекторной деятельности, т. е. снижение корковой возбудимости.

Таким образом, недостаток белка сравнительно быстро приводит к ослаблению условного торможения, избыток — к его усилению наряду с усилением условного возбуждения. Длительное пребывание на избыточном белковом питании может привести к ослаблению возбудительных процессов. Преобладание жиров в пище способствует повышению возбудимости коры, а преобладание углеводов — ее снижению.

Витамины. Влияние *авитаминоза С* на высшую нервную деятельность изучали на обезьянах с выработанными условными пищевыми рефлексами нажатия на рычаг, за которым следовало открытие кормушки (Н. Л. Норкина, 1951). После содержания на пищевом рационе, лишенном витамина С, обезьяны в ответ на условный сигнал уже не нажимали на рычаг с прежней быстротой и силой. Движения их становились неуверенными: они направлялись то к рычагу, то к кормушке. В общем поведении животных также наступили перемены — исчезла свойственная им обычно подвижность и живость ориентировочных реакций. Ко времени, когда в крови оставались лишь следы витамина С, движения по условному сигналу к рычагу резко замедлились, число незавершенных реакций возросло и участились случаи полного выпадения условных рефлексов. Когда же обезьяну перевели на обычное кормление и уровень витамина С в крови достиг нормы, условные пищевые рефлексы быстро восстановились, возобновилась подвижность и прежняя игривость в поведении.

Таким образом, недостаток в пище витамина С ведет преимущественно к ослаблению возбудительных процессов в коре головного мозга.

Авитаминоз В₁, как известно, приводит к тяжелым нервным расстройствам как движений, так и чувствительности (болезнь бери-бери). Опыты на собаках показали, что развитие авитаминоза В₁ сопровождается резкими изменениями в высшей нервной деятельности в результате нарушения уравновешенности и общего ослабления тормозного и возбудительного процессов.

В то время как недостаток витамина В₁ оказывает столь значительное влияние на высшую нервную деятельность, его избыток переносится организмом без вредных последствий. Так, при даче собакам с пищей значительных доз витамина В₁ (50 мг в течение 100 дней) не было обнаружено никаких изменений условных рефлексов. Лишь подкожное введение растворов витамина В₁ в дозах 10—20 мг вызывало временную неустойчивость условных слюнных рефлексов, нарушение силовых отношений и растормаживание дифференцировок.

Итак, избыток, *витамина В₁* не нарушает нормального течения

нервных процессов, недостаток же его ведет к быстрому ослаблению и нарушению нормальных соотношений между ними

Влияние витамина D заключается в ослаблении положительных условных рефлексов и продлении следов действия отрицательных. Например, если на фоне дачи витамина D испытывать действие положительных раздражителей вслед за дифференцировкой или условным тормозом, то положительные рефлексы оказываются полностью заторможенными. Поскольку при введении витамина D происходит повышение в крови содержания солей кальция, весьма вероятно, что последний может обуславливать наблюдаемые изменения высшей нервной деятельности. Это тем более вероятно, что гормоны паращитовидных желез, также повышающие уровень кальция в крови, действуют на условные рефлексы подобно избыточному введению в организм витамина D.

Таким образом, влияние витамина D на высшую нервную деятельность, видимо, связано с действием солей кальция и выражается в усилении тормозных процессов с относительным ослаблением возбуждающих.

Гормональные влияния

Железы внутренней секреции являются исполнителями многих рефлекторных регуляций. Вместе с тем гормоны поддерживают нормальное функциональное состояние и самих нервных клеток. Поэтому при нарушении работы желез внутренней секреции, например в связи с возрастными или патологическими изменениями в организме, нарушается и нормальный ход высшей нервной деятельности.

Половые гормоны. Общеизвестно, что в определенные периоды жизни человека, например в годы полового созревания или к старости, изменяется и состояние его психики. В этом проявляются изменения гормональных функций половых желез.

Влияние половых гормонов на процессы высшей нервной деятельности изучали в разных аспектах. При половом возбуждении были отмечены неустойчивость и снижение величины ранее выработанных у собак условных рефлексов и трудности образования новых. Действие мужских половых гормонов на условные рефлексы выявили на собаках-самцах в опытах во время полового возбуждения, вызванного самкой в период течки. В этих условиях наблюдали сначала повышение всех ранее выработанных условных рефлексов, а затем их снижение с развитием уравнительной и парадоксальной гипнотических фаз. При повторном половом возбуждении его тормозящее действие на условные рефлексы не угасало. На этом основании наблюдаемое торможение было отнесено к типу безусловного.

О влиянии женских половых гормонов на высшую нервную деятельность можно судить по резкому изменению условных рефлексов, которое наблюдали у самок в период течки, а также во время

беременности и лактации. Так, во время течки у кошек условные рефлексы уменьшались, латентный период удлинялся. Новые условные рефлексы образовывались с трудом и были крайне неустойчивы.

Резкие изменения условно-рефлекторной деятельности под влиянием половых гормонов происходили у обезьян. Так, у самцов низших обезьян в периоды усиленной половой активности затруднялось образование условных пищевых рефлексов и нарушались ранее выработанные вплоть до отказа от еды. У половозрелых шимпанзе спокойного флегматичного типа в стадии отека наружных половых органов, когда содержание половых гормонов в крови достигает максимума, условные и безусловные рефлексы возрастали и становились более регулярными, а у беспокойных легко возбудимых рефлексы нарушались и часто выпадали. В период спаривания у самца гамадрилла, изолированного от самки, условный пищевой рефлекс не образовывался даже после 60 сочетаний, тогда как у самки он был выработан, как обычно, после 8 и упрочился после 20 сочетаний.

Общее значение постоянного влияния гормонов для процессов высшей нервной деятельности было выявлено в систематических и разнообразных исследованиях на кастрированных животных, проводившихся на протяжении многих лет в лабораториях И. П. Павлова. Оказалось, что у собак разного возраста и разного типа нервной системы в результате кастрации проявляются самые разнообразные отклонения в ходе условных рефлексов. Однако общим для всех кастрированных животных было резкое ослабление как возбуждательного, так особенно и тормозного процессов. У всех животных, кроме того, появлялась так называемая *циркулярность корковой деятельности*, т. е. чередование периодов, отличающихся то высокими, то низкими величинами условных рефлексов. Наконец, почти у всех них развивалась сонливость. Таким образом, кастрация приводила к «инвалидности» нервной деятельности.

Резкое ослабление корковых процессов возбуждения и торможения после кастрации приводило также к тому, что любое перенапряжение этих процессов легко могло вызвать развитие патологических состояний высшей нервной деятельности по типу неврозов. Отмечают, что у самок кастрация вызывает менее значительные нарушения высшей нервной деятельности. Однако у собаки-самки слабого типа кастрация вызвала хаотичность условно-рефлекторной деятельности.

В действии половых гормонов на условные рефлексы обнаружены видовые различия. Так, кастрация вызывала резкое ослабление корковых процессов, особенно тормозных, у обезьян и лошадей, но сравнительно мало отражалась на условно-рефлекторной деятельности котов и кроликов.

Изменения высшей нервной деятельности при кастрации очень сходны с изменениями, наблюдавшимися при старении, когда также

затрудняется образование новых условных рефлексов. Однако ранее выработанные рефлексы оказываются более устойчивыми. У старых собак наблюдалась слабость внутреннего торможения. При этом растормаживались сначала тонкие дифференцировки, затем более грубые. Нарушения подвижности нервных процессов ярко проявились в опытах с двусторонней переделкой положительного и отрицательного условных рефлексов.

Известны попытки восстановления старчески измененной высшей нервной деятельности, как и других функций организма, при помощи половых гормонов. Так, в медицинской литературе описаны способы «омоложения» путем впрыскивания экстрактов половых желез (Е. Броун-Секар, 1889), перевязки семявыносящих протоков, пересадки половых желез. Однако точные наблюдения показали, что операции «омоложения» приводили лишь к временному улучшению состояния, после чего быстро развивались явления старческого упадка.

В случае беременности подопытных собак отмечали неустойчивость и снижение величины условных рефлексов, растормаживание дифференцировок. Исследования динамики состояния высшей нервной деятельности на протяжении беременности показали, что в ее 1-й период (20—22 дня) условные рефлексы становятся неустойчивыми с общей тенденцией к возрастанию их величины, во 2-й период (22—44 дня) рефлексы более устойчивы, но несколько уменьшаются, в 3-й — (44—60) вновь появляется неустойчивость условных рефлексов и в 4-й период (3—5 дней перед родами) происходит их резкое снижение. При этом во все периоды беременности безусловные секреторные рефлексы возрастали, безусловное торможение усиливалось, а условное ослабевало, что проявлялось в легком растормаживании дифференцировок.

Таким образом, можно заключить, что *половые гормоны играют важную роль в обеспечении необходимой степени возбудимости и работоспособности корковых клеток.*

Гормоны щитовидной железы. Гипер- или гипофункции щитовидной железы оказывают влияние на высшую нервную деятельность, что проявляется, например, в нарушениях психики человека на фоне заболеваний, вызванных изменением функции щитовидной железы.

При гипотиреозах (пониженная функция щитовидной железы) условные рефлексы вырабатываются с трудом, имеют большие латентные периоды, особенно замедлено образование речевых реакций, безусловные рефлексы снижены. Изучение условных пищевых рефлексов у детей при разной степени недостаточности функций щитовидной железы выявило слабую возбудимость и пониженную работоспособность коры больших полушарий головного мозга. Препараты тироксина способствовали в этих случаях увеличению условных рефлексов.

Удаление щитовидной железы у животных приводило к резкому падению возбудимости корковых клеток и ослаблению тормозного процесса. Условные слюнные рефлексy, особенно пищевые, вырабатывались с трудом. Дифференцировка удавалась лишь при оборонительном рефлексe с электрокожным подкреплением, и то при значительной силе тока.

У молодых животных после удаления щитовидной железы наблюдались особенно большие отклонения в выработке условных рефлексов по сравнению с контрольными животными одного и того же помета.

Не только недостаток гормонов щитовидной железы, но и избыток их (гиперфункция щитовидной железы) также приводит к нарушениям высшей нервной деятельности. Условные рефлексy при тиреотоксикозах вырабатываются быстро, но оказываются очень нестойкими, легко развиваются фазовые состояния, безусловные рефлексy резко увеличены.

В экспериментальных условиях собакам в пищу систематически добавляли высушенную ткань щитовидной железы, после чего вскоре наступало резко выраженное нарушение тормозных процессов. Собаки не только перестали отличать отрицательный условный раздражитель от положительного, но величина условного слюнного рефлексa на отрицательный сигнал иногда даже превышала величину положительного рефлексa. При дальнейшем кормлении собак щитовидной железой наступали резкие изменения и положительных рефлексов: латентные периоды их укоротились, а величина возросла. Все это свидетельствует о резком повышении возбудительного процесса в этот период.

В зависимости от дозы препараты гормона щитовидной железы могут различным образом влиять на корковую деятельность. Так, по показателям условных слюноотделительных рефлексов у собак тиреоидин в малых дозах усиливает и концентрирует возбудительные и тормозные процессы в коре мозга, а в больших дозах вызывает запредельное торможение.

По показателям условных двигательных пищевых и оборонительных рефлексов у кур и голубей тиреоидин в умеренных дозах повышает возбудимость больших полушарий, а в больших дозах и при длительном введении вызывает развитие явлений торможения.

Характер и степень нарушений условно-рефлекторной деятельности зависели от типа нервной системы подопытных животных. Так, у собак сильного типа тиреоидин вначале вызывал увеличение условных рефлексов и растормаживание дифференцировок, а у собак слабого типа — сразу уменьшение как условных, так и безусловных рефлексов.

Следовательно, гормоны щитовидной железы оказывают специфическое действие на высшую нервную деятельность, ускоряя и усиливая протекание основных нервных процессов.

Влияние гормонов паращитовидных желез. Введение гормона паращитовидных желез вызывало у собак кратковременное повышение условно-рефлекторной деятельности, которое сменялось снижением величины условных рефлексов, ускорением их угашения, усилением последовательного торможения, развитием сонливости. При экстирпации паращитовидных желез наступает резкое ослабление и даже полное исчезновение условных и безусловных оборонительных рефлексов у собак. Кроме того, нарушаются отношения между возбуждательными и тормозными процессами за счет ослабления возбуждательного, создающего относительное преобладание тормозного.

Таким образом, гормон паращитовидной железы, видимо, путем регулирования уровня кальция в крови поддерживает работоспособность корковых клеток главным образом путем активации возбуждательных процессов.

Гормоны надпочечников. Помимо фактов влияния патологии надпочечников на состояние психической деятельности человека, показано, что гормоны коркового слоя (кортикостероиды) снимают утомление, а гормон мозгового вещества (адреналин) активизирует эмоциональную сферу.

Частичные экстирпации надпочечников у собак приводят к глубоким и длительным изменениям высшей нервной деятельности. Положительные условные рефлексы изменялись у животных разного типа нервной системы по-разному, более определенными были изменения отрицательных рефлексов.

Характерное нарушение тормозных процессов проявлялось в том, что угашение всех рефлексов протекало значительно медленнее, чем в норме, а восстановление угашенного рефлекса происходило быстрее. Кроме того, наступали резкие искажения силовых отношений раздражителей и реакций.

При удалении мозгового вещества надпочечников обнаружены разнообразные нарушения условных рефлексов, также зависящие от типов нервной системы подопытных собак. Но для всех подопытных животных характерным было ослабление процессов внутреннего торможения с 1-й недели после операции. Раздражительный же процесс сначала усиливался, а затем ослабевал. Эти нарушения были длительными и проявлялись больше у собак с малой силой корковых процессов. Безусловные слюнные рефлексы были повышены у всех животных с 9—10-го дня после операции и к 3-му месяцу превышали исходную величину примерно на 20 %.

Введение адреналина способствовало нормализации условно-рефлекторной деятельности. Однократное введение собакам кортизона в малой дозе вызывало значительное увеличение положительных условных слюнных рефлексов, сменявшееся их уменьшением (рис. 63).

Улучшалась и дифференцировка. Однако у животных со слабыми процессами возбуждения и торможения возникали нарушения услов-

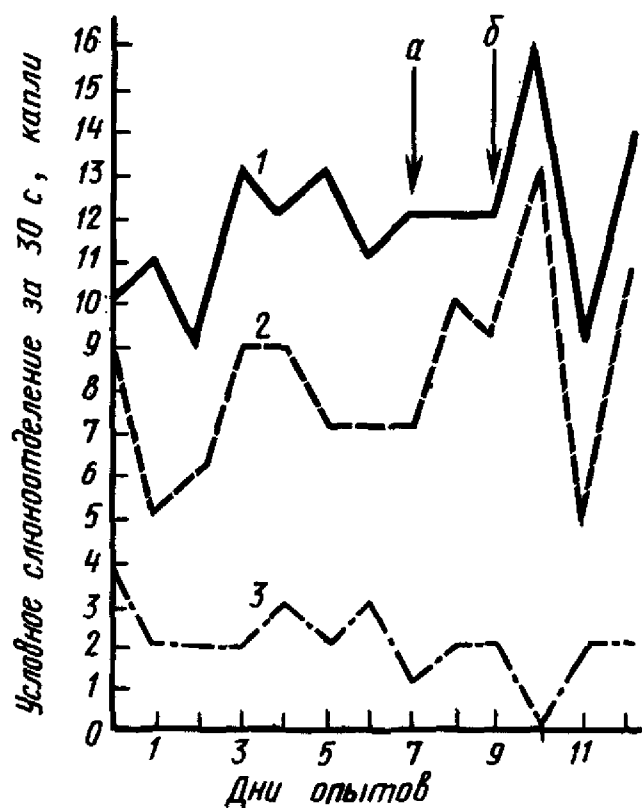


Рис. 63. Изменения условных рефлексов у собаки после введения кортизона в дозе 0,25 мг на 1 кг массы (по Н. Николаеву):

а — контрольное введение физиологического раствора, *б* — введение кортизона; 1 — слюноотделение на зуммер, 2 — то же, на свет, 3 — то же, на метроном 60 ударов/мин (дифференцировочный раздражитель)

Гормоны гипофиза. Клиническая эндокринология дает много примеров того, что поражения гипофиза сопровождаются разнообразными нарушениями высшей нервной деятельности больных. Одни из влияний гипофиза на деятельность коры мозга могут осуществляться через стимулирующее действие гонадотропного гормона его передней доли на половые железы. По-видимому, таким путем некоторые формы гиперфункции гипофиза вызывают патологическое преобладание процессов возбуждения. Иное действие на процессы высшей нервной деятельности оказывают гормоны задней доли гипофиза. Так, введение больших доз этих гормонов собакам приводило к угнетению условных пищевых слюноотделительных рефлексов. Однако угнетение условных рефлексов наблюдали и в результате гиповизэктомии. Возможно, это объясняется относительным преобладанием в норме стимулирующего действия гонадотропного гормона.

Другим объяснением противоречивых результатов, полученных при изучении влияния гипофиза на условно-рефлекторную деятельность, может быть наличие фазности в его действии. Об этом свидетельствуют данные об изменении условных двигательных оборонительных рефлексов у собак под влиянием длительного при-

но-рефлекторной деятельности. Гидрокортизон, введенный крысам, укорачивал время поисков животными выхода из лабиринта и уменьшал количество ошибок в выборе ими пути.

Интересные данные были получены в опытах на собаках, которым вводился гормон гипофиза, усиливающий естественную выработку гормонов надпочечниками, — адренокортикотропный гормон (АКТГ). Наблюдение за слюнными условными рефлексам у этих животных показало, что характер влияния АКТГ очень зависит от типологических особенностей нервной системы собак.

Таким образом, гормоны мозгового и, в особенности, коркового вещества надпочечников могут усиливать и возбуждательные, и тормозные процессы, повышая работоспособность клеток коры головного мозга и способствуя нормализации ее деятельности в случаях нарушения.

менения препаратов гипофиза; показано, что это действие зависит от текущего состояния коры мозга.

Итак, *гипофиз вторично повышает условно-рефлекторную деятельность с помощью гонадотропного гормона, а гормонами задней доли может ее стимулировать или угнетать в зависимости от количества гормона и длительности его действия.*

Фармакологические воздействия

Изучение действия фармакологических веществ на высшую нервную деятельность животных и человека имеет значение для познания ее механизмов и восстановления ее нарушений. По поводу классификации веществ, действующих на высшую нервную деятельность, существуют разногласия, поэтому приводимая ниже классификация имеет условный характер.

Психотропные средства. В группе *нейролептиков* из средств адренолитического действия в психиатрии широко применяют *аминазин* как средство, снижающее возбуждение. В эксперименте на животных он обнаружил нормализующее влияние на условно-рефлекторную деятельность, нарушенную невротическим срывом. У собак-невротиков восстанавливались оборонительные условные рефлексы на ранее выработанный стереотип раздражителей. Однако величина положительных условных рефлексов под действием аминазина снижалась. Аналогичные результаты были получены и при изучении слюноотделительных условных рефлексов у собак, а также при исследовании условных рефлексов у обезьян. Аминазин оказывал угнетающее действие на двигательные оборонительные рефлексы у крыс, выработанные на электрокожном подкреплении. У кроликов аминазин в дозах 0,5—1,5 мк/кг снижал величину двигательных пищевых условных рефлексов.

Аминазин угнетает общее поведение, особенно ослабляет агрессивные реакции, нарушает дифференцировки и запаздывание. Однако в некоторых исследованиях отмечено первоначальное небольшое увеличение условных рефлексов. В зависимости от типа нервной системы собак одна и та же доза аминазина могла вызывать у них противоположные эффекты. •

Под действием аминазина у кроликов становились реже ритмы электрической активности промежуточного мозга, увеличивалась амплитуда колебаний основных ритмов коры; активность альфа-ритма замедлялась до 4—5 колебаний/с; у людей усиливалась фоновая ритмика ЭКоГ.

При испытании действия разных доз аминазина на слюнные и двигательные рефлексы у собак оказалось, что в малых дозах он увеличивает латентные периоды и снижает величину положительных условных слюнных рефлексов, не нарушая дифференцировок, в то время как двигательные условные рефлексы осуществляются быстро и правильно, несмотря на сонливость животных. При увеличении

дозировки нарастает угнетение всех условных рефлексов до полного их исчезновения.

Считают, что влияние аминазина на процессы высшей нервной деятельности связано с его избирательно угнетающим действием на восходящую активирующую систему ствола мозга. Однако показано, что он оказывает влияние и на многие другие структуры мозгового ствола. В частности, аминазин резко угнетает ядра заднего гипоталамуса, связанные с агрессивным-оборонительным поведением, и несколько повышает возбудимость гиппокампа.

Галоперидол также принадлежит к нейролептикам, но является производным бутирофенона. Он угнетает оборонительные условные рефлексы у крыс уже в очень малых дозах (0,1—0,2 мкг/кг). Еще меньшие дозы нарушают процессы внутреннего торможения при дифференцировке (0,06 мг/кг) и угашении (0,02 мг/кг). Галоперидол — весьма эффективное средство при экспериментальных неврозах у кошек.

Резерпин (алкалоид из растения *Rauwolfia*) угнетает условно-рефлекторную деятельность, что показано на собаках, кошках, крысах, обезьянах. От тормозит преимущественно оборонительные условные рефлексы, а также выработанные с условной реакцией страха.

Таким образом, *нейролептические средства снимают избыточное возбуждение и могут выводить из невротических состояний, особенно связанных с дефицитом торможения.*

В группу *транквилизаторов* входят такие вещества, как *мепробамат, седуксен, элениум, диазепам.*

Транквилизаторы в отличие от нейролептиков в обычных дозах, как правило, не угнетают классические пищевые и оборонительные условные рефлексы, а в малых дозах даже облегчают их, снимая напряжение тревоги и страха. Угнетение условных рефлексов большими дозами этих веществ при их повторных введениях исчезает, что объясняют адаптацией.

Транквилизаторы преимущественно действуют на лимбическую систему мозга человека, где происходит интеграция отрицательных эмоциональных реакций. Поэтому не образуются временные связи со словами, несущими отрицательные эмоции, при возможности их выработки на невербальные раздражители.

Таким образом, *транквилизаторы, снимая состояние тревоги в малых дозах, улучшают условно-рефлекторную деятельность.*

Антидепрессанты отличаются более широким спектром своего стимулирующего влияния, оказывая холинолитическое действие. Так, *коразол* оказывает «пробуждающее» действие при глубоком подавлении высшей нервной деятельности снотворными средствами или наркотиками. *Стрихнин* усиливает пищевые условные рефлексы, что было установлено еще в лаборатории И. П. Павлова. В дозе 0,088 мг/кг он увеличивал оборонительный условный рефлекс у кошек, а в дозе 0,2 мг/кг улучшал выработку дифференцировок

у крыс. *Пикртоксин* (0,75—1,25 мг/кг) облегчает решение лабиринтных задач крысами.

Антидепрессанты активируют возбуждательные процессы и способны восстанавливать высшую нервную деятельность, подавленную наркотиками.

Седативным средством усиления тормозных процессов является *бром*. Препараты брома, главным образом в виде бромистого натрия, издавна использовали в медицине в качестве успокаивающего средства. При этом действие брома расценивали как снижающее повышенную возбудимость нервной системы. Однако уже первые исследования изменений условных рефлексов после введения брома, произведенные в лаборатории И. П. Павлова, показали, что в основе благоприятного действия брома лежит не подавление процессов возбуждения, а усиление тормозных процессов. Выяснилось, что под влиянием введения брома усиливается выработка условного тормоза.

Например, у одной из очень возбудимых подопытных собак не удавалось образовать условно-тормозные комбинации из тона органной трубы и теплового сигнала условного пищевого рефлекса, несмотря на то, что эта комбинация применялась без подкрепления более 20 раз. После же введения брома звук трубы сразу приобрел способность тормозить условный рефлекс на тепло.

Введение брома улучшает также развитие запаздывания при отставленных условных рефлексах. Бром способствует концентрации тормозного процесса. Так, если у собаки в процессе опыта появляется сонливость, то ее можно устранять бромом.

При исследовании содержания брома в крови подопытных собак, у которых изучали тип высшей нервной деятельности, оказалось, что у собак сильного типа концентрация брома была выше (0,27—0,46 мг %), чем у собак слабого типа (0,12—0,29 мг %).

Описаны значительные видовые различия в чувствительности животных к бромиду. Так, бром не оказывает такого положительного влияния на процессы внутреннего торможения у голубей, как у собак, а при увеличении дозы быстро начинает их угнетать.

Усиливающее и концентрирующее тормозной процесс действие брома проявляется лишь при определенных его дозах, величина которых оказывается строго индивидуальной. Например, при изучении его влияния на условный отряхивательный рефлекс у кроликов оказалось, что дозы брома 0,1—1,0 г/кг усиливают дифференцировочное торможение, а 3,0 г/кг приводит к растормаживанию. При экспериментальном изучении типа высшей нервной деятельности бром используют как специальный индикатор силы тормозного процесса.

Препараты брома используют также для лечения нарушений высшей нервной деятельности, связанных с ослаблением тормозного процесса.

Таким образом, в определенных дозах седативные средства (в частности, бром) улучшают выработку всех разновидностей

условного торможения, а также способствуют его концентрации. Большие их дозы ведут к перенапряжению торможения, в результате чего может произойти ослабление тормозного процесса.

Ноотропные вещества выделились недавно как средства, повышающие функциональное состояние высших отделов мозга и применяемые для лечения психических заболеваний. Наиболее типичный их представитель — *пирацетам* — в экспериментах ускорял выработку условных рефлексов избегания в лабиринте с водой у мышей, предотвращал у них выпадение памяти при гипоксии и оказывал многие другие положительные влияния на процессы высшей нервной деятельности. Пирацетам применяют при явлениях нарушения мозгового кровообращения.

Таким образом, *ноотропные средства улучшают деятельность мозга, повышают работоспособность механизмов мышления.*

Галлюциногены, как указывает их название, вызывают галлюцинации, преимущественно зрительные, появление фантастических образов, искаженного восприятия окружающего мира, ощущения собственного тела и времени. Так действуют индольные производные, из которых наиболее известен диэтиламид лизергиновой кислоты (ДЛК), производные некоторых катехоламинов (мескалин) и вещество, выделенное из гриба *Amantia muscaria*, а затем синтезированное (мускимол).

Все галлюциногены угнетают условные рефлексы. Особенно чувствительны к ним люди и обезьяны, у которых доза ДЛК, вызывающая нарушения, в сотни раз меньше, чем у собак, и в тысячу раз меньше, чем у крыс.

ДЛК в дозе 0,08—0,125 мг/кг и мескалин в дозе 11—15 мг/кг полностью подавляли у крыс пищевые и мало влияли на оборонительные условные рефлексы. Вместе с тем ДЛК в дозе 0,15 мг/кг замедляла угашение условного оборонительного рефлекса и нарушала дифференцировки, а мескалин в дозе 25 мг/кг, наоборот, ускорял угашение.

Таким образом, *галлюциногены вызывают извращения восприятий и тормозят положительные условные рефлексы, действуя в основном на подкорковом уровне анализа поступающей информации.*

Психостимуляторы. Так называют вещества, в умеренных дозах улучшающие высшую нервную деятельность, особенно возбуждательные процессы. Типичный их представитель — *кофеин*. Он поступает в организм в составе чая и кофе — напитков, которые с незапамятных времен известны своим возбуждающим действием.

Специальные исследования действия кофеина на высшую нервную деятельность показали, что этот алкалоид усиливает процессы возбуждения в коре головного мозга. Он задерживает угасание условных рефлексов, устраняет запаздывание отставленных условных рефлексов и ведет к растормаживанию дифференцировок.

Однако такое действие кофеина можно объяснить не только усилением процессов возбуждения, но и угнетением другого нерв-

ного процесса — торможения. Подобно бромю, кофеин оказывает свое усиливающее действие лишь в определенных дозах.

Предельные дозы кофеина колеблются от 0,03 до 0,5 г/кг для разных животных. Например, у коров подкожное введение 5—20 мл 20 % раствора натриево-бензойной соли кофеина (0,36—1,44 г чистого кофеина) уже вызывало явления торможения условных рефлексов типа запредельного. У голубей кофеин в дозах 0,002—0,01 г/кг усиливал положительные условные рефлексы, а в дозах 0,003—0,1 г/кг ослаблял их.

Однако усиливающее рефлексы действие кофеина, по-видимому, не сводится к простому повышению возбудимости корковых клеток. Так, прямое измерение порогов раздражения коры у кошек через хронически вживленные электроды показало, что несмотря на введение кофеина в дозах, увеличивающих условные рефлексы, пороги прямого раздражения корковых клеток не снижались, а при введении больших доз (свыше 100 мг/кг) даже возрастали, что может объяснить активацию условных рефлексов его влиянием на подкорковые уровни их осуществления.

Другой представитель психостимуляторов — *фенамин*. Действие фенамина (аналогичный ему заграничный препарат — бензидрин) исследовали при употреблении этого препарата людьми, в опытах на обезьянах, собаках, крысах и кроликах. Во всех исследованиях выявлено характерное свойство фенамина — усиливать процессы возбуждения в коре головного мозга особенно при утомлении. При этом оказалось, что чувствительность к фенамину сильно колеблется.

В опытах на обезьянах показано, что малые дозы фенамина (0,1—0,5 мг/кг) ускоряют, а большие дозы (1 мг/кг) замедляют условные оборонительные реакции. Действие фенамина было более выражено у животных слабого типа нервной системы или находящихся в сонливом состоянии.

Как показали наблюдения на человеке, прием фенамина в малых дозах способствует устранению сонливости и утомления. При этом человек лучше и точнее производит как физическую, так и умственную работу. В основе такого подъема работоспособности лежит усиление фенамином коркового процесса возбуждения. Действие фенамина длится несколько часов, после чего усиление возбуждительно-го процесса сменяется его угнетением.

Исследования нейронной активности структур коры и подкорковых структур мозга кролика при выработке условного оборонительного рефлекса на звук показали, что под действием фенамина число «обучающихся» нейронов увеличивается в коре и уменьшается в стриопаллидарных образованиях.

Психостимулятором является и *эфедрин* — алкалоид, который применяется в качестве тонизирующего и возбуждающего средства. По своей химической структуре он близок к адреналину. Подобно адреналину, эфедрин оказывает благотворное влияние на нарушенную нервную деятельность. Однако у здоровых собак однократное

введение эфедрина в так называемых средних терапевтических дозах для человека (0,2—0,5 мг/кг) ведет к снижению условных слюноотделительных пищевых рефлексов, главным образом на слабые положительные раздражители без нарушения дифференцировок. Увеличение пищевых условных рефлексов наступало лишь при гораздо меньших дозах (0,005—0,06 мг/кг). Оборонительные двигательные условные рефлексы при многократных инъекциях эфедрина в дозе 1 мг/кг усиливались, а при дозе 10 мг/кг угнетались.

Корень женьшеня (*Panax ginseng*) приобрел известность как средство разностороннего стимулирующего действия на организм. Примененный в малых дозах он увеличивал положительные условные рефлексы и усиливал дифференцировочное торможение; высокие дозы его вызывали снижение положительных условных рефлексов и нарушение дифференцировок.

Экстракты корня женьшеня в экспериментах на крысах уменьшали латентный период условной двигательной реакции и улучшали дифференцировки, а в наблюдениях на людях увеличивали интенсивность и подвижность корковых процессов, восстанавливали нервные и психические нарушения. Настойка биомассы культуры тканей женьшеня повышала работоспособность мышей по показателям способности держаться на воде длительное время (табл. 14).

Таблица 14. Влияние женьшеня на продолжительность плавания мышей (по Ф. П. Крендалю и др.)

Доза, мг/кг	Длительность плавания мышей, с	
	контрольные	получавшие женьшень
2,5	240	289
5,0	344	591
10,0	382	651

Электрофизиологическое исследование усвоения ритмов световых мельканий корой кролика обнаружило, что через 3 ч после введения 1,0 мл экстракта женьшеня заметно расширяется диапазон усваиваемых ритмов в сторону более высоких частот. Это действие препарата усиливалось при многократном его применении. Введение крысам в желудок через день 0,05 мл 10 %-ного раствора экстракта женьшеня ускорило образование оборонительных рефлексов перебегаания по сигналу метронома из одной половины камеры, где крыса получала удары тока, в другую, а также ускоряло выработку дифференцировок. В опытах на старых крысах однократное введение препарата женьшеня в дозе 15 мг/кг вызывало улучшение их условно-рефлекторной деятельности. При изучении действия женьшеня на высшую нервную деятельность человека путем так называемой «корректирующей методики» с вычеркиванием заданных

букв из таблицы оказалось, что однократный прием 30 мл 3 %-ной настойки корня заметно способствует упрочению условной двигательной реакции.

Таким образом, *психостимуляторы в умеренных дозах усиливают процессы возбуждения, особенно при его ослаблении вследствие утомления (кофеин) или подавления сонным торможением (фенамин). Однако их большие дозы или длительное их применение могут привести к истощению корковых клеток и невротическим срывам.*

Наркотики и снотворные средства. Применение наркотиков, которые обладают анальгизирующим эффектом, в практике медицины для обезболивания, а также широкое использование средств против бессонницы побудило к изучению влияния разнообразных наркотиков и снотворных препаратов на высшую нервную деятельность. В лаборатории И. П. Павлова было установлено, что *хлоралгидрат, веронал, люминал* угнетают положительные условные рефлексы, вызывают ослабление и широкую иррадиацию процессов внутреннего торможения.

Действие наркотиков и снотворных средств на высшую нервную деятельность сходно по своему физиологическому механизму с действием алкоголя. Разница состоит лишь в том, что они быстрее переходят от подавления тормозного к подавлению возбудительного процесса. Например, под влиянием малых доз хлоралгидрата происходит укорочение запаздывания в ранее выработанном запаздывающем условном рефлексе, нарушаются дифференцировки и растормаживается угашенный условный рефлекс. Однако положительный условный рефлекс при этом не уменьшается.

Угнетение условно-рефлекторной деятельности *барбитуратами* имеет выраженное длительное последствие. У собак, перенесших пентоталовый или гексеналовый наркоз, в ближайшие 1—3 дня снижаются величины и удлиняются латентные периоды положительных условных рефлексов, растормаживаются дифференцировки. Затем наступает кратковременное повышение условно-рефлекторной деятельности. У людей замедляются ритмы ЭЭГ и изменяются вызванные потенциалы.

Барбамил в дозах ниже 5 мг/кг улучшал у собак дифференцировочное и запаздывательное торможение, а в дозах выше 5 мг/кг ухудшал их. Введение барбамила под кожу в течение 12 дней подряд в дозе 1—3 мг/кг вызывало у нормальных собак уменьшение положительных слюнных пищевых условных рефлексов и нарушение дифференцировок.

Морфин угнетает условные рефлексы, что было показано еще в лаборатории И. П. Павлова. Так действуют и другие наркотики. В последние годы большое внимание уделяют эндогенным пептидам, в частности, *эндорфину* — препарату значительно более активному, чем морфин, и обладающему, как и другие *нейропептиды*, влиянием на высшую нервную деятельность.

Эффектом, схожим с наркоманическим, обладает и *этиловый алкоголь*. Общеизвестно действие спиртных напитков на поведение человека. Это действие на первый взгляд можно определить как возбуждающее. Однако в лаборатории И. П. Павлова было установлено, что алкоголь, подобно наркотикам и снотворным, угнетает основные процессы высшей нервной деятельности. Экспериментальные исследования действия алкоголя на условные рефлексы показали, что в основе алкогольного возбуждения лежит не усиление возбuditельного процесса, а ослабление процесса торможения.

Так, например, в опытах на собаках обнаружено, что однократное введение 30 мл 10 %-ного алкоголя через прямую кишку быстро приводит к тормаживанию условного тормоза, нарушению выработанных дифференцировок и к замедлению угашения условных рефлексов. Величина положительных условных рефлексов вначале может даже не увеличиваться. Лишь при увеличении дозы алкоголь угнетает тормозные процессы настолько, что начинает проявляться относительное преобладание возбuditельных. Это обнаруживается в том, что на фоне ослабления отрицательных условных рефлексов наступает усиление положительных.

Увеличение положительных условных рефлексов лежит в основе общей возбужденности поведения и представляет собой лишь кажущийся подъем высшей нервной деятельности.

Дальнейшее увеличение дозы алкоголя приводит к ослаблению не только тормозных, но и возбuditельных процессов в клетках коры. Высшие отделы больших полушарий утрачивают контроль за деятельностью низших. Этому соответствуют те стадии опьянения, когда человек перестает осознавать свои поступки. Дальнейшее отравление нервных клеток мозга алкоголем вызывает развитие в нем сильнейшего охранительного торможения в виде глубокого сна.

За последнее время проблема алкоголизма, как и наркомании, привлекает большое внимание и становится предметом многочисленных исследований. Стремление к алкоголю и наркотикам связано с достижением эйфории, психического расслабления и эмоционального сдвига. Отсюда следует, что оно возникает как изменение свойств подкорковых структур, которые осуществляют функции подкрепления при образовании условных связей в высших отделах мозга. Для выяснения действия алкоголя на эти структуры проведены эксперименты с самораздражением крыс, которые показали снижение числа самораздражений, вызывающих отрицательные эмоции и возрастание самораздражений, вызывающих положительные эмоции. Степень стремления к алкоголю может оцениваться по выраженности реакций его внутреннего самовведения. Другой способ оценки стремления к алкоголю заключался в выборе крысами питья воды или 15 %-ного алкоголя. При этом обнаружились индивидуальные различия предрасположения к алкоголю у крыс со сниженным порогом самостимуляции, агрессивного поведения и отвергающих алкоголь.

Алкоголь оказывает неодинаковое действие на правое и левое полушария мозга человека. Он сильнее подавляет вызванные потенциалы в правом полушарии. Если в норме быстрее воспри-

нимается и анализируется информация из левого поля зрения, поступающая в правое полушарие, то алкоголь стирает это различие. У хронических алкоголиков эти изменения зрения еще больше выражены. У них замедляются процессы организации «моторных команд», увеличивается время двигательной реакции.

Таким образом, *наркотики и анальгетики в микродозах устраняют боль и облегчают процессы условно-рефлекторной деятельности, а при повышении доз угнетают их.*

Среди веществ, действующих на процессы высшей нервной деятельности, следует отметить *никотин*. Ввиду широкого распространения курения в качестве средства, якобы повышающего умственную и физическую работоспособность человека, представляет интерес действительное влияние на высшую нервную деятельность содержащегося в табаке алкалоида никотина.

В опытах на животных установлено, что малые дозы никотина ведут к понижению тормозного и повышению возбуждательного процессов в коре головного мозга. При увеличении дозы никотина угнетается и возбуждательный процесс. Их уравнивание временно улучшает условия работы мозга.

Однако по мере дальнейшего употребления никотина создается все большее отставание силы процесса торможения от возбуждательного процесса. Отсюда стойкая потребность у курильщиков к постоянному подавлению «раздражительности» с помощью никотина. Возникает своеобразный порочный круг, и поочередно ослабляется сила обоих корковых нервных процессов.

Таким образом, *действие никотина на высшую нервную деятельность состоит в том, что сначала он ослабляет тормозные процессы, а затем выравнивает нарушенное соотношение между торможением и возбуждением путем ослабления возбуждательного процесса.*

Влияние измененных условий дыхания и кровоснабжения мозга

Показателем чрезвычайной чувствительности корковых клеток к нарушениям дыхания является быстрота, с которой мозг реагирует потерей сознания даже на самое кратковременное ограничение в доставке кислорода. Нормальное дыхание мозга обеспечивается рядом специальных гемодинамических и биохимических приспособлений. Однако организм может оказаться в таком положении, когда все эти приспособления не в состоянии обеспечить нормальное снабжение кислородом нервных клеток больших полушарий. Так случается, например, при дыхании на больших высотах, при пониженном атмосферном давлении или при временном ограничении кровоснабжения мозга. Изучение этих состояний имеет особое значение, например, для медико-биологического обеспечения работы высотной авиации или хирургического восстановления функций организма после клинической смерти.

Влияние пониженного атмосферного давления. Влияние пониженного атмосферного давления на высшую нервную деятельность изучали в специальных барокамерах, оборудованных аппаратурой для регистрации слюнных и двигательных условных рефлексов, в условиях разреженной атмосферы на «высотах» до 10 000 м над уровнем моря. Наблюдения на собаках, помещенных в такую камеру, показали закономерные изменения условных слюнных рефлексов, зависящие от степени понижения барометрического давления.

Так, падение давления при «подъеме» на высоту от 1000 до 3000 м вызывало нарушения выработанных ранее дифференцировок и некоторое увеличение положительных условных рефлексов. Такая фаза первоначального возбуждения сменялась при дальнейшем «подъеме» до 5000 м ослаблением положительных условных рефлексов. Появлялись извращенные ответы на условные сигналы. Сильные раздражители начинали вызывать реакции меньшей величины, чем слабые, в этом проявлялось снижение работоспособности корковых клеток и развитие охранительного и запредельного торможения. Наконец, на высоте 6000—7000 м животные впадали в сонное состояние и все условные рефлексы резко уменьшались.

В других опытах установили, что при пониженном атмосферном давлении новые условные рефлексы, как слюноотделительные, так и двигательные, образуются с большим трудом и оказываются крайне неустойчивыми.

При более детальном исследовании влияния разреженной атмосферы специально на тормозные процессы установлено, что по мере «подъема» угашение двигательных оборонительных рефлексов у собак с разным типом нервной системы сначала затрудняется, а затем облегчается и происходит даже быстрее, чем в нормальных условиях «на земле».

В условиях пониженного барометрического давления, создающего разную степень гипоксии, наступают изменения электрической активности мозга и поведения. При повторении условий гипоксии к ней наступает известная адаптация.

Изучение высшей нервной деятельности человека показало, что при «подъеме» на небольшие высоты сначала увеличиваются условные рефлексы, видимо, в результате некоторого усиления возбудительного процесса. Это происходит до тех пор, пока насыщение крови кислородом не снижается до 80—75 % от исходного. По мере дальнейшего разрежения воздуха и падения насыщения крови кислородом до 60—43 % начинается резко нарастающее ослабление возбудительного процесса и развитие запредельного торможения.

Таким образом, понижение атмосферного давления вызывает изменения высшей нервной деятельности, которые выражаются сначала в ослаблении тормозных процессов, в результате чего получает преобладание процесс возбуждения, а затем в прогрессирующем угнетении всех условных рефлексов.

Влияние анемизации мозга. Наиболее резко нарушается дыхание мозга при ограничении, а тем более при полном выключении его кровоснабжения, при больших потерях крови, нарушениях и остановке сердечной деятельности, поражениях мозговых сосудов.

Хроническое ограничение притока крови к мозгу путем перевязки у собак общих сонных и позвоночных артерий приводило к сильному возбуждению животных и растормаживанию всех ранее выработанных отрицательных условных рефлексов. Положительные рефлексы были менее затронуты. Со временем способность к образованию грубых дифференцировок восстанавливалась, но выработка тонкого дифференцирования и запаздывания осталась для таких животных непосильной задачей.

Временная анемизация мозга, достигаемая закрытием всех приносящих сосудов или их сдавлением путем накачивания жидкости в полость черепа, вызывала резкие изменения высшей нервной деятельности подопытных животных. В первые 5—10 дней после 6—8-минутной анемизации все ранее выработанные условные рефлексы исчезали. Для своего восстановления они требовали иногда большего числа сочетаний, чем для первоначальной выработки в здоровом состоянии животного. Хуже всего восстанавливались отрицательные рефлексы. Более или менее трудные дифференцировки терялись безвозвратно, остальные легко растормаживались. При удлинении времени анемизации до 10—16 мин период отсутствия рефлексов возрастал до 1—2 месяцев, восстановление старых и образование новых, даже самых простых, условных рефлексов было чрезвычайно затруднено.

Важные результаты получены при изучении высшей нервной деятельности у собак, «оживляемых» в разные сроки после наступления клинической смерти, т. е. после полной остановки сердца, а следовательно, общего кровообращения. В этих опытах собаки умерщвлялись обескровливанием или утоплением. Спустя определенное время применяли внутриартериальное переливание крови с центрипетальным нагнетанием, искусственное кровообращение и дыхание, другие приемы восстановления жизненных функций (рис. 64). Оказалось, что после кратковременной 3—4-минутной смерти происходило практически почти полное восстановление условно-рефлекторной деятельности. Положительные условные двигательные оборонительные рефлексы появлялись уже через 2—3 дня, а дифференцировки к ним — примерно через 7 дней. Однако еще на протяжении 3—5 месяцев функциональные пробы (кофеин, сшибки) обнаруживали признаки ослабления корковых клеток, понижение предела их работоспособности и снижение подвижности.

Опыт восстановления жизненных функций после клинической смерти у людей, приобретенный советскими хирургами во время Великой Отечественной войны, показывает, что при современной технике оживления нормальная психическая деятельность человека обычно может быть восстановлена даже спустя 5—7 мин после остановки его сердца (В. А. Неговский, 1945). Однако в ряде случаев наблюдались расстройства восприятия и речи, бред, ослабление памяти, со временем обнаруживались признаки умственной отсталости.

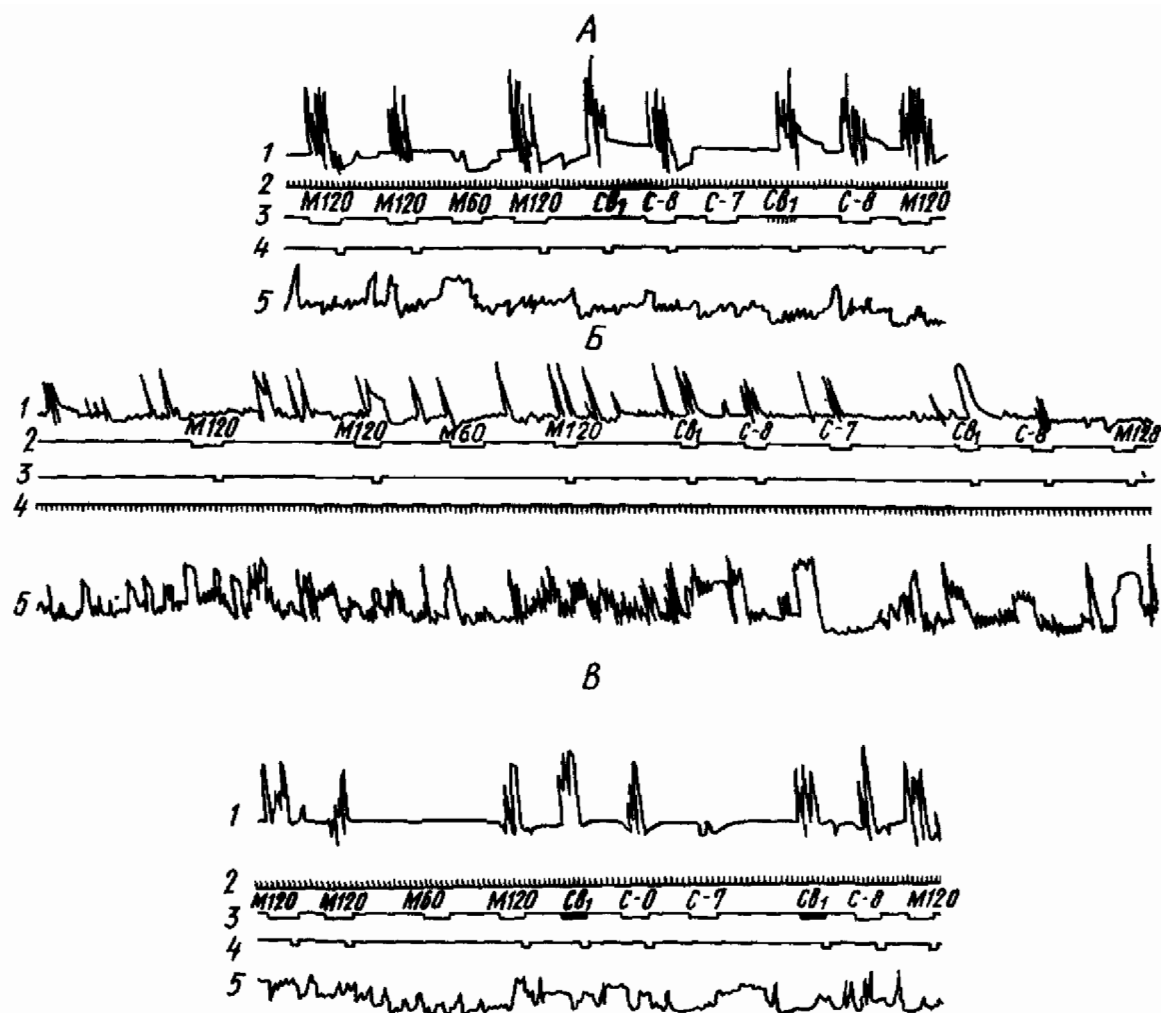


Рис. 64. Условные рефлексы после оживления собаки, пережившей клиническую смерть. А — исходное проявление стереотипа условных рефлексов; Б — первый день после оживления; В — через неделю после оживления (по В. А. Неговскому и др.): 1 — запись двигательной реакции, 2 — отметка времени в секундах, 3 — условные раздражители (М 120 — положительный метроном — 120 ударов/мин, М 60 — дифференцировочный метроном — 60 ударов/мин, Св1 — свет, С-8 — сирена, С-7 — дифференцировочная сирена), 4 — отметка электрокожного подкрепления, 5 — запись дыхания

Итак, *анемизация мозга прекращает всю условно-рефлекторную деятельность*. После кратковременной анемизации (3—6 мин) возможно практически полное восстановление условных рефлексов — сначала положительных, затем отрицательных. Более длительная анемизация удлиняет сроки восстановления и оставляет необратимые изменения. Ход восстановления зависит от типа и исходного состояния нервной системы оживляемого организма.

Влияние механических перегрузок и ионизирующего излучения

Достижения новейшей техники, как, например, передвижение со сверхзвуковыми скоростями или использование атомной энергии, требуют внимательного изучения их влияния на организм человека, в частности на его высшую нервную деятельность. Та-

кое изучение необходимо для разработки мер и средств, ограждающих здоровье людей от опасных воздействий.

Влияние механических перегрузок. Не только выведение на орбиту космических кораблей, но даже скорость и маневренность современных самолетов обуславливают такие *радиальные ускорения*, которые создают в организме человека большие перегрузки. Влияние этих перегрузок на нервную деятельность изучали на испытуемых, помещаемых в кресло центрифуги, вращением которой создавалась заданная сила радиального ускорения.

В ранних работах отмечали изменения работоспособности и состояния психических функций при механических перегрузках. Исследования сосудодвигательных рефлексов показали, что в результате 20-секундного ускорения с силой 4—6 g наступало резкое падение величины положительных условных рефлексов (рис. 65). Изменялся и характер сосудистой реакции. Например, в случае, представленном на рис. 65, условно-рефлекторное сужение сосудов стало испытывать волнообразные колебания. Выработанные ранее прочные дифференцировки растормозились. Испытуемые, тяжело переносившие ускорения (зрительные расстройства типа «черной пелены», обмороки), часто давали на дифференцировочный раздражитель реакцию, прямо противоположную положительной (расширение сосудов при сосудосуживающем условном рефлекс). Однако все эти нарушения оказались обратимыми, и через сравнительно небольшое время (20—30 мин) изучаемые условные рефлексы возвращались к норме.

Более быстро после перегрузок восстанавливались двигательные условные рефлексы на речевом подкреплении. Так, удлинившиеся латентные периоды условного движения возвращались к исходной величине после перегрузки около 3 g через 20—30 с, а после перегрузки около 5 g — через 1,5—2,0 мин.

Опыты на животных показали, что уже при ускорениях

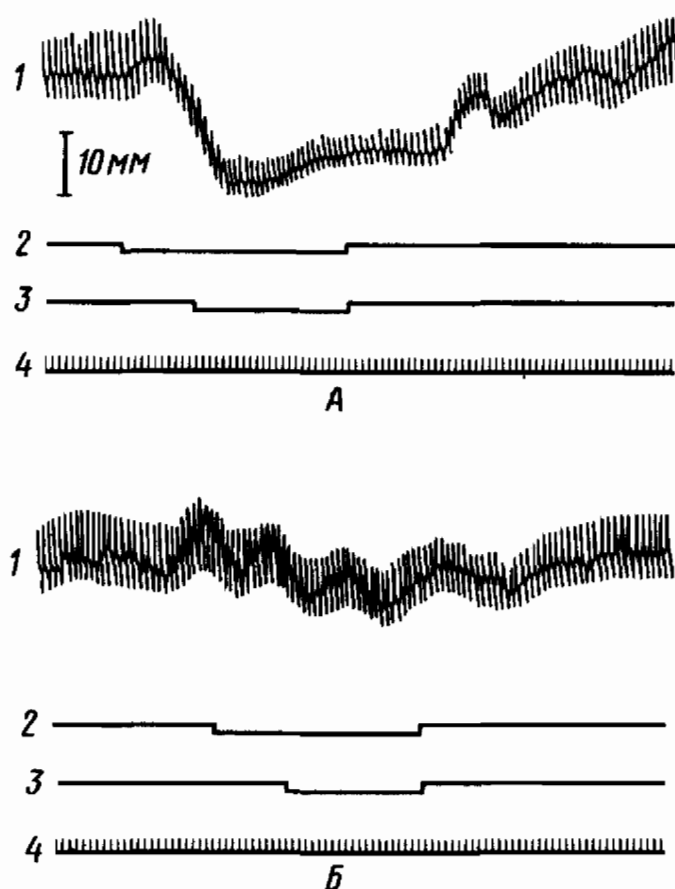


Рис. 65. Изменения сосудистых условных рефлексов человека под действием радиального ускорения. А — исходное проявление рефлекса; Б — через 6 мин после действия ускорения (по В. В. Усачеву): 1 — плетизмограмма, 2 — отметка условного звукового раздражителя, 3 — отметка безусловного холодового подкрепления 4°C, 4 — время (1 с)

1 g у собак удлиняются латентные периоды слуховых условных рефлексов на электрокожном подкреплении, при ускорении 3—5 g возникают гипнотические фазы, а при 6 g — полное торможение не только условных, но и безусловных рефлексов. У крыс условные двигательнo-оборонительные рефлексы на звук и свет нарушались по показателю выбора правильного направления уже при ускорении 0,65 g, а при ускорениях 5—10 g резко возрастали латентные периоды и время поиска выхода из лабиринта.

На основании большого материала опытов на собаках по классической методике условных слюноотделительных рефлексов установлено, что перегрузки угнетают положительные условные рефлексы и усиливают отрицательные. При этом рефлексы на кожно-механические сигналы оказались более стойкими к действию перегрузок, чем на световые и звуковые. Отсутствие принципиальных различий в изменении условных рефлексов при умеренном ускорении в направлении голова — таз или грудь — спина дает основания полагать, что эти изменения условно-рефлекторной деятельности вызываются не столько сдвигами кровоснабжения мозга, сколько внешним торможением от экстремальных раздражений. Оказалось также, что при ежедневном повторении опытов с угловым ускорением довольно скоро наступает адаптация к его воздействию (табл. 15).

Таблица 15. Изменения условных слюноотделительных рефлексов при повторных перегрузках (по Б. М. Савину)

Номер опыта	Опыт	Величина условного слюноотделения, мл				
		Тон 500 Гц +	Свет +	Тон 1000 Гц —	Свет +	Тон 500 Гц +
110	Контрольный	0,18	0,20	0,00	0,10	0,21
113	Угловое ускорение	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00
115	»	0,04	0,03	0,13	0,00	0,05
123	»	0,18	0,08	0,00	0,10	0,06

¹ Знаки «+» и «—» означают соответственно положительно условный рефлекс и дифференцировку.

Тяжелое состояние у человека могут вызвать кратковременные *ударные перегрузки*, возникающие, например, при аварийном катапультировании экипажа реактивного самолета или запуске ракетного устройства. Действие подобных перегрузок на высшую нервную деятельность изучали в экспериментах на животных.

Собак с выработанным стереотипом условных рефлексов (слюнных на кислотном подкреплении и двигательных на электрокожном) фиксировали при помощи охватывающих широких ремней в станке в положении лежа на животе. Специальное устройство стреляющего механизма позволяло выбрасывать станок с собакой из звукоизолирующей камеры с ускорением, создающим 10—13-кратную перегрузку в направлении голова — таз. Через 1 мин после выстрела станок возвращался в камеру и производилось исследование условных рефлексов.

Немедленным результатом ударной перегрузки являлось резкое удлинение латентных периодов, уменьшение величины и даже полное исчезновение наблюдаемых условных рефлексов.

Обычно на следующий день или на протяжении нескольких дней условно-рефлекторная деятельность возвращалась в исходное состояние. Повторные воздействия ударных перегрузок с каждым разом вызывали все меньшие по интенсивности и длительности изменения условных рефлексов, вплоть до полного отсутствия их нарушений у некоторых собак после 3—4 опытов. Следовательно, тренировка может обеспечить привыкание к ударным перегрузкам и повысить переносимость их организмом, во всяком случае при исследованных силах ускорения.

Наблюдения за поведением крыс в ранние сроки после космического полета на биоспутнике показали нарушения их реакций в лабиринте; во время 18,5-суточного полета на другом биоспутнике в начале полета у крыс были зарегистрированы нарушения условных пищевых рефлексов, особенно дифференцировок, но к концу полета появились сдвиги в сторону нормализации. Перегрузки затрагивают все системы организма, вплоть до их клеточного уровня (рис. 66).

Громадные механические перегрузки испытывает организм человека, попавшего в зону действия *взрывной волны*. О происходящих при этом нарушениях высшей нервной деятельности известное представление дает клиника контузий, в которой на первый план выступают симптомы глубокого запредельного торможения, иногда сменяющиеся состоянием «раздражительной слабости». Последствия контузии нередко дают о себе знать на протяжении многих лет.

Экспериментальные исследования изменений высшей нервной деятельности под влиянием взрывной волны проводили на животных (голуби, кошки, собаки), около которых взрывали тринитротолуол (И. С. Беритов, 1945). После взрыва голуби, находившиеся на расстоянии 2 м от места взрыва, полностью теряли способность к условно-рефлекторной деятельности. Лишь через 1—2 дня начинали появляться натуральные пищевые рефлексы на вид и звук падения зерен. Позже восстанавливалось дифференцирование зерен по их виду, и голуби начинали выбирать предпочитаемый корм — зерна кукурузы — из смеси с зернами ячменя. Только через 2 недели возвращалась способность к сохранению следов раздражений («память»), которую испытывали следующим образом: голуби получали корм в определенном месте, затем их запирали в клетку и выпускали через разные сроки (1, 3, 5 мин), наблюдая, вернутся ли они к месту кормления.

Собаки, испытавшие действие взрыва, теряли способность к сохранению следов раздражений, определяемую по методике, которая аналогична применяемой для голубей. Несмотря на многократные пробы в течение длительного времени, наблюдать восстановление не удалось. Вместе с тем собаки сохраняли способность находить выход

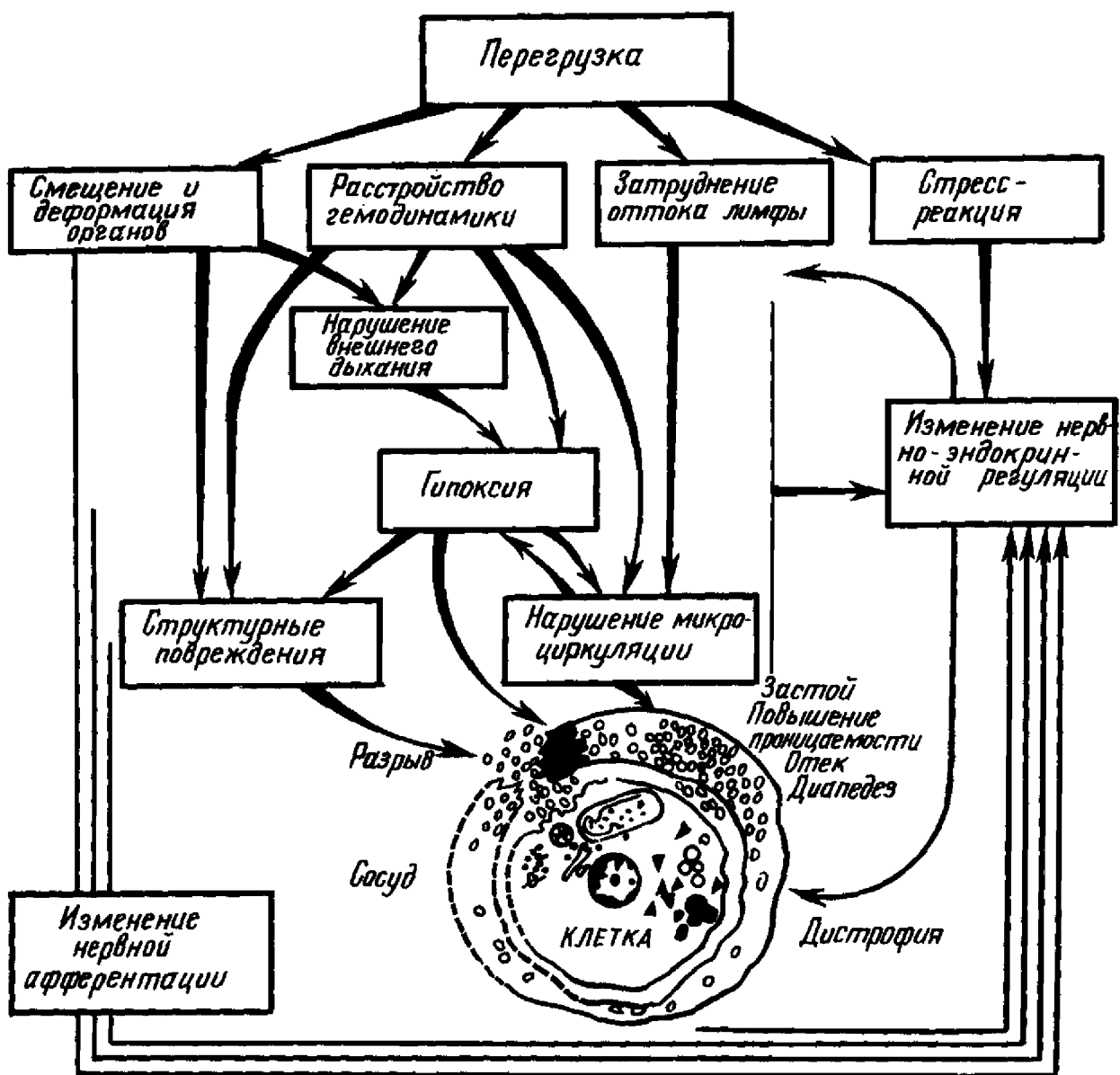


Рис. 66. Предполагаемые механизмы влияния перегрузок ускорения на организм (по Е. Ф. Котовскому)

из коридора к показываемой пище. При взрывной волне меньшей силы через 5 дней после взрыва наблюдали постепенное развитие описанных расстройств, а еще через 5 дней наступало восстановление.

Таким образом, механические перегрузки вызывают временное общее ослабление условно-рефлекторной деятельности, длящееся в зависимости от интенсивности и характера перегрузки минуты (радиальные ускорения 4—6 g), часы и дни (ударные 10—13-кратные перегрузки) или недели (взрывная волна). В тяжелых случаях нарушения тонких форм высшей нервной деятельности оказываются необратимыми.

Действие ионизирующего излучения. Долгое время в биологии и медицине существовало мнение, что нервные клетки мало чувствительны к действию ионизирующего излучения. Однако все большее количество фактов ведет к отказу от такого представления. Так,

при облучении головы собаки рентгеновскими лучами наблюдали снижение величины условных рефлексов с сохранением силовых отношений, т. е. зависимости величины рефлекса от силы условного раздражителя. Подобные результаты были получены при рентгенизации области живота. Последнее обстоятельство указывает на то, что кора головного мозга реагирует не только на непосредственное облучение.

Если вводить внутривенно радиоактивный фосфор (P^{32}) собакам с выработанным стереотипом условных слюнных рефлексов, то последние обнаруживают закономерные изменения. При дозировке облучения $(2,58—12,9) \times 10^{-2} \text{ Кл/кг}^1$ эти изменения у собаки заключались прежде всего в снижении величины условных рефлексов (рис. 67).

Условные рефлексы начинали уменьшаться уже через 1,5 ч после введения P^{32} , и прогрессирующее снижение их величины продолжалось 5—10 дней, после чего начиналось восстановление. Однако даже резко уменьшенные условные рефлексы сохраняли свою нормальную зависимость от силы применяемых раздражителей.

Через 18—20 дней после облучения наступала вторая фаза снижения величин условных рефлексов. Эти изменения соответствовали времени появления клинических симптомов лучевой болезни и (в случае смертельного исхода) продолжались вплоть до гибели животного.

Если наступало выздоровление, то примерно через 2 месяца рефлексы вновь возрастали до той величины, которую они имели прежде, чем был введен радиоактивный фосфор.

Исследование процессов высшей нервной деятельности у крыс в первые стадии лучевой болезни показало наличие значительных нарушений внутреннего торможения. При этом ослабление дифференцировочного и условного торможения наступало уже через 20 мин после облучения, обуславливая кратковременное усиление положительных условных рефлексов.

Ряд наблюдений свидетельствует о том, насколько чувствительны процессы высшей нервной деятельности к лучевому поражению. Так, укорочение латентного периода положительных условных рефлексов и растормаживание дифференцировок отмечалось еще задолго до того, как появлялись первые клинические симптомы заболевания. После выздоровления, когда все признаки лучевой болезни полностью исчезали и восстанавливался нормальный состав крови, долгое время наблюдались разного рода нарушения в протекании возбуждательных

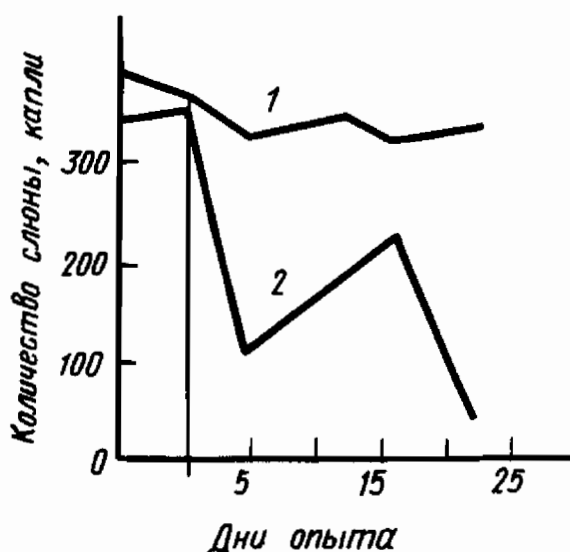


Рис. 67. Изменение условных и безусловных слюнных рефлексов у собаки под действием радиоактивного P^{32} (по О. А. Брюханову, И. И. Ломонос):

1 — безусловные рефлексы, 2 — условные рефлексы, вертикальной линией обозначено введение радиоактивного P^{32}

¹ По Международной системе единиц СИ, рентгеновское излучение измеряют в Кл/кг: $1P=2,58 \times 10^{-4} \text{ Кл/кг}$.

и тормозных процессов. Даже спустя 8—10 месяцев после излечения от острой лучевой болезни, вызванной радиоактивным Со, основные нервные процессы оказывались ослабленными и более подверженными «срыву», чем у контрольных здоровых животных. Проникающая радиация вызывает в нервных клетках коры и подкорковых отделов головного мозга глубокие структурные изменения.

Существуют значительные видовые различия в чувствительности нервных клеток к лучевому воздействию. При облучении головы у кур и голубей в условных рефlekсах не наступало серьезных расстройств, наблюдались лишь быстро проходящие нарушения дифференцировок. Условно-рефлекторная деятельность голубей не обнаруживала значительных нарушений даже при массивном облучении головы дозами $\sim (8-13) \times 10^{-1}$ Кл/кг, вызывавшими резкие нарушения координации клевательных и летательных движений.

Систематические исследования влияния радиоактивного облучения на афферентные системы, спинно-мозговые, стволовые и корковые механизмы безусловной и условной рефлекторной деятельности позволили сопоставить накопленные факты и установить общие закономерности действия ионизирующей радиации на нервную систему. Это действие может носить мутагенный характер. По данным генетических исследований, увеличение естественного радиационного фона лишь на 0,1 % повышает частоту мутаций настолько, что около 0,4 % новорожденных могут получить наследственные заболевания.

Таким образом, *ионизирующее излучение вызывает изменения высшей нервной деятельности за счет как прямого (облучение головы), так и косвенного влияния.* Эти изменения складываются из фазы первичного растормаживания отрицательных и торможения положительных условных рефлексов; временного восстановления условных рефлексов и фазы вторичного общего угнетения условно-рефлекторной деятельности. Последняя соответствует времени развития клинических симптомов лучевой болезни.

Влияние тепла и света

Одной из важных задач современной гигиены является выяснение оптимальных условий внешней среды, в которых человек может проявить наибольшую работоспособность. Среди этих условий большое внимание заслуживают условия температуры и освещения, оказывающие длительное повседневное влияние на организм человека.

Повышенная температура. Изучение состояния психики человека, находящегося в условиях высокой температуры среды, методом пробных задач (тестов) показало некоторое ускорение двигательных реакций, понижение внимания и способности к переключению с одной реакции на другую, увеличение числа ошибочных решений.

Например, показано, что производительность работы по вычеркиванию и подсчитыванию заданных букв резко падает при повышении температуры окружающего воздуха свыше 33 °С.

В лаборатории И. П. Павлова уже давно был отмечен факт снотворного действия тепловых раздражителей. При этом исчезают положительные условные рефлексы и растормаживаются отрицательные. Такое действие тепла было недавно объяснено тем, что физические свойства этого раздражителя позволяют ему нарастать лишь с большой постепенностью.

Опыты с перегреванием собак в камере при температуре 40—50 °С в течение 20—45 мин показали, что в день нагревания и в последующие дни у животных величина положительных условных рефлексов оказывалась пониженной, дифференцировки нарушенными. У собак уравновешенного типа нервной системы эти изменения были менее выражены, и восстановление наступало быстрее, чем у животных возбудимого типа.

Влияние *однократного длительного воздействия высокой температуры*, приближающейся к грани нарушения теплорегуляции, изучали на крысах, у которых предварительно были выработаны условные рефлексы на свет и метроном с дифференцировкой по частоте ударов метронома. После пребывания в течение 4 ч в термостате при температуре 33—34 °С у крыс резко удлинялись латентные периоды положительных условных рефлексов, дифференцировки часто растормаживались, наблюдалось сильное и затяжное последовательное торможение. Эти изменения свидетельствовали об угнетении корковых процессов, главным образом возбудительного, и возникновении инертности, преимущественно тормозного процесса. Вызванное таким однократным воздействием температуры нарушение условных рефлексов сменялось восстановлением в сроки от нескольких часов до 1—2 сут. Здесь обнаруживались типологические особенности подопытных животных. Наиболее быстрое восстановление происходило у крыс сильного типа с преобладанием возбудительных процессов.

При более *длительном воздействии высокой температуры* нарушения условно-рефлекторной деятельности углублялись. Однако после 5—10 опытов с нагреванием начинали проявляться признаки адаптации. Адаптация выражалась укорочением латентных периодов условных рефлексов, удлиненных в первые дни опытов, и восстановлением дифференцировок, а также возрастанием устойчивости животных к высокой температуре. Через 4—7 недель от начала опытов с нагреванием крысы, за небольшим исключением, давали обычные условные реакции на положительные и отрицательные условные раздражители. Лишь у немногих животных можно было наблюдать некоторую инертность тормозных процессов.

Таким образом, *повышенная температура резко нарушает подвижность нервных процессов, особенно, тормозного, и ослабляет главным образом возбудительный. Если при этом не превышаются возможности теплорегуляции, то в результате повторных нагреваний вырабатывается весьма полная адаптация к действию таких температур.*

Условия освещения. Значение постоянно действующих зрительных раздражений для работоспособности корковых клеток ясно подтверждают наблюдения, показывающие общее снижение условно-рефлекторной деятельности в результате длительного исключения зрения. Применение в специальных помещениях, в промышленности и на транспорте люминесцентных источников света и цветного освещения требует исследования их влияния на высшую нервную деятельность человека.

Многие исследователи давно уже отмечали неодинаковое действие освещения разного цвета на состояние нервной системы. Например, показано, что красный цвет вызывает возбуждение и временное повышение работоспособности, которое быстро приводит к утомлению, а зеленый — обладает меньшим возбуждающим действием, но при нем медленнее развивается утомление.

Влияние цветности освещения изучали в опытах с выработкой двигательных оборонительных условных рефлексов у человека с подкреплением электрокожным раздражением пальцев. Результаты этих опытов показали, что красный цвет обуславливает наиболее быстрое образование и наибольшую величину условных рефлексов. Однако такие рефлексы быстро гаснут и почти не растормаживаются. В тех же условиях зеленый и особенно синий цвета обуславливают значительно более медленное образование условных рефлексов, сравнительно небольшой величины, долго не гаснущих и легко растормаживающихся. Из этих наблюдений делают вывод, что красный цвет вызывает сильное возбуждение, быстро сменяющееся торможением, а зеленый и особенно синий — возбуждение умеренное, стойкое и длительное.

Действие ультрафиолетового и красного цвета на высшую нервную деятельность и вегетативные функции организма в условиях нормального и пониженного барометрического давления исследовали по показателям стереотипа двигательных условных рефлексов, электроэнцефалограммы, электрокардиографии и пневмографии.

Освещение красным светом при яркости 10^{-14} кд/м² в течение 2 ч вызвало укорочение латентных периодов условных рефлексов на все раздражители выработанного стереотипа. В отдельных случаях отмечали нарушения дифференцировок. Освещение ультрафиолетовым светом при яркости флуоресценции $0,8 \times 10^{-14}$ кд/м² в течение того же времени вызвало некоторое удлинение латентного периода условных рефлексов, а через 1—1,5 ч наступали частые нарушения дифференцировок.

Понижение барометрического давления, соответствующее «подъему» на высоту 4000 м, до некоторой степени уравнивает влияние красного и ультрафиолетового света. На это указывают почти одинаковые величины латентных периодов условных рефлексов, сходные картины изменений электроэнцефалограммы, электрокардиограммы и записи дыхания. Видимо, в данном случае проявилось действие весьма умеренного кислородного голодания, усиливающего процессы возбуждения корковых клеток.

Исходя из полученных результатов, некоторые авторы считают возможным рекомендовать освещение кабин самолетов, автомобилей и специальных производственных помещений красным светом. Наступающее при этом усиление возбудительных процессов создает условия, способствующие более четкому выполнению необходимых операций, более быстрому и точному чтению показаний приборов. Однако при этом не учитывают возможность неблагоприятного действия длительного усиления возбудительных процессов.

Итак, *повседневное действие световых раздражений достаточной интенсивности поддерживает возбудимость корковых клеток на определенном уровне. Длинноволновая часть видимого спектра (красный свет) имеет тенденцию усиливать возбудительный процесс, что может вести к относительному отставанию торможения, коротковолновая (фиолетовый свет) — несколько снижать уровень возбудительного процесса при одновременном ослаблении тормозного.*

Невротические «срывы» процессов высшей нервной деятельности

Не только непосредственное химическое или физическое повреждение клеток больших полушарий может приводить к болезненным нарушениям высшей нервной деятельности. К такому же результату могут привести и различные виды их перенапряжения в процессе выполнения своих функций.

Повседневная жизнь дает многочисленные примеры того, что тяжелые переживания, несчастья и потрясения нередко вызывают нервные расстройства. Такие стойкие расстройства, возникающие в результате нервного перенапряжения и истощения, давно уже были известны в медицине под названием *неврозов*. Однако их физиологическая природа получила свое разъяснение лишь после того, как деятельность мозга была расшифрована в понятиях процессов высшей нервной деятельности. В лабораториях И. П. Павлова невротические расстройства были получены в экспериментах на животных и особенно подробно изучались М. К. Петровой (1924—1946).

Как установлено в экспериментах на животных и наблюдениях за больными людьми, причина невроза всегда заключается в перенапряжении той или иной функции нервных клеток больших полушарий. Соответственно, определены *три основных приема вызова экспериментальных неврозов у животных*: 1) перенапряжение возбудительного процесса, 2) перенапряжение тормозного процесса и 3) перенапряжение подвижности нервных процессов.

Перенапряжение может испытать либо каждая из этих функций в отдельности, либо сразу несколько. Это и есть причина природных неврозов, которые, например, могут возникать при нерациональном использовании животных («нервный срыв» перетренированных скаковых лошадей) или у людей, испытавших тяжелые жизненные трудности (случаи травматического невроза). Невротический срыв



Рис. 68. Гипнотические фазы изменения условных рефлексов на сигналы разной физиологической силы. А — нормальные силовые отношения; Б — уравнительная фаза; В — парадоксальная фаза (по В. В. Рикману):

1 — метроном (120 ударов/мин), 2 — вспыхивание лампы, 3 — метроном (60 ударов/мин), 4 — сильный тон, 5 — слабый тон, 6 — звонок

может проявляться в виде различных нарушений высшей нервной деятельности. Наиболее общая их характеристика состоит в неадекватности реакций на обычные раздражители. Это может быть неоправданно буйное поведение или глубокое угнетение при предъявлении сигналов, ранее вызывавших умеренную реакцию. Нередко возникают так называемые гипнотические фазы (рис. 68), когда величина реакции вначале теряет зависимость от физиологической силы раздражителя (уравнительная фаза), а затем оказывается с ней в обратных отношениях (парадоксальная фаза).

Указанные выше три основных вида перенапряжений клеток коры мозга имеют каждая свои особенности возникновения. *Перенапряжение возбуждательного процесса* возникает тогда, когда чрезмерно сильный раздражитель вызывает в нервных клетках возбуждательный процесс чрезмерной интенсивности.

Ярким примером невроза, вызванного такими «сверхсильными» раздражителями, может служить срыв условно-рефлекторной деятельности у некоторых лабораторных собак Института экспериментальной медицины во время наводнения в Ленинграде (1924). В ближайшие дни после наводнения у собак исчезли все положительные условные рефлексы. Лишь постепенно их условно-рефлекторная деятельность стала восстанавливаться и в той или иной степени вернулась к прежнему состоянию. Казалось, что все последствия «нервного потрясения» были ликвидированы. Однако за внешним благополучием у некоторых собак скрывалось заболевание неврозом. Это выявилось прежде всего в том, что при применении несколько более сильного, чем обычно, раздражителя в реакциях собаки начинали проявляться разнообразные извращения. С особой силой болезненное состояние больших полушарий проявлялось тогда, когда действовали раздражители, чем-либо связанные с пережитым потрясением. Об этом выразительно свидетельствует следующее наблюдение. Одна из собак, пострадавших во время наводнения, через два месяца полностью восстановила все ранее выработанные условные рефлексы и не обнаруживала к этому времени никаких признаков патологии. Все применяемые раздражители, даже значительной силы, вызывали нормальные реакции. Однако стоило пустить в комнату, где находилась собака, из-под двери струйку воды, как снова исчезли все с таким трудом восстановленные положительные условные рефлексы.

Чтобы вызвать перенапряжение и срыв возбудительного процесса при опытах с экспериментальными невротами у собак, применяют следующие приемы: 1) использование «сверхсильных» раздражений — таких, как ослепительные вспышки, оглушительные взрывы и т. п.; 2) попытки сделать из «сверхсильного» раздражителя условный. Так, например, у ряда подопытных собак развивались невроты при попытках сделать боль условным пищевым раздражителем или выработать условный рефлекс на оглушительные звуки трещотки.

В жизни человека условиями для срыва возбудительного процесса могут явиться какие-либо чрезвычайные события, требующие большого напряжения, особые трудности и катастрофы. Такие заболевания клиника объединяет в группу травматических невротозов, которые уточняются по своему происхождению, например так называемые невроты военного времени и т. д.

Название «сверхсильный» раздражитель подразумевает не какую-то определенную его физическую силу, а лишь то обстоятельство, что эта сила превышает возможности нервных клеток реагировать на нее соответствующим максимальным возбуждением. Естественно, что если клетки коры будут ослаблены утомлением, болезнью или другими причинами, то для них уровень этого максимального возбуждения окажется очень низким. Тогда даже обычный раздражитель умеренной силы может оказаться «сверхсильным». Поэтому, например, кастрация способствует развитию невротозов, так как выключение половых гормонов ведет к ослаблению корковых клеток. Невроты часто проявляются после болезней.

Описан случай, когда женщина перенесла тяжелые потрясения — разрыв с мужем, смерть ребенка и потерю всего имущества, но стойко держалась до инфекционного заболевания, после которого у нее остро развился тяжелейший неврот, связанный с казалось бы уже пережитыми событиями.

Поэтому систематическое переутомление, напряженная работа без отдыха в трудных условиях может вызвать так называемый *неврот истощения*. При этом условные рефлексы начинают периодически угнетаться и восстанавливаться (рис. 69). Такие колебания их величин могут происходить даже на протяжении одного опыта.

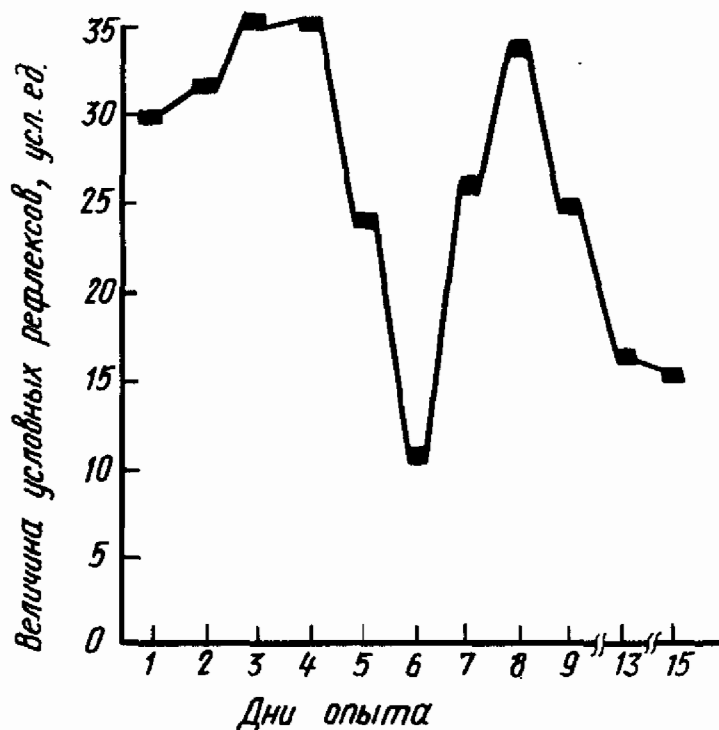


Рис. 69. Циклические изменения величины слюноотделительных условных рефлексов (по А. О. Долину и С. А. Долиной)

Перенапряжение тормозного процесса возникает, когда отрицательные раздражители заставляют нервные клетки развивать тормозный процесс чрезмерной для них интенсивности или длительности. Это может происходить по разным причинам.

1. При дифференцировании слишком близких раздражителей.

Например, в опытах по определению тонкости зрительного анализа собаке предъявляли в качестве положительного и дифференцировочного раздражителей световые фигуры круга и все более круглого эллипса. Собака быстро дифференцировала от круга эллипс, у которого продольная и поперечная оси относились как 2:1. По мере того как эллипс приближался по форме к кругу, выработка дифференцировки становилась все трудней. Предел был достигнут на почти не отличимом от круга эллипсе с отношением осей 9:8. В результате настоячивых попыток закрепить такое сверхтонкое дифференцирование у собаки развился невроз. Разрушались все ранее выработанные дифференцировки, т. е. произошел срыв тормозного процесса.

Срыв наступил из-за того, что напряжение тормозного процесса, концентрирующего возбуждение на все более ограниченном числе клеток зрительного анализатора, достигло невыносимой для этих клеток интенсивности.

2. При затягивании действия отрицательных раздражителей. В этом случае тормозный процесс перенапрягается не за счет чрезмерной его интенсивности, а за счет чрезмерной длительности.

Например, срочное продление действия дифференцировочного раздражителя вместо обычных 30 с до 3—5 мин может привести к срыву дифференцировок. Подобное напряжение тормозных процессов, очевидно, лежит в основе того нервного состояния, которое овладевает человеком, сталкивающимся с постоянными запретами.

3. При длительной отсрочке подкрепления. В этом случае напрягается экстренно вырабатываемое торможение запаздывания. Поэтому так тягостно всякое ожидание. И когда оно достигает непереносимой степени, человек бессознательно пытается ослабить это опасное напряжение тормозного процесса, рассеивания его двигательным возбуждением. Еще сильнее действует отсрочка подкрепления на неопределенное время. Поэтому обманутые надежды и горькие разочарования нередко бывают толчком к развитию невроза.

Перенапряжение подвижности нервных процессов может произойти, когда клетки больших полушарий вынуждены слишком быстро переходить из возбужденного состояния в тормозное и наоборот. Перестройка функционального состояния нервных клеток требует определенного времени. Попытки насильственного ускорения такой перестройки могут вести к серьезным нарушениям функции, что и проявляется в срыве подвижности. Такой срыв может произойти в следующих случаях.

1. При экстренной обратной переделке сигнального значения условных раздражителей. При подкреплении из опыта в опыт ранее неподкрепляемого сигнала и не подкреплении ранее подкрепляемого постепенно создается очаг возбуждения там, где было торможение, и наоборот. Если же этот процесс форсируют, может произойти срыв.

2. При «сшибке» возбудительного и тормозного процессов путем вызова одного из них до того, как закончится другой. Такой прием широко используют для получения экспериментальных неврозов. Положительные и отрицательные условные раздражители подаются сразу один за другим без перерыва. Тогда каждое очередное возбуждение попадает на клетки, сохраняющие следы бывшего торможения, и наоборот. Немало невротиков «обязаны» своим заболеванием тем или иным жизненным «сшибкам», с которыми они не сумели справиться.

3. Срыв подвижности может произойти при ломке прочно выработанного стереотипа раздражителей. В условиях ослабления клеток больших полушарий у подопытных собак оказалось возможным вызвать невротические расстройства уже одним резким изменением привычного для них стереотипа раздражителей. Неспособные к столь быстрой перестройке своего функционального состояния клетки коры теряли нормальную подвижность — развивался невроз.

Врачи часто отмечают, что заболевание неврозом бывает связано с тем, что человек, проживший всю жизнь в одних условиях, неожиданно попадает в другие, требующие изменения всех сложившихся склонностей и привычек. Ломка жизненного стереотипа, особенно на склоне лет, представляет собой трудное испытание для нервной системы человека.

Своеобразным условием резкого ухудшения функционального состояния высших отделов мозга является лишение сна. Таким способом можно вызвать срыв нервных процессов и надолго сохраняющуюся картину невротического поведения (рис. 70). Насильственное

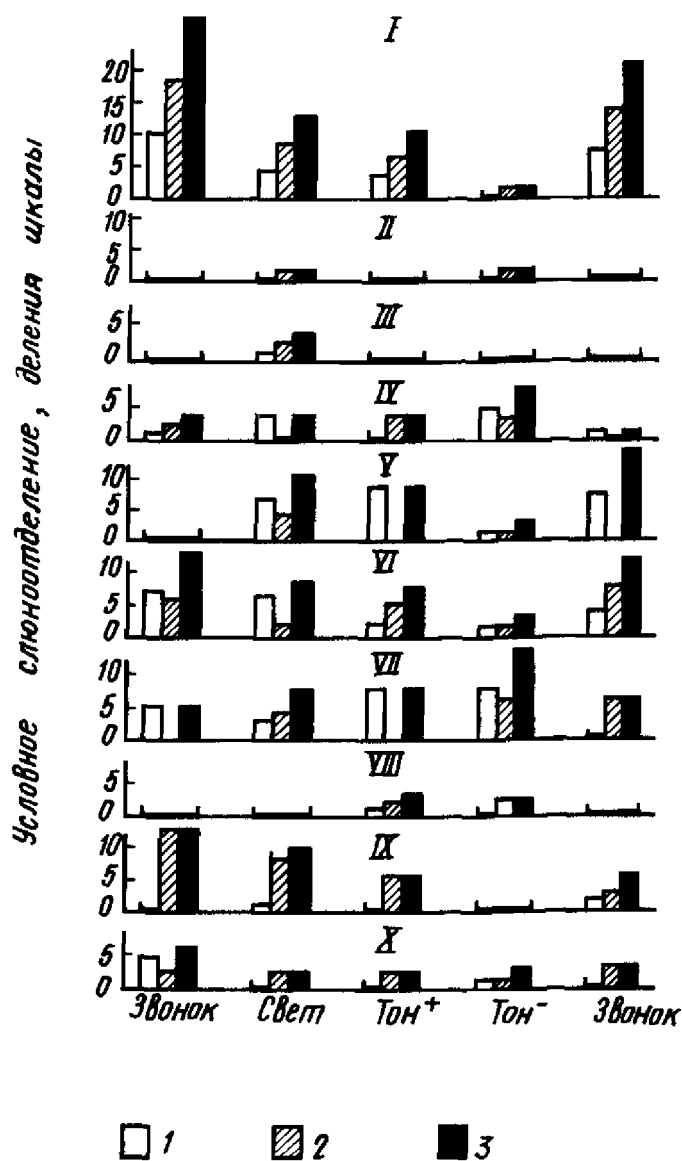


Рис. 70. Невротические нарушения условно-рефлекторной деятельности, вызванные лишением сна у собаки (по М. У. Уколовой):

I — накануне лишения сна, II — после суточного лишения сна, III — после двухсуточного лишения сна, IV — 1-й день после неограниченного сна, V — 2-й день естественного режима сна, VI — VII — 10-й и 50-й дни естественного режима сна соответственно, IX — после 2-месячного перерыва в опытах, X — через месяц условно-рефлекторной деятельности после отдыха; 1 — слюноотделение за первые 10 с, 2 — то же, за вторые 10 с, 3 — суммарное слюноотделение за 20 с

лишение сна становится пыткой, приводящей к психическим расстройствам. Известны заболевания людей из-за бессоницы.

Систематические исследования экспериментальных неврозов расширили понимание условий возникновения и закономерностей их протекания (М. М. Хананашвили, 1974, 1978). Большое значение для профилактической и лечебной медицины имеет выделенная и изученная форма *информационных неврозов*. Их возникновение было наглядно показано при перегрузке оперативной памяти у собак. Экспериментальные неврозы вызывали у собак также нерегулярностью подкрепления сигнала, обстановочными раздражителями, в частности сильным освещением; они возникали при эмоциональном стрессе (у обезьян и овец).

Описаны структурные и функциональные перестройки нервных и глиальных клеток в сенсомоторной коре, развившиеся при экспериментальном неврозе. Эмоциональный стресс в результате иммобилизации крыс вызывал у них изменения импульсации нейронов промежуточного мозга и гипоталамуса. У кроликов экспериментальный невроз сопровождался изменениями во фронтальной коре и вентромедиальном гипоталамусе. Получены сведения о значении холинэргических структур в развитии экспериментальных неврозов. Так, блокада холинорецепторов перед «сшибкой» условных рефлексов предотвращала невроз. У невротизированных кроликов нейроны сенсомоторной коры снижают чувствительность к микроаппликациям ацетилхолина. У крыс при невротизации изменяется состояние ганглиозидов мозга и возрастает активность цитохромоксидазы сначала в коре, а потом в гипоталамусе и гиппокампе.

Возможность возникновения картины проявления невротических изменений высшей нервной деятельности у человека и животных зависит от многих обстоятельств. Из них первостепенное значение имеет тип нервной системы.

Наиболее легко возникают неврозы у животных крайних типов: слабого (тормозимого) и безудержного (возбудимого). *При слабом типе нервной системы легко получить срыв недостаточного возбудительного процесса, при безудержном типе быстрее достигается перенапряжение отстающего тормозного.* Ранее существовало мнение, что невротические срывы возможны лишь при наличии таких типологических особенностей. Однако дальнейшие исследования показали, что неврозы могут развиваться также в случаях живого и спокойного типов. Все дело в приемах, вызывающих неврозы.

В общих чертах связь невротических расстройств с типологическими особенностями обнаруживается и в клинике человеческих неврозов. Именно меланхолики и холерики, при прочих равных условиях, оказываются более подверженными неврозам, чем флегматики и сангвиники. При этом у меланхоликов чаще страдает возбудительный процесс, а у холериков — тормозный. Однако течение неврозов у человека отличается от неврозов животных ввиду специфических особенностей его высшей нервной деятельности. Эти специфические

особенности состоят в наличии чисто человеческой системы словесных условных рефлексов, лежащих в основе нашего сознания.

Если невротический срыв произошел у человека, первая и вторая сигнальная системы которого взаимно уравновешены, то они обе поражаются в равной степени; развивается *неврастения* — общая нервная слабость. Неврастеник жалуется на легкую раздражимость и быструю утомляемость, на беспричинные страхи и подавленное настроение, на общую вялость и тяжесть в голове, сон его не освежает, утром он просыпается разбитый и не сразу может приступить к работе. Больной полностью отдает себе отчет в неосновательности страхов и плохого настроения, но ничего с собой поделать не может.

Если невротический срыв произошел у человека, словесные рефлексы которого получили чрезмерный перевес над остальными, то именно они подвергаются преимущественному поражению; развивается *психастения* — извращаются понятия и представления о событиях окружающего мира.

Психастеник оторван от реальной действительности и постоянно витает в мире грез. Неприспособленный к практической жизни, он терпит неудачи и разочарования, совершает много промахов. Вместо энергичных действий он погружается в обдумывание своих предполагаемых поступков, строит широкие планы, но не доводит их до осуществления. Это болезненный бесплодный мечтатель.

Если невротический срыв произошел у человека, словесные рефлексы которого не подчинили себе в должной мере рефлексы на конкретные раздражители, то преимущественно поражаются последние; развивается *истерия* — извращаются непосредственные восприятия и реакции на конкретные раздражители. Истерический припадок может сопровождаться расстройствами чувствительности и ложными параличами. В тяжелых случаях дело доходит до временной потери речи, глухоты и слепоты. Истерики крайне впечатлительны и эмоциональны, действуют под влиянием аффекта, легко переходят от одного настроения к другому, от горя к радости, от смеха к слезам. Вместе с тем в отличие от психастеников они не отрываются от жизненной действительности и умеют добиваться своего.

Одна из важнейших задач педагогики заключается в том, чтобы, учитывая типологические особенности учащихся, строить воспитательные мероприятия и преподавание с индивидуальным подходом к каждому из них. Особое внимание должно быть уделено тому, чтобы избегать возникновения нервных перенапряжений, которые могли бы создать угрозу нервного срыва. Например, имея дело с флегматиком, опасно сразу требовать от него такой же подвижности, как от других, а при наличии признаков слабых нервных процессов следует быть осторожным в отношении нагрузок трудными заданиями. Тренируя подвижность флегматика, сдерживая холерика и укрепляя характер меланхолика, воспитатель осуществляет профилактику неврозов.

Часть II

ЧАСТНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Глава 10

ПРИМИТИВНЫЕ ФОРМЫ ВРЕМЕННЫХ СВЯЗЕЙ

Приспособительная изменчивость поведения свойственна всем живым существам. Уже простейшие могут образовывать своеобразные временные внутриклеточные связи. С появлением у кишечноротовых нервной системы (органа раздражимости многоклеточных организмов) эту функцию вначале берут на себя временные связи диффузной нервной системы. Затем нервная система централизуется, и, начиная с низших червей, индивидуальные приспособительные реакции животных осуществляются с помощью временных рефлекторных связей. Их развитие и дает начало истории условного рефлекса как исходного механизма формирования все более сложных форм высшей нервной деятельности.

Временные связи простейших

Как справедливо замечено, «в термине «простейшие» больше иронии, чем правды». Действительно, микроскопическая амеба своей протоплазмой осуществляет сложнейшие функции раздражимости, передвижения, пищеварения и т. п., для обеспечения которых у высших животных работают целые органы и системы. Среди этих функций обращает на себя внимание отчетливо выраженная у некоторых из простейших способность к образованию внутриклеточных временных связей.

Амеба. Медленными тягучими движениями перемещается амeба, переливаясь протоплазмой тела в выпячивающиеся ложноножки. Однако, несмотря на крайнюю простоту своей моторики, она способна к приспособительной изменчивости поведения.

Возможность выработки новых форм реакций у амеб изучали в опытах с повторным действием сильного светового раздражения. Если на пути ползущей амебы поставить узкий луч от мощного источника света, то, как только ее ложноножка попадает под

яркое освещение, амеба останавливается. Затем она начинает выпускать ложноножки, более или менее отклоняющиеся от прежнего направления, вновь втягивая их каждый раз, как только они входят в соприкосновение со световым лучом. Наконец, после ряда «проб» амеба резко изменяет направление своего движения и, выпустив ложноножку назад, уходит от световой преграды. Оказалось, что многократное повторение таких опытов на одной и той же особи приводит к значительному уменьшению числа «пробных» вытягиваний ложноножек до ухода назад. Например, в одном из опытов при первых трех испытаниях амёбы совершали «пробные» вытягивания ложноножек 20 раз, при вторых испытаниях — 7, а при шестых — только 4 раза.

Стилонихия. На стеблях и листьях водных растений на дне пресноводных водоемов обитает брюхоресничная инфузория стилонихия. Органами передвижения ей служат склеенные между собой реснички — цирры. На них стилонихия поднимает свое тело, и переступая циррами, как ножками, ходит и даже подпрыгивает в поисках добычи.

Оказывается, у стилонихий легко вырабатывается временная связь между освещением и неблагоприятными условиями передвижения. Для этого следует пустить стилонихию в сосуд с наполовину шероховатым, а наполовину гладким дном и осветить шероховатую половину, а гладкую затемнить. Через некоторое время свет перестает быть для стилонихий безразличным и приобретает сигнальное значение. Свет становится сигналом «плохой дороги». Теперь он вызывает реакцию ухода в другое место. Это легко обнаружить, пересадив стилонихий в другой сосуд с наполовину освещенным, но на всем протяжении одинаково гладким дном. Как только стилонихия, находящаяся на темной половине, доходит до границы со светлой, она немедленно поворачивает обратно.

Физиологический механизм этих связей, видимо, состоит в повышении или понижении раздражимости, возможно, суммационной природы. Однако эти связи чрезвычайно слабые и рыхлые. Они разрушаются немедленно после того, как перестали действовать создавшие их раздражители. Достаточно нескольких минут, чтобы раздражимость начала возвращаться к исходной величине, и приобретенный новый способ реагирования был уже частично утрачен.

Туфельки. Почти в каждой капле стоячей воды можно увидеть под микроскопом быстро плавающие в разных направлениях или остановившиеся у комочка водорослей равноресничные инфузории из рода туфелек. Наиболее крупная из них — хвостатая туфелька, ведет себя очень активно, находится почти все время в движении и является удобным объектом для изучения приспособительной изменчивости поведения.

Туфелька обычно заглатывает все встречающиеся ей мелкие частицы. Однако она может выработать различение съедобных частиц от несъедобных. Это видно из следующего опыта.

В воду культуры туфелек вносят взвесь тонко растертого порошка алюминия, и время от времени берут туфелек из этой культуры для просмотра пищеварительных вакуолей. Вначале туфельки заглатывают алюминиевые частички. Со временем заглотанных частичек становится все меньше, и примерно через 20 ч туфельки перестают заглатывать алюминий, хотя органические частицы, например белка, по-прежнему энергично поедаются ими.

Приобретенные формы поведения сохраняются лишь до первого деления инфузорий. При перестройке клеточных структур во время акта размножения временные связи бесследно разрушаются. Дочерние туфельки должны заново приобретать свой жизненный опыт.

Подвижные инфузории легко вырабатывают временные связи на ориентиры своего обычного пути следования. Так, плавающая в треугольном сосуде, вдоль его стенок, и многократно поворачивая в конце каждой грани на 120° , туфелька «привыкает» к такому повороту. Теперь ее можно выпустить в круглый сосуд и тем не менее она будет выписывать в нем треугольники. В то же время туфелька, выдержанная в четырехугольном сосуде, будет и в круглом сосуде при каждом столкновении со стенкой поворачивать на 90° и ее путь будет иметь форму квадрата (рис. 71).

Временные связи простейших помогают им осваивать новые способы передвижения.

Если туфельку пустить в тонкий запаянный на конце капилляр, просвет которого меньше длины ее тела, она не сможет повернуться и будет вынуждена плыть все время вперед. Достигнув конца капилляра, туфелька окажется в тупике. Отступая и вновь устремляясь вперед, изгибаясь то в одну, то в другую сторону, она будет долго биться, пока, наконец, не найдет способа повернуться и выйти из узкого места. В первый раз для этого потребуются много времени, потом все меньше и меньше. После 15—20 таких «упражнений» туфелька, дойдя до конца капилляра, привычным движением сразу разворачивается и плывет обратно.

Новый прием передвижения в узких ходах осваивается туфелькой за несколько минут. Это естественный приспособительный механизм. Образование временных связей подобного рода несомненно происходит в природных условиях, позволяя инфузориям приспособляться к разнообразным условиям добывания пищи, например в узких

складках и щелях гниющих растений.

У инфузорий удалось также выработать положительную реакцию на свет после того, как он многократно сочетался с тепловым воздействием. Однако в аналогичных опытах с сочетанием света и электрического раздражения показано, что здесь, возможно, играет существенную роль не свет, а место

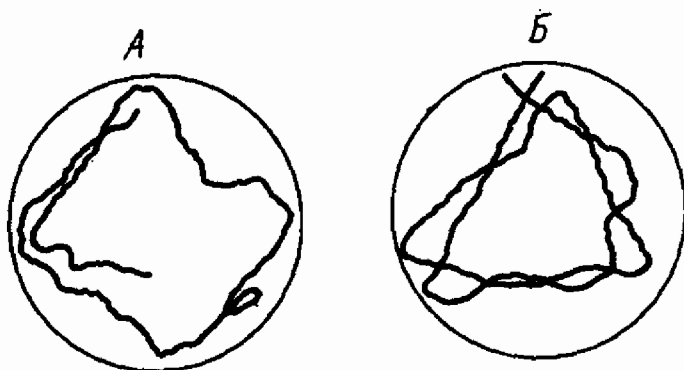


Рис. 71. Путь туфельки после содержания в четырехугольном (А) и треугольном (Б) сосудах (по Брамштедту)

сосуда (капилляр), в котором производилось электрическое раздражение. Оказалось, что инфузории, дойдя до этого места, поворачивали, даже если свет не включался. Высказано предположение, что речь идет о реакции инфузории на какие-то вещества, выделявшиеся ею в ответ на действие электрического тока и накопившиеся в том месте, где инфузорию подвергали раздражению. Однако в аналогичных опытах, поставленных в широкой камере, туфельки также вырабатывали подобную реакцию, хотя трудно допустить, что они создавали зону выделений на столь большом протяжении. Вместе с тем даже в отсутствие света туфелька, достигнув этой условной линии, поворачивалась и уходила обратно. Возможно, выработка такой реакции, как и описанной выше реакции движения по определенному пути, имеет в своей основе сигналы от аппарата передвижения.

Если «засасывать» туфельку в капилляр, конец которого погрузить в сосуд с питательной средой, то с каждым разом она выплывает из капилляра все скорее. Однако эти опыты получили также иное объяснение, чем образование временных связей. После 10 сочетаний подпороговой вибрации (400—500 Гц) с ударом электрического тока, останавливающего движения туфелек, вибрация сама стала останавливать их движения. Дифференцировка к вибрациям 300 и 30 Гц вырабатывалась за несколько применений.

Сувойки. Весьма интересна возможность выработки своеобразных временных связей у колониальных форм круглоресничных инфузорий. Сочетая освещение красным или синим светом с прикосновением к сувойкам, получали после 140—160 сочетаний сокращение всех особей колонии на одно только применение света. Пересадка таких сувоек на другую колонию сообщает последней свойства защитной реакции на свет, сохраняющиеся и после удаления трансплантата. Не исключена возможность, что временные связи здесь имеют еще неисследованную гуморальную природу.

Временные нервные связи кишечнополостных, иглокожих, червей и моллюсков

Возникнув как орган раздражимости многоклеточных животных, нервная система берет на себя руководство всеми адаптивными реакциями организма. В частности, образование временных связей становится ее специальной функцией.

Кишечнополостные. Нервная система кишечнополостных имеет сетевидное строение. Прикрепленные гидры и полипы, ограниченные в своей моторике и рецепции, обладают сравнительно малыми возможностями для образования временных связей в своей диффузной нервной системе. Такие связи вырабатываются главным образом между сигналами, которые получают щупальца, и поисковыми движениями захватывающих органов. Это можно наблюдать в следующем опыте (рис. 72).

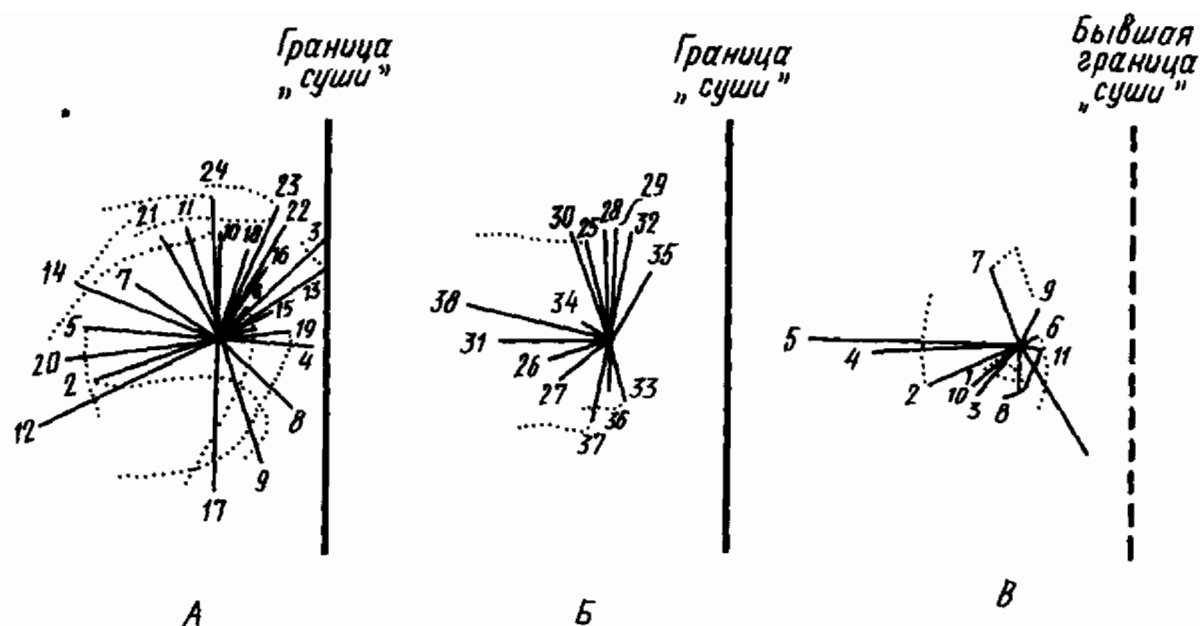


Рис. 72. Выработка временных нервных связей, изменяющих направление поисковых движений щупалец пресноводной гидры (по А. А. Зубкову, Г. Г. Поликарпову), А — вытягивание щупалец в течение первых 67 мин после прикрепления на расстоянии 5 мм от края водоема; Б — то же, в течение следующих 93 мин после отдаления границы между водой и «сушей» до 20 мм; В — то же, спустя 120 мин после удаления границы:

цифры отражают длину и продолжительность вытягивания в условных единицах, пунктиром отмечены отклонения от первоначального направления вытягивания

Если в часовое стекло налить воду и поместить туда пресноводную коричневую гидру, постоянную обитательницу почти каждого водоема, то, оправившись от сотрясений и прикрепившись подошвой ко дну, гидра вскоре выпустит щупальца и начнет свои поисковые движения, простирая щупальца во все стороны. Наклоняя часовое стекло, можно добиться, чтобы гидра оказалась почти на границе воды с воздухом и имела возможность вытягивать свои щупальца за добычей только в одну сторону. После того как она пробудет в таком положении 2—3 ч, можно вернуть стекло в прежнее положение, и, хотя гидру вновь окружает со всех сторон вода, поисковые движения она будет совершать только в одну сторону, а именно в ту, куда она вытягивала свои щупальца, находясь в условиях ограничения движений. С возвращением прежних условий такая приобретенная реакция постепенно утрачивается.

У гидр оказалось возможным также выработать после 100—300 сочетаний реакцию втягивания щупалец на легкое вибрационное раздражение, которое ранее не вызывало такого защитного движения. Для этого колебания воды язычком электромагнитного вибратора сочетали с сильным механическим раздражением тела гидры пузырьками воздуха из подведенной к месту ее прикрепления трубки. Однако достаточно было сделать небольшой перерыв в опытах и выработанная реакция исчезала. Эти и другие примеры показывают свойства суммационных реакций, которые требуют непрерывного возобновления и, с трудом образуясь, быстро разрушаются.

Отрицательное научение — реакция привыкания у гидры оставляет некоторый памятный след, который проявляется в ускорении повторного привыкания, вызванного через 1 ч, однако через 24 ч этот след исчезает.

Актинии питаются, щупальцами захватывая рыб и других небольших водных животных. Если поднести к щупальцу актинии кусочек мяса, то она его схватит и с помощью других щупалец втолкнет через ротовое отверстие в гастральную полость, где мясо будет переварено. Если же дать ей что-либо несъедобное (например, комок бумаги), то актиния сначала его тоже схватит, но потом выбросит прочь. Повторяя подачу несъедобной бумаги, можно добиться угнетения пищевой реакции схватывания. После того как эта реакция полностью исчезнет в результате многократных раздражений одного из щупалец, ее можно вызвать, поднося бумажный комок к другому щупальцу.

Этот факт дает основание предполагать, что временные связи нервной системы, еще не достигшей централизации, имеют местный ограниченный характер. Что касается физиологического механизма этих связей, то в его основе, видимо, также лежат временные изменения возбудимости, создаваемые взаимодействием раздражителей. Значение суммационных явлений в образовании таких связей наглядно показывают опыты по изменению интервалов между очередными сочетаниями света с электрическим раздражением, вызывающим сокращения тела гидры. Когда интервал между сочетаниями составлял 15—30 с, то один свет при своем изолированном применении мог вызвать двигательную реакцию, но если интервалы между раздражениями увеличивались до 3—5 мин, то свет терял свое действие.

Иглокожие. Начальная централизация нервной системы у иглокожих позволяет ожидать возникновения у них зачаточных условных рефлексов. Однако образ жизни этих медлительных обитателей морского дна, по-видимому, не благоприятствовал развитию такой возможности. В их приспособительном поведении преобладают реакции типа «привыкания».

Морской еж очень чувствителен к световым сигналам. Падающая на ежа тень проплывающей рыбы служит сигналом опасности и вызывает у него оборонительную реакцию — иглы поднимаются и поворачиваются в сторону рыбы. Если многократное затенение не сопровождается вредящими раздражениями, то оборонительная реакция начинает задерживаться. Однако как только сигнальное значение тени будет подкреплено, например за тенью последует прикосновение к коже животного, оборонительная реакция восстановится.

Существуют противоречивые наблюдения о способности морских звезд к выработке условных рефлексов на кожно-мышечные сигналы. Так, при повторных одеваниях резиновой трубки на луч змеехвостки из семейства *Orhiomixidae* последняя вырабатывает реакции быстрого освобождения от трубки новыми все более удачными приемами. Однако проверка этих наблюдений показала, что время, необходимое для освобождения луча от трубки, в многократных повторных опытах практически не уменьшается.

Черви. У червей возникает хорошо централизованная узловая нервная система. Они способны образовывать временные связи, которые уже можно обозначить как *примитивные условные рефлекс*ы, хотя физиологический механизм последних весьма далек от такового у высших животных.

Если периодически направлять на планарию пучок света и каждый такой 3-секундный засвет сопровождать на последней секунде ударом электрического тока, то после ряда сочетаний один только световой сигнал вызовет условную оборонительную реакцию продольного сокращения тела.

Сообщения о том, что другие планарии, поедая «обученных», приобретают их навыки, было началом исследований так называемого *переноса памяти*, о котором шла речь в гл. 2 (Дж. МакКоннелл, 1971).

Выработанная у морских планарий условная оборонительная реакция сохранялась 10—15 ч. Она образовалась и у пресноводных планарий, но лишь после многих сочетаний и была непрочной. Переделка реакции ухода в темноту в лабиринте, где темный проход находился под током, привела к тому, что через 5 дней почти $\frac{3}{4}$ планарий ползли в светлый проход.

Если планарий, у которых выработан условный оборонительный рефлекс, разрезать пополам, то не только головная, но и хвостовая половина способны к воспроизведению условной реакции. По регенерации из каждой половины планарий целого организма исследовали свойства сохранения памятного следа. Исследование проводили в лабиринте с темным выходом, находящимся под током, в котором у планарий до разрезания вырабатывали условный рефлекс избегания темноты. Он сохранился у планарий, регенерировавших из головной половины, и в меньшей степени - из хвостовой.

Так как опыты не только с поеданием обученных планарий, но и введением их гомогенатов были связаны с представлением о химическом носителе памяти (Дж. МакКоннелл, Дж. Шелби, 1970), то изучали действие таких гомогенатов на планарий, регенерировавших из обеих половин тела. Оказалось, что условная реакция лучше сохранилась у планарий, регенерировавших из головной части. Отмечена также высокая чувствительность к гомогенату и нервных клеток вновь образующейся головной части при сохранении хвостовой. Условные реакции планарий по их свойствам могут быть отнесены к *суммационным рефлексам*.

В природной обстановке очень многие черви чутко реагируют на изменение освещенности. Например, один из многощетинковых морских кольцецов живет в трубке, которую строит из песчинок и других мелких частиц, склеивая их слизью кожных желез. Обычно передняя часть его тела находится снаружи. Достаточно, чтобы на червя упала легкая тень, сигнализирующая об опасности, и он немедленно прячется в трубку. Многократное появление тени без каких-либо существенных последствий для червя приводит к торможению защитной реакции, которая постепенно угасает. Торможение, вырабатывае-

мое в узлах нервной цепочки, оказывается еще слабым и недолгим. Оно рассеивается без всяких вмешательств в течение нескольких минут и сразу исчезает даже при однократном подкреплении теневого сигнала механическим раздражением.

При соответствующих условиях тень может сыграть и роль сигнала пищи. Так, после многократных сочетаний кормления червей нереид с появлением тени они стали высовывать головы из трубок при одном только затенении их убежища. Другие опыты показали, что если этих червей кормить только при освещении, то они могут с равным успехом связать с пищей свет.

Часто можно увидеть торчащие в сырой земле травинки, соломинки или обрывки листьев. Если вытащить такой листок, то станет видно, что он застрял у входа в норку дождевого червя. Если лист, который дождевой червь тянет в свою норку, оказывается слишком большим и застревает у входа, червь после нескольких безуспешных попыток оставляет его на месте, делает другой выход и, отправляясь за новыми листьями, проползает мимо этого листа, как будто его не существует. Такое выработанное торможение пищевой реакции дождевого червя оказывается более стойким, чем описанное выше торможение оборонительной реакции у морских кольчецов.

Свойства условных рефлексов червей удобно изучать в специальном аппарате Р. Иеркса для их «дрессировки».

Червя выпускают в коридор, который заканчивается развилкой. Если червь повернет направо, он попадет в ящик с влажной землей — свое жилище, богатое кормом. Если же он повернет налево, то натолкнется на оголенные провода, находящиеся под напряжением и, замкнув своим телом цепь тока, получит сильный электрический удар. Вначале червь поворачивал вправо или влево без специального выбора, случайно, и поэтому число поворотов в обе стороны оказывалось в среднем примерно одинаковым. Однако после 30—50 упражнений он стал заметно избегать поворота, приводящего к току, а после 150—200 проб поворачивал только на безопасный путь, в ящик с землей. Так, образовался условный рефлекс на осязательно-мышечные сигналы с двойным подкреплением: оборонительной реакцией, вызванной электрическим ударом после поворота в левое ответвление коридора, и пищевой при попадании через правое ответвление в ящик с землей. Рефлекс оказался довольно прочным. Он не угасал даже после нескольких испытаний без подкреплений.

Выработанный условный рефлекс можно переделать, если перенести провода в правую ветвь коридора, а из левого сделать выход в ящик с землей. Тогда червь начинает поворачивать не вправо, а влево.

Большой интерес имеют опыты, проведенные с червями, которым была сделана операция удаления головных узлов нервной цепочки. Оказалось, что такая операция не препятствовала выработке условного рефлекса поворота в заданном направлении, а если рефлекс был уже выработан, то не уничтожала его. Оказалось также, что если «обученного» червя разрезать пополам, то не только передняя, но и задняя половина тела сохраняла выработанный навык поворота на развилке. Отсюда следует, что временные связи у него образовывались не только в головных, но и во всех других узлах нервной цепочки. Это очень вероятно, так как осязательно-мышечные сигналы, на которые вырабатывался данный рефлекс, приходили последо-

вательно от каждого сегмента тела в соответствующий узел. Здесь производился их анализ, и осуществлялось замыкание на нервный механизм соответствующего этапа движения.

Моллюски. Почти у всех моллюсков центральная нервная система сосредоточивается в виде крупных надглоточных и подглоточных узлов. Эти узлы координируют движения и организуют целостное поведение по сигналам дистантных рецепторов. В них, видимо, происходит замыкание временных связей условных рефлексов. Большинство улиток ведет малоподвижный образ жизни. Одни из них отфильтровывают из протекающей воды свой корм, другие — кормятся на растениях, третьи — плотоядные, прикрепившись к своей жертве, постепенно ее выедают. В связи с этим условные рефлексы на прием пищи у них развиты слабо. Чтобы выработать у пресноводной улитки физиологическую реакцию открывания рта на сигнальное прикосновение к ноге, за которым следовало кормление, потребовалось около 250 упражнений. Более развиты у этих моллюсков оборонительные рефлексы. Так, для многих наземных улиток приближение опасности, например птицы, которая может их схватить, сигнализируется тенью, внезапно падающей на глазки щупалец. Улитка немедленно останавливается и втягивает щупальца. Этот натуральный защитный рефлекс можно полностью угасить, повторяя теневой сигнал без подкрепления. Разные виды улиток проявляют различные свойства выработки такого торможения.

При выработке у виноградной улитки оборонительной условной реакции наступали характерные изменения импульсации командных нейронов, защитные реакции дыхания. В других опытах у улитки вырабатывали условную оборонительную реакцию на время путем периодической микростимуляции отдельного командного нейрона. У некоторых морских моллюсков можно было выработать оборонительную реакцию на определенный вид пищи, если он сопровождался болевым раздражением. При этом предъявление пищи угнетало импульсацию командного нейрона пищевой реакции.

У приморского гребешка быстро (хотя и непрочно) вырабатывался условный оборонительный рефлекс на свет, вслед за которым в аквариум опускали хищную морскую звезду.

Среди вырабатываемых моллюсками реакций большое практическое значение имеет «приучение» устриц к длительному плотному закрыванию створок раковины, что делает этих съедобных моллюсков пригодными для дальней транспортировки в живом виде. Для этого прибрежные бассейны (откормочные парки) с устрицами начинают временно лишать воды. В первые дни они осушаются на полчаса в сутки, затем на более длительный срок и, наконец, на всю ночь. Каждый раз, когда устрица, оставаясь на воздухе, пробует открыть створки, она теряет свою воду. Вскоре вырабатывается прочный защитный рефлекс. Обсушивание поверхности становится сигналом удерживания раковины в закрытом положении. Таких устриц можно перевозить и сохранять живыми в течение нескольких дней.

Выдающееся положение среди других моллюсков занимают головоногие, быстро вырабатывающие новые поведенческие навыки: небольшие спруты охотятся за раками-отшельниками, но когда этим спрутам подбросили раков, несущих морские анемоны, то ужаленные ими спруты перестали нападать на раков-отшельников.

Очень активный образ жизни ведет осьминог — хищник морей. Его головной мозг обнаруживает четкую локализацию центров выполнения различных рефлекторных актов (рис. 73). Охота за рыбами и крабами вырабатывает у осьминога разнообразные натуральные рефлексы нападения на движущиеся объекты. Однако достаточно ему 10—15 раз подряд схватить протаскиваемый перед ним несъедобный предмет, как осьминог перестает на него реагировать. Это торможение обнаруживает все свойства условного и должно быть отнесено к категории угасательного. Оно оказывается довольно стойким и может пройти более 1 ч, пока осьминог вновь схватит движущуюся приманку.

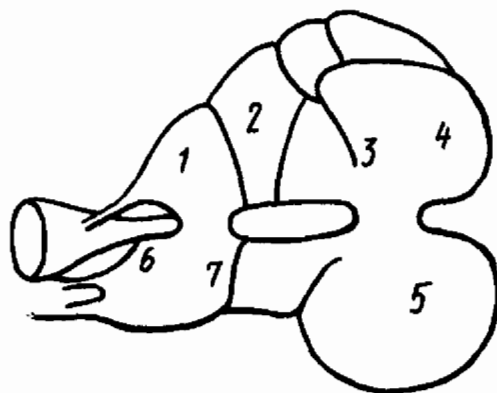
Оборонительный условный рефлекс на световой сигнал, сопровождаемый уколом, осьминог сохраняет без подкрепления более 3 месяцев. По своей условно-рефлекторной деятельности осьминог превосходит других головоногих, кальмаров и каракатиц, что можно объяснить развитием его мозга в результате использования щупалец как своеобразных «рук», выполняющих разные функции.

Осьминоги легко вырабатывают условные зрительные пищевые рефлексы, иногда весьма сложные. Например, обнаружив краба в стеклянной банке, осьминог вначале бьет щупальцами о стекло, долбит его клювом, пока не найдет отверстие в банке. На следующий день осьминог, увидев краба в банке, не предпринимает бесплодных попыток пробиться к нему через стекло, а сразу вытаскивает краба через отверстие.

У осьминога можно выработать различие показываемых фигур по форме, подкрепляя одни из них и не подкрепляя другие кормлением, а также более сложные формы высшей нервной деятельности, как, например, условный тормоз. Однако об их способности различать цвета имеются противоречивые данные. Осьминоги успешно вырабатывали на пищевом подкреплении условную реакцию вытягивания одного из щупалец в трубу, опускаемую в воду. Очень интересна способность осьминогов строить себе из камня убежища, материал

Рис. 73. Расположение центров рефлекторных движений в нервных узлах головного (по И. Икслюю):

1 — смыкание челюстей, 2 — еда, 3 — плавание, 4 — ползание, 5 — дыхание, 6 — прикрепление присосок, 7 — освобождение присосок



для которых они тщательно выбирают и в случае необходимости перетаскивают иногда на значительные расстояния. Конечно, в сложном поведении головоногих проявляются не какие-то «идеи» или «представления», как предполагали некоторые исследователи, а способность их мозга к сравнительно тонким зрительным дифференцировкам, выработке условных тормозов и специфической манипуляционной деятельности.

Условные рефлексы ракообразных и паукообразных

Уже у низших членистоногих проявляются некоторые общие тенденции эволюции этого типа животных, в частности, чрезвычайная видовая специализация форм приспособительного поведения.

Дафнии. Дафнии составляют основную массу планктона пресноводных водоемов. При недостатке корма или других неблагоприятных обстоятельствах они устремляются к свету, который сигнализирует о богатых пищей и более теплых поверхностных слоях воды. Однако при изменении условий жизни может измениться и сигнальное значение света.

Такое изменение, например, наблюдали в эксперименте при сочетании света с холодом, а тепла с темнотой.

Для этого сосуд с одной группой дафний при ярком освещении охлаждали до 2—4° С и оставляли при низкой температуре в течение 4 ч. Затем его затемняли и нагревали до температуры 15—20° С, оптимальной для дафний. У другой группы дафний вырабатывали обратные отношения, т. е. свет сочетался с теплом, а темнота с холодом. Соответствующие условные рефлексы быстро образовывались: дафнии первой группы шли в темноту, дафнии второй группы — к свету.

Изменить сигнальное значение света для дафний можно также, создавая иные условия питания.

Для этого помещали дафний в хорошо освещенный сосуд с чистой водой без корма. К вечеру их переносили в сосуд с водой, богатой инфузориями, закрывали светонепроницаемым колпаком и оставляли на всю ночь кормиться в темноте. Утром после ополаскивания дафний опять переносили в первый сосуд голодать весь день на свету и т. д. В результате у дафний выработался прочный условный пищевой рефлекс на темноту.

Ниже приведены данные по выработке условного пищевого рефлекса на темноту у дафний (по А. Б. Когану и А. П. Семеновых).

<i>Число дней кормления в темноте и голодания на свету</i>	<i>Процент положительных реакций на темноту</i>
0	0
7	32
14	57
21	89

Раки. Речные раки собираются к месту, где они несколько раз находили пищу. Этой способностью раков пользуются при их ловле. Известна защитная реакция раков-отшельников, скрывающих свое мягкое брюшко в пустые раковины. Если ракам-отшельникам дать несколько раковин, отверстия которых забиты пробками, то после безуспешных попыток ввести брюшко в отверстия раковин раки прекращают это занятие. Такое торможение защитной реакции вырабатывается медленно. Пытаясь открыть раковины, раки упорно действуют клешнями в течение нескольких суток. Но когда торможение выработалось, оно оказывается весьма прочным. Даже спустя нескольких дней ракам предлагали те же раковины, но заклеенные тонкой бумагой вместо пробок, и бумага оставалась целой. Отшельники даже не прикасались к объектам своей недавней энергичной деятельности. Однако если предложить им другие раковины, то раки немедленно их схватывают и начинают обследовать. Видимо, здесь происходит дифференцирование формы предмета.

Десятиногих раков испытывали в «лабиринте» (рис. 74, А). Вначале число выходов в аквариум (1) и заходов в тупик (2) было примерно одинаковым, лишь постепенно раки стали правильно выбирать дорогу. Рис. 74, Б показывает «кривую обучения» раков. Даже после двух недель перерыва в работе условный рефлекс хорошо сохранился. Этот факт в соответствии с приведенными выше наблюдениями за поведением раков свидетельствует о значительной стойкости вырабатываемых временных связей.

Когда речных раков стали кормить только в освещенной части аквариума, то у них за 4—12 сочетаний образовался и за 10—20 сочетаний укрепился условный пищевой рефлекс на освещение. Такой рефлекс удалось угасить за 6—17 применений светового сигнала без подкармливания, но на следующий день рефлекс восстанавливался.

Получены сведения о способности краба, где бы он ни находился, при испуге бежать по прямой линии к своей норе. Показано, что этот краб может использовать для ориентации сигналы поляризованного света. Однако скальный омар, покидая свое убежище для ночной кормежки, возвращается в него, используя, по-видимому, местные ориентиры. Вместе с тем некоторые наблюдения указывают на врожденную способность членистоногих к ориентации по неизвестным пока признакам. Так, когда особям береговой блохи, рожденным и выросшим в лаборатории, была предоставлена свобода передвижения, то они устремились в направлении берега, где обитали их родители.

Пауки. Условия охоты пауков сделали жужжание насекомых натуральными сигналами их охотничьей пищевой реакции. При этом паук живо реагирует на сотрясение паутины именно с той частотой, с которой муха бьет крыльями, пытаясь освободиться из плена. По-видимому, рассказы о «музыкальности» домового паука имеют известное основание. Некоторые тоны скрипки, близкие к мушиному жужжанию, привлекают паука так сильно, что он спускается как

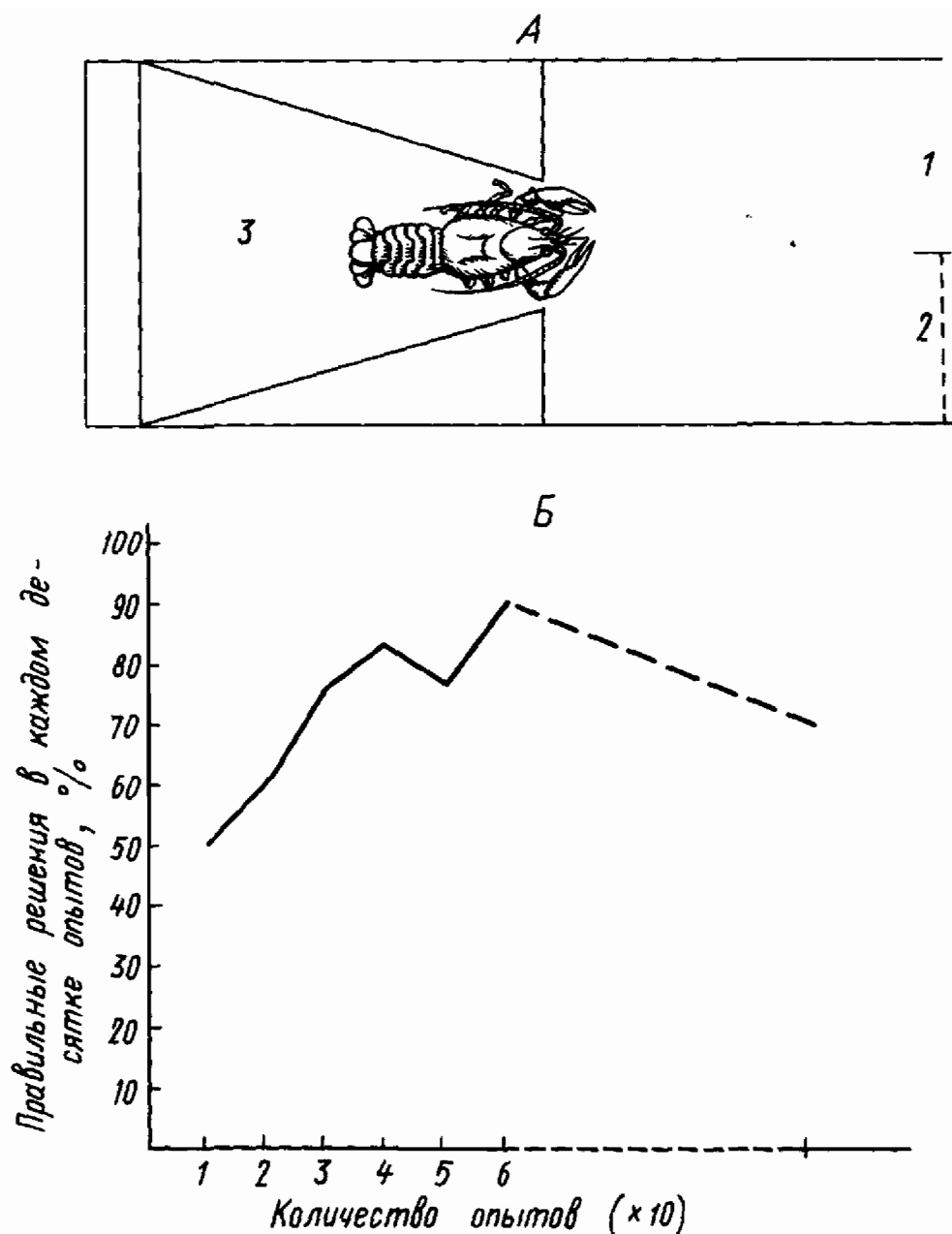


Рис. 74. Опыты «обучения» раков в простом лабиринте (по В. М. Боровскому). А — схема лабиринта; Б — кривая «обучения» рака в этом лабиринте:

1 — свободный вход в аквариум, 2 — стеклянная перегородка, закрывающая выход, 3 — выпускное отделение, прерывистая часть абсциссы означает 2-недельный перерыв

можно ближе к инструменту. Если подобрать камертон, имеющий сходную тональность, то, услышав его звучание, паук немедленно выглянет из своего убежища. Однако после нескольких таких применений камертона вырабатывается торможение реакции, не получающей пищевое подкрепление, звук теряет свое сигнальное значение.

Живущие в норах тарантулы подстерегают добычу у входа в нору. Они выскакивают и схватывают проходящих жуков, бабочек, стрекоз и других насекомых, но не реагируют на неподвижных.

Пищевой рефлекс паука очень силен и может быть использован для подавления защитного. Описывают, что даже свирепого калаб-

ийского тарантула можно приучить к жизни в неволе в бумажной рубке, откуда он выходит и берет живых мух из рук человека.

Если предложить пауку-прыгуну муху, смазанную терпентином, то он ее не возьмет. Пищевой рефлекс будет заторможен. После того как пауку трижды давали таких мух, он переставал брать и обыкновенных мух, годных ему для еды. Это наблюдение, так же как и предыдущее, считают проявлением малой способности нервной системы паука к выработке дифференцировок. Однако когда паукам предлагали мух, пропитанных сахаром или хинином при звуках метронома 262 или 523 колебаний/с соответственно, то уже после 15 проб они переставали хватать мух при дифференцировочном звуке.

В пространственной ориентации пауков большую роль играет зрение. Так, паук при вибрации паутины от попавшего в нее насекомого бросается на него и, схватив, возвращается в свое убежище. При этом он ориентируется главным образом по направлению освещения. Если после того как он схватил добычу переместить источник света, то паук окажется дезориентированным и не сумеет сразу вернуться в убежище (рис. 75). По-видимому, обучение ориентации по направлению освещения происходит быстро, так как если источник света переместить даже незадолго до того, как паук бросится на добычу, то он уверенно возвращается в убежище.

Действие некоторых фармакологических веществ на паука исследовали, пропитывая ими предлагаемых ему мух, оценивая результат по его поведению при выплетании паутины. Получив хлоралгидрат, паук засыпал, прервав выплетание. Кофеин вызвал возбужденную деятельность по беспорядочному сплетению паутинных нитей.

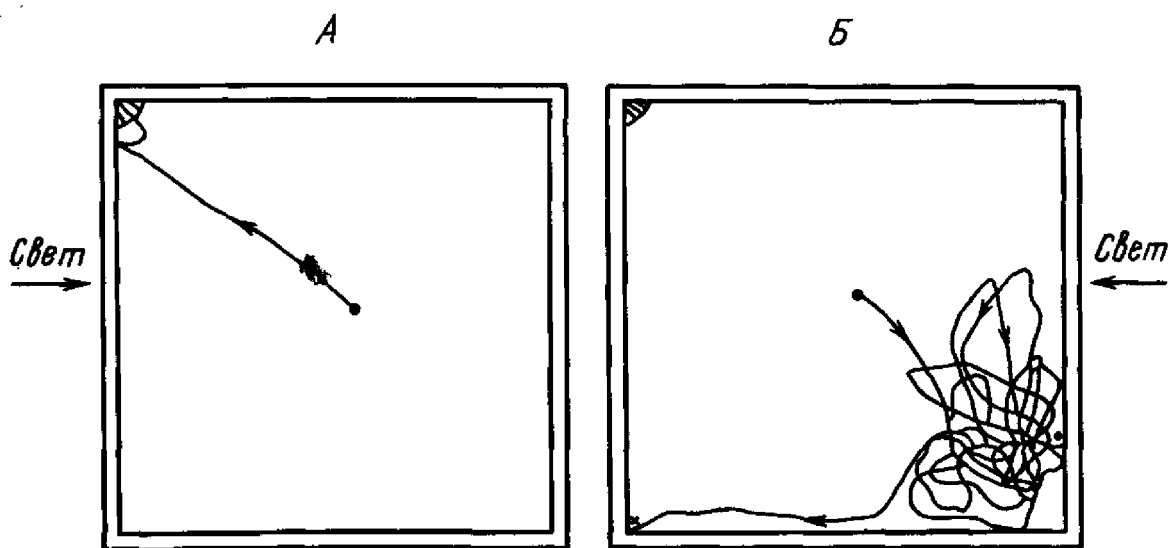


Рис. 75. Дезориентация паука *Agelena* изменением положения источника света (по М. Бартельсу). А — путь паука в гнездо при обычном положении источника света; Б — путь паука при перемещении источника света на другую сторону

Неожиданный эффект действия лизергиновой кислоты состоял в том, что паук выплетал наиболее точно рассчитанную и безукоризненно выполненную паутину (Н. Тинберген, 1978).

Глава 11

ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ НАСЕКОМЫХ

Развитие типа членистоногих достигло наиболее высокого совершенства в классе насекомых. Особенностью этого развития является способность к быстрому превращению полезных признаков, проявившихся у индивидуумов, в признаки вида. Этому способствует корот-

кая жизнь, колоссальная плодовитость и чрезвычайная изменчивость приспособительного поведения насекомых, быстро приобретающего характер видового инстинкта. Поэтому поведение насекомых воспринимается целиком состоящим из врожденных неизменных инстинктов.

Однако насекомые способны к очень сложной высшей нервной деятельности, тонкому анализу и синтезу, образованию комплексных стереотипов поведения, вплоть до удивительной организации «общественной» жизни муравьев и пчел. Этому соответствует усложнение нервной системы, особенно головного мозга, в котором развиваются такие образования клеток ассоциативного типа, как грибовидные тела (рис. 76).

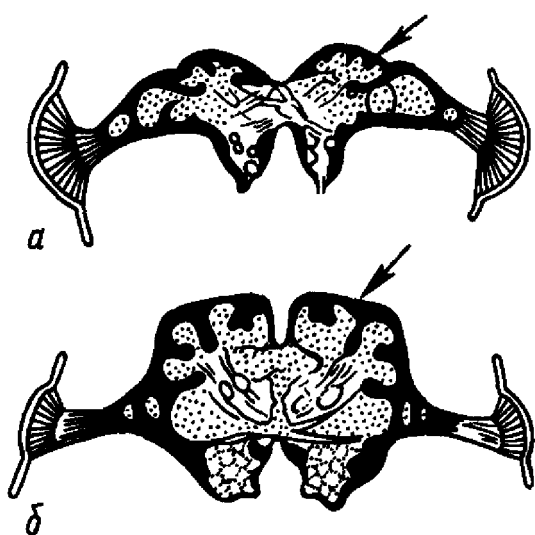


Рис. 76. Сравнительное развитие грибовидных тел (указаны стрелкой) у муравьев (по А. А. Заварзину):

а — самец, б — рабочий

Тараканы

Повседневные наблюдения показывают, что обычные домашние тараканы быстро приспосабливаются к новой обстановке. Так, в круглосуточно освещаемых помещениях они становятся активнее, т. е. оборонительная реакция на свет постепенно угасает.

Нетрудно добиться полного извращения натуральной реакции таракана на свет и искусственно выработать у него оборонительную реакцию на темноту.

Для этого следует поместить таракана в коробку с темными щелями по бокам, закрытую сверху стеклом. Тараканы сейчас же забьются в щели. Если же проложить в щелях оголенные провода и соединить их с электрической сетью, то после нескольких попыток спрятаться в щель, за которыми следуют электрические удары, таракан остается по середине коробки на свету, даже когда ток будет выключен.

Однако такая отрицательная реакция на темноту сохраняется лишь некоторое время, после чего таракан опять пытается спрятаться в щель. По некоторым сведениям этот период может достигать нескольких суток.

Существует предположение, что такая переделка поведения представляет собой результат не обучения, а торможения негативной реакции на свет сильной оборонительной реакцией на удар электрическим током. Однако такое мнение опровергается возникновением при этом новых форм поведения, которые не существовали при реакции на ток.

Жуки

Личиночные формы жуков сравнительно мало подвижны. Чрезвычайно активная деятельность имагинальных форм направлена главным образом на воспроизведение и обеспечение развития потомства.

Инстинкты. Жуки-могильщики, преодолевая большие трудности, зарывают в землю громадные по сравнению с собственными размерами трупы мелких животных. Они сооружают целые подземные склепы, где подвергают трупы особой обработке и на таком тщательно приготовленном обильном гниющем корме выводят личинок.

Поразительно искусство жуков-трубковертов, свертывающих листья для кладки своих яиц. Изучение фигуры выкройки листа показало, что бесчисленные поколения березового трубковерта всю жизнь надрезали листья березы точно в соответствии с требованиями сложного математического уравнения, о котором наука узнала лишь в 1863 г. благодаря открытию Гюйгенса. Трубковерт ведет надрез по линии, которая относится к внешнему краю листа как эволюта к эвольвенте. Математический расчет показывает, что это наиболее выгодная форма, обеспечивающая максимальную прочность свертка.

Эти, как и другие инстинкты жуков, сложились в приспособлении многих поколений к определенным условиям жизни. Однако при изменении привычных условий инстинктивное поведение теряет всю свою целесообразность и, наоборот, поражает бессмысленностью. Так, жуки-могильщики безрезультатно, но упорно роют землю под трупом крота, привязанным к подставке; трубковерты проделывают бесполезную работу, надрезая старым способом листья другой формы, требующие свертывания иного раскроя.

Поправки в жизненный опыт вида вносятся вариациями поведения индивидуумов, способствующими естественному отбору. В какой-то мере эти поправки проявляются уже по ходу совершения инстинктивных действий, если последние не достигают цели. Например, жук-навозник после нескольких безуспешных попыток вкатить свой шар по слишком крутому склону выбирает обходную дорогу и впредь следует по ней. Жуки-могильщики, встретив слишком твердый грунт, ищут более мягкую почву, волокут туда найденный труп и

зарывают его на новом месте. Удивительное приспособление к жизни в гнездах некоторых лесных муравьев выработал жук ломехуза. Он позволяет им слизывать свои выделения, которые настолько привлекают муравьев, что они кормят жука (И. И. Акимовский, 1985).

Условные рефлексy. Жуки могут образовывать разнообразные условные рефлексy. Об этом убедительно свидетельствуют многочисленные опыты с плавунцами.

Если в одном и том же месте опускать в аквариум палку и кормить около нее плавунца кусочками мяса, то скоро плавунцы начинают собираться к палке, как только ее опустят в воду. Привязывая к палке кусочки мяса все выше и выше, можно выработать у плавунца даже реакцию выползания по палке наверх. Показано, что, применяя пищевое подкрепление, можно приучить плавунца вылезать из воды и есть на столе.

Образование у жуков в природе новых пищевых рефлексов при естественном отборе нередко имело результаты, связанные с большим вредом для сельского хозяйства. Так, хлебный вредитель жук-кузька до распахки степей жил и кормился главным образом на пыреяx. С распространением посевов пшеницы, ржи и ячменя его пищевой инстинкт все более изменялся, направляя жука на новые виды пищи. Наконец, кузька превратился в злостного вредителя хлеба. Вылетая в июне — июле, жук грызет зерна в колосьях. Подсчитано, что 200 тыс. жуков могут полностью уничтожить урожай с 1 га яровой пшеницы.

Еще в 1824 г. были описаны и изучены безвредные жуки *Leptinotarsa decemlineata*, обитающие на диких пасленовых. В 60-е годы прошлого столетия в США чрезвычайно распространились посевы культурного вида пасленовых — картофеля. Картофельные поля заняли место зарослей колючего паслена в прериях западных штатов. Но вскоре на картофеле (в Колорадо) появился какой-то вредитель и стал быстро распространяться, уничтожая весь урожай картофеля. Этим вредителем оказался в прошлом безвредный жук *Leptinotarsa*. Лишенный колючего паслена, жук, адаптируясь к картофелю, стал быстро распространяться, откладывая на листьях картофеля яйца, связывая с ним питание личинок и взрослых особей. Произошла полная переделка не только пищевого, но и полового инстинкта жука. С тех пор колорадский жук стал бичом картофельных полей. О вредности этого листоеда можно судить по тому, что потомство лишь одной самки может достигать в первом поколении 700 особей, во втором — 200 000, в третьем — до 7 млн. жуков; а все три поколения могут появиться одно за другим в течение одного лета.

Наследственное закрепление нового пищевого инстинкта можно проследить также на примере жука-короеда, которому достаточно обитать в течение двух поколений на другом виде сосны, и его потомство при свободном выборе явно предпочтет этот вид ранее обжитому.

Исследования переделки инстинктов могут иметь большое практи-

ское значение. Они объясняют, как появились и продолжают появляться вредители культурных растений. Некоторые из них, как, например, хлебный точильщик или табачный жук, настолько уже изменили свое отношение к пищевым раздражителям, что не осталось никаких следов, указывающих на их прежний образ жизни в природе. Другие — освоили культурные растения как сезонную пищу, оставаясь постоянными потребителям сорняков. Так, капустные блошки, обитающие на сорных крестоцветных, после созревания рассады переселяются на капусту. Свекловичная щитовка живет на лебеде, но летом нападает на свеклу и пожирает ее ботву.

Многие жуки меняют пищевые инстинкты, становясь вредителями. Так, в 1935 г. в Краснодарском крае безвредная ранее обитательница местных диких маревых — божья коровка переключилась на питание распространившейся здесь культурной свеклой и стала ее серьезным вредителем. В 1938—1939 гг., в связи с расширением посевов культурного льна в Красноярском крае, местный жук-долгоносик, который ранее не питался льном, приспособился к новой пище и стал его постоянным обитателем, принося большой ущерб хозяйству.

Новые формы, приобретенные некоторыми жуками в личиночной стадии, могут сохраняться при метаморфозе и проявляться у них в стадии имаго. Так, выработка у темнлюбивых личинок зернового жука поворота в светлую сторону на развилке Т-образного лабиринта при подкреплении темноты ударами электрического тока, определяла такой же выбор пути у взрослых жуков, выросших из этих личинок.

Изучая пищевые рефлексы жуков, можно предвидеть возможных будущих вредителей культурных растений и принимать необходимые меры предосторожности. Еще более интересные практические результаты может дать массовая выработка у хищных жуков новых пищевых условных рефлексов, направленных на истребление вредных насекомых, угрожающих урожаям и переносящих болезни.

Бабочки

За беспорядочным на первый взгляд полетом бабочки, возможно, скрывается маневрирование, спасающее ее от нападения врагов. Бабочки способны к весьма сложному приспособительному поведению, во многом еще недостаточно изученному. Какая цепь реакций приводит, например, бабочку-капустницу для откладки яиц именно на капусту, которую она сама никогда не ест, но которая будет служить пищей ее гусеницам? Трудно представить себе и остроту обоняния, которым руководствуются, например, самцы дубового шелкопряда, устремляясь за десятки километров к месту, где из кокона вышла самка. А вместе с тем их инстинкт настолько слеп, в буквальном смысле слова, что заставляет самцов часами летать вокруг места, на котором побывала самка, в то время как

сам предмет поисков находится прямо перед их глазами под стеклянным колпаком, не привлекая к себе никакого внимания.

Из желез 500 000 бабочек тутового шелкопряда биохимики выделили 12 мг экстракта пахучего вещества, получившего название бомбикол. Он привлекает самцов бабочки уже в ничтожной малой концентрации 10^{-19} г/см³.

Весьма эффективна маскировка бабочек и особенно их гусениц. Так, гусеница глазчатого бражника, прикрепляясь под веткой вниз спиной, становится невидимой для пролетающих птиц, гусеница пяденицы выглядит как сухой сучок. Сами бабочки своим видом достигают не только маскировки, но и устрашения. Например, бабочку бражника передние крылья маскируют. Если же ее обнаружили, бабочка расправляет задние крылья, на которых изображены большие «глаза», пугающие хищника.

Условные рефлексы. По наблюдениям некоторых натуралистов, бабочки могут «запоминать» место своего ночлега и к вечеру возвращаться к нему с разных направлений. Специальные опыты показали, что бабочки способны вырабатывать различные зрительные условные рефлексы. Эта способность оказалась связанной с разным значением для бабочек различно окрашенных частей растения. Так, для бабочки-капустницы в период усиленного питания положительное сигнальное значение пробретают синие и красные окраски цветов, а во время откладки яиц — зеленый цвет — окраска листьев. Подкармливая бабочек на цветных подносиках, вырабатывали дифференцирование раздражителей зрительных условных пищевых рефлексов по цвету. Однако образованные при этом временные связи были непрочны и сохранялись нервной системой бабочки не более суток. Прочнее оказываются обонятельные реакции на запахи корма.

Бабочки могут легко закреплять наследственностью новые пищевые и половые инстинкты и так же, как жуки, давать новые виды вредителей культурных растений. Так, акациевая огневка в первые же годы распространения у нас в стране культуры сои освоила этот новый вид пищи и быстро сделалась ее опасным вредителем. Вьюнковый бражник жил на диких вьюнках, растущих на Кавказе, но когда здесь стали разводить батат — растение одного семейства с вьюнками, то бражник скоро перебрался на него, предпочитая культурное растение его дикому сородищу. В свое время подсолнечник, ввезенный из Америки, стал жертвой прожорливой моли, покинувшей свои пастбища на диких сложноцветных ради нового обильного и питательного корма. В далекое прошлое уходит история приспособления комнатной моли к питанию шерстяными и меховыми предметами одежды и обстановки человека.

Управление деятельностью шелкопряда. Инстинкты тутового шелкопряда претерпели коренные изменения уже более 2500 лет тому назад, когда он был одомашнен в Китае. С тех пор шелководство широко распространилось во всем мире.

Возможность условно-рефлекторного изменения темпа выплета-

ия шелковой нити гусеницей шелкопряда была установлена с помощью объективного метода записи шелковыведения, разработанного в лаборатории эволюции высшей нервной деятельности Института физиологии им. И. П. Павлова. Оказалось, что шелкопряд более энергично работает при освещении и несколько замедляет выплетание нити в темноте. В этом, видимо, проявляются натуральные связи, сложившиеся в природных условиях: свет сигнализирует тепло солнечного дня, темнота — ночное охлаждение.

Для условно-рефлекторной переделки этого инстинкта шелкопрядов помещали в теплую ($37-39^{\circ}\text{C}$) темную камеру на 2 мин, затем их переносили на 5 мин в условия освещения при комнатной температуре, а потом снова согревали в темноте и т. д. После 10—20 сочетаний темноты и тепла можно было только затемнить гусениц, и они без всякого согревания начинали ускорять темп выработки шелка. Выработался новый условный рефлекс ускорения шелкообразования, свойства которого изучали как на тутовых, так и на дубовых шелкопрядах. Выработанный таким образом рефлекс оказался не очень стойким. На следующий день его приходилось образовывать заново. Чтобы его угасить, достаточно было применить 15—20 раз условный сигнал — темноту без подкрепления согреванием.

После выработки рефлекса можно было вновь полностью передать сигнальное значение света и темноты. Для этого начинали согревать шелкопрядов на свету и охлаждать в темноте. Примерно через 40 таких новых сочетаний темнота перестала ускорять выплетание, а свет вновь приобрел свое натуральное действие (рис. 77).

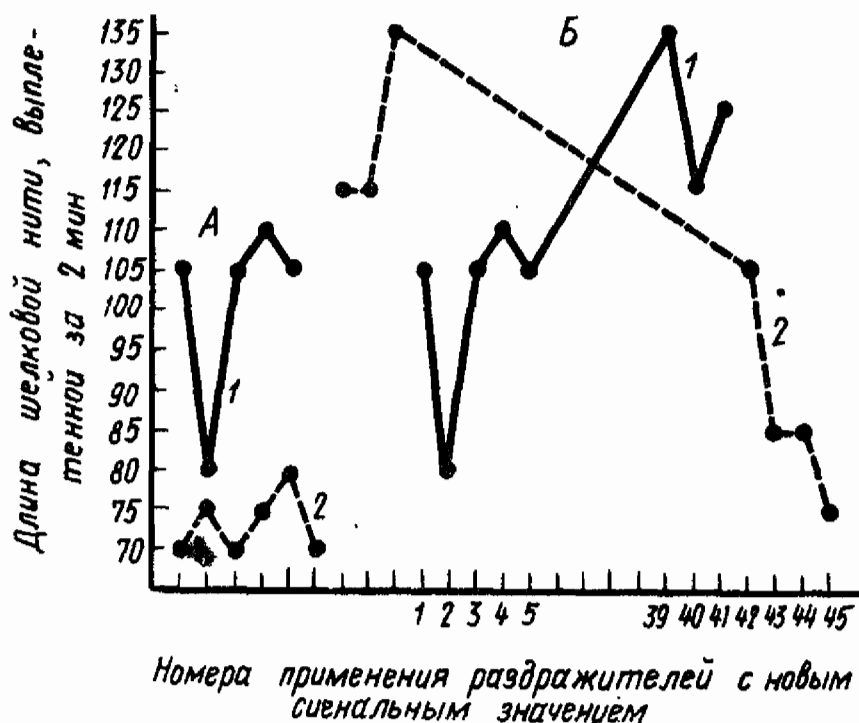


Рис. 77. Переделка сигнального значения темноты и света в «темновом» условном рефлексе гусеницы дубового шелкопряда. А — до выработки условного рефлекса; Б — переделка (по И. А. Никитиной):

1 — в темноте, 2 — на свету

Мухи

Поведение мух лишней раз показывает ограниченность инстинкта. Он заставляет, например, мясную муху пролетать громадные расстояния в поисках падали, необходимой ее личинкам, и не может ее предостеречь, когда обманутая гнилостным запахом цветка *Stapelia hirsuta* муха откладывает в него яйца, обрекая своих личинок на смерть от голода.

Вместе с тем можно убедиться, что мухам свойственна изменчивость приспособительного поведения. Изменение условий питания может привести к перестройке инстинктивного поведения. Так, комнатные мухи, которых в трех поколениях вынуждали откладывать яйца на необычной питательной среде, освоили ее, и мухи четвертого поколения стали предпочитать для откладки яиц именно эту среду.

Широко известные как объект генетических исследований фруктовые мухи хорошо вырабатывают условные рефлексы выбора направления пути в Т-образном лабиринте. В качестве положительного подкрепления для мух негативно-геотропического штамма служила вертикальная трубка, по которой они могли подниматься вверх. Удары электрическим током при попытках выхода в другую сторону развилки ускоряли обучение.

Некоторые мухи, особенно кормящиеся на цветах, образуют сложные натуральные зрительные условные рефлексы.

В опытах с мясной мухой смачивание лапки водой сопровождалось подачей раствора сахарозы к ротовой части головы. В результате ранее индифферентное раздражение лапки стало вызывать пищевую реакцию вытягивания хоботка.

Муравьи

Энтомологи подсчитали, что численность муравьев превышает число всех других, вместе взятых животных на земле. Работоспособность этих необычайно деятельных насекомых вошла в поговорки. Строгое распределение обязанностей в муравейнике довело специализацию инстинктов у особей, выполняющих разную работу, до возникновения каст, отличающихся друг от друга даже строением тела (солдаты, рабочие, матки, самцы и т. д.).

Сложнейшее поведение муравьев и их удивительные взаимоотношения часто сравнивают с жизнью людей. Говорят о «рабовладельцах» — амазонках, похищающих в чужих муравейниках личинок, из которых вырастают покорные «рабы»; о «скотоводах» — рыжих лесных муравьях, выкармливающих тлей в особых «хлевах»; «огородниках» — листорезах, разводящих в своих муравейниках особые сорта грибов, которыми они питаются. Конечно, все эти названия не более как образные слова, за которыми не скрывается ничего похожего на соответствующие явления в человеческом обществе.

Сложное поведение муравьев до сих пор еще недостаточно изучено. Поэтому трудно даже точно разграничить, что в их поведении является врожденным, безусловно-рефлекторным и что приобретенным в процессе жизни в муравейнике. Воспитание, выработка новых условных рефлексов, по-видимому, занимают важное место в формировании поведения муравья. Об этом убедительно свидетельствует хотя бы тот факт, что унесенные в «рабство» и воспитанные «рабовладельцами» муравьи *Tetramorium* нападают под их предводительством на муравейники своего вида. Такие и многие подобные факты наводят на мысль, что известная часть инстинктов муравьев, как и других насекомых, возможно, формируется на ранних стадиях онтогенеза, как натуральные условные рефлексы, отличающиеся своей прочностью.

В лабораторных опытах муравьи быстро вырабатывали реакцию безошибочного выхода из весьма сложных лабиринтов с пятью и даже десятью тупиками. Выработанный навык оказывался очень стойким и сохранялся без подкрепления более месяца. Определенное значение, вероятно, имеет при этом сходство лабиринтных задач с естественными условиями привычной ориентировки муравья в запутанных ходах муравейника. В более простом Т-образном лабиринте муравьи успешно обучались избегать поворота, ведущего к перечной мятле.

На местности муравьи ориентируются преимущественно при помощи обоняния. Если на муравьиную тропу положить одну за другой три дощечки и после нескольких часов движения по ним поменять местами первую и последнюю, то это не окажет заметного влияния на движение муравьев. Но если одну из дощечек просто перевернуть передним концом назад, то муравьи останавливаются и их движение расстраивается. На основании этих наблюдений было высказано предположение, что муравьи различают направление следа, его «правую» и «левую» стороны. Вместе с тем муравьи могли дифференцировать цвета, вырабатывая условную реакцию выбора пути, ведущего к корму.

Муравьи многих видов метят свои дороги выделениями сложного состава, в который входят алкалоиды, углеводороды и другие соединения. Последовательность испарения составных частей позволяет им оценивать свежесть следа. Если дорогу муравьев перегородить, то они прокладывают обходную, точно выходя на ближайшую действующую.

Муравьи ориентируются на местности и с помощью зрения. Описаны эксперименты, указывающие, что муравьи могут определять направление своего пути относительно положения солнца.

На рис. 78 сплошной линией со стрелками показан путь муравья. Когда он добежал до точки А, было 14 ч 39 мин. В тот же момент его накрыли светонепроницаемым колпаком и держали под ним в этом пункте до 17 ч 09 мин. Освобожденный муравей побежал теперь в новом направлении. Это направление оказалось отклоняющимся от прежнего на угол (37°), почти точно соответствующий углу ($37^\circ 30'$), на который успело сместиться в небе солнце за прошедшие 2 ч 30 мин.

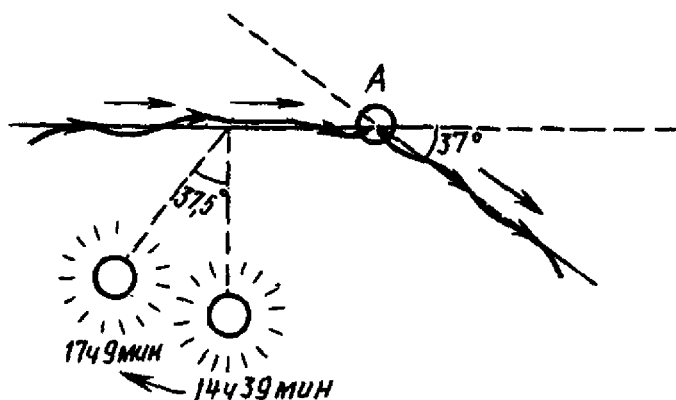


Рис. 78. Муравей ориентируется на местности по солнцу (по Р. Брюну). Объяснение в тексте

Большую роль в жизни муравьев *Bothroponera soror* играет обоняние. Выделяемые ими специфические пахучие вещества — *феромоны*, наряду с осязательными сигналами при соприкосновении усиков являются основными регуляторами поведения. Указатели дороги (*одмихнеоны*) вырабатываются в дюфуровой железе на конце брюшка, которым муравей касается грунта на своем пути.

Сигналы тревоги (*торибоны*) мобилизуют «солдат» на защиту муравейника. Разные феромоны собирают рабочих отправляться за добычей, кормить личинок, выполнять строительные работы.

Когда муравей нападает на крупную добычу, его мандибулярные железы выделяют феромон, мобилизующий других муравьев на помощь. Этот феромон действует на значительном расстоянии и состоит из многих ингредиентов. По запаху разложения муравьи определяют умерших особей и выбрасывают их.

Когда одного здорового муравья слегка смазали растертыми остатками мертвого, то муравьи его немедленно схватили и, несмотря на отчаянное сопротивление, выбросили из муравейника, и каждый раз, когда он появлялся в муравейнике, все повторялось.

Осы

Осы известны как энергичные охотники за жуками, пауками, кузнечиками и разными гусеницами, хотя питаются они нектаром цветов. Охота ос является не пищевой реакцией, а реакцией заботы о потомстве.

Инстинкты. Инстинктивная забота о потомстве доведена у ос до крайнего автоматизма цепных реакций. Одно рефлекторное действие влечет за собой следующее. Выпадение какого-либо звена делает все поведение биологически бессмысленным. Наблюдения над жизнью ос дали наиболее яркие примеры высокой целесообразности и стереотипной ограниченности инстинкта. «Инстинкт непогрешим в той неизменной области действия, которая ему отведена. Вне этой области он бессилен» (Ж. Фабр, 1963).

Желтокрылый сфекс смело нападает на полевого сверчка. После короткой схватки он опрокидывает сверчка на спину и, придерживая колющие задние ноги побежденного, отгибает ему назад голову с опасными челюстями. Обезоружив таким образом противника, оса с поразительным учетом анатомии жертвы наносит ему три удара своим ядовитым жалом в места, точно соответствующие расположению трех основных нервных узлов. Сверчок не убит, а парализован, и сфекс несет его домой. Оставив сверчка перед входом в норку, он сначала забегает проверить ее состояние, а затем втягивает туда за усик сверчка, откладывает на его тело яйцо и запечатывает ячейку. Когда из яйца выйдет личинка, она будет обеспечена живой пищей.

Однако, если предложить сфексу другую добычу, например жирную муху или бабочку, он не воспользуется ею, хотя мог бы парализовать ее без всякого труда. Узко специализированный инстинкт возбуждается лишь определенными раздражителями.

Если в период отлучки сфекса, забегающего проверить норку, ее немного отодвинуть в сторону оставленного у входа сверчка, то оса, подтащив его к входу, бросит свою ношу и вновь забежит в норку, хотя только что была там. Это можно повторять многократно. Подтаскивание добычи к норке является раздражителем рефлекса забега в нее, а последний, в свою очередь, представляет собой раздражитель рефлекса втаскивания в норку добычи. Без предшествующего рефлекса не может наступить следующего.

Еще более наглядно взаимозависимость рефлексов выступает в поведении лангедокского сфекса, который втаскивает в свою норку парализованных кузнечиков за усики. Если у кузнечика отрезать усики, то сфекс начинает бегать вокруг него, но не трогает, хотя легко мог бы схватить кузнечика и втянуть, например, за передние лапки. Если в то время, когда сфекс замуровывает норку с парализованным кузнечиком и отложенным яйцом, его отогнать и вытащить все наружу, то сфекс вновь принимается за работу и заканчивает замуровывание пустой норки. Этот факт особенно наглядно опровергает утверждения некоторых зоопсихологов о «мудрости» инстинкта. Оса не могла не видеть, что исчезли яйцо и заготовленная провизия, тем не менее она заканчивает бессмысленную теперь работу. Дело в том, что предыдущий рефлекс уже вызвал следующий: охота окончена, яйцо отложено, настало время замуровывать норку. Только закончив это бесполезное дело, оса может браться за новую работу в другом месте.

Другой сложный инстинкт заставляет осу *Polistes*, на гнезда которой нападают муравьи, после постройки гнезда смазать подступы к нему выделениями стеральной железы, отпугивающими муравьев.

Условные рефлексы. При изменившихся жизненных обстоятельствах осы могут изменять свое поведение. Ряд наблюдений показывает, что когда инстинкт оказывается несостоятельным, то начинает вырабатываться его условно-рефлекторная переделка. Тот же сфекс при недостатке его обычной пищи — полевых сверчков — приобретает новые привычки и охотится за кобылками. Многие сфексы после нескольких проб отодвигания сверчка в сторону во время забега в норку изменяют своему обыкновению и, принося добычу, сразу втаскивают ее в норку, не оставляя у входа.

Паразитические осы летят на запах мучной моли, которой они питаются, и безразличны к запаху восковой моли. Если лишить их этого питания и кормить только восковой молью, то произойдет полная переделка сигналов пищевого поведения. Оса теперь привлекается ранее безразличным запахом восковой моли, а запах бывшей пищи — мучной моли — потерял свои сигнальные значения.

Роспись стен Паучьей пещеры — стоянки первобытного человека, открытой в горах Испании, показывает, что уже 15 тыс. лет тому назад наши доисторические предки пользовались пчелиным медом. В настоящее время культурное пчеловодство занимает видное место в сельском хозяйстве как поставщик ценного продукта питания и сырья для кондитерской, медицинской и некоторых технических областей промышленности.

Жизнь улья. Пчелы отличаются от других используемых человеком животных тем, что, несмотря на давность жизни под опекой человека, они остаются очень сходными со своими дикими сородичами. Пчелы могут покинуть пасеку и оказываются вполне приспособленными к жизни на воле. Наоборот, помещенный в улей рой диких пчел трудно отличить от его постоянных обитателей. Причина этой особенности в том, что пчела «питается самостоятельно и в большинстве отношений ведет естественный образ жизни» (Ч. Дарвин, 1868).

Медоносная пчела с поразительным искусством строит свои соты, которые состоят из шестигранных ячеек с трехгранными крышечками, причем острые углы трех плоскостей, образующих основание каждого шестигранника, имеют по $70^{\circ} 32'$. Если человек, используя все достижения современной строительной науки и техники, захочет спроектировать систему резервуаров, которые при наименьшей затрате строительного материала могли бы вместить наибольшее количество содержимого и занять меньше всего места, то точный инженерный расчет приведет именно к пчелиной конструкции сотов.

Проверяя решение «задачи пчел», один английский математик заявил, что насекомые немного «ошибаются», так как в идеале требуемые задачей углы плоскостей шестигранника должны иметь $70^{\circ} 34'$, а не $70^{\circ} 32'$, как их делают пчелы. При проверке оказалось, что ошиблись не пчелы, а математик из-за опечатки в таблице логарифмов.

Не менее поразительно «коммунальное обслуживание» улья. В жаркий день тысячи пчел-вентиляторщиц выстраиваются длинными колоннами до самого летка и дружно работают крылышками, вызывая сильную тягу свежего воздуха. Пчелы-уборщицы чистят ячейки, подбирают со дна обрывки коконов, соринки и другой мусор. Готовя улей к зиме, пчелы-конопатчицы заделывают все щели и трещины, особенно в потолке, особым клеем — прополисом. Пчелы-водоносы пополняют запасы воды, сохраняемые в зобиках пчел-цистерн.

Высокое совершенство инстинкта пчел легко переходит в бессмысленность поступков, если насекомое сталкивается с необычными условиями. Наиболее разительный пример можно привести из жизни пчелы-каменщицы. Если в дне сооружаемой ячейки проколоть дырочку, то пчела ее быстро заделает. Но если дырочку проколоть тогда, когда ячейка готова, и пчела наполняет ее медом и цветнем,

неутомимая работница целый день бьется в безрезультатных попытках наполнить ее, даже не пытаясь заделать отверстие, через которое вытекает мед. Когда строительный рефлекс вызвал следующий за ним рефлекс — заготовки корма, то он тем самым исключил себя из поведения насекомого.

Неутомимо кладет яйцо за яйцом матка, заполняя за день 3000 ячеек. Из них выводятся все новые рабочие пчелы. Первые 2—3 дня они занимаются лишь чисткой ячеек, в возрасте 4—5 дней начинают кормить личинок медом и цветным и выделениями собственной железы — так называемым «молочком», с 10-дневного возраста строят соты и укладывают в них приносимые сборщицами мед и пыльцу. Около 20-го дня своей жизни пчелы отбывают краткосрочную сторожевую службу у летка. Наконец, с 20-дневного возраста они становятся сборщицами нектара или пыльцы и отправляются в полеты, постепенно увеличивая их дальность. Все это время молодые пчелы расширяют свой жизненный опыт, вырабатывая множество необходимых им условных рефлексов.

Условные рефлексy. Одним из первых условных рефлексов, вырабатываемых вылетающей из улья пчелой, является фиксирование ее местоположения. В первый раз молодая пчела отлетает только на 2—3 м от летка. Она висит 2—3 мин в воздухе головой к улью, после чего возвращается на соты. В следующий раз пчела отлетает подальше и находится в воздухе дольше. Она по-прежнему держит улей в поле зрения, не отворачиваясь от него. Постепенно радиус полетов увеличивается, пчелы начинают описывать все большие круги. Они связывают с местоположением улья основные ориентиры ближних, а потом и более далеких окрестностей. Молодая пчела, не прошедшая такого систематического курса обучения, заблудится, если ее отнести на 100 м от улья. В то же время взрослая пчела-сборщица безошибочно находит дорогу домой за многие километры.

О том, что в основе реакции определения места улья лежат зрительные условные рефлексy, убедительно свидетельствует тот факт, что старые пчелы, переселившиеся на новое место, начинают выработку этой реакции сначала. Другое наглядное доказательство получено в опыте, когда на пути от пасеки через поле к кормушке с сахарным сиропом расставили вехи. Пчелы быстро наладили регулярные рейсы по этой трассе. Однажды вечером линию вех переместили в сторону. Вылетевшие утром пчелы направились туда, куда указывали теперь вехи, и долго кружились вокруг последней из них, указывавшей ранее место кормушки.

Глаза пчелы состоят из 10 тыс. фасеток, усики насчитывают 6 тыс. обонятельных пор, поэтому мозг пчелы получает богатую информацию для образования множества зрительных и обонятельных условных рефлексов. При экспериментальном изучении поведения пчел громадный материал был получен в опытах с их подкормкой в определенных условиях.

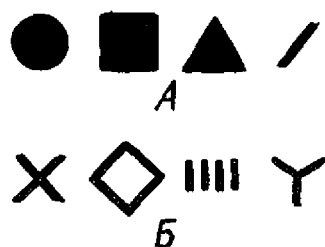


Рис. 79. Различение фигур пчелами в зависимости от формы (по М. Герцу). Пчелы не различают фигуры в пределах ряда А или ряда Б, однако они хорошо отличают любую фигуру ряда А от любой фигуры ряда Б

Пчела может вырабатывать тонкие дифференцировки зрительных сигналов по цвету. Если разложить на столе разноцветные квадратики и подкармливать пчел лишь на квадратике определенного цвета, то пчелы будут собираться на нем даже при отсутствии корма. Пчелы дифференцировали фигуру сплошного квадрата от квадрата, составленного из отдельных полос или с вырезом посередине (рис. 79). В этом проявляется одна из особенностей зрительного анализа летающего насекомого. Многофасеточный глаз передает не столько общие контуры проплывающих перед ним предметов, сколько смену освещений, своего рода мелькания, зависящие от расчлененности этих предметов. Возможно поэтому пчелы охотнее садятся на цветки, которые слегка шевелит ветер.

Пчелы легко образуют натуральные обонятельные условные рефлексы на запахи цветов. Для искусственной выработки таких рефлексов используют коробочки наподобие применявшихся при выработке дифференцировок по форме фигур. В одну из коробочек помещают пахучее вещество и пищевое подкрепление — блюдце с сахарным сиропом. Как и во всех таких опытах, коробочки часто передвигают, чтобы не образовался рефлекс на определенное место. В результате этих опытов оказалось, что работа обонятельного анализатора пчелы имеет много общего с обонянием человека, например, в отношении к эфирным маслам растений. В одном, впрочем, обоняние пчелы превосходит человеческое и сближается с чутьем собаки. Это чрезвычайная стойкость дифференцировок в пределах обонятельного анализатора, не разрушаемая действием посторонних запахов. Пчела, как и собака, воспринимает в смеси запахов каждый из них в отдельности.

Интересные результаты получены в исследовании свойств высшей нервной деятельности одиночной пчелы при максимальном соблюдении требований классической методики работы с условными рефлексами. Вслед за зрительным сигналом (цветная фигура) пчела получала пищевое подкрепление (кормление медом). Вначале условный рефлекс имел генерализованный характер, затем происходило дифференцирование условных раздражителей. Выработанные связи отличались значительной прочностью. Например, у одной из подопытных пчел условный рефлекс, выработанный и укрепленный за 29 сочетаний, не угасал, несмотря на отсутствие подкреплений в течение трех дней. Образование нового условного рефлекса (на синий цвет) тормозило ранее выработанный (на желтый цвет).

Таким образом, условные рефлексы пчел обнаруживают многие свойства, общие для процессов высшей нервной деятельности всех животных. Однако нервный механизм этой деятельности может быть иным, чем у позвоночных животных. Здесь еще многое требует дальнейшего изучения.

Сигнализация пчел-разведчиц. Пчеловоды давно обратили внимание на следующий факт. Стоит хотя бы одной пчеле-разведчице найти новый богатый источник нектара, например душистые цветы на единенной лужайке, и вскоре после ее возвращения в улей десятки и сотни пчел устремятся на эту лужайку. Совершенно ясно, что разведчица принесла в улей какую-то информацию о своей находке.

О характере информации, доставляемой пчелами-разведчицами, дают представление следующие опыты. В местности, бедной медоносными растениями, на север, юг, восток и запад от улья были выставлены на протяжении полукилометра кормушки со сладким сиропом. Оказалось, что если пчелы-разведчицы побывают на северной кормушке, то в ближайшее время основная масса сборщиц, вылетая из улья, будет брать курс именно на север. Следовательно, разведчицы могли сигнализировать направление полета.

В другом варианте опытов кормушки с сиропом были выставлены все в одном направлении, но на разных расстояниях, и пчелы прилетали именно к «разведанной» кормушке. Следовательно, разведчицы могли сигнализировать не только направление полета, но и расстояние до предмета поиска.

Более того, когда поставили рядом две одинаковые кормушки и покормили разведчиц только на одной из них, то прилетевшие после их возвращения в улей сборщицы собрались именно на этой кормушке, а не на другой, хотя последняя находилась рядом. Следовательно, разведчица могла сигнализировать не только направление и расстояние, но и сам предмет поиска.

Наконец, самым примечательным в этих опытах было то, что вылетающие по получению информации пчелы-сборщицы, оказывается, совсем не нуждались в том, чтобы разведчица их сопровождала. Ее можно было перехватить у выхода из улья и задержать, а вылетевшие пчелы прибывали точно к месту назначения.

Следовательно, разведчица передавала принесенную информацию в самом улье, сигнализируя его обитателям все ориентиры предстоящего полета. Как же осуществляет разведчица такую сигнализацию?

Ответ на этот вопрос удалось получить в опытах с мечеными пчелами (К. Фриш, 1955). Пчел метили пятнышками разных красок на передней груди и брюшке. Чтобы наблюдать за их поведением, делали стенку улья стеклянной. Оказалось, что пчела-разведчица передает собранную информацию своими движениями.

Прилетев с богатой добычей, разведчица быстро раздает ее для укладки в соты и, сопровождаемая толпой обступивших ее пчел, начинает совершать движения, названные за свой своеобразный ха-

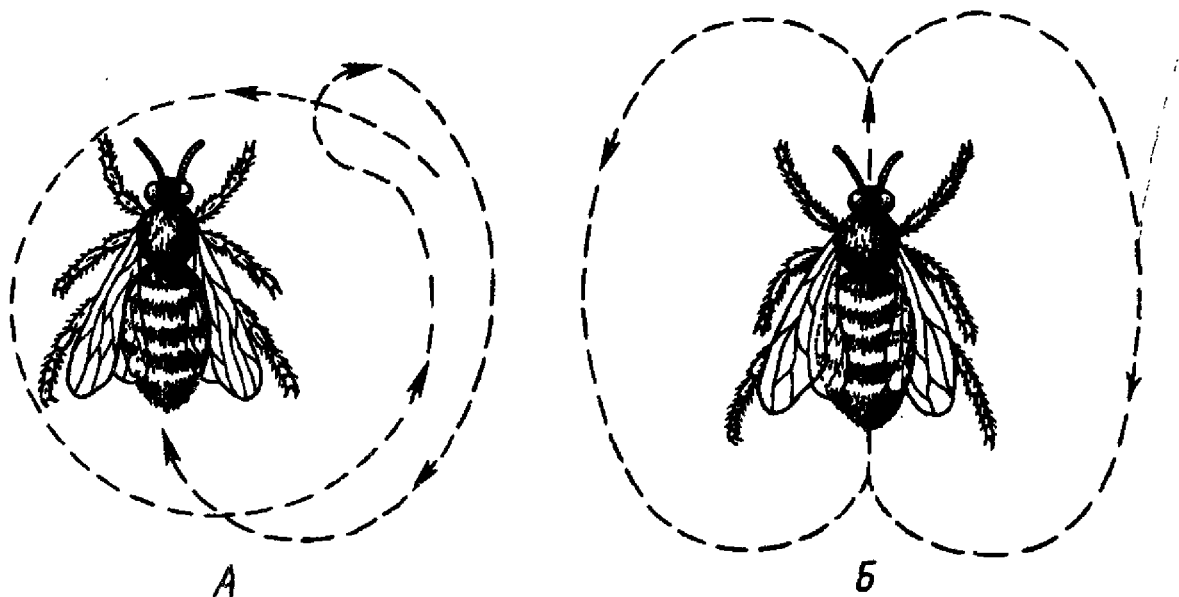


Рис. 80. Танцы пчел (по К. Фришу). А — «круговой танец» (пчела бежит по направлению стрелки, как бы «нанизывая» круг на круг); Б — «виляющий танец» (пчела пробегает немного по прямой линии, виляя брюшком из стороны в сторону, поворачивает налево и назад, снова бежит вперед, виляя брюшком, поворачивает теперь направо и назад, повторяет все это много раз)

ракет танцами пчел. Чем меньше добычи, тем они менее энергичны, а вернувшаяся из безуспешного полета пчела совсем их не совершает.

Если место взятка находится не дальше 50—100 м от улья, то разведчица исполняет фигуры «кругового танца» (рис. 80 А), если дальше, то фигуры «виляющего танца» (рис. 80, Б).

Таким образом, характером совершаемых движений пчела-разведчица сигнализирует остальным пчелам, расположена ли цель так близко, что для ее обнаружения достаточно сделать круг над ульем, или находится так далеко, что требует значительного полета по прямой.

Выписывая фигуры «виляющего танца» перед обступившими ее сборщицами, разведчица сигнализирует направление полета. Оказалось, что когда она пробегает, виляя брюшком, по прямой линии на вертикальной поверхности сотов, то угол отклонения ее пробега от вертикали, направленной против силы тяжести, точно обозначает тот угол, под которым при вылете из улья нужно отклониться от направления на солнце, чтобы прилететь к цели (рис. 81). Если угол равен 0 (рис. 81, А), т. е. разведчица «вытанцовывает» прямо вверх, то это означает, что следует лететь прямо по направлению к солнцу. Острый угол влево от вертикали (рис. 81, Б) означает, что лететь нужно влево от солнца, правый угол — вправо. Если угол равен 180° , т. е. разведчица направляется прямо вниз (рис. 81, Г), то это означает направление полета в сторону, противоположную солнцу. Тупой угол (рис. 81, В) указывает сторону и степень отклонения полета от направления на солнце.

Замечательно, что в разное время дня пчелы показывают одно и то же направление разными углами, точно в соответствии с меняющимся

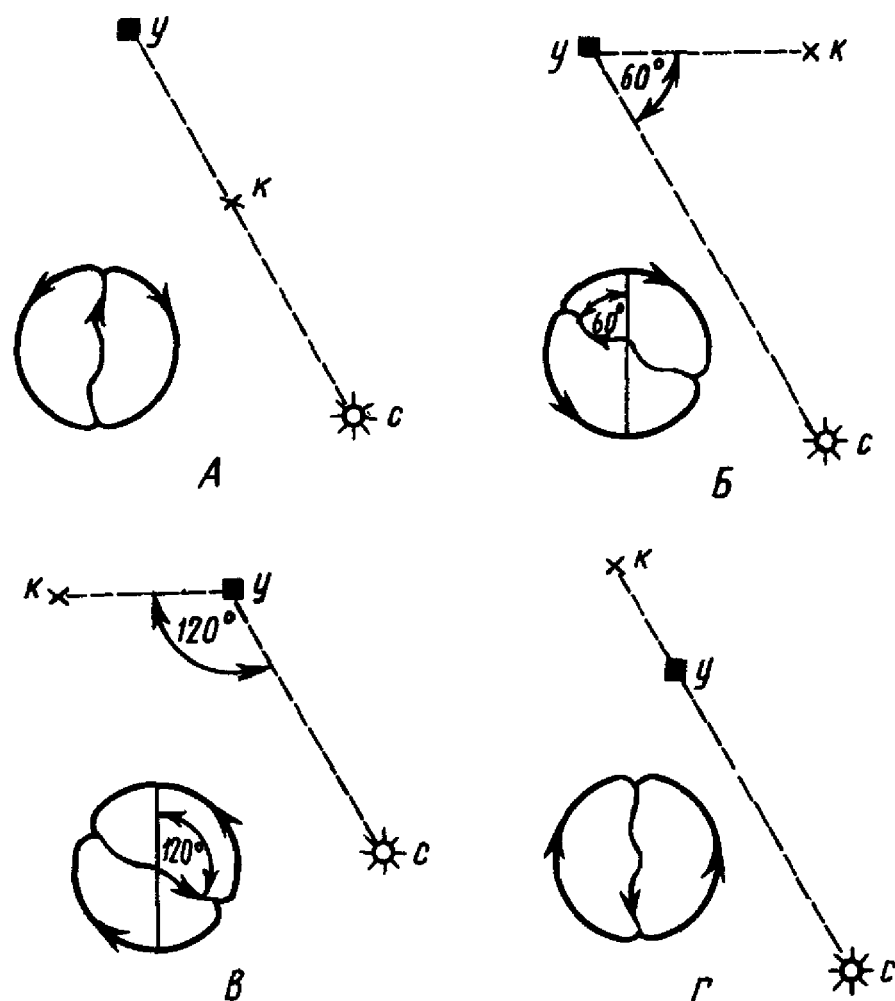


Рис. 81. Ориентированность танцев пчел относительно положения солнца (по К. Фришу):

к — корм, с — солнце, у — улей, остальные объяснения см. в тексте

положением солнца на небосводе. Понятно также, почему они отправляются на медосбор лишь в солнечную погоду. Таким образом, пчела-разведчица сигнализирует направление на цель, воспроизводя в улье своими движениями трассу полета относительно солнца. Молодые пчелы начинают понимать «язык танца» разведчицы только после обучения.

Изменяя темп своих движений, разведчица сигнализирует остальным пчелам, сколько им нужно лететь в указанном направлении. Например, вернувшись с кормушки, находящейся на расстоянии 100 м от улья, пчела сделала за 15 с около 10 поворотов виляющего танца. Прилетев со взятком с расстояния 200 м, она сделала за то же время лишь 7 таких поворотов, а возвращение после полета за 1000 м ознаменовалось 4,5 поворотами (рис. 82).

Показано, что если около пчелы поместить магнит, то время ее «танца» резко сокращается (почти вдвое). Это может свидетельствовать о чувствительности пчел к магнитным полям.

Кроме сигнализации своими движениями пчела-разведчица издает жужжание, продолжительность которого пропорциональна рас-

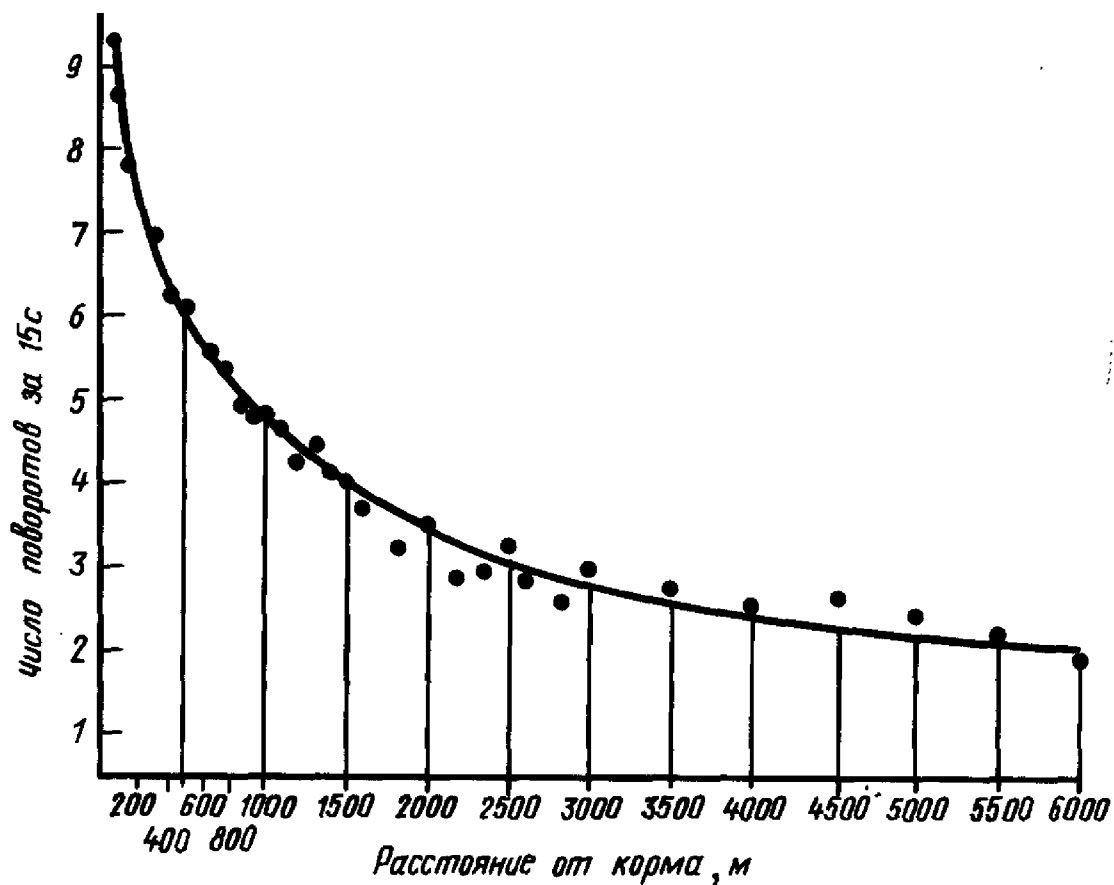


Рис. 82. Зависимость между частотой поворотов виляющего танца и расстоянием до корма (по К. Фришу)

стоянию до источника корма. При этом ее железа Насонова вырабатывает пахучее вещество, мобилизующее рабочих пчел на вылет. По жужжанию пчел можно судить об их поведении: спокойной жизни улья, возникновении дискомфортных условий, нападении хищника, подготовке к роению (изготовлен прибор, состоящий из микрофона, усилителя, узкополосного фильтра, настроенного на тон жужжания перед роением, и реле, включающего звонок, который предупреждает пчеловода, что он может найти улей пустым).

В случае необходимости уточнить цель полета разведчица наносит на нужный предмет запаховую метку при помощи брюшного пахучего органа, обычно закрытого в кожном кармане. Вилья брюшком при танце, она испускает этот запах, который воспринимается другими пчелами. Такую же направляющую роль в естественных условиях сбора меда с цветков имеет специфический аромат того цветка, с которого прилетела разведчица.

Управление опылительной деятельностью пчелы. Пчелы играют большую роль в опылении многих культурных растений. Однако цветки некоторых культур они не посещают ввиду своей непригодности к ним. Например, малая длина хоботка пчелы затрудняет добывание нектара из глубокой трубки венчика красного клевера.

С распахкой целины, где гнездились природные опылители клевера — шмели, посевы красного клевера потеряли ценных опылителей. Урожай клевера стали падать.

Когда были предприняты опыты, получившие затем практическое хозяйственное применение, в которых пчелы искусственно обучались опылять цветки красного клевера. Это обучение заключалось в массовой выработке у пчел обонятельных пищевых условных рефлексов на запахах клеверных цветков. Для выработки и укрепления рефлексов на клевер пчел в течение двух-трех дней кормили в закрытых ульях сахарным сиропом, настоянным на свежих венчиках красного клевера. Выпущенные из ульев, такие пчелы дружно устремлялись на клеверные поля. В результате посещения цветов клевера пчелами увеличилось во много раз, а урожай семян, по данным 230 колхозов и совхозов, повысился в 3 раза. Пчелы четко реагируют на применяемые раздражители. Когда в одном колхозе для подкормки пчел использовали бракованный сахар, имевший запах керосина, то на следующий день пчелы слетелись к соседней нефтебазе.

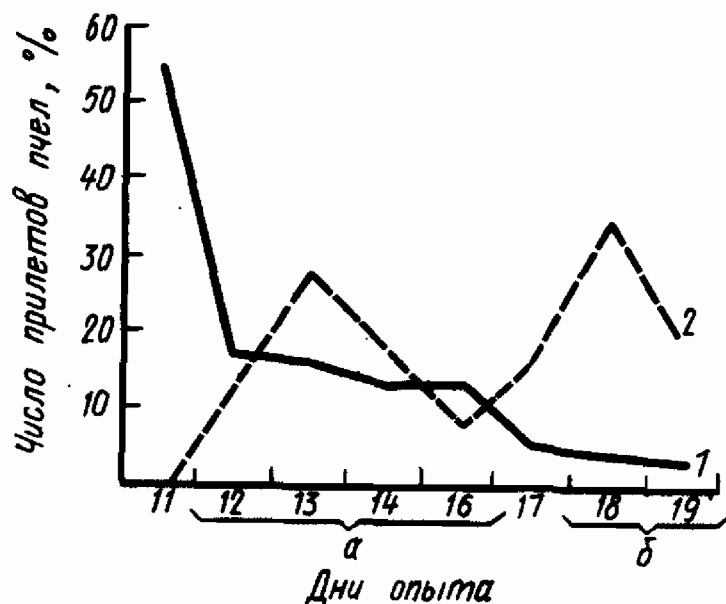


Рис. 83. Опыт переключения прилетов пчел с яблони на акацию (по А. К. Воскресенской и Н. Г. Лопатиной):

а — условный раздражитель (запах цветов яблони) и подкрепление (4 %-ый раствор лимонной кислоты), *б* — условный раздражитель (запах цветов акации) и подкрепление (сахарный сироп); 1 — прилеты на яблоню, 2 — прилеты на акацию

Хорошие результаты были получены при выработке у пчел аналогичных условных рефлексов опыления огурцов.

Многочисленные опыты показали возможность вырабатывать у пчел условные рефлексы на вику, гречиху, репу, картофель и даже виноград, который они ранее никогда не посещали. Разрабатывают способы быстрого переключения пчел в горячее летнее время с уже опыленной культуры на другую. Для этого наряду с выработкой положительного условного рефлекса на новое растение вырабатывали оборонительный условный рефлекс на прежнее (рис. 83).

При такой крутой переделке опылительного поведения происходило сложное взаимодействие укрепляемых и тормозимых условных рефлексов. Например, начало выработки оборонительного рефлекса на цветы яблони тормозило пищевой рефлекс не только на эти цветы, но и на цветы акации. С другой стороны, укрепление пищевого рефлекса на цветы акации приводило к углублению торможения пищевого рефлекса на цветы яблони.

Глава 12

ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЛИЧИНОЧНО-ХОРДОВЫХ КРУГЛОРОТЫХ И РЫБ

Высшая нервная деятельность позвоночных животных отражает одну из важных тенденций их эволюции — индивидуальное совершенствование. Эта тенденция проявляется в нарастающей продол-

жительности жизни, сокращении численности потомства, увеличении размеров тела, усилении консерватизма наследственности. Выражением этой же тенденции является и то, что на основе ограниченного числа видовых инстинктов каждый индивидуум в порядке личного жизненного опыта может образовывать большее количество разнообразнейших условных рефлексов.

У таких низших хордовых животных, как личиночно-хордовые и круглоротые, условные рефлексy имеют примитивный характер. С развитием аналитико-синтетической деятельности мозга и использованием все более тонких сигналов у рыб условные рефлексy начинают играть все более значительную роль в их поведении.

Условные рефлексy личиночно-хордовых

Несмотря на регресс своей нервной системы, асцидия может образовывать условный защитный рефлекс закрытия сифонов на звуковой, или, вернее, вибрационно-механический сигнал.

Для выработки такого рефлекса над сидящей в аквариуме асцидией устанавливали капельницу. При каждом ударе капли о поверхность воды асцидия быстро закрывала сифоны, а при более сильном раздражении (падение капли с большой высоты) втягивала их внутрь. Источником условных сигналов служил электрический звонок, укрепленный на столе рядом с аквариумом. Его изолированное действие продолжалось 5 с, в конце которых падала капля. После 20—30 сочетаний сам звонок мог уже вызывать защитные движения сифонов.

Удаление центрального нервного узла уничтожало выработанный рефлекс и делало невозможным образование новых. Настойчивые попытки выработать у здоровых животных аналогичные условные рефлексy на свет оказались безуспешными. Очевидно, отсутствие реакций на световые сигналы объясняется условиями жизни асцидий.

В этих опытах также обнаружилось, что в результате сочетаний сигнала с безусловной реакцией последняя все легче вызывалась безусловным раздражителем. Возможно, что такое условное повышение возбудимости сигнализируемой реакции представляет собой начальную суммационную форму временной связи, из которой потом развивались более специализированные.

Круглоротые

Морская минога достигает метра в длину. Половой инстинкт каждую весну заставляет ее так же, как многих морских рыб, покидать глубины моря и подниматься в реки для икрометания. Однако на эту инстинктивную реакцию может быть выработано торможение (миноги перестали входить в реки, где они встречали загрязненную воду).

Условные рефлексy речной миноги исследовали при подкреплении ударами электрического тока. Световой сигнал (2 лампы по 100 Вт), к которому через 5—10 с изолированного действия присоеди-

или 1—2-секундное безусловное электрокожное раздражение, уже через 3—4 сочетания сам начинал вызывать двигательную оборонительную реакцию. Однако после 4—5 повторений условный рефлекс уменьшался и вскоре исчезал. Через 2—3 ч его можно было выработать заново. Примечательно, что одновременно с уменьшением условного оборонительного рефлекса уменьшалась величина безусловного. Порог электрокожного раздражения для вызова оборонительной реакции при этом повышался. Возможно, что такие изменения зависели от травмирующего характера электрического раздражения.

Как было показано выше на примере асцидий, образование условного рефлекса может проявляться в повышении возбудимости сигнализируемой реакции. В данном случае на примере миноги видно, как при торможении условного рефлекса возбудитель сигнализируемой реакции снижается. С легкостью образуя условный оборонительный рефлекс на свет лампы, миноги оказались не в состоянии выработать его на звук звонка. Несмотря на 30—70 сочетаний звонка с электрическими ударами, он так и не стал сигналом защитных движений. Это свидетельствует о преимущественно зрительной ориентировке миног в окружающей обстановке.

Минога воспринимает световые раздражения не только при помощи глаз. Даже после перерезки зрительных нервов или полного удаления глаз реакция на свет сохранялась. Она исчезала только тогда, когда кроме глаза был удален и теменной орган головного мозга, имеющий светочувствительные клетки. Фоторецепторной функцией обладают также некоторые нервные клетки промежуточного мозга и клетки, расположенные в коже около анального плавника.

Рыбы

Достигнув высокого совершенства в приспособлении к водному образу жизни, рыбы значительно расширили свои рецепторные возможности, в частности, за счет механорецепторов органов боковой линии. Условные рефлексы составляют существенную часть поведения хрящевых и особенно костистых рыб.

Хрящевые рыбы. Прожорливость акулы недаром вошла в поговорку. Ее мощный пищевой инстинкт трудно затормозить даже сильными болевыми раздражениями. Так, китобои утверждают, что акула продолжает рвать и глотать куски мяса убитого кита, даже если вонзить в нее острогу. На основе столь резко выраженных безусловных пищевых реакций у акул в природной обстановке, по-видимому, образуются многие условные пищевые рефлексы. Об этом, в частности, свидетельствуют описания того, как быстро акулы вырабатывают реакцию сопровождения кораблей и даже подплывают в определенное время к борту, с которого выбрасываются кухонные отходы.

Акулы очень активно используют обонятельные сигналы пищи. Известно, как они преследуют раненую добычу по следу крови. Значе-

ние обоняния для образования пищевых рефлексов было показано в опытах на небольших *Mustelus laevis*, свободно плавающих в пруду. Эти акулы находили живых спрятавшихся крабов за 10—15 мин, а убитых и вскрытых — через 2 — 5 мин. Если акулам закрывали ноздри ватой с вазелином, то они не могли найти спрятавшегося краба.

Свойства образования условных оборонительных рефлексов у черноморских акул (*Squalus acanthias*) изучали с помощью методики, описанной выше для миног. Оказалось, что акулы вырабатывали условный рефлекс на звонок после 5 — 8 сочетаний, а на лампу — лишь после 8—12 сочетаний. Выработанные рефлексы были очень нестойкими. Они не сохранялись в течение суток, и на следующий день их нужно было вырабатывать вновь, хотя для этого требовалось меньше сочетаний, чем в первый день.

Сходные свойства образования условных оборонительных рефлексов обнаружили и другие представители хрящевых рыб — скаты. В этих свойствах находят свое отражение условия их жизни. Так, обитателю морских глубин шиповатому скату для выработки рефлекса на звонок понадобились 28 — 30 сочетаний, в то время как подвижному жителю прибрежных вод скату-хвостоколу было достаточно 4 — 5 сочетаний. В этих условных рефлексах также проявилась непостоянность временных связей. Выработанный накануне условный рефлекс на следующий день исчезал. Его нужно было каждый раз восстанавливать двумя-тремя сочетаниями.

Костистые рыбы. Благодаря громадному разнообразию в строении тела и поведении, костистые рыбы достигли отличной приспособленности к самым различным условиям обитания. К этим рыбам принадлежит и малютка *Mistichthus luzonensis* (самое маленькое позвоночное, размером в 12 — 14 мм), и гигантский «сельдяной король» (*Regalecus*) южных морей, достигающий 7 м в длину.

Чрезвычайно разнообразны и специализированы инстинкты рыб, особенно пищевые и половые. Одни рыбы, как, например, вегетарианец карась, мирно плавают в илистых водоемах, другие, как, например, плотоядная щука, живут охотой. Хотя большинство рыб оставляет оплодотворенную икру на произвол судьбы, некоторые из них проявляют заботу о потомстве. Так, морские собачки охраняют отложенные яйца до вылупления молоди. Девятиглая колюшка строит настоящее гнездо из травинки, склеивая их своими слизистыми выделениями. Закончив постройку, самец загоняет в гнездо самку и не выпускает, пока она не выметет икру. После этого он поливает икру семенной жидкостью и сторожит у входа в гнездо, время от времени вентилируя его особыми движениями грудных плавников.

Пресноводные рыбы из семейства Cichlidae в случае опасности прячут вылупившуюся молодь в рот. Описывают особые «зовущие» движения взрослых рыб, которыми они собирают своих мальков. Пинагор водит за собой мальков, которые могут прикрепляться к телу отца особыми присосками.

Ярким проявлением силы полового инстинкта рыб являются сезонные миграции. Например, лососевые в определенное время года устремляются из моря в реки для нерестования. Их массами истребляют звери и птицы, множество рыб гибнет от истощения, но оставшиеся упорно продолжают свой путь. В неудержимом стремлении к верховьям реки благородный лосось, встречая препятствие, прыгает на камни, разбивается в кровь и вновь бросается вперед, пока его не преодолеет. Он перескакивает пороги и взбирается на водопады. Защитный и пищевой инстинкты полностью затормаживаются, все подчинено задаче размножения.

Взаимоотношения рыб в стае обнаруживают определенную иерархию подчинения вожаку, которая может принимать различные формы. Так, приводят наблюдения за стайкой рыбок малабарских данио, где вожак плывет почти горизонтально, что позволяет ему первому увидеть и схватить упавшее на поверхность воды насекомое. Остальные рыбки распределяются по рангам и плывут с наклоном от 20 до 45°. Большую роль к поведению рыб играют выделяемые ими феромоны. Например, при повреждении кожи пескаря в воду поступают торибоны — химические сигналы тревоги. Достаточно было капнуть такой воды в аквариум с пескарями, чтобы они бросились в бегство.

Условные рефлексы на звуковые раздражители. Любители аквариумов хорошо знают, как можно приучить рыбок собираться у поверхности воды на сигнал постукивания по стенке, если практиковать такое постукивание перед каждым кормлением. По-видимому, подобный условный пищевой рефлекс определял поведение знаменитых рыб монастырского пруда в Кремсе (Австрия), привлекающих внимание туристов тем, что они приплывали к берегу на звук колокольчика. Исследователи, отрицающие слух у рыб, утверждают, что рыбы приплывали лишь тогда, когда они видели проходящего к пруду человека или когда его шаги вызывали сотрясение почвы. Однако этим не исключается участие звука в качестве одной из частей комплексного раздражителя.

Вопрос о слухе рыб долгое время оставался спорным, тем более, что рыба не имеет ни улитки, ни основной мембраны кортиева органа. Он был решен положительно лишь объективным методом условных рефлексов (Ю. Фролов, 1925).

Опыты были поставлены на пресноводных (карась, ерш) и морских (треска, пикша, бычок) рыбах. В небольшом аквариуме испытываемая рыба плавала на поводке, привязанном к капсуле воздушной передачи. Эту же нитку использовали для подведения к телу рыбы электрического тока, вторым полюсом служила лежащая на дне металлическая пластинка. Источником звука являлась телефонная трубка. После 30-40 колеблющихся звуков с электрическими ударами образовывался слуховой условный защитный рефлекс. При включении телефона рыба ныряла, не ожидая электрического удара.

Таким способом можно было выработать условные рефлексы также на различного рода вибрации воды и другие сигналы, как, например, свет.

Выработанные на подкреплении электрическим током оборонительные рефлексы оказались очень прочными. Они сохранялись в течение длительного времени и с трудом поддавались угашению. Вместе с тем на следы сигналов рефлексы выработать не удалось. Если начало безусловного подкрепления отставало от конца действия условного сигнала хотя бы на 1 с, рефлекс не образовывался. Обнаружили также, что выработка одного условного рефлекса облегчала образование последующих. По результатам этих опытов можно судить о некоторой инертности и слабости временных связей, способных, однако, к тренировке.

Условный пищевой рефлекс на звук нетрудно выработать у золотистой рыбки орфы, сопровождая звуковой сигнал опусканием в аквариум мешочка с нарезанными червями. У рыбки *Umbra limi* был не только образован подобный условный положительный рефлекс на тон 288 колебаний/с, но и выработано дифференцирование тона 426 колебаний/с, который сопровождался подачей вместо пищи комочка фильтровальной бумаги, смоченной камфорным спиртом.

Чтобы полностью исключить участие зрения, звуковые условные рефлексы вырабатывали на предварительно ослепленных карликовых сомиках, гольянах и гольцах. Этим способом была установлена верхняя граница слышимости звуков, которая оказалась у сомика около 12 000 колебаний/с, у гольяна — около 6000, у гольца — около 2500. При определении нижней границы слышимости звуков, оказалось, что рыбы воспринимают очень медленные (2—5 колебаний/с) и даже одиночные колебания воды, которые для человеческого уха не являются звуками. Эти медленные колебания можно сделать условными раздражителями пищевого рефлекса и выработать их дифференцирование. Перерезка нервов органа боковой линии уничтожает рефлексы на низкие звуки, нижний предел слышимости поднимается до 25 Гц. Следовательно, орган боковой линии является своеобразным органом инфразвукового слуха рыб.

За последнее время накоплены сведения о звуках, издаваемых рыбами. Давно известно, что малайские рыбаки ныряют в воду, чтобы по слуху узнать, где находится косяк рыбы. «Голоса» рыб записывают на пленку магнитофона. Они оказались разными у различных видов рыб, более высокими у мальков и более низкими у взрослых. Среди наших черноморских рыб наиболее «голосистым» оказался горбыль. Примечательно, что у горбыля условный рефлекс на звук образуется после 3—5 сочетаний, т. е. быстрее, чем у других исследованных рыб, например у карася, потребовавшего 9—15 сочетаний. Однако на световые сигналы горбыль вырабатывает условные рефлексы хуже (после 6—18 сочетаний).

Условные рефлексы на световые раздражители. Разнообразные условные рефлексы на пищевом подкреплении вырабатывали при дрессировках рыб с целью изучить их зрение. Так, в опытах

гольями установлено, что они хорошо дифференцируют световые раздражения по яркости, различая разные оттенки серого. Удалось также добиться различения рыбами штриховых фигур, причем вертикальная штриховка приобрела сигнальное значение быстрее, чем горизонтальная. Опыты с окунями, пескарями и гольями показали, что рыбы могут вырабатывать дифференцировки по форме таких фигур, как треугольник и квадрат, круг и овал. Оказалось также, что рыбам свойственны зрительные контрасты, отражающие индукционные явления в мозговых частях анализаторов.

Если кормить макроподов красными личинками хирономид, то вскоре рыбки набрасывались на стенку аквариума, когда снаружи к стеклу приклеивали комочки красной шерсти, сходные по размерам с личинками. На зеленые и белые комочки тех же размеров макроподы не реагировали. Если же кормить рыбок катанхидами белого хлебного мякиша, то они начинают хватать оказавшиеся в поле зрения белые шерстяные комочки.

Описывают, что однажды коралловому хищнику дали выкрашенную в красный цвет атеринку вместе с щупальцем медузы. Хищная рыба сначала схватила добычу, но, обжегшись о стрекательные капсулы, немедленно ее выпустила. После этого она не брала красных рыбок в течение 20 дней.

Особенно много исследований проведено по изучению свойств зрения карпов. Так, в опытах выработки оборонительных условных рефлексов на предъявление линий в качестве сигналов показано, что рыбы могли дифференцировать их по углу наклона. На основании этих и других экспериментов высказаны предположения о возможном механизме зрительного анализа у рыб с помощью детекторных нейронов. О высоком развитии зрительного восприятия карпа свидетельствует его способность различать окраску предмета даже в разных условиях освещения. Такое свойство константности восприятия проявилось у карпа и в отношении формы предмета, реакция на который оставалась определенной, несмотря на его пространственные преобразования.

Условные обонятельные, вкусовые и температурные рефлексы. Рыбы могут вырабатывать обонятельные и вкусовые условные рефлексы. После того как гольян некоторое время кормили мясом с запахом мускуса, он начал реагировать типичной поисковой реакцией на ранее безразличный для него мускусный запах. Обонятельным сигналом можно было сделать запах скатола или кумарина. Сигнальный запах дифференцировался от неподкрепляемых кормлением. Очень легко становится положительным сигналом для гольянов запах слизи, покрывающей их тело. Возможно, что таким натуральным рефлексом объясняются некоторые свойства стадного поведения этих рыб.

Если дождевых червей, скормливаемых гольянам, предварительно вымачивать в сахарном растворе, то через 12—14 дней рыбы будут набрасываться на опущенную в аквариум вату с раст-

вором сахара. Такую же реакцию вызывали и другие сладкие вещества, в том числе сахарин и глицерин. Можно выработать вкусовые условные рефлексy на горькое, соленое, кислое. Порог раздражения горьким оказался у гольяна выше, а сладким ниже, чем у человека. Эти рефлексy не зависели от запаховых сигналов, так как они сохранялись и после удаления обонятельных долей мозга.

Описаны наблюдения, показавшие, что развитие у рыб хеморецепторов связано с поиском и обнаружением пищи. У карпов можно выработать инструментальные условные рефлексy регулирования солености или кислотности воды. При этом двигательная реакция приводила к добавлению растворов заданной концентрации. У рыбок *Poecilia reticulata* Peters вырабатывали условные пищевые рефлексy на вкус бета-фенилэтанола с дифференцировкой на кумарин.

Получены убедительные доказательства того, что лососевые, приблизившись к устью реки, где они родились, пользуются обонянием, чтобы найти свое «родное» нерестилище. На высокую избирательную чувствительность их хеморецепции указывают результаты электрофизиологического опыта, в котором импульсы регистрировались в обонятельной луковице, только когда через ноздри рыбы пропускали воду из «родного» нерестилища, и отсутствовали, если вода была из «чужого». Известно использование форели в качестве тест-объекта для оценки чистоты воды после очистных сооружений.

Можно сделать температуру воды, в которой плавает рыба, условным пищевым сигналом. При этом удалось добиться дифференцирования температурных раздражителей с точностью до 0,4° С. Есть основания полагать, что натуральные температурные сигналы играют большую роль в половом поведении рыб, в частности в нерестовых миграциях.

Сложные пищедобывательные рефлексy. Для лучшего сравнения показателей условно-рефлекторной деятельности разных видов животных используют естественные пищедобывательные движения. Таким движением для рыб является схватывание подвешенной на нитке бусинки. Первые случайные схватывания подкрепляют кормом и сочетают со слуховым или зрительным сигналом, на который образуется условный рефлекс. Такой условный зрительный рефлекс, например, был образован и укреплен у карася за 30—40 сочетаний. Также была выработана дифференцировка по цвету и условный тормоз. Однако повторные переделки сигнального значения положительного и отрицательного раздражителей оказались чрезвычайно трудной задачей для рыб и даже приводили к расстройствам условно-рефлекторной деятельности.

Исследования поведения рыб в лабиринтах показали их способность к выработке реакции безошибочного выбора правильного пути.

Так, темнотолубивая рыбка *Tundulus* после 12—16 проб в течение двух дней стала проплывать через отверстия ширм, не заходя в тупики, прямо в угол, где ждала пища. В аналогичных опытах с золотыми рыбками время поисков выхода из лабиринта за 36 проб уменьшилось со 105 до 5 мин. После 2 недель перерыва в работе приобретенный навык изменился лишь немного. Однако с более сложными лабиринтами, типа применявшихся для крыс, рыбы не могли справиться, несмотря на сотни проб.

У хищных рыб можно выработать условно-рефлекторное подавление охотничьего инстинкта.

Если в аквариум со щукой поместить за стеклянной перегородкой карася, то щука сразу бросится на него. Однако после нескольких ударов головой в стекло нападения прекращаются. Через несколько дней щука уже не пытается схватить карася. Натуральный пищевой рефлекс полностью угашен. Тогда снимают перегородку, и карась может плавать рядом со щукой. Аналогичный опыт был проведен с хищными окунями и пескарями. Хищники и их обычные жертвы мирно жили вместе.

Другой пример условно-рефлекторного преобразования инстинктивного поведения показал эксперимент с рыбками цихлидами, которым во время их первого нереста заменили икру на икру другого вида. Когда вывелись мальки, рыбки стали о них заботиться и оберегать, а когда в следующий нерест они вывели мальков своего вида, то гнали их как чужих. Таким образом, выработанные условные рефлексы оказались весьма консервативными. На основе подкрепления пищевыми и оборонительными реакциями у рыб вырабатывали различные двигательные условные рефлексы. Например, золотую рыбку учили проплывать через кольцо, делать «мертвые петли», бойцовая рыбка бетта блестящая, приученная проходить через отверстие в преграде, стала прыгать в него даже когда оно было поднято над водой.

Поведение рыб, их безусловные и условные рефлексы в значительной мере определяются экологическими факторами среды обитания, которая накладывает свой отпечаток на развитие нервной системы и формирования ее свойств.

Выработка оборонительных условных рефлексов у мальков. Регулирование течения рек, строительство плотин гидроэлектростанций и мелиоративных систем в большей или меньшей степени затрудняет путь рыбы к естественным нерестилищам. Поэтому все большее хозяйственное значение приобретает искусственное рыборазведение.

Ежегодно миллиарды мальков, выведенных на рыбоводных станциях, выпускаются в озера, реки и моря. Но только небольшая часть их выживает до промыслового возраста. Выращенные в искусственных условиях, они нередко оказываются плохо приспособленными к жизни на воле. В частности, мальки, не имевшие жизненного опыта образования защитных реакций, легко становятся добычей хищных рыб, от которых они и не пытаются спасаться. Для того чтобы повысить выживаемость мальков, выпускаемых рыбоводными станциями, были предприняты опыты по

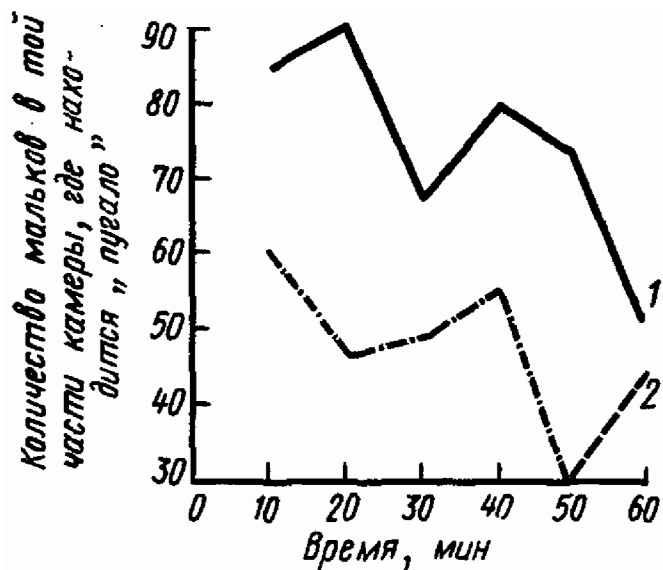


Рис. 84. Выработка условного оборонительного рефлекса у мальков плотвы на вид модели хищной рыбы в течение 1 ч (по Г. В. Попову):

1 — 35-дневные мальки, 2 — 55-дневные

оборонительных рефлексов может повысить выживаемость молоди, сравнивали скорость поедания хищником мальков, прошедших подготовку, и мальков, не имевших такой подготовки.

Для этого в пруду устанавливались садки. В каждый садок помещали одну хищную рыбу — голавля и точно отсчитанное количество мальков рыбака. Через 1 или 2 сут подсчитывали, сколько мальков осталось в живых и сколько было съедено хищником. Оказалось, что из числа мальков, не вырабатывавших оборонительные рефлексы, почти половина гибнет в течение первых суток. Примечательно, что вторые сутки практически мало что добавляют в этом отношении. Можно думать, что уцелевшие мальки успевают образовать натуральные условные оборонительные рефлексы и успешно спасаются от преследований хищника. Действительно, если их брать после такой естественной подготовки в специальные опыты, то процент гибели оказывается или сравнительно небольшим, или даже нулевым.

Мальки с искусственно выработанными условными оборонительными рефлексам как на вид фигуры хищной рыбы, так и на сотрясение воды, имитирующее ее движения, меньше всего пострадали от голавля. В большинстве опытов хищник даже в течение двух суток не сумел изловить ни одного из них.

Разработанная в последнее время простая техника воспитания защитных рефлексов у мальков промысловых рыб во время их выращивания может принести существенную практическую пользу делу рыборазведения.

искусственной выработке у них защитных условных рефлексов на приближение хищных рыб.

В предварительных пробах изучали свойства образования таких рефлексов на зрительные, слуховые и вибрационные сигналы. Если среди мальков плотвы поместить металлические блестящие пластинки, имеющие форму тела хищника-щуренка, и пропускать через эти пластинки ток, то мальки начинают избегать этих фигур даже в отсутствие тока. Рефлекс вырабатывается очень быстро (рис. 84).

Чтобы оценить, насколько выработка искусственных обо-

ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЗЕМНОВОДНЫХ, ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ И ПТИЦ

Современные потомки первых обитателей суши сохранили в своей организации и поведении многие следы той ломки, которая сопровождала выход животных из водной стихии. Это видно, например, при сопоставлении условно-рефлекторной деятельности земноводных и пресмыкающихся. Экологические особенности жизни птиц в воздушной среде, определившие своеобразное строение их мозга, нашли отражение в сочетании высокого развития у них как инстинктов, так и условных рефлексов.

Лягушки и жабы

Внимательное наблюдение за голосовыми реакциями лягушек в естественной обстановке позволяет уловить известный порядок. Лишь только одна лягушка начинает квакать, к ней сразу присоединяются остальные. Замолкают они внезапно все вместе. Подражая голосу лягушек, можно заставить их квакать. Это указывает на определенное биологическое значение голосовых сигналов, которые играют важную роль в половом поведении.

Другим важным звуковым сигналом для лягушки является «шлепание» при прыжке в воду. Если вспугнуть одну лягушку, то как только она прыгнет в воду, вслед за ней немедленно начинают прыгать и остальные. Это происходит даже, если поставить специальные перегородки, чтобы лягушки не видели друг друга. В этом случае, как и во многих других, трудно утверждать, является ли такая защитная реакция на звуковой сигнал натуральным условным рефлексом или она уже вошла в наследственную основу и стала врожденным инстинктом.

Ко всем другим звукам лягушка почти безразлична. Так, если она не видит человека, он может производить любые шумы — лягушка только настораживается. Но стоит человеку оказаться в поле зрения лягушки, как она обращается в бегство.

Своеобразны зрительные восприятия лягушек. Исследование электрических ответов сетчатки и зрительных долей мозга на освещение показало, что наибольшее возбуждение вызывают зеленые и синие лучи по сравнению с желтыми и красными. Вероятно, лягушки оказывают предпочтение зеленому цвету в результате обитания и поисков пищи среди зелени.

Сигнальным пищевым раздражителем для лягушек является не вид добычи, а ее движение. Так, вид бегающей мухи вызывает быстрое выбрасывание языка, которым лягушка ловит добычу. Однако неподвижную муху лягушка не схватит. Если приколоть муху на булавке перед лягушкой, то при каждом движении мухи лягушка бьет

ее языком. Только после очень большого числа таких безрезультатных попыток лягушка отказывается от добычи. Натуральный пищевой рефлекс угасает. Однако достаточно сделать небольшой перерыв, и рефлекс восстанавливается.

Свойства искусственных условных оборонительных рефлексов у лягушек изучали, сочетая световые или звуковые сигналы с электрическими ударами через провода, положенные на полу. Такие рефлексы образовывались с трудом и оказывались непрочными. Некоторые исследователи даже ставят под сомнение возможность выработки таких рефлексов на световой сигнал. Однако возможность их выработки была подтверждена. Опыты показали, что лягушка не в состоянии образовать условный рефлекс защитного отдергивания только одной лапки. Причина, по-видимому, заключается и в еще малой двигательной специализации рефлексов, и в том, что для совершения прыжка лягушка всегда действует сразу обеими конечностями, поэтому ей несвойственно поджимание или отдергивание одной лапки, наблюдаемое у других животных.

Лягушка справляется только с самым простым лабиринтом. Поворот направо вел в тупик, где лягушку ударял электрический ток. Налево был свободный выход, через который она могла попасть в убежище — резервуар с водой. После 100—120 упражнений лягушка безошибочно выбирала правильный путь. Если стенки правой и левой сторон окрашивались разным цветом, то выработка реакции безошибочного выхода из лабиринта происходила быстрее. Если после усвоения правильного пути стенки перекрасить наоборот, то лягушка сбивалась с правильного пути. Этим демонстрируется роль зрительных сигналов в образовании условных рефлексов у лягушек.

Жаба может справиться с несколько более сложным лабиринтом и лучше различает цвета. Она может также отличить треугольник от четырехугольника, прямую линию от ломаной, но только когда они движутся. Если к жабе поднести на ниточке вырывающуюся стрекозу, то она ее быстро схватит. Также схватит она и муху-ктырь. Попытается схватить и шмеля, но ужаленная им, отпустит его. Теперь, если поднести к ней муху-ктырь, похожую на шмеля, жаба ее не возьмет, хотя стрекозу она продолжает хватать.

Черепахи

Черепаша в случае опасности втягивает голову под панцирь и прикрывает ее передними лапами. Эту общую защитную реакцию оказалось возможным использовать для выработки искусственного условного оборонительного рефлекса. Его условными раздражителями можно сделать разные сигналы, в том числе и время. Такие условные рефлексy у болотной черепахи (*Emys orbicularis*) специализировались, угасали без подкрепления, растормаживались и снова укреплялись.

Локальные оборонительные условные рефлексy черепах изучали при подкреплении световых и звуковых, кожно-механических и щито-механических сигналов электрическим раздражением задней конечности, вызывающим разгибание передней. При отставлении безусловного подкрепления на 2—3 с такие условные рефлексy образуются на кожно-механические сигналы после 4—10 сочетаний, а на щито-

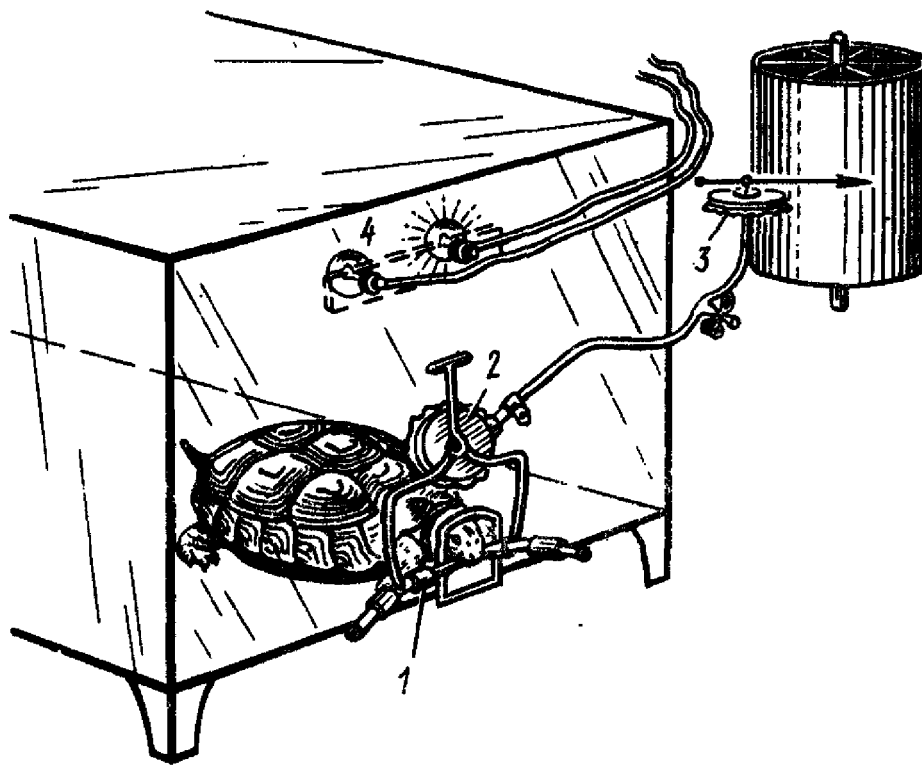


Рис. 85. Регистрация условных пищедобывательных рефлексов у черепахи (по В. В. Черномордикову):

1— резиновый мундштук, который схватывает черепаха, 2— воспринимающая капсула, 3— регистрирующая капсула, 4— лампочки для световых сигналов

механические — после 10—20 сочетаний. По мере укрепления величина условного рефлекса возрастала. При неподкреплении условный рефлекс быстро уменьшался и угасал полностью через 10—50 применений неподкрепляемого сигнала. Внешний тормоз (удар по щиту) временно снижал величину условного рефлекса.

Пищевые условные рефлексы у черепах, как и у рыб, изучали на основе пищедобывательных движений.

Таким движением являлось схватывание резинового мундштука, регистрируемое с помощью воздушной передачи (рис. 85). При каждом схватывании мундштука черепаху подкармливали. Если положительный сигнал, например желтый свет, при одновременном добавлении вертушки не подкреплялся, то после примерно десятка применений добавочный агент (вертушка) начинал обнаруживать свойства условного тормоза. Предшествование добавочного агента при дальнейшем его совпадении с положительным затрудняло образование условного тормоза, но все же последний можно было выработать. Выработанный условный тормоз (вертушка) лишал действия и другие положительные сигналы (например, зеленый свет), к которым его присоединяли.

Однако условный тормоз оказывался у черепах неустойчивым и для своего укрепления требовал до 100—150 применений. Оказалось даже, что при выработке условного тормоза с предшествованием добавочного агента часто вместо условного тормоза образовывался условный рефлекс второго порядка. Попытки образовать цепной и следовой условные тормозы, применяя добавочный агент и

положительный сигнал один за другим или с интервалом 5 с, оказались безуспешными. Следы раздражений в нервной системе черепахи непродолжительны. Не удалось также выработать условный тормоз из добавочного агента с иного анализатора (механического). Переделка сигнального значения условных раздражителей достигалась за 20—50 применений. Повторные переделки очень трудны и, как у рыб, приводили даже к ухудшению условно-рефлекторной деятельности.

Черепахи могут выработать реакцию безошибочного выхода из лабиринта с четырьмя тупиками. В первый раз черепаха добиралась до убежища (темное гнездо) в течение 35 мин, при второй пробе — за 15 мин, при третьей — за 5 мин. С каждым упражнением время прохождения лабиринта все уменьшалось и, наконец, при пятидесятой пробе черепаха добиралась до гнезда за 35 с. Описывают, что содержащиеся в террариумах черепахи выходили из гнезда при виде чашки, в которой им приносили воду для питья.

В опытах с обучением черепах у них удавалось вырабатывать зрительные дифференцировки: 1) черного и белого, 2) горизонтальной и вертикальной штриховки (если ширина штрихов была не менее 4 мм), 3) разной ширины штрихов (предельная разница 2—3 мм). Дифференцировки по яркости освещения вырабатывались с большим трудом, а по форме фигур (например, крест и звезда) совсем не получались.

Ящерицы, змеи и крокодилы

Легкий шорох немедленно вызывает стремительное бегство юркой ящерицы, даже когда она, казалось бы, дремлет с закрытыми глазами. Слуховые сигналы играют большую роль в ее жизни. В обстановке свободного поведения у ящерицы легко вырабатывается условный пищевой рефлекс подбегания к камню, на котором ее кормили при сочетании кормления с сигнальным звуком. Возможно, что резко выраженная реакция ящериц на звуки, напоминающие птичьи голоса, при полном безразличии к другим, даже более громким звукам, является натуральным оборонительным рефлексом. Показано значение гиппокампальной коры мозга ящерицы для образования условных рефлексов.

Немалую роль в поведении ящериц играет зрительный анализ. О наличии цветового зрения свидетельствует известная способность хамелеонов быстрым рефлексом хроматофоров изменять свою окраску соответственно цвету окружающего фона.

Ящерицы, как и змеи и крокодилы, хорошо ориентируются на местности в районе своего обитания. Некоторые змеи преследуют добычу, например мышей, по запаху следов. Уж отличает по запаху зеленую лягушку от жерлянки. После того как змее давали кусать железную палку, она некоторое время избегала всяких похожих на палку предметов.

Описывают, что крокодилы, живущие в зоопарке, приходили в сильное возбуждение, когда видели, что несут доску, на которой обычно разрезали для них мясо. О тонкости их зрительного анализа свидетельствует охота аллигаторов за прозрачными рачками, не видимыми человеческому глазу.

Птицы

В формировании поведения птиц большое значение приобретает приобретенный опыт. Этому благоприятствует зрелость мозга птенца уже к моменту его вылупления. В добывании пищи и защите, в гнездовании и выкармливании птенцов, во многих видах деятельности инстинкты птиц тесно переплетаются с разнообразными условными рефлексами, что приводит к формированию весьма сложных видов целесообразного поведения. Например, городские синицы (в ряде европейских стран) научились пробивать клювом крышки из тонкой фольги или бумаги и выпивать содержимое бутылок, оставляемых молоточником у дверей хозяек. Описаны случаи, когда африканские стервятники приносили в клювах камни и разбивали ими добытые яйца страуса (И. И. Акимускин, 1985).

Первые условные рефлексы у птенца. Еще находясь в яйце, цыплята инстинктивно реагируют на многие сигналы. Например, на слабый писк готовящегося выклюнуться цыпленка его братья и сестры немедленно откликаются из соседних яиц. Их энергичные движения заставляют яйца слегка ударяться друг о друга, усиливая общую активность. Громкий звук, например внезапный звонок, немедленно прекращает писк и движение. Цыплята в яйцах замирают в защитной неподвижности. Повторные звонки действуют все меньше и меньше. Сигнал опасности, не подкрепляемый действительным вредом, постепенно теряет свое значение, вырабатывается торможение этой сигнальной реакции.

Реакции цыплят, находящихся в яйцах, получили практическое применение для повышения продуктивности инкубаторного птицеводства. Так, искусственное воспроизведение акустических сигналов, издаваемых курицей-наседкой, ускоряет и делает одновременным выклев цыплят, увеличивает привес при откорме, а фонетический анализ их ответного писка позволяет автоматически разделять птенцов и курочек.

Вылупившийся из яйца цыпленок быстро осваивает двигательную координацию ходьбы и бега. К этому времени у него уже существуют основные безусловные рефлексы проглатывания попавшей в клюв пищи и движений защиты от повреждающих воздействий. Наряду с ними цыпленок обнаруживает врожденную инстинктивную реакцию клевания, для которой сигналом является вид мелких предметов. Следуя этому инстинкту, цыпленок клюет зерна, крошки, орешки, щепочки, пятнышки на полу, пальцы своих и чужих лапок и даже глаза других цыплят.

В природной обстановке такое клевание быстро приобретает условный характер, связываясь с видом клюющей наседки или пегуха и звуками постукивания клювом. Поэтому ритмическое постукивание может поощрять склевывание корма, и цыпленок научается клевать более точно. С первых же часов жизни каждый цыпленок начинает обогащать фонд своей высшей нервной деятельности. Один, случайно склюнувший муху, становится ярым охотником за насекомыми. Другому на глаза попался червь, и он начинает рыться в земле.

Нескольким цыплятам были брошены мохнатые гусеницы *Euchelia*, которых взрослые птицы обычно избегают. Цыплята сразу их схватили, но тут же стали выплевывать и почесывать лапками, клювики у основания — типичный для птиц «жест отвращения» при попадании в рот несъедобного. На другой день цыплята ходили вокруг предложенных им съедобных зеленых гусениц капустницы, но не брали их. Наконец, один из цыплят клюнул и проглотил гусеницу. Тогда и другие цыплята склевывали остальных гусениц. Однако когда им снова предложили мохнатых гусениц, то цыплята остановились, почесывая клювики. Так они научились выбирать съедобную добычу.

Именно в первые дни жизни у птенцов формируются важнейшие условные рефлексы, которые определяют в дальнейшем их поведение. Так, цыплята, которые вскармливались только из рук человека, перестают реагировать на вид курицы и хлопанье, которым она ссызывает выводок. Вылупившиеся в инкубаторе птенцы фазана, куропатки, ржанки, водяной курочки и других бегали за человеком, который их кормил. Они не боялись постоянно находившейся в комнате собаки. Маленькие куропатки и водяная курочка клевали собаку, а трехдневный утенок пробовал жевать ее губы. Из этих наблюдений можно заключить, что их поведение в значительной мере определяется влиянием сложившихся в раннем возрасте условных натуральных рефлексов.

Уже в первые дни после вылупления птенцы мухоловки реагируют на прилет родителей пищевой реакцией, а на их «крики тревоги» — оборонительной реакцией затаивания. Регистрация ВП показала, что при этом в первом случае происходит усиление афферентации по зрительным путям, а во втором — их блокирование.

Свойства условных пищевых рефлексов у молодых цыплят изучали при помощи установки, позволяющей производить такое исследование одновременно у нескольких подопытных птиц (рис. 86). Оказалось, что уже в 6—8-дневном возрасте цыплята могут образовывать искусственные условные рефлексы высовывания головы в окно на звук звонка. Однако выработка дифференцировок по тону звонка (низкий сопровождался кормлением, высокий был дифференцировочный) явилась для цыплят трудной задачей. Они высывали головки и на положительный, и на отрицательный сигнал. Мозг молодого цыпленка был еще не в состоянии ограничить иррадиацию возбуждательного процесса рамками торможения. Только в 15—20-дневном возрасте у цыплят можно было выработать достаточно прочную специализацию условного рефлекса.

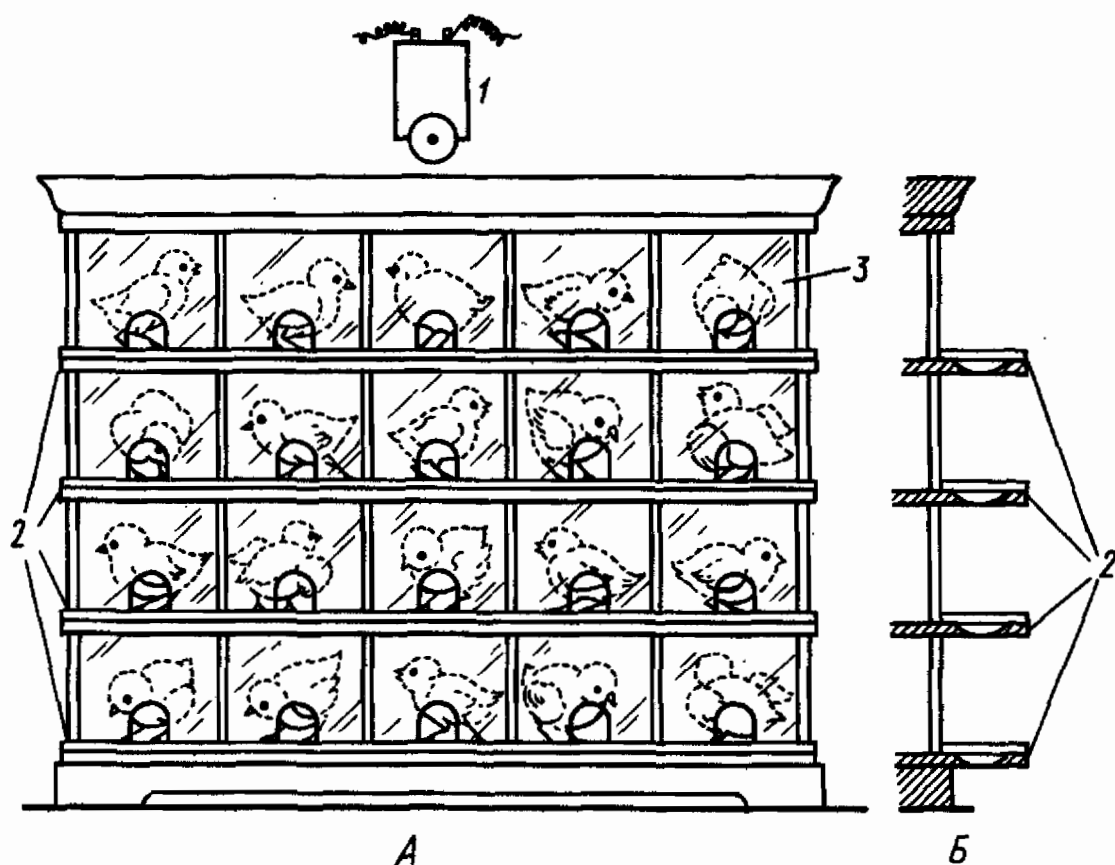


Рис. 86. Установка для одновременного исследования условных рефлексов в 20 цыплят. А, Б — вид спереди и сбоку (по Б. П. Фролову): 1 — звонок (условный раздражитель), 2 — щитки, открывающие сразу все кормушки, 3 — целлофановая передняя стенка с окошечками над кормушками

В условно-рефлекторной деятельности цыплят можно видеть значительные индивидуальные различия. Заслуживает большого внимания то обстоятельство, что цыплята, лучше вырабатывающие условные рефлексы, оказываются впереди других и по нагулу живой массы.

Условные рефлексы у голубей. Голуби, как и все птицы, выкармливающие птенцов, хорошо ориентируются на местности и легко находят свое гнездо. Они могут различать одинаковые на взгляд человека ящики и прямо подходят к тому, из которого получали корм. Отметив этот ящик, например, маленьким пятнышком, можно сильно облегчить птице задачу дифференцирования.

Вообще у голубя можно вырабатывать разнообразные условные положительные и тормозные рефлексы. Удавалось выработать условный тормоз, даже когда прибавочный агент подавали через иной анализатор (например, слуховой), чем условный положительный сигнал (зрительный). Удлинение паузы между прибавочным агентом и условным положительным сигналом могло приводить к образованию условного рефлекса второго порядка. Далеко отставленные и следовые условные рефлексы образовывались с трудом и оставались непрочными. После действия дифференцировочных раздражений была обнаружена положительная фаза индукции нервных процессов, а при действии гаснущих тормозов — отрицательная.

Пищевые условные рефлексы изучали у голубей в обстановке свободного поведения (И. С. Беритов, 1947). Сигналами служили световые фигуры в разных комбинациях.

Две кормушки для пищевого подкрепления располагали в противоположных концах камеры. Условный рефлекс подбегания к кормушке, расположенной под сигнальным транспарантом, образовывался после 4—5 сочетаний, был очень устойчивым с коротким латентным периодом (0—1 с). Подбегание к кормушке, расположенной напротив, вырабатывалось после 10—12 сочетаний, рефлекс был неустойчивым с более длительным латентным периодом 2—4 с. При выработке условных рефлексов на комплексные раздражители наблюдали широкую генерализацию рефлексов на все фигуры комплекса.

Выработка у голубей пищевых и оборонительных рефлексов на одновременные и суммарные комплексные раздражители, составленные из световых и звуковых сигналов, происходит лучше, чем на каждый из них в отдельности. Однако специализация рефлекса на комплекс и угашение реакций на его отдельные компоненты оказывается для голубя очень трудной задачей и наступает лишь после 150—200 применений. Попытки образовать у голубей временные связи на индифферентные раздражители без подкрепления пищевыми или оборонительными рефлексами («ассоциации») оказались безуспешными. Например, если выработать условный оборонительный рефлекс на вспыхивание лампочки, с которой предварительно неоднократно сочетался свисток, то сам свисток не вызывает рефлекса. Однако достаточно двух-трех подкреплений свистка оборонительной реакцией, и рефлекс вырабатывался. Следовательно, некоторое проторение пути «ассоциативной» связи в мозге голубя все-таки происходит.

У голубя четко проявляются вегетативные компоненты условных рефлексов. Например, после нескольких сочетаний звонка или метронома с вдыханием аммиака одно лишь применение звонка или метронома начинает вызывать резкое учащение дыхания и сердечных сокращений. Условный дыхательный рефлекс на зрительный сигнал (свет лампы), вырабатываемый при подкреплении вдыханием CO_2 образуется после 3—8 сочетаний, а при подкреплении вдыханием NH_3 после 1—5 сочетаний.

Обусловленное образом жизни птиц *высокое развитие зрительного анализа* у голубей находит практическое применение. Так, на одной фармацевтической фабрике голубя использовали в качестве контролера на конвейере, по которому изготовленные таблетки шли в упаковку. У него была выработана реакция клевать и сбрасывать бракованные таблетки по признаку их отличия от стандарта.

Голубиная почта. Голубиная почта известна издавна. Еще в древнем Египте жрецы с помощью голубей извещали о начале разлива Нила. Почтовый голубь доставил султану в Каир первое сообщение о вторжении крестоносцев. Голубиная депеша принесла миру, тревожно ожидающему исхода битвы при Ватерлоо, весть о поражении Наполеона. Осажденный прусской армией Париж

поддерживал связь с внешним миром при помощи более 600 почтовых голубей, доставивших за время осады более 100 тыс. корреспонденций. Интересно, что для перехвата и уничтожения этих голубей осаждающие использовали специально для того тренированных стрелков. Первую голубиную почту в России организовал между Петербургом и Москвой в 1891 г. профессор Московского университета А. П. Богданов.

В первой мировой войне участвовало около миллиона связных голубей. Русский миноносец, лишенный возможности использовать радио, предупредил голубеграммой Севастополь о прорыве в Черном море немецкого крейсера. Широко применяли голубиную связь во второй мировой войне. Союзники поставили памятник голубю, доставившему донесение, благодаря которому был спасен экипаж подводной лодки, подбитой фашистским самолетом. Главное достоинство голубиной связи в том, что расположение отправителя остается неизвестным противнику, в то время как расположение станций радиосвязи легко определяется пеленгацией.

Подготовка связного голубя заключается в выработке у него главным образом зрительных условных рефлексов на все более далекие от голубятни ориентиры. Сначала голубя выпускают недалеко от голубятни. Сразу после прилета его ждет лакомый корм. Затем расстояние увеличивают. В течение первого года тренировки достигается дальность до 200 км радиуса безошибочного возвращения. Лишь на второй год обучения это расстояние возрастает до 300 км. Однако голуби возвращались домой и с более далеких расстояний. Считают, что связной голубь находит дорогу домой не только по зрительным сигналам. Об этом свидетельствуют и способность голубя находить дорогу в тумане, облаках и ночью, и его обыкновение набирать кругами большую высоту (до 3—5 тыс. м), прежде чем устремиться в прямолинейный полет. С такой высоты зоркий глаз голубя может увидеть очертания знакомого ландшафта на расстоянии до 100 км.

Предполагают также, что голуби каким-то образом используют магнитное поле Земли для ориентирования в полете. Описаны случаи, когда голуби, оказавшиеся вблизи мощного радиопередатчика, сбивались с пути и беспомощно кружились на месте. Укрепленный на голове голубя магнит при солнечной погоде не оказывал на птицу никакого влияния, но в густых облаках сбивал его с правильного пути. Меняя полярность тока в спиральях Гельмгольца, укрепленных на голове голубя, изменяли направление его полета.

О существовании «компас» в голове у птиц свидетельствует эксперимент с молодыми скворцами, впервые перелетающими из Скандинавии в Англию (юго-восточное направление). Когда их поймали по дороге, привезли в Швейцарию и там выпустили, то они, продолжая юго-восточное направление пути, залетели в Испанию. Однако взрослые птицы, многократно совершавшие такие перелеты, оказавшись в Швейцарии, полетели в ином направлении и прибыли в

Англию к месту назначения. Они научились накапливать и хранить ориентационную информацию для коррекции своего полета (Н. Тинберген. 1978).

Певчие и «говорящие» птицы. Китайская легенда гласит, что соловей научил людей музыке. Однако и сами пернатые певцы должны обучаться своему искусству. Здесь происходит сложное взаимодействие инстинктивных и подражательных реакций. Канарейку, например, можно научить соловьиным песням при помощи напетой соловьем магнитофонной ленты. Даже воробей, воспитанный среди канареек, в меру возможностей своего голоса пытается подражать пению приемных родителей. Если птенца с момента вылупления воспитывать среди певчих птиц другого вида, то он будет петь их песни. Однако стоит ему услышать мелодию своего вида и сейчас же выработанные связи немедленно резко затормаживаются инстинктивной реакцией на естественный сигнал. Такая перестройка часто сопровождается бурной эмоциональной реакцией: взъерошенная птица мечется по клетке и долго не может успокоиться.

За 300 лет клеточного разведения и содержания канарейки утратили способность вить гнезда. Но если воспитать канарейку в клетке, где вместо обычных гладких жердочек поместить различные веточки с сучками и развилками, то в результате тренировки она быстро восстановит свою инстинктивную гнездостроительную реакцию.

Много условных компонентов выявляется в акте кормления птенцов.

Например, лесной конек, в гнездо которого посадили птенцов горихвостки, вскоре стал откликаться на их крик. Когда горихвостки были выкормлены, коньку подсадили птенцов серых славок. Новые голоса вначале вызвали лишь ориентировочную реакцию, но после нескольких кормлений, услышав зов своих новых питомцев, конек спешил к ним с кормом. В то же время собственных детей, выведенных в другом месте, голос которых ему не приходилось связывать с кормлением, лесной конек гнал и клевал.

Образование условного рефлекса кормления объясняет также, почему маленькие птицы выкармливают кукушонка, убивающего их детей. Это не «слепота инстинкта». Если подсадить кукушонка к не кормившей его птице, она улетит от него прочь.

Условные пищевые рефлексы подбегания к кормушке изучали в опытах с чижами и дубоносами. Такие рефлексы вырабатывались у них за 40—50 сочетаний, а у щеглов — за 70—80 сочетаний. После 2—3-месячного перерыва в работе для восстановления рефлекса требовалось около 20 сочетаний. Нетрудно было выработать дифференцировку по яркости светового сигнала. Однако на звуковые сигналы устойчивого условного рефлекса выработать не удавалось.

С канарейками, щеглами, синицами, снегирями и клестами проводили опыты в лабиринте с пищевым подкреплением. В этих опытах, например, снегирь при первой пробе искал выход 50 мин и прошел за это время 814 м, а после 40 упражнений находил вы-

д за 1—2 мин. Ориентирами для птиц в лабиринте служили главным образом зрительные сигналы. Изменение условий освещения, приводящее к иному расположению света и теней, ослабляло вплоть до исчезновения всю выработку реакции выхода из лабиринта. Слабое освещение затрудняло поиски правильного пути, а темнота делала их безрезультатными. Вместе с тем смазывание стенок пахучими веществами, удлинение или укорочение коридоров не оказывало заметного влияния на поведение птиц в лабиринте. Следовательно, обоняние, осязание и мышечное чувство не имели существенного значения в поисках правильного пути.

Рассказы о «говорящих» птицах часто грешат антропоморфизмом, т. е. птиц ошибочно наделяют человеческим сознанием. Так, попугаям (*Psittaci*), которые точно, вплоть до интонаций, могут имитировать голос человека, приписывают способность понимать смысл произносимых ими слов. Но тогда следовало бы ожидать, что попугаи могут вести между собой и с людьми осмысленный разговор. Кроме того, пришлось бы допустить, что, например, перелетные певчие птицы (*Miminae*), прекрасно воспроизводящие лай собаки, мычание коровы, ржание лошади, хрюканье свиньи, кукареканье петуха и т. д., понимают «языки» этих животных. Беспочвенность подобных предположений очевидна. Подражание птиц человеческому голосу не имеет ничего общего со словесным выражением мыслей у человека.

Хищные птицы. Орел, парящий под облаками, охватывает взором громадные просторы лесов и лугов, степей и гор и, заметив жертву, камнем падает на нее.

Мелкие соколы, охотящиеся за грызунами, например кобчик, могут с большой высоты заметить полевую мышь и безошибочно проследить за ней, увидеть одиночную стрекозу на расстоянии 100 м. Более крупных хищных птиц, таких, как кречет и сапсан, издавна использовали для охоты за дикими гусями, лебедями, цаплями.

Соколиная охота была широко распространена в Древней Руси, где искусство обучения боевых птиц стояло очень высоко. Сначала у сокола затормаживали натуральные, в основном зрительные, рефлексy, надевая на голову клобучок. Потом, держа сокола на привязи, у него вырабатывали ряд искусственных условных рефлексов схватывания добычи по сигналам посвистывания, прицеливания и окрикивания. Постепенно круг усвоенных навыков расширялся, и обучение переносилось в поле. Хорошо подготовленный сокол летит на большой высоте за хозяином и бьет сверху испуганную дичь. В Средней Азии с помощью беркутов охотятся за лисицами, зайцами и даже волками. На Кавказе с помощью прирученных стрелов-перепелятников добывают перепелов на осеннем пролете.

Хищные птицы, даже питающиеся падалью, например коршуны или грифы-стервятники, в поисках пищи руководствуются в основном зрительными, отчасти слуховыми, но не обонятельными натуральными условными сигналами. Об этом говорят следующие опыты и наблюдения.

В поле выставили чучело лани из хорошо просушенной кожи, набитое травой и на него немедленно набросились грифы. В то же время труп свиньи, прикрытый сверху тростником, лежал несколько дней, стал разлагаться, но пролетавшие над ним грифы ничего не замечали. Один орнитолог приманивал рябчиков на пищик, имитирующий их голоса. На него налетел ястреб-перепелятник и ударил в голову, пытаясь схватить мнимого рябчика. Здесь хищник явно ориентировался только на слух.

Водоплавающие птицы. Домашние гуси и утки отличаются от диких сородичей не только особенностями телосложения, но и совершенно иным поведением. У них образовались новые инстинкты, искусственно созданные человеком. В то же время у диких видов сформировались другие натуральные реакции, определяемые условиями их жизни.

На примере поведения водоплавающих птиц наглядно проявляется значение для условно-рефлекторной деятельности принципа «биологической адекватности» раздражителей. Например, очень сильные, но не встречающиеся в естественных условиях звуки звонка почти не вызывали у дикого гуся двигательных реакций и изменений частоты сокращений сердца. Вместе с тем треск ломаемых щепок, напоминающий хруст, который производят, пробираясь через заросли (возможная опасность), заставлял селезень прятаться, замедляя ритм сердечных сокращений, а звуки плеска воды (приближение преследователя) или свист (бросающийся сверху пернатый хищник) приводили к бурной реакции бегства и резко учащали сердцебиение. Однако даже не действующий сам по себе звонок можно легко было превратить в сильно действующий сигнал, если каждое его 2-секундное применение сопровождать сильным безусловным раздражителем, например вдыханием паров аммиака. При этом после 3—5 сочетаний на звонок образуется условный оборонительный рефлекс с резким учащением частоты сердечных сокращений, который оказывается довольно прочным.

Натуральным сигналом половой реакции селезень является своеобразный крик самки. Притягательную силу этого рефлекса используют на охоте, когда диких самцов приманивают «подсадными» домашними утками или имитируют крик самки звуками манка. На основе таких натуральных рефлексов могут образовываться разнообразные двигательные и дыхательные условные рефлексы.

У диких и домашних (пекинских) уток способность к их выработке оказалась несколько различной. Например, условный рефлекс на метроном с частотой 200 ударов/мин образовался у дикой утки на 7-м сочетании, а у домашней — на 10-м. Дифференцировка метронома с частотой 90 ударов/мин была достигнута у дикой утки на 6-м его применении, а у домашней — лишь на 38-м. Следовательно, высшая нервная деятельность дикой утки может обеспечить более быстрые, чем у ее домашних сородичей, приспособительные реакции на меняющиеся условия жизненной обстановки.

Однако острота слухового анализа даже у дикой утки оказалась сравнительно небольшой — выработать полную дифференцировку звуков метрономов 200 и 152 ударов/мин она была не в состоянии (рис. 87). Переделывая охотничьи инстинкты некоторых водоплавающих птиц, их используют для рыбной ловли.

Так, рыбаки южных морей обучают кланов ловить рыбу и приносить ее хозяину. Для этого баклану надевают на шею кольцо, препятствующее проглатыванию пойманной рыбы. Кольцо снимают лишь тогда, когда он принесет рыбу в лодку. Вначале баклана держат на привязи. Когда вырабатывается достаточно прочное торможение рефлекса проглатывания добычи и укрепляется положительный пищевой рефлекс на хозяина, то его выпускают в свободный полет. Вся охота превращается для баклана в цепь сигнальных пищедобычательных актов, за которыми следует пищевое подкрепление, когда, закончив охоту, хозяин снимет с его шеи кольцо и покормит.

Куры. Домашние куры — прекрасная иллюстрация того, насколько глубоко переделывает человек природу животных в соответствии со своими потребностями. Мясные тяжелые кохинки, имеющие до 5 кг живой массы, не похожи на яйцекладущих легких леггорнов, дающих свыше 300 яиц в год, или бойцовых кур — участников азартных петушиных боев. Все они неузнаваемо отличаются по облику и поведению от своей прародительницы — дикой «курицы джунглей», которая несла 8—12 мелких яиц и весила 600—800 г.

Индийские веды упоминают о домашней курице около 2 тыс. лет до нашей эры. Однако, несмотря на столь длительный срок жизни под оценкой человека, куры сохранили высокое развитие условно-рефлекторных пищевых, защитных и половых приспособлений, очевидно, связанных со стадным свободным содержанием.

Домашняя курица образует разнообразные, по преимуществу пищевые и половые рефлексы. Все знают, как быстро привыкают куры ко времени и месту кормления и сбегаются со всех сторон на зов птичницы. Во время летнего выгула куры хорошо ориентируются в расположении своих полевых домиков. Известно также, как курица, высиживающая утиные яйца, приспосабливается к повадкам утят. Описывают, что курица, которая 3 года подряд выводила утят, сама водила последние выводки к ручью учиться плавать. Когда же на следующий год она вывела цыплят, то ее нашли в знакомом месте у ручья, куда она уже успела столкнуть клювом цыплят.

Как и все птицы, куры ориентируются главным образом с помощью зрения. В темноте курица не клюет, даже если стоит на куче

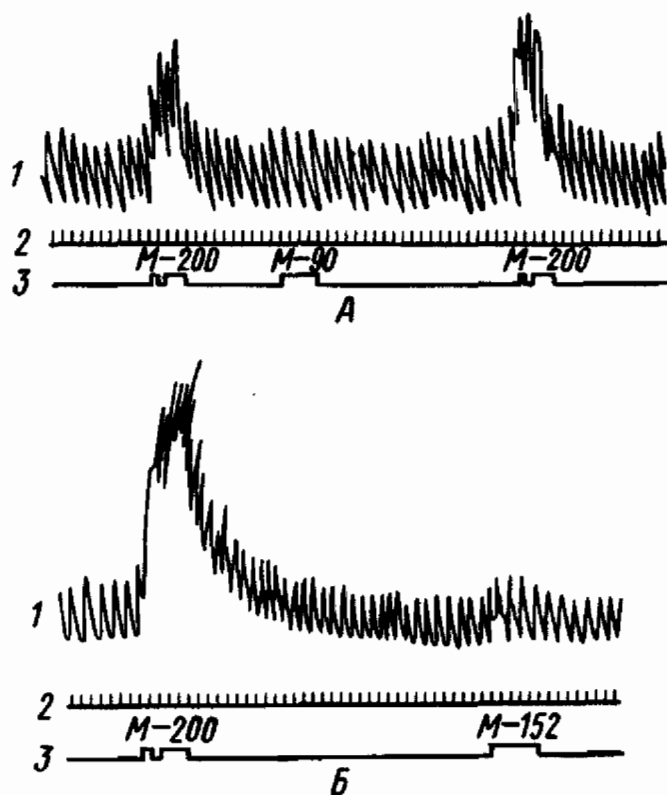


Рис. 87. Определение предела дифференцирования частоты стука метронома дикой уткой. А — полная дифференцировка; Б — неполная дифференцировка (по В. Г. Осиповой):

1 — дыхание, 2 — отметка времени, 3 — отметка сигналов

зерен. Куры могут различать ящик, из которого получали корм, и пустой по рисункам на стенках. Они различали, например, три горизонтальные полосы и сплошное серое поле или черное пятно. Разницу в размерах они определяют лучше, чем в форме. Куры дифференцируют световые сигналы по интенсивности.

Если разложить в ряд рисовые зерна, причем одно класть свободно, а другое приклеивать так, чтобы его нельзя было склонуть, курица быстро приучается клевать зерна через одно, даже когда они и не будут приклеены. Если приклеивать два зерна подряд и оставлять свободно лежащим третье, то курица приучается брать каждое третье зерно. Но если приклеивать подряд три зерна, оставляя свободным четвертое, то курица начинает путать. Результаты этих опытов иногда истолковывают, как доказательство умения курицы «считать» до трех.

Куры неплохо ориентируются по слуху. Например, когда на расстоянии 2 м друг от друга поставили две ширмы, за одной из которых находились пищавшие цыплята, то выпущенная за 15 м от ширм курица прямо бежала к той ширме, которая скрывала цыплят. После того как курице закрыли одно ухо, она стала ошибаться в определении места источника звука.

Свойства условного пищевого рефлекса высывания головы в окно клетки на световые и звуковые сигналы изучали у петухов и кур. Рефлексы на метроном, звонок и вспыхивание лампочек оказались у петухов очень прочными, не угасали даже после 40 неподкреплений. Была образована дифференцировка метрономов 100 ударов/мин (положительный сигнал) и 40 ударов/мин. Удавалось также вырабатывать реакции движения к разным окнам на различные звуковые сигналы. После 6-месячного перерыва в работе в первый же опытный день все положительные условные рефлексы были восстановлены, дифференцировки пострадали в большей степени. Условные рефлексы у петухов оказались более устойчивыми, чем у кур.

На основе естественных пищедобывательных движений клевания, подкрепляемого кормлением, у кур вырабатывали условные пищевые рефлексы на звуковые и световые сигналы (рис. 88).

Условные клевания регистрирующего рычага по сигналам света лампы и стука метронома вырабатывались после 8—12 сочетаний. Вначале было много межсигнальных клеваний. В этом проявлялся генерализованный рефлекс на обстановку камеры. После 35—160 сочетаний рефлекс специализировался, и куры клевали рычаг только по сигналу. Полное угашение условного рефлекса наступало после 20—25 неподкреплений. Дифференцировка световых сигналов появилась после 5—7 подкреплений и стала прочной после 30 применений дифференцировочного раздражителя. Совпадающий условный тормоз образовался очень быстро и стал прочным после примерно 10-кратного применения тормозной комбинации. Цепной условный тормоз вырабатывался труднее и укрепился только после 70—90 применений. Еще труднее шло образование следовых условных тормозов с 5- и 10-секундной паузой между действиями тормозного агента и положительного условного раздражителя. При этом даже после 100 применений тормозной комбинации не удалось сделать условный тормоз прочным, а условное торможение концентрированным. После каждого применения такого тормоза развивалось сильное последовательное торможение. Выработка цепного и особенно следового условного тормоза проходила через фазу образования условного рефлекса 2-го порядка.

ее светового дня не следует сразу увеличивать более чем до 12—14 ч. О хозяйственной эффективности такого использования натуральных световых сигналов свидетельствует сводная таблица результатов введения продленного светового дня на птицеферме (табл. 16).

Таблица 16. Влияние продленного светового дня на яйценоскость кур (по В. Ф. Ларионову)

Кварталы	Среднее количество яиц на несушку		Прирост, %
	без дополнительного освещения	с дополнительным освещением	
I	26,4	42,1	59,4
II	58,1	65,4	12,5
III	47,6	57,6	21,0
IV	4,0	12,8	220,0
Всего за год	136,1	177,9	30,7

Большие практические перспективы открывают опыты по переделке суточного ритма сна и бодрствования у кур путем более частой смены света и темноты, приводящей к образованию условного ритма двух дней и двух ночей в одни календарные сутки.

В этих опытах группу цыплят с момента вылупления и группу взрослых кур помещали в птичник, в котором чередовали освещение и затемнение в течение каждых суток в следующем порядке: 0—4 ч — обычная ночь, 4—12 ч — день, 12—16 ч — «вторая ночь», 16—24 ч — «второй день». Птичник освещали лампами дневного света и обычными лампами, которые включали и выключали постепенно, имитируя рассвет и сумерки. Контролем служили группы цыплят и взрослых кур в условиях одного светового дня с 4 до 20 ч, равного общему времени освещения птиц подопытных групп.

Годичное содержание взрослых кур в условиях «двухдневных» суток привело к заметным изменениям в суточном распределении времени кладки яиц. Куры начали нести яйца в необычное для них время искусственного дня — с 20 до 24 ч. Резко увеличилась кладка яиц в его первую половину с 16 до 20 ч. Еще более заметные сдвиги по сравнению с контролем произошли у молодых несушек, воспитывавшихся в этих условиях с раннего возраста (рис. 89).

Выработка двухдневного суточного ритма оказала такое сильное действие на организм курицы, что у подопытных птиц втрое увеличилось число случаев, когда они несли яйца два раза в сутки. Образовались и укрепились новые условные рефлексy на время.

В середине искусственной ночи (с 12 до 16 ч) и перед искусственным рассветом раздавалось пение петухов. Проснувшиеся куры начинали обычную деятельность. Весь искусственный день почти до полуночи жизнь в подопытном птичнике кипит ключом. Петухи «ухаживали» за курами, дрались между собой, куры разгуливали по выгульным площадкам и рылись в траве, разыскивая корм. Когда однажды свет был погашен на 1 ч раньше, то кур не удавалось загнать на насесты. Они выскакивали через лаз наружу и разгуливали по птичнику.

Новый условный рефлекс на время оказался сильнее врожденной реакции на затемнение. Актографический контроль показал, что

Благодаря дневному сну общая суточная активность кур в условиях двухдневных суток выше, чем при непрерывном 16-часовом световом дне.

Перестройка жизненного ритма, усиление половой активности и питания, вызванные воспитанием в ритме двухдневных суток, имели результатом повышение яйценоскости на 10—30 % главным образом за счет зимних месяцев.

Двукратная смена дня и ночи в каждые астрономические сутки ускорила развитие и привела к более раннему половому созреванию петушков. Половая активность последних была значительно более высокой, чем у контрольных. Эти различия в поведении имели и морфологические основания в развитии половых желез (у контрольных петухов средняя масса семенников составляла 0,063 г, у опытных того же возраста — 0,115 г, т. е. была почти вдвое больше).

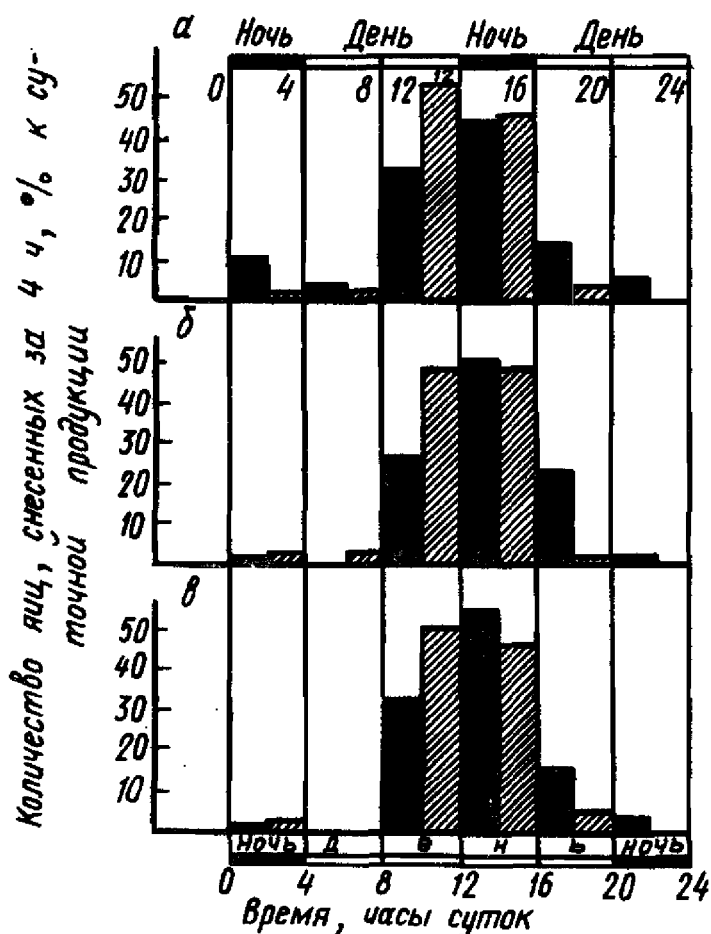


Рис. 89. Распределение кладки яиц в течение суток у молодых несушек, воспитанных в условиях обычных однодневных (штрихованные столбики) и «двухдневных» (черные столбики) суток (по М. Е. Лобашову, В. Б. Савватееву):

а — ноябрь — февраль, б — март — июнь, в — июль — октябрь

Глава 14

ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ГРЫЗУНОВ И КОПЫТНЫХ

После катастрофического конца эры холоднокровных гигантов, не сумевших приспособиться к новым условиям жизни, господствующее положение в животном мире заняли теплокровные млекопитающие. Высокий уровень обменных процессов обеспечил быстроту реакций, а выкармливание потомства позволило доводить развитие детенышей до большого совершенства. С особой силой отразились эти благоприятные обстоятельства на эволюции условных рефлексов.

Условные рефлексy грызунов формировались под влиянием своеобразных условий их существования. Большая потребность грызунов в пище требует непрерывных ее поисков, связанных с опасностью для жизни, так как, за редким исключением, грызуны не приспособлены к активной борьбе с хищниками.

Из числа копытных человек приручил особенно много животных, ставших необходимыми для удовлетворения самых разнообразных его потребностей. Свиньи, мелкий и крупный рогатый скот являются источником важнейших пищевых продуктов — мяса, сала, молока. Кроме того, они дают шерсть и кожу. Лошади и быки, северные олени и верблюды издавна служат средством транспорта и используются как тягловая сила на тяжелых работах.

Крысы и мыши

Повседневная борьба за жизнь выработала у мышевидных грызунов особенную быстроту реакций и гибкость приспособительного поведения. Широкую известность получили разнообразные уловки, к которым прибегают грызуны, пробирающиеся к запасам провизии. Если даже оставить в стороне сомнительные рассказы о корабельных крысах, покидающих ненадежное судно, то остается много примеров тонкого использования мышами и крысами сигналов, остающихся незаметными для человека.

Инстинкты крыс. Прожорливые серые пасюки грызут все съедобное, нападают на домашнюю птицу, могут выесть куски сала у свиней. Известен случай в знаменитом зверинце Гагенбека, когда крысы погубили трех слонов тем, что разгрызли им подошвы. Не всякая кошка справится с этим свирепым грызуном, который, защищаясь, может броситься даже на человека. Если сравнить с пасюком его робкого ручного потомка — белую лабораторную крысу, то можно только поражаться тем изменениям в поведении, которые возникли и закрепились в результате отбора, преобразовавшего инстинкты этого животного.

Крысы в «лабиринте» и «проблемной клетке». Многочисленные опыты показали, что крысы исключительно быстро учатся находить правильный путь в лабиринтах, даже самых сложных. Достаточно было девяти упражнений в течение двух дней, чтобы крысы

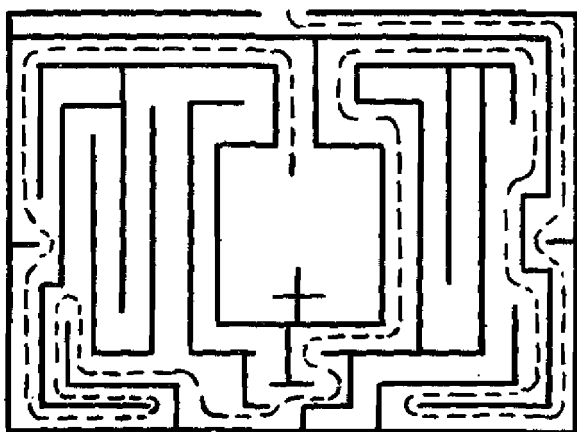


Рис. 90. Лабиринт Хэмптон-Корт (по Д. Н. Кашкарову):

пунктиром показан путь крысы после обучения

научились находить правильный путь в так называемом лабиринте Хемптон-Корт (рис. 90). До сих пор еще никто не построил такого лабиринта, которого крысы не сумели бы преодолеть. В этом сказывается их естественная приспособленность к путешествиям по запутанным извилистым ходам подполья.

Крыс, лишенных зрения, слуха, обоняния, с нарушенной терморегуляцией исследовали в лабиринте. Все они безошибочно находили выход из него. И только тогда, когда коридоры лабиринта укорачивали или удлиняли, крысы начинали путать дорогу, они проскакивали мимо нужного поворота или преждевре-

енно поворачивали, с разгона ударяясь в глухую стенку. Способность находить правильный путь несколько снижалась у крыс, лишенных длинных волос — вибрисс. Отсюда следует, что крысу по лабиринту ведет главным образом тактильное чувство, которому помогают сигналы от вибрисс.

Зрение и слух у мышей и крыс. Свойства зрительного анализа изучали у очень подвижных мышей — так называемых танцующих.

Мышь, двигаясь, попадала в отделение, откуда открываются две дверцы, обозначаемые разными сигналами. Например, правая дверца окаймлена белым картоном, левая — черным. Если мышь забежит в правую дверцу, то она благополучно попадает в коридор, через который возвращается в гнездо. Если же мышь выберет левую дверцу, окаймленную черным картоном, то в промежуточной камере пол находится под током, а проход в коридор закрыт. Единственный выход — выскочить обратно. Чтобы для животного сигналом не стала сторона (в данном случае, правая — безопасный путь), белый и черный картоны меняют местами и соответственно меняют включения тока в промежуточных камерах.

Возможность выработать у животных реакцию правильного выбора безопасной дороги свидетельствует об их способности к различению применяемых сигналов. На электрокожном подкреплении вырабатывают дифференцирование зрительных раздражений. В этих опытах оказалось, что мыши тонко различают зрительные раздражители по их яркости и грубой разнице в форме фигур, но при выравненной яркости путают разные цвета. Молодые мыши обучаются быстрее старых.

Испытание слуховых способностей крыс показало, что они тонко различают шумы, но мало реагируют на чистые тоны, особенно низкие. Это и неудивительно, так как, несмотря на высоко развитый слух, грызуны не встречаются с чистыми тонами в природе. Особенно чувствителен слух крысы к звукам, издаваемым самими крысами. Электроэнцефалографические исследования дали возможность установить, что депрессия основных ритмов быстрее всего вызывается крысиным криком. Крысы могут довольно точно определять местоположение источника звука.

Свойства двигательных пищевых условных рефлексов. Для изучения высшей нервной деятельности крыс и мышей широко используют исследования их условных пищевых рефлексов в стандартных камерах. Наиболее распространены: камера с двумя отделениями для перекрестного подкрепления (рис. 91, А), камера с фиксированным исходным положением животного в темном убежище (рис. 91, Б), камера с «горкой», не позволяющей долго оставаться у кормушки (рис. 91, В).

У здоровых взрослых крыс и мышей через 20—30 сочетаний образуется условный рефлекс подбегания к кормушке по сигналу. Образование следующих условных рефлексов идет быстрее. Для выработки 3—4-го рефлексов бывает достаточно 5—15 сочетаний. На звуковые сигналы рефлексy образуются быстрее, и они оказываются прочнее, чем рефлексy, образованные на световые сигналы. В лучшем развитии и тренированности слухового анализатора крыс и мышей по сравнению со зрительным отражается их

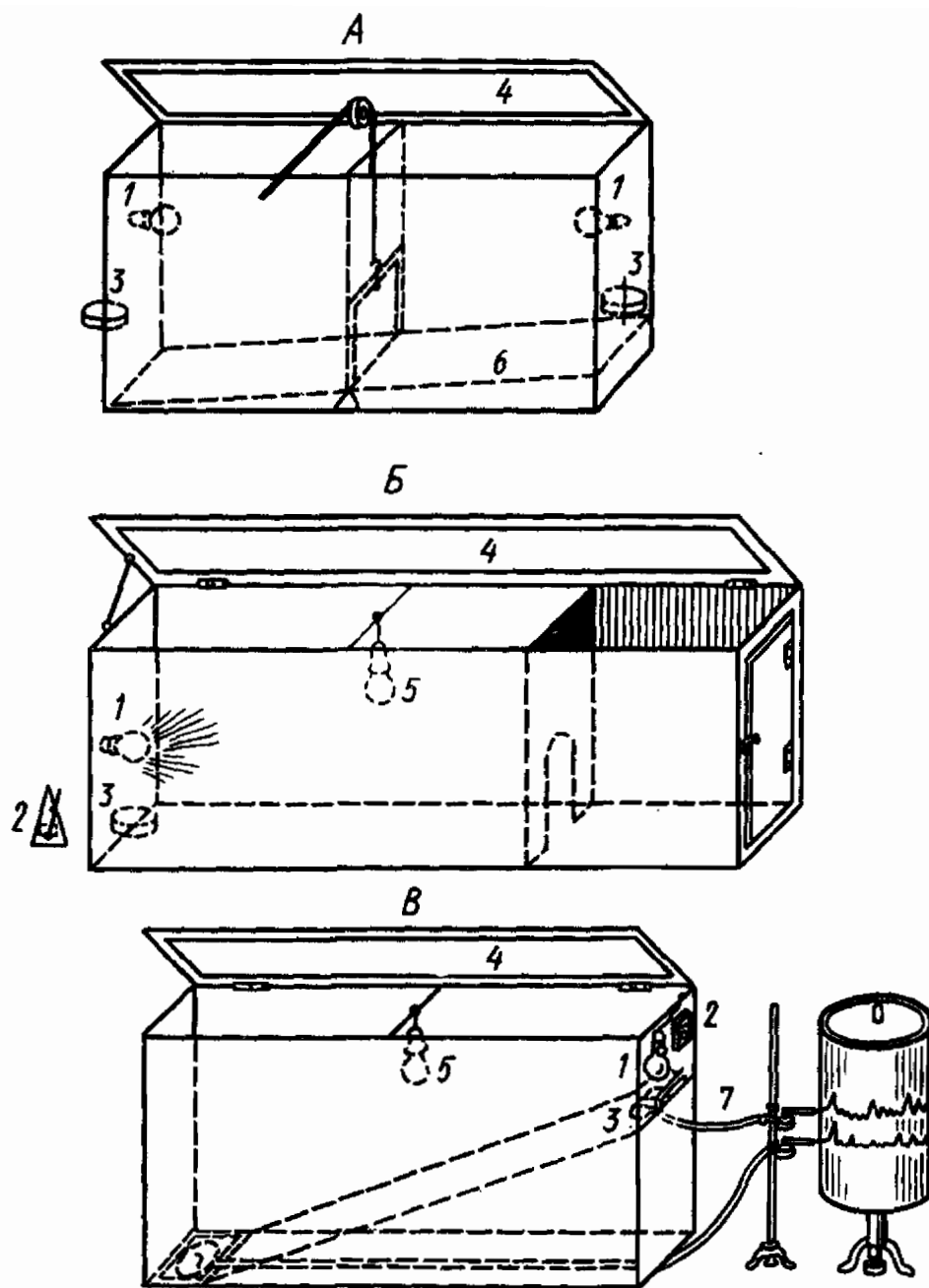


Рис. 91. Камеры для исследования условных рефлексов у мелких грызунов. А — с перекрестным подкреплением (по Ю. П. Фролову); Б — с фиксированным исходным положением животного (по Л. И. Котляровскому); В — с «горкой» у кормушки (по В. К. Фадеевой, А. Ю. Изергиной): 1 — сигнальные лампочки, 2 — звуковые сигналы (звонок, метроном, зуммер), 3 — кормушки, 4 — наклонное зеркало в потолке для наблюдения за животными, 5 — постоянное освещение камеры, 6 — подвижный пол для регистрации перебежек из отделения в отделение, 7 — воздушная передача для регистрации подбегания к кормушке

образ жизни в темных подпольях, где слабые шорохи и царапины предупреждают грызунов о происходящих вокруг событиях.

Своеобразные двигательные условные рефлексы вырабатываются у крыс, которым предоставляется возможность, нажимая на рычаг, самим включать ток для электрического раздражения мозга. Оказалось, что, если раздражающие электроды находятся в опреде-

енных нервных образованиях обонятельного мозга и гипоталамуса, раздражение которых вызывает положительные эмоции, крыса после нескольких случайных включений тока начинает все чаще самостоятельно его включать и, наконец, после пуска в экспериментальную камеру сразу бежит к рычагу и многократно нажимает на него, поддерживая непрерывность раздражения (Д. Олдс, 1962).

Не входя в психологические догадки о «приятности» для крысы такого раздражения, можно предположить, что оно, видимо захватывает нервные механизмы пищевых или половых реакций, которые и сыграли роль подкрепления для выработки условного рефлекса нажатия на рычаг. Дальнейшие исследования показали, что такая «реакция самораздражения» существует у кошек, собак и других животных.

Свойства некоторых сложных форм поведения крыс изучали на примере инструментальных пищедобывательных условных рефлексов.

Например, для того чтобы получить пищевое подкрепление, они должны были подняться на полку, потянуть за веревку, которая установит лестницу, ведущую на следующую полку, и залезть туда. Выработанные навыки пищедобывательного поведения имели стойкий характер, а его основные этапы могли воспроизводиться каждый в отдельности.

Применение нерегулярных подкреплений выявило способность крыс к вероятностному прогнозированию. На основании результатов выключений различных структур переднего мозга высказано мнение, что ведущей в организации таких форм поведения структурой мозга грызунов с малодифференцированной корой является *неостриатум*. Система пищедобывательных рефлексов обнаруживает ряд особенностей, характерных для разных стадий своего формирования в онтогенезе.

На функциональное состояние нервной системы крыс большое влияние оказывают условия их группового или изолированного выращивания. В первом случае они обнаруживают большую устойчивость к стрессу. Анализ группового поведения крыс позволил охарактеризовать конфликтные и мирные типы взаимодействия, показать, как формируются доминантные и субдоминантные отношения.

Морские свинки

Опыты по изучению свойств условных рефлексов у морских свинок показали, что условный пищевой рефлекс подбегания к кормушке на звуковой сигнал вырабатывается у них за 35—60 сочетаний. Если пытаться «помочь» свинке, подталкивая ее к кормушке, то это тормозит образование рефлекса, и в этом случае требуется больше сочетаний. Угашение выработанного условного рефлекса достигается после 30—100 неподкреплений. Пределом дифференцирования частоты звуковых сигналов для этих свинок ока-

зались звуки метрономов с частотой 120 и 60 ударов/мин. На зрительные сигналы они могли выработать отсроченные условные рефлексy.

Зайцы и кролики

Дикие зайцы и кролики, спасаясь от преследователей, проявляют большую изворотливость. Они хорошо запоминают какой-либо куст, под которым однажды удалось скрыться от ястреба, или узкий лаз в изгороди, задержавший преследующую собаку.

Приручив кролика, человек лишил его большинства натуральных оборонительных рефлексов. Для домашних кроликов натуральным пищевым сигналом становится вид человека. Во многих крольчатниках можно наблюдать, как при приближении людей к клеткам кролики собираются у решетки в ожидании кормления.

Свойства условных рефлексов. У кроликов легко образуются условные рефлексy подбегания к кормушке по сигналу и вырабатываются разные виды условного торможения. Многие свойства условно-рефлекторной деятельности кроликов изучены на примере естественных пищедобывательных хватательных реакций по сигналу (рис. 92).

Для начала кролику давали хватать зубами кольцо, смоченное морковным соком. Как только кролик тянул за кольцо, он получал из вращающейся кормушки пищевое подкрепление — кусочек моркови. Когда связь между дерганием

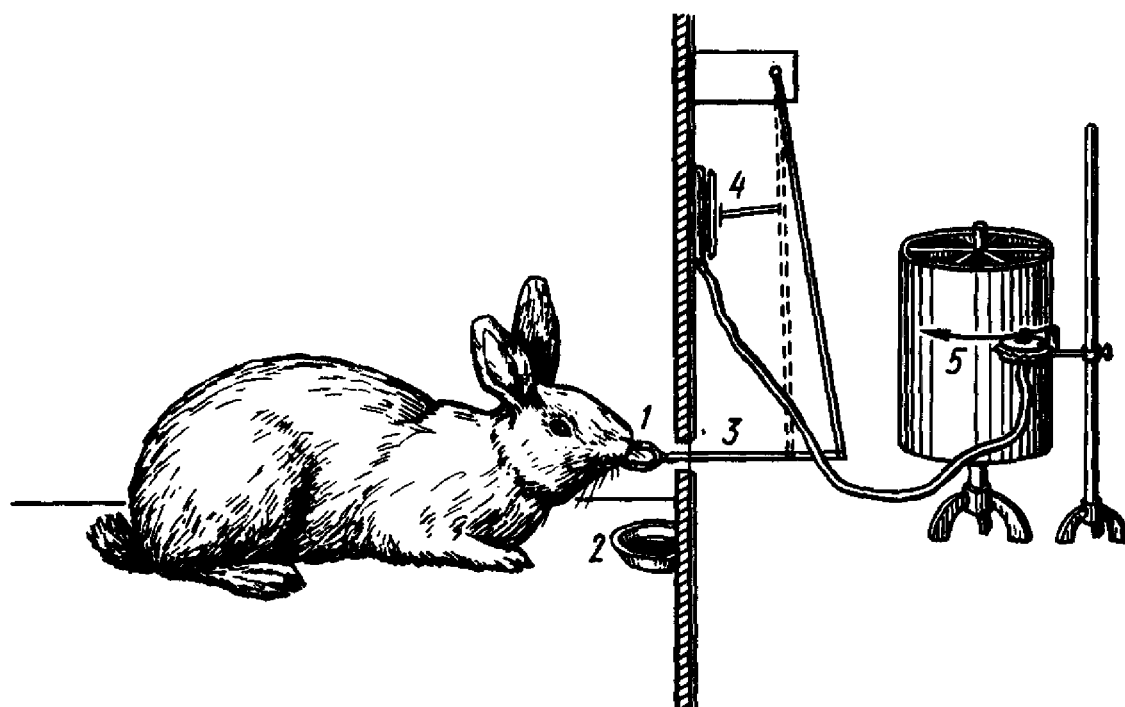


Рис. 92. Регистрация условных пищедобывательных рефлексов у кроликов (по О. В. Малиновскому):

1— кольцо, которое кролик хватает зубами, 2— кормушка, 3— рычаг, передающий тягу кольца на воспринимающую капсулу воздушной передачи (4), 5— регистрирующая капсула

кольца и получением корма укреплялась, начинали выработку условных рефлексов на звуковые или световые раздражители, подкрепляя кормлением только те дергания кольца, которые совпадали с действием условного раздражителя. Для выработки такого условного рефлекса оказалось достаточным 5—6 сочетаний. Теперь кролик по сигналу подбегал к кольцу, дергал его и поворачивался к кормушке. Дифференцировка условных раздражителей наступала после 7—8 применений одного из них в сопровождении пищевого подкрепления, а другого — без подкрепления.

В этих опытах оказалось возможным выработать совпадающие, цепные и следовые условные тормозы. Совпадающий условный тормоз появлялся после 4—5 применений и укреплялся после 20—30. Кролики могут вырабатывать «ассоциации по одновременности» после 24 сочетаний света лампочки со звуком камертона, на который был выработан условных пищедобывательный рефлекс. Теперь достаточно было дать свет лампочки, который никогда не подкреплялся кормлением, и кролик начинал дергать кольцо. Световой сигнал оказался связанным с выработанным звуковым.

При повторных обратных и прямых переделках сигнального значения положительного и дифференцировочного раздражителей (непрерывный и мигающий свет лампочки) у кроликов происходила некоторая тренировка подвижности нервных процессов. Последующие переделки осуществлялись легче, и реже наступало растормаживание условных рефлексов на раздражители обстановки, проявляющиеся в условных реакциях вне действия положительных сигналов.

Исследование динамики вызванных потенциалов при выработке пищедобывательного рефлекса привело к заключению, что дифференцирование зрительного сигнала по его биологическому значению происходит в латеральном гипоталамусе, а по физическим характеристикам — в зрительной коре. Выработка оборонительного условного рефлекса изменяла характер двигательной активности кролика.

Особенности условных рефлексов. У кроликов не удалось выработать условного рефлекса отдергивания одной лапки при подкреплении уколами иглой или электрическими ударами, несмотря на применение сотен сочетаний. По-видимому, причина этой неудачи заключается в том, что естественное для кролика движение прыжка происходит всегда с участием обеих лапок. Экологические особенности кроликов и зайцев отразились на сигнальном значении для них некоторых раздражителей. Например, движение предмета в поле зрения или тихий шорох неизменно вызывали у кроликов и особенно у зайцев сильную оборонительную реакцию с резким учащением дыхания, даже более выраженную, чем реакция на громкие звуки (звонок, трещотка). Такой же неугасающей, но только специальной для зайцев оказалась оборонительная реакция на движение предмета или даже его тени в поле зрения. Бурная реакция зайцев на такое зрительное раздражение даже после 300—500-кратного повторения оставалась стойкой, т. е. не прекращала оборонительного ответа, а у кроликов угасала за несколько дней. Видимо, одомашнивание кроликов лишило для них этот натуральный

раздражитель большей части его чрезвычайного сигнального значения.

Вегетативные проявления условных рефлексов. Условные рефлексы кроликов сопровождаются четко выраженными вегетативными компонентами. Можно вырабатывать специально дыхательные условные рефлексы на звуковые сигналы метронома при подкреплении вдыханием паров аммиака (остановка дыхания) или электрическим раздражением кожи спины (учащение дыхания). При этом условный дыхательный рефлекс на метроном образовался после 70 сочетаний его звуков с вдыханием аммиака. Условная реакция редко достигала интенсивности безусловной, т. е. остановки дыхания, а чаще выглядела как резкое замедление и ослабление дыхательных движений. Этот рефлекс оставался неустойчивым даже после 300 сочетаний. В то же время условный рефлекс учащения дыхания на метроном, звуки которого сопровождались электрокожным раздражением, образовывался уже после 7—9 сочетаний. Условная реакция полностью повторяла безусловную, и рефлекс был очень прочным. В этом сказывается биологическая важность условной оборонительной мобилизации дыхания, от быстроты которой зависит своевременная доставка кислорода к напрягающимся в защитных движениях мышцам.

Бобры

В поведении бобров большое внимание прежде всего привлекает их строительное искусство. Бобры строят плотины до 150—200 м длины, достигающие высоты 2—3 м. Своими мощными резцами они подгрызают и валят в реку толстые деревья. После разделки и сплава остаются только гладко отточенные срезы пней.

До сих пор еще недостаточно изучено, что в строительной деятельности бобров является врожденным, а что приобретенным. Известно, что бобры, выросшие в неволе, инстинктивно пытаются строить плотину. Наряду с этим описаны наблюдения натуралистов над тем, как старые бобры учат молодых приемам своей сложной строительной деятельности.

При изучении дыхательных и сердечных рефлексов бобров оказалось, что наиболее сильно действующими сигнальными раздражителями для них являются звуки треска веток и плеска воды. В этом отразилось влияние своеобразных условий жизни обитателей лесных водоемов. Известны разные звуковые сигналы, которые используют бобры: свист при вечернем выходе из жилищ, горловые звуки при еде, подгрызании дерева, зове бобрят. Бобры могут подавать также обонятельные сигналы, устраивая на путях своего передвижения так называемые *сигнальные площадки*, которые они метят выделениями особых желез. Бобры способны к экстраполяционным рефлексам.

Свиньи

Поведение свиньи высокопродуктивной породы, направленное в основном на питание, имеет очень мало общего с буйным нравом ее дикого предка — свирепого кабана. Усердно культивируемый человеком пищевой инстинкт свиньи вырос до колоссальных размеров полной неразборчивости в пище. Изменился и половой инстинкт. В результате домашнего содержания сезонное размножение сменилось круглогодовым.

Пищевые условные рефлексы. Уже у поросят-сосунков в лабораторных условиях можно вырабатывать искусственные условные пищевые рефлексы, например жевательный. На слуховые сигналы жевательный рефлекс впервые появляется в возрасте 9—12 дней и становится прочным на 13—23-й день. У 2—3-месячных животных условные двигательные пищевые рефлексы образуются в первый же день опыта. На световые сигналы рефлексы вырабатываются хуже, чем на звуковые. Однако дифференцирование условных звуковых раздражителей у молодых поросят не получается. Его удается выработать у них только в 2-месячном возрасте.

В естественных условиях свиначника сосунки способны образовывать и закреплять условные рефлексы с первого же дня своей жизни, а дифференцировать звуковые раздражители — со второго и третьего дня.

Вырабатывая разнообразные условные рефлексы, можно значительно улучшать содержание животных и намного экономить время и труд обслуживающего персонала.

Например, в одном из совхозов уже в течение многих лет пользуются для сбора поросят на кормление своеобразным сигналом: когда кончается время прогулки, свиначка бьет рукой в дно ведра. По этому сигналу 400—500 сосунков сами бегут в свои станки. Обучение поросят занимает 5—6 дней и делает ненужной чрезвычайно трудоемкую и хлопотливую работу по их насильственному загону.

Во многих хозяйствах намного сокращают работу по уборке станков и уменьшают распространение глистных заболеваний тем, что вырабатывают у свиней условный рефлекс дефекации на отведенное в стороне специальное место.

Условно-рефлекторное увеличение молочности свиноматок. В стремлении лучше откормить поросят многие свиноводы широко используют подкормку сосунков коровьим молоком. Однако при этом не учитывают, что менее нуждающиеся теперь в материнском молоке поросята перестают своим криком, сосанием и другими раздражениями поддерживать на высоком уровне молокоотделительные рефлексы матки. Возникает своего рода порочный круг: чем больше подкармливают поросят, тем меньше они поедают основной корм. Выход из этого положения мог бы состоять в резком увеличении молочности свиноматок, делающим ненужной подкормку. Одно из средств такого увеличения молочности заключается в выработке у

лактирующих маток искусственных условных рефлексов, усиливающих процессы образования и выделения молока.

С этой целью каждый раз за полминуты до кормления поросят в свинарнике стали подавать звуковые сигналы. С этими сигналами связывалось время кормления, крики поросят, массаж сосков и другие натуральные раздражители, вызывающие комплексный условный молокоотделительный рефлекс. Через некоторое время такой практики при включении сигнального звука поросята дружно вскакивали и бросались ко входу в станок к свиноматке, а последняя немедленно укладывалась в положение для кормления. В результате были получены более крупные и жизнеспособные поросята, которые ко времени отъема имели живую массу в среднем 19,4 кг, в то время как средняя масса остальных поросят в хозяйстве, где проводили эти опыты, составляла около 12,7 кг.

Половые условные рефлексы. Качество хряка-производителя в громадной степени зависит от правильной выработки у него натуральных условных половых рефлексов. Изучение этих рефлексов и анализ существующей практики использования производителей позволили наметить некоторые новые пути улучшения племенного дела в свиноводстве. Так, например, хрячков обычно начинают пускать в случку только с 11—12-месячного возраста, хотя половые рефлексы у них проявляются уже на 5—6-м месяцах жизни. Однако при этом не учитывают, что активный в половом отношении, но лишенный общения со свинками молодой хрячок не приобретает натуральных условных половых рефлексов на самок и будет связывать половые реакции со случайными раздражителями обстановки, совпадавшими с его половым возбуждением.

Все эти нежелательные явления можно предупредить, если обеспечить полноценную естественную выработку условных половых рефлексов на самку.

Свиньи способны к весьма тонкой специализации половых условных рефлексов. Так, свиноматки могут различать хряков, дифференцируя их по общему виду, масти, запаху. У свиней можно вырабатывать также охотничьи условные рефлексы, что и делают жители тропических стран, дрессирующие их на уничтожение ядовитых змей.

Овцы и козы

Репутация покорности и смирения овец сложилась благодаря сильному развитию у них стадного и почти полному отсутствию агрессивного инстинктов.

Когда волк, например, врывается в овечье стадо, то овцы не пытаются вступить с ним в борьбу, а только сбиваются в кучу. Могущество стадного инстинкта овец образно рисует легенда о «панурговом стаде», увлеченном силой примера на гибель в морских волнах. Этот же инстинкт ведет группы овец за специально к тому приученным бараном, который доставляет их в убойный цех мясокомбината. Описаны доминантные и субдоминантные отношения среди баранов.

Условные слюноотделительные рефлексы. Условные пищевые рефлексы коз изучали классической слюноотделительной методикой.

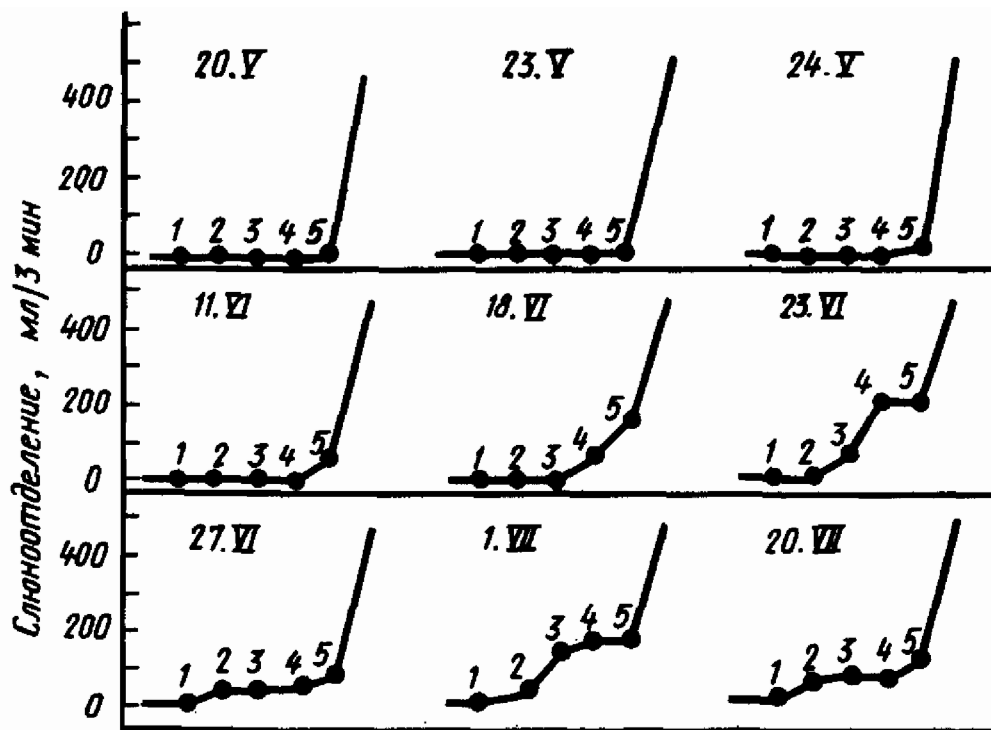


Рис. 93. Последовательное включение новых сигналов в условный раздражитель натурального пищевого рефлекса при переходе овец от стойлового содержания к пастбищному (по С. М. Файзиеву, Э. Р. Уждавини):

1— в клетке, 2— в коридоре, 3— в поле по дороге на пастбище, 4— на пастбище, 5— на пастбище во время пастбы соседней овцы (начало пастбищного периода 20.V)

Использовали подчелюстную и подъязычную железы, которые не дают непрерывной секреции, как околоушная. Оказалось возможным наблюдать образование натурального условного рефлекса на вид хлеба, который потом скармливали козе. Показ хлеба в течение 1 мин вызывал выделение 0,5—0,6 мл слюны. Повторное поддразнивание хлебом без пищевого подкрепления быстро приводило к угасанию рефлекса. Был также выработан искусственный условный слюноотделительный рефлекс на метроном с частотой 100 ударов/мин. После 24 с его изолированного действия присоединяли пищевое подкрепление (скармливание хлеба).

У овец в полевых условиях проводили наблюдение за ходом выработки натуральных слюноотделительных рефлексов.

Выделявшуюся из протока подчелюстной железы слюну впитывал ватный тампон, который закладывали в футляр из алюминия, приклеенный к коже в месте вывода протока. Переход от стойлового содержания к пастбищному сопровождался у овец последовательным образованием натуральных условных рефлексов сначала на непосредственные, а затем на все более отдаленные сигналы пастбы (рис. 93).

Как видно на рис. 93, вначале действовал только вид пасущейся рядом овцы, затем условным раздражителем становилась вся обстановка пастбища, потом сигнальное значение приобрела дорога на пастбище и, наконец, такой ранний сигнал, как выход из стойла в коридор.

Половые условные рефлексы. Условные половые рефлексы вырабатывали у баранов на сигнальный звонок, после которого открывали дверь в соседний станок, где баран мог покрыть овцу. После ряда сочетаний один только звонок стал вызывать эрекцию и попытки проникнуть к овце. Повторные применения звонка без полового подкрепления приводили к угашению рефлекса. Развивающееся при этом угасательное торможение обнаруживало свойства широкой иррадиации, вызывая сонливость. Когда теперь включали звонок, баран ложился и начинал дремать.

Бараны хорошо дифференцировали звуковые сигналы по тональности и тембру. Так, звонок низкого тона можно было сделать дифференцировочным, а высокого — положительным условным раздражителем. Исходя из опытов с условными половыми рефлексами, были предприняты практические шаги к снижению яловости овец. Раньше успешное покрытие овцы зависело от многих случайностей, влияющих на состояние готовности производителя к покрытию. Теперь, используя условный сигнал, оказалось возможным в любое время вызвать у барана состояние готовности к садке при повышенной половой возбудимости и улучшенном качестве эякулята.

Условно-рефлекторная регуляция обмена. У овец хорошо выражены натуральные условные рефлексы изменения обмена веществ на сигналы окружающей обстановки. Например, исследование газообмена показало, что когда голодная овца видит других овец, поедающих траву, у нее увеличивается потребление кислорода. Натуральным раздражителем в этом случае является не только вид самой травы, но и вид овец, пережевывающих жвачку. Сильным натуральным сигналом повышения обмена является весь ландшафт пастбища. При этом общий уровень трат энергии в поле выше, чем в загоне.

Крупный рогатый скот

Тысячелетний подбор и воспитание подавили агрессивные инстинкты диких предков коров, а настойчивое упражнение вымени и отбор по молочности привели к возникновению нового для них инстинкта — отдачи молока, переполняющего вымя. Для недоенной коровы обстановка фермы, вид доярки — сигналы предстоящего облегчения.

Агрессивные и половые рефлексы Утверждают, что бык приходит в ярость при виде красного цвета. Этим пользуются на знаменитых боях быков. Однако здесь трудно отделить раздражающее действие цвета от действия движущегося предмета.

Для использования быков в сельском хозяйстве в качестве тягловой силы их обычно кастрируют. Выключение половых гормонов превращает буйного быка в смирного вола. Отсюда ясна половая природа значительной части его агрессии.

Практика содержания быков-производителей указывает и на другие источники их агрессивного поведения. Такими источниками очень часто становятся условные агрессивные рефлексy, образовавшиеся на обстановку или обслуживающий персонал при подкреплении инстинктивными реакциями активной защиты, освобождения и преследования.

Реакция активной защиты может возникнуть, например, при грубом дергании за водило, побоях. В результате бык становится опасным для окружающих. Условная реакция освобождения может образоваться, если бык, почесавшись о стойку, случайно сломает стойло и окажется свободным. После этого он будет повторно ломать загородку и вырываться на волю. Зная причину возникновения того или иного агрессивного рефлекса, его можно своевременно угасить и спасти ценного производителя от выбраковки из-за буйного поведения.

Условные половые рефлексy у быков и коров детально были изучены во Всесоюзном институте животноводства. Установлено, что специфические реакции на животных другого пола начинают ярко проявляться только после случки, т. е. после подкрепления зрительных, обонятельных и других сигналов безусловным половым раздражением. Обращает на себя внимание, что условные половые рефлексy коров вырабатывались при очень малом числе подкреплений естественными случками или искусственными осеменениями. Вместе с тем эти рефлексy оказались чрезвычайно стойкими и сохранялись даже после беременности и родов. По-видимому, эти свойства условных половых рефлексов развивались в приспособлении к относительно редким сезонным спариваниям, которые отделяются друг от друга длительными периодами беременности. Эти опыты помогли обосновать практические приемы рационального использования быков-производителей и повышения оплодотворяемости коров.

Пищевые условные рефлексy. Повседневное поведение коров дает много примеров образования разнообразных натуральных пищевых условных рефлексов. Когда стадо возвращается с пастбища по улице села, каждая корова поворачивает к своему двору. На механизированной ферме коровы быстро обучаются нажатием на рычаг включать автопоилки. Известно, как привыкают коровы к обслуживающим их людям.

Выработка у телят со слюнными фистулами условных пищевых рефлексов по классической слюноотделительной методике не представляла трудностей в отношении подчелюстной и подъязычной желез.

Двигательные условные пищевые рефлексy вырабатывали у крупного рогатого скота также на основе естественных пищедобывательных движений. Сначала корову приучали к тому, чтобы нажимать на диск, закрывающий одно отверстие помоста, и получать через другое отверстие подкорм. Подобная связь уже имелась у коров, привыкших нажимать мордой на рычаг для получения воды из автоматической поилки.

Для выработки условного рефлекса на тот или иной световой или звуковой сигнал подкрепляли кормлением только те нажатия,

которые совпадали с действием сигнала. Длительность действия сигнала была 10 с, интервалы между сочетаниями постепенно удлинялись от 40 с до 2 мин 30 с. Такие условные пищедобывательные рефлексы образовывались у коров после 3—8 сочетаний и становились прочными после 3—28 сочетаний. Без особого труда у них вырабатывались дифференцировки звуковых и световых раздражителей, производились переделки их сигнального значения и т. д.

Условно-рефлекторные влияния на молочность у коров. Большое практическое значение в молочном животноводстве имеют условные рефлексы, влияющие на удои. Давно замечено, что удои коровы зависят не только от кормления, но также от условий и режима содержания. Например, спокойная обстановка, постоянная доярка, определенный распорядок дня, как известно, повышают удои. Нетрудно понять, что речь идет о добавочном возбуждении молочных желез за счет условных рефлексов на обстановку доения, на определенное лицо, выполняющее эту процедуру, и на время, когда оно происходит.

Как и всякий сигнал, этот комплексный условный раздражитель, предшествуя доению, уже заранее увеличивает образование молока и резко усиливает его выделение на безусловное раздражение вымени дойкой. Наоборот, все, что может тормозить эти рефлексы, — посторонние раздражители, вызывающие ориентировочные и защитные реакции, ломка сложившегося стереотипа положительных раздражителей — снижает молочность коров. Поэтому так неблагоприятно отражаются на удоях шум и беспорядок, грубое обращение с животными, частые перемены доярок и нарушения распорядка дня.

О значении рефлексов на время указывает наблюдение, проведенное в одном из совхозов. Стадо в 100 коров всегда доилось в строго определенное время. Однажды доение произвели на полчаса позже. В этот день коровы не додали 60 л молока. Ухудшилось и его качество — снизилась жирность на 0,2–0,4%.

Лошади

Первоначально лошадей отбирали и воспитывали для верховой езды и охоты. Значительно позже их стали использовать для работы в упряжи и сельском хозяйстве. Отсюда резкие проявления оборонительных инстинктов, выраженных у лошади, больше, чем у других домашних животных. Эти черты в зависимости от направления воспитания или подавлялись (рабочие породы, особенно тяжеловозы), или, наоборот, обострялись (спортивные скакуны).

Условные рефлексы управления лошадью. Для управления лошадью у нее вырабатывают сложный комплекс условных двигательных рефлексов. Сочетания командных сигналов голосом с кожно-мышечными раздражениями (потянуть или остановить за уздечку) в случае необходимости усиливаются болевыми подкреплениями (кнутом, шпорами).

В тренинге рысистых лошадей особенно тонкой операцией является так называемая обработка рта. Она заключается в выработке и дифференцировании сложных рефлексов управления на множество оттенков механических сигналов, подаваемых наездником лошади через вожжи (на удила).

Образование сложной системы условных рефлексов лежит в основе выездки верховой лошади. Здесь всадник действует главным образом поводом и шенкелем (внутренняя часть голени). По этим кожно-мышечным сигналам лошадь трогается с места или останавливается, ускоряет или замедляет бег, поворачивает в ту или другую сторону, меняет аллюр, поднимается в воздух в высотных прыжках через препятствия.

Развитие анализаторов. В высшей нервной деятельности лошади проявляется всестороннее развитие анализаторов. Лошадь сразу замечает новый предмет, особенно если он находится на земле, поскольку место наиболее острого зрения у нее расположено не в центральной части сетчатки, как у большинства животных и у человека, а в верхней ее части, на которую попадает изображение.

Это позволяет вовремя разглядеть притаившегося в траве хищника, а также хорошо различать дорогу при необходимости защиты — бегства.

Наряду с острым зрением лошадь обладает прекрасным слухом, тонким осязанием и обонянием. Она вздрагивает и прибавляет шаг, почуяв принесенный ветром запах жилья, настораживает уши на неслышный для седока лай собак. Лошадь очень хорошо ориентируется на местности. Об этом свидетельствует тот факт, что лошади могут, например, находить дорогу домой в метель. Лошади резко реагируют на всякий новый, особенно зрительный, раздражитель. Ориентировочная реакция легко переходит в оборонительную, что, по-видимому, отражает далекое прошлое этих животных, преследуемых хищниками (поэтому особенно пугливым лошадям надевают так называемые шоры — щитки, ограничивающие поле зрения).

Свойства пищевых условных рефлексов. У лошади чрезвычайно легко образовывался условный рефлекс определенного движения при подаче звукового сигнала, если его подкрепляли кормлением. Если подкармливать лошадь каждый раз, как только она подойдет к определенному месту загородки, то вскоре она будет подбегать к этому месту за получением корма. Получив рефлекс, подкрепляли кормом только те подбегания, которые совпадали со звуковым сигналом. Такой условный рефлекс подбегания к определенному месту по сигналу образовался уже после 2—3 сочтаний. Он обнаружил чрезвычайную стойкость и прочность. Рефлекс полностью сохранился даже после годичного отсутствия практики. Для того чтобы его угасить, пришлось дать более 60 сигналов без подкреплений.

Свойства оборонительных условных рефлексов. У лошади изучали свойства условных оборонительных рефлексов, образуемых при подкреплении электрокожным раздражением.

Условный рефлекс защитного поднятия ноги образовывался за 5—12 сочетаний. Он легко закреплялся и становился устойчивым. Наиболее легко вырабатывались рефлексы на сигналы с кожного анализатора, затем со слухового, зрительного и наиболее сложно — с обонятельного. Большое значение сигналов с кожи является одной из особенностей высшей нервной деятельности лошадей, что находит применение в практике их обучения и выездки.

Лошадь может дифференцировать кожные раздражения от «касалок», находящихся на расстоянии нескольких сантиметров друг от друга. Несколько меньше выражена острота анализа температурных сигналов с кожи, однако она значительно превышает остроту анализа таких сигналов у собаки как по пространственному различию, так и по обнаруживаемой разнице температур. Лошадь дифференцирует тепловые раздражения, отличающиеся на $1,0^{\circ}\text{C}$.

Испытания зрительных условных раздражителей показали, что лошади четко дифференцируют фигуры круга, треугольника и квадрата. Они без затруднений отдифференцировали фиолетовый цвет от красного даже при выравненной яркости, а также различали красный, желтый, фиолетовый и зеленый цвета в разных комбинациях.

Острота слуха у лошадей значительно превышает остроту слуха человека. Лошади четко дифференцируют неразличимые человеком звуки метронома при сближении частоты 100 и 96 ударов/мин, звуки генератора при сближении высоты тонов 1000 и 1025 Гц, а также звуки тона одной высоты, лишь незначительно различающиеся по силе, — 70 и 69 дБ. Они могли образовывать условные рефлексы на неслышимые для человеческого уха тоны свыше 20 000 Гц.

Половые условные рефлексы. Большое значение для практики коневодства имеет правильное образование натуральных условных половых рефлексов у жеребцов. Нарушения этих рефлексов часто бывают причиной импотенции и половых извращений ценных производителей, из-за чего их приходится выбраковывать. Например, если жеребцы, достигшие полового созревания, содержатся отдельно от кобыл, то они не имеют возможности своевременно образовывать такие рефлексы. Грубое одергивание жеребцов, когда они на прогулках пытаются приблизиться к кобылам, резко тормозит половые реакции и может даже привести к образованию оборонительных условных рефлексов на вид кобыл. В результате жеребец оказывается непригодным для племенной работы. Чтобы избежать таких случаев, физиологи, занимающиеся коневодством, рекомендуют молодых жеребцов после полового созревания и до начала племенной службы 2—3 раза в год подпускать к кобылам. Этим

достигается нормальное формирование у них половых условных рефлексов и обеспечивается в дальнейшем полноценная работа в качестве производителей.

Одомашнивание современных диких копытных

Одомашнивание различных диких животных, способных представить для человека какую-либо ценность, продолжается и в наше время. Делают попытки приручить страусовых птиц для получения скороспелого ценного мяса и крупных яиц. Организуют звероводческие хозяйства для искусственного разведения ценных пушных зверей. Однако главное внимание по-прежнему привлекают копытные.

В лесах нашей страны, особенно в таежных районах Сибири, обитают крупные лоси. По своей тягловой силе лось превосходит лошадь. Он может везти сани с грузом более 1,8 т, способен ходить без дорог по болотам. Еще более интересны перспективы его использования в качестве молочного животного. Лосиное молоко содержит все питательные вещества в чрезвычайно концентрированном виде: например, жира в нем более, чем в 4, а белка почти в 5 раз больше, чем в коровьем молоке. В лосином молоке много витаминов А, С и D.

Лосей пробовали приручать еще в прошлом столетии, но систематическое одомашнивание лосей началось недавно. За последние годы проведена большая работа по восстановлению поголовья лосей и их акклиматизации в средней полосе страны. В Печеро-Ильчском заповеднике уже много лет работают над созданием стада домашних лосей. Сюда доставляли новорожденных лосят и выращивали их на ферме. С первых дней жизни специальными приемами направленного воспитания у лосят тормозили агрессивные оборонительные инстинкты и вырабатывали натуральные пищевые рефлексы на людей и всю обстановку ферм. Лосей приучали к стойловому содержанию, упряжи и седлу, а главное — к дойке. С самого раннего возраста самкам массировали вымя, а после отела регулярно сдаивали молоко. Поэтому источником сигналов натуральных рефлексов молокоотдачи для лосих постепенно становился обслуживающий персонал фермы. Дойные лосихи после отела облизывают руки и лицо своим дояркам, «звучат» их таким же характерным тихим мычанием, каким их дикие сородичи подзывают лосят. Задача большой упорной работы состоит в увеличении удойности лосих. Если эта задача со временем будет решена, продовольственные ресурсы пополнятся ценным пищевым продуктом.

Очень перспективными объектами приручения и одомашнивания являются также лама и овцебык. Судя по первым результатам, они могут стать родоначальниками новых пород домашних животных.

ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ХИЩНЫХ

В жизни хищников приспособительное значение высшей нервной деятельности проявляется особенно ярко в жестокой борьбе за существование. Помимо непрерывной выработки все новых условных рефлексов защиты от более сильных врагов, хищник неутомимо совершенствует свои охотничьи приемы по мере того, как преследуемые им животные вырабатывают все новые оборонительные рефлексы.

Отсюда чрезвычайное психическое развитие хищных. Из них человек отбирал себе помощников в охоте и сторожей.

Первые условные рефлексы щенка

Даже самый изворотливый хищник появляется на свет совершенно неприспособленным к добыванию себе пропитания и защите от опасности. Его учат родители и собственный жизненный опыт. Это можно видеть на примере развития щенка.

Условные сосательные рефлексы. Новорожденные щенки уже в первые часы своей жизни вырабатывают натуральные пищевые условные рефлексы на запах матери. Этот запах становится сигналом для поисков соска и акта сосания. Наличие таких рефлексов убедительно показывает следующий опыт.

Беременная собака перед самыми родами была тщательно вымыта, а во время родового акта ее живот, лапы и хвост обильно смазали сильно пахнущим мятным маслом. Мать облизала новорожденных, после чего они впервые приступили к сосанию. Насытившихся щенков отсадили от матери и выдерживали более 1 ч, чтобы они проголодались. Если к мордочке щенка подносили кусочек меха или ватки, пропитанной ментоловым, камфарным или гвоздичным маслом, то щенок отворачивался и пятился назад. Если же кусочек меха или ватка были пропитаны мятным маслом, то щенок, почуяв его запах, сразу переставал скулить, вытягивал мордочку и энергично полз к источнику запаха. Следовательно, условный обонятельный рефлекс выработался уже после однократного сочетания запаха мяты и сосания молока.

Сигналами таких рефлексов для очень маленьких щенков могли быть лишь сильно пахнущие вещества (тригеминально-ольфактивного действия). Лишь с возрастом начинают действовать более слабые запахи.

Свойства оборонительных условных рефлексов. Возрастные изменения процессов высшей нервной деятельности у щенков изучали главным образом на примере условных оборонительных рефлексов поднятия лапы на звуковые и световые сигналы при подкреплении электрическим раздражением. Чем старше щенки, тем рефлекс быстрее образовывался и становился прочным (табл. 17).

Таблица 17. Быстрота появления и упрочения условных оборонительных рефлексов у щенков (по И. И. Чинка)

Возраст	На каком сочетании впервые появился условный рефлекс	На каком сочетании условный рефлекс стал прочным	На каком сочетании появилась условная дыхательная реакция
20 дней	30	90	Не учитывалось
1 мес	20	70	7—8
2 мес	15	50	5—7
3 мес	5—7	20	4—6
6 мес	6—8	15	3—4
12 мес	5—7	10	3—4

Маленький щенок с трудом вырабатывает самые простые формы внутреннего торможения. Это торможение плохо концентрируется. Поэтому попытки угасить условный рефлекс неподкреплением сигнала или выработать дифференцировку быстро приводят щенка в сонливое состояние. Подобно тому как иррадиация условного возбуждения по двигательному анализатору превращает положительный рефлекс в общую двигательную реакцию, так иррадиация вырабатываемого торможения превращает угасание и дифференцирование в сон. Лишь постепенно мозг щенка приобретает способность концентрировать нервные процессы. На рис. 94 показано, как с возрастом у щенков ускоряется выработка разных видов внутреннего торможения: прежде всего щенки начинают справляться с задачами на угашение, затем к 6-месячному возрасту осваивают дифференцирование, и только в более старшем возрасте достигается хорошее запаздывание.

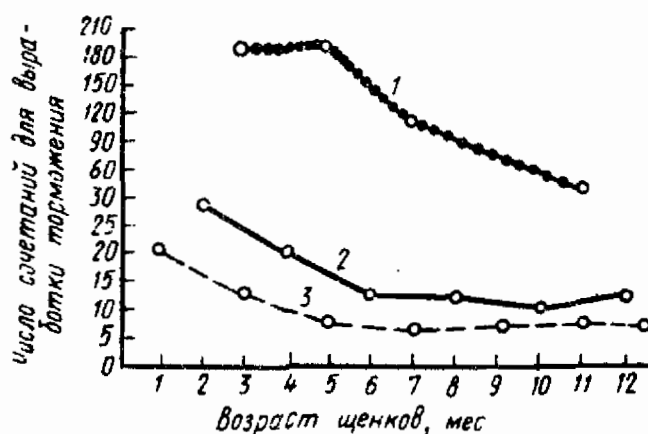


Рис. 94. Выработка различных видов внутреннего торможения у щенков разного возраста (по И. И. Чинка):

1 — запаздывания, 2 — дифференцировочного, 3 — угасательного торможения

Соответственно меняется с возрастом и способность щенков к выработке следовых условных рефлексов.

Например, 3-месячный щенок может выработать условный рефлекс на след от сигнала, который был выключен за 20—40 с до начала подкрепления, у 7-месячных щенков промежуток времени между сигналом и подкреплением можно увеличить до 1—2 мин, а у годовалых собак удается выработать условные рефлексы при следовых паузах в 2,5—3 мин.

Собаки

Недаром из всех хищных животных доисторический человек начал приближать к себе собаку. Прекрасное развитие анализаторов (непревзойденное чутье, острое зрение, тонкий слух) при

высоком совершенстве замыкательной функции коры в соединении с физической силой и выносливостью — все это сделало из собаки надежную опору первобытного человека в тяжелой борьбе за жизнь. Собака сразу увеличила эффективность охоты. Под ее охраной стало возможным разведение домашних животных.

Постоянное тесное общение с человеком наложило свой отпечаток на все развитие высшей нервной деятельности собаки. Ее инстинкты и привычки коренным образом изменялись в соответствии с разным назначением и использованием. Охотничья собака при совершенно одинаковых обстоятельствах поведет себя совершенно иначе, чем сторожевая, а сторожевая — иначе, чем комнатная. Однако общее для всех собак — это особенное развитие и обострение анализа именно тех сигналов, которые исходят от человека.

Человек и собака. Наблюдая за поведением домашней собаки, можно видеть, как внимательно следит она за хозяином, реагирует на малейшие его движения и даже изменения в выражении лица. Взгляда, брошенного под кровать, бывает достаточно, чтобы собака побежала и принесла комнатные туфли. Еле заметный взгляд в сторону дверей заставляет собаку вскочить и с лаем устремиться ко входу в дом. Особенно тонко различает собака звуки и интонации человеческого голоса.

Эта способность собаки может достигать поразительной степени и даже создавать впечатление, что животное понимает смысл человеческой речи. Однако можно проделать простой опыт.

Если в течение нескольких дней кормить собаку, покрикивая на нее «пошла вон», а ласковый зов «поди сюда» сопровождать наказанием, то команда «пошла вон» начнет вызывать положительную пищевую реакцию, а слова «поди сюда» — оборонительную реакцию бегства. Ясно, что слова действуют на животное не своим смысловым содержанием, а как звуковые сигналы пищевого в первом случае и оборонительного во втором случае условных рефлексов, выработанных на наших глазах.

Нет оснований ожидать от собаки, чтобы она мыслила по-человечески. Но ее психика обращена к человеку, пожалуй, больше, чем психика какого-либо другого животного. Отсюда ее удивительная понятливость. Собаки хорошо знают всех членов семьи, знакомых и очень привязываются к дому. Верность собаки вошла в поговорку, и сравнение «преданный, как собака» вполне заслужено этим животным.

Развитие анализаторов. Собака ориентируется главным образом с помощью обоняния. Ее нос все время находится в движении. Если поставить рядом два ящика с висячими дверцами и отметить каким-либо пахучим веществом тот, из которого собака может получить корм, то она быстро научается открывать мордой ящик с кормом и не пытается открывать другой (конечно, ящики время от времени переставляли, чтобы исключить значение места). Таким способом были получены точные сведения об удивительной тонкости собачьего обоняния. Например, поваренная соль не обладает для

человека никаким запахом. Собака чует ее даже при растворении в воде в 10 тыс. раз. Еще более чувствительны собаки к запахам животного происхождения (кровь, мясо, моча и т. д.), с которыми они сталкиваются в жизни.

Собаки обладают чрезвычайно острым слухом. Слабый стук падения на пол металлического шарика человек слышит на расстоянии не более 6 м, собака — на расстоянии 24 м. Она может различать звуки, отличающиеся по высоте на $\frac{1}{8}$ тона. Различение слуховых сигналов оказывается особенно тонким в отношении звуков человеческого голоса (одна немецкая овчарка могла правильно выполнять 54 разные словесные команды, не видя своего хозяина).

Собака способна к очень тонкому зрительному анализу формы предмета, его размеров и пропорций частей, освещенности и окраски. Последнее, по-видимому, происходит путем дифференцирования световых волн не столько по длине, сколько по их интенсивности. Недавно установлено, что собаки могут отличать объемные фигуры от плоских.

Свойства оборонительных условных рефлексов. На примерах слюноотделительных условных рефлексов собак устанавливались основные законы высшей нервной деятельности. Их свойства описаны в соответствующих главах. Что касается двигательных условных рефлексов собак, то их изучали главным образом на примере рефлекса защитного поднятия лапы по сигналу, сопровождаемому электрокожным подкреплением. Условный рефлекс защитного поднятия лапы появлялся уже после 4—6 сочетаний звукового сигнала с ударами тока. Ему предшествовало образование условной общей реакции двигательного беспокойства, повизгивания, попыток освободиться от станка. У взрослых собак эта стадия условного рефлекса быстро сменялась ограниченным защитным движением лапы. Если сделать так, чтобы поднятие лапы включало электрокожное раздражение, т. е. чтобы условное движение могло предотвратить удары тока, то рефлекс вырабатывается еще быстрее. Своеобразные двигательные оборонительные рефлексy можно было выработать на сигнал, сопровождаемый слабым электрокожным раздражением ушной раковины, которое обычно вызывает реакцию отряхивания. Такие отряхивательные условные рефлексy образовывались после 5—10 сочетаний.

Свойства условных пищевых рефлексов. Двигательные условные пищевые рефлексy собак исследовали на примере различных движений, направленных к получению пищи по сигналу. Такими движениями являлись, например, вытягивание головы за кормом или подбегание собаки к кормушке. Последняя форма опытов представляет интерес, поскольку свойства искусственных условных рефлексов изучали в условиях, близких к естественной обстановке свободного поведения. Оказалось, что в этой обстановке образование условного рефлекса, его упрочение и специализация шли по тем же правилам, по которым образовывались и специализировались услов-

ные слюноотделительные рефлексы у собаки в станке. По тем же общим правилам протекали и более сложные акты высшей нервной деятельности, как, например, создание динамического стереотипа раздражителей, дифференцирование его компонентов, выработка сложных условных тормозов, запаздывания, следовых рефлексов и т. д. Следовательно, общие закономерности работы коры мозга, первоначально установленные в лабораториях И. П. Павлова для слюноотделительных условных рефлексов собаки, определяют и ее поведение в естественной обстановке.

Если при исследовании пищевых условных рефлексов одновременно учитывать слюноотделительную и двигательную реакции, то простота первой может разъяснить многие сложные проявления второй. Их сопоставление дает более полную картину взаимоотношения вегетативных и соматических компонентов целостной условной пищевой реакции. Такая комбинированная секреторно-двигательная методика при усложнении системы подкреплений в виде кормления то с одной, то с другой стороны позволила выявить некоторые специфические свойства двигательных условных реакций, их более высокую подвижность по сравнению с секреторными, динамику отношений между двигательными и секреторными реакциями при переделках сигнального значения раздражителей, ломке стереотипа и сложных случаях дифференцирования.

Условные рефлексы на сложные раздражители. Свойства двигательных условных рефлексов на сложные раздражители исследовали при сочетании сигналов с пищедобывательными движениями. Собака подбегала к кормушке, наступала передними лапами на педаль и получала корм. Условные двигательные рефлексы на трехчленные цепи раздражителей у собак появлялись уже после 2—3 сочетаний и укреплялись после 10—30 сочетаний. Однако отдельные члены цепи долгое время сохраняли свое сигнальное значение и продолжали вызывать условный рефлекс. Дифференцировка цепей раздражителей, отличающихся по среднему звену, вырабатывалась за 10—60 применений. Угашение наступало после 5—15 применений цепи раздражителей без подкрепления. При переделках сигнального значения условных раздражителей четко проявлялась тренируемость подвижности нервных процессов. По этим и другим показателям двигательные проявления пищевых условных рефлексов оказывались более гибкими, чем слюноотделительные, по которым, например, нельзя было получить абсолютного дифференцирования цепей раздражителей по среднему звену.

Собаки способны к весьма сложным видам условно-рефлекторной деятельности, определяемой взаимоотношениями между особями. При этом складываются различные вариации ситуационных условных рефлексов. В обстановке свободного поведения образующиеся обратные связи условных рефлексов делают поведение более адаптивным. Собаки могли решать экстраполяционные задачи.

Своеобразной формой двигательной реакции собаки является

е лай. В природных условиях рычание, визг и лай имеют значение натуральных сигналов реакций агрессии, пассивной обороны и преследования добычи. Наряду со зрительными эти голосовые сигналы играют важную роль во взаимоотношениях членов стаи у многих хищных животных. Реакцию лая собаки легко превратить в условный рефлекс. Так поступают, например, приучая собаку «просить» пищу. Достаточно 2—3 сочетаний лая и подкармливания, чтобы собака научилась требовать таким способом подачку.

Доступность и приручаемость собаки делают из нее чрезвычайно удобный и наиболее распространенный объект опытов, особенно экспериментальной медицины. Конечно, функции организма и особенно нервной системы обезьяны имеют больше сходства с функциями человеческого организма. Однако ввиду трудностей содержания обезьян обычно используют лишь в тех случаях, когда исследуются функции, которые у собак по тем или иным причинам не могут быть изучены в достаточном объеме. Собака — чрезвычайно удачный и благодарный объект изучения условных рефлексов, поэтому И. П. Павлов и поставил во дворе Института экспериментальной медицины (Ленинград) памятник собаке.

Натаскивание охотничьей собаки. Подбор, скрещивание и воспитание формировали в нужном направлении инстинкты охотничьих собак. Длинноногие поджарые борзые неудержимы в преследовании, мощные волкодавы не знают страха, легавые собаки с поразительной выдержкой замирают в стойке перед обнаруженной дичью в ожидании команды охотника. Однако все эти созданные человеком инстинкты еще непрочны и должны постоянно укрепляться путем специального обучения каждой охотничьей собаки.

Натаскивание легавого щенка начинают с того, что его приучают ходить рядом с хозяином, останавливаться, садиться и вставать по команде. Потом его обучают правильному поиску дичи «челноком», т. е. проходя район охоты из стороны в сторону продвигающимися вперед параллелями. Затем приступают к выработке стойки. Если почуявший птицу щенок сразу бросается вперед, его резко одергивают за поводок. Если он, взяв птицу на чужье, стоит даже после посылки «вперед», его подводят к ней за ошейник.

Так вырабатывается условное торможение реакции нападения на добычу и условное ее растормаживание сигналом голоса охотника. Хорошая легавая собака после короткой потяжки (переход на медленный шаг) делает стойку и остается совершенно неподвижной до тех пор, пока охотник, изготовившись к стрельбе, не пошлет ее поднять птицу на «крыло».

Воспитание пастушьей собаки. Приручение и разведение мясных и молочных животных было важным шагом в подъеме благосостояния человека. Этот шаг был в большой степени облегчен благодаря пастушьим собакам.

Обучение пастушьей собаки начинается с самого раннего возраста. Щенок вырастает среди скота, и у него вырабатывается сложный комплекс натуральных условных рефлексов на стадо, по-

ведение животных, приказания пастуха. Большую роль в обучении овчарки играет выработка у нее подражательных условных рефлексов на действия старых опытных собак.

Пастушьи собаки — незаменимые помощники в управлении стадом. Они собирают разбредавшихся во время пастбы животных, зорко охраняют их от хищников, не допускают потравы скотом посевов, собирают и гонят стадо домой, разыскивают затерявшихся и подгоняют отставших. Недаром именно из овчарок отбирают собак для обучения специальным службам.

Использование служебных собак. Использование собак на разных специальных службах известно с глубокой древности. Особое применение нашло замечательное чутье собаки для работы по следу.

Еще римляне обучали ищеек для розыска беглых рабов. Их опыт переняли и широко распространили рабовладельцы более поздних времен. Современных собак-ищеек широко используют в уголовном розыске для поимки преступников, а также в пограничной службе для задержания нарушителей границы. В последнее время собак начали обучать поиску и обнаружению наркотиков.

В основе обучения собаки работе по следу лежит выработка сложных обонятельных рефлексов при тонком дифференцировании запаховых раздражителей. Успех поиска часто зависит не столько от остроты обоняния, сколько от физиологической силы запахового сигнала.

Например, достаточно, чтобы сам проводник, запах которого всегда имеет особое сигнальное значение для собаки, на 1—2 с взял в руку одну из десяти совершенно одинаковых деревянных палочек. Теперь можно смешать все палочки в кучу, высыпать их перед собакой, и она выберет ту, которая побывала в руке проводника. Правильность выбора не пострадает, даже если проводник предварительно вымоет руки душистым мылом. Если же палочку подержит в руке незнакомый человек, то выборка этой палочки чрезвычайно затрудняется. Нужна большая настойчивость, чтобы связать слабый незнакомый запах через выработанные дрессировкой сигналы команд с поисковой реакцией.

В обстановке работы собаки-ищейки след человека является для нее комплексным обонятельным раздражителем. Он состоит из индивидуального запаха тела (главным образом, пота), бытовых запахов (жилья, одежды, обуви) и производственных (связанных с профессией). Хорошая ищейка может проработать след по отдельным компонентам запахового комплекса. При этом заданный для поиска компонент не заглушается посторонними запахами. О тонкости следовой работы собаки дает представление следующий опыт.

За хозяином собаки гуськом шли одиннадцать человек, каждый из них ставил ногу в след предыдущего. Пройдя некоторое расстояние, первые шесть человек свернули в сторону, остальные продолжали идти вперед. Спустя некоторое время, собаку пустили на розыск хозяина. Хотя каждый его след был затоптан 11 чужими, она правильно определила место поворота и проработала след до конца.

Собака берет след так называемым нижним чутьем — обнюхивая почву, или верхним чутьем — улавливая запах из воздуха для определения направления его источника. По давности различают след: свежий, или горячий (не более 1 ч с момента прокладки), нормальный (1—3 ч) и холодный (более 3 ч). Работа по следу большой давности практически малоэффективна.

Разнообразное применение нашли собаки на военной службе. Еще ассирийские воины дрессировали боевых собак. В средние века для защиты военных обозов снаряжали крупных собак в панцирях с шипами. Собак берут в разведку, посылают с донесениями, они подносят патроны, вывозят раненых. В русской армии на Кавказе были собаки «на пайке от казны», которых специально обучали для обнаружения засад и предупреждения внезапных нападений. В первую мировую войну в германской армии работало около 30 тыс. прошедших специальное обучение связных, санитарных, транспортных и караульных собак. Они принесли армии большую пользу. Недаром Версальский договор обязал немцев передать несколько тысяч обученных служебных собак странам-победительницам. Во вторую мировую войну собаки получили еще новые специальности миноискателей и подрывников танков.

Собак обучают спасательной службе. На весь мир прославились сенбернары — собаки горного монастыря святого Бернара, приученные разыскивать в бурю и стужу заблудившихся путников. Немало утопавших обязаны своей жизнью вовремя пришедшим на помощь четвероногим пловцам. Десятки тысяч собак-поводырей «заменяют» зрение слепым людям.

Обучение служебной собаки. Служебных собак выращивают и обучают в специальных питомниках. Вначале щенки проходят общую подготовку, затем — специальную. Дрессировка начинается с приучения к кличке, ходьбе у ноги, выполнения приказов — посылки вперед, остановки, подачи голоса, преодоления препятствий, подноски предметов, схватывания (команда «фас») и запрещения (команда «фу»). Все это достигается образованием сложных условных рефлексов на комплексы раздражений, исходящих от обучающего. Звуки голоса, его громкость и интонация, мимика и жест, поза и характер движений в разных комбинациях становятся комплексными сигналами для выполнения различных действий. Связи этих сигналов с действиями вырабатываются при помощи подкреплений пищевыми, ориентировочными и оборонительными рефлексами.

Наиболее распространен так называемый *контрастный метод дрессировки*, когда собаку вынуждают механическим воздействием совершать нужное движение, и как только это движение совершено, применяют пищевое подкрепление. Например, проводник подает команду «сидеть» и одной рукой нажимает на круп собаки, а другой делает рывок поводком вверх. Как только собака села, она поощряется оглаживанием и дачей лакомства. Болевые под-

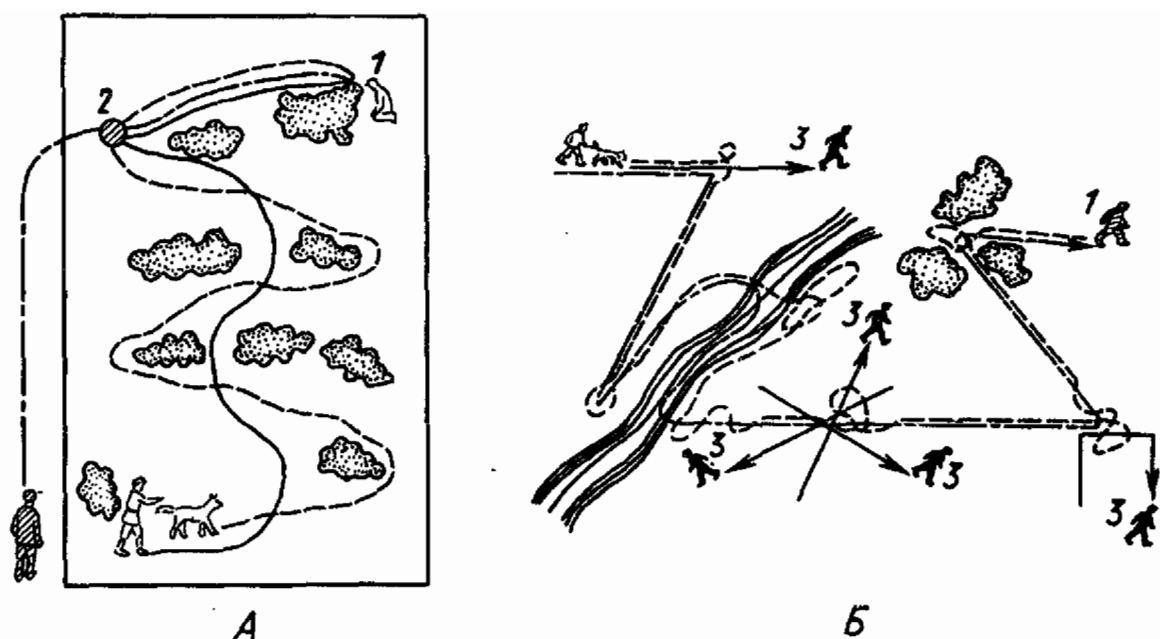


Рис. 95. Обучение собаки розыску. А — обыск местности и проработки следа; Б — выборка искомого следа из ложных (по М. И. Ваничеву и др.):
1 — разыскиваемый, 2 — оставленный им по дороге предмет, 3 — отвлекающие; сплошной линией обозначен путь проводника, прерывистой — путь собаки, точками и тире — путь разыскиваемого, стрелками — пути отвлекающих

крепления применяются лишь в исключительных случаях, так как злоупотребление ими может вызвать образование оборонительных условных рефлексов на проводника и нарушить тонкую аналитико-синтетическую работу мозга.

Из разных видов специального обучения собак наиболее сложной является подготовка к розыскной службе. Начинают с выборки вещей проводника и чужих по заданному запаху, далее переходят к поиску человека по запаху его вещи. Затем собаку обучают поиску на местности предметов и людей с проработкой следов (рис. 95). Наконец, ищейку тренируют на все более тонком дифференцировании следов и раскрытий различных уловок, имеющих целью сбить собаку со следа.

Современная техника поставила на службу человеку бесчисленное множество механизмов и приборов. Однако область деятельности служебной собаки не сокращается, а расширяется. Причина этого не только в совершенстве биологических анализаторов, оставляющих, например, по хеморецепции далеко позади самые чувствительные химические реактивы, но и в той приспособленности собачьей психики к требованиям человека, которая позволяет собаке в непредвиденных обстоятельствах действовать самостоятельно для выполнения поставленной задачи.

Кошки

Гораздо позже одомашнивания собак, уже в период расцвета древней африканской культуры, произошло приручение нубийской буланой кошки (*Felis manicuiata*) для защиты продовольственных

запасов от грызунов. О приносимой кошками пользе можно судить по тому, что египтяне почитали кошку за священное животное. От своих родоначальников, живших в сухих, жарких странах Северной Африки, современные кошки сохранили инстинктивное пристрастие к теплу и боязнь воды. Однако в случае необходимости кошка умеет плавать. Сравнительно поздним приручением кошек объясняется более независимое их поведение и меньшая, чем у собак, привязанность к человеку.

Развитие анализаторов. Развитие у кошек сумеречного зрения позволяет им ночью охотиться за мышевидными грызунами. Вопрос о способности кошек различать цвета был предметом тщательного изучения. Оказалось, что, как и у собак, зрение кошек, по видимому, заключается в восприятии не столько разной длины световых волн, сколько разной яркости окраски.

Кошка обладает прекрасным слухом. Еле слышное царапанье под полом заставляет ее насторожиться и залечь у мышиной норки. Когда испытывали способность разных животных определять местоположение источника звука, кошки оказались на первом месте.

Натуральные слюноотделительные рефлекс. Исследование свойств условных пищевых слюноотделительных рефлексов у кошек привело к несколько неожиданным результатам (А. М. Уголев, 1950). Оказалось, что если «дразнить» кошку со слюнной фистулой кусочком мяса, то, хотя кошка и пытается его схватить, при этом у нее не выделяется ни капли слюны. Результаты оставались отрицательными, была ли кошка в сытом или голодном состоянии, на свободе или фиксирована в станке, предлагали ли ей мясо или молоко, колбасу или рыбу. Попытки выработать у этих кошек искусственные условные пищевые слюноотделительные рефлекс оказались также безуспешными.

Вместе с тем условные слюноотделительные рефлекс на подкреплении вливанием в ротовую полость кислоты, т. е. оборонительные, у этих кошек выработать можно. Следовательно, неожиданные результаты опытов указывают на особенные свойства только пищевых и именно слюноотделительных, а не двигательных условных рефлекс. Когда в опыт были взяты кошки пород, утративших охотничий инстинкт, они оказались способными к выработке искусственных рефлекс и обладали готовыми натуральными слюноотделительными рефлексами.

В этом проявилось глубокое влияние образа жизни на свойства высшей нервной деятельности животного. Рефлекс хищника определяется способом его охоты. Если собака, как и ее дикие предки, обнаружив добычу, бросалась в погоню и овладевала ею, то охота кошачьих заключалась в длительном подстерегании выслеженной добычи. Кошка часами может просиживать у норки мыши, чуя ее запах. Если бы все это время действовал натуральный слюноотделительный рефлекс, то кошка истекла бы слюной. Поэтому у нее выработалось своеобразное приспособление в виде чрезвы-

чайно выраженного торможения запаздывания условного слюноотделительного рефлекса. Следы, вид добычи сигнализирует кошке-охотнику лишь начало длительной охоты, и слюноотделение тормозится до тех пор, пока эта охота не закончится успехом.

В то же время неохотящиеся породы домашних кошек утрачивают черты поведения хищников. Заботу об их питании берет на себя человек, который сигналы еды (зов, запах и вид корма) быстро подкрепляет пищей. Поэтому вид, запах и другие признаки пищи имеют для неохотящихся кошек, как и для собак, значение сигналов немедленного слюноотделения. Отсюда наличие у них натуральных и способность к образованию коротколатентных искусственных слюноотделительных рефлексов.

Условный раздражитель пищевого рефлекса, как и все натуральные раздражители, имеет комплексный характер. Опыты с разделением компонентов комплекса показали, что торможение условного слюноотделения развивается главным образом со зрительного и слухового анализаторов, играющих особую роль в подстерегании добычи.

Искусственные условные пищевые рефлексы. У кошек, как и у собак, можно выработать условный рефлекс слежения за точкой, расплывающейся в вертикальную линию, которая при нажатии педали уменьшается; сведение линии к нулю, подкрепляли пищей. При усложнении задачи выбора кормушек по разным звуковым сигналам кошка избегала перенапряжения, упрощая поведение, например подбегала на все сигналы только к одной кормушке.

Условные дыхательные рефлексы. У кошек легко вырабатываются искусственные условные дыхательные рефлексы. Если изолированное действие стука метронома (3—5 с) сопровождать вдыханием паров 2%-ного раствора аммиака (6—12 с), то уже после 3 сочетаний появляется условная задержка дыхания. Этот рефлекс становился прочным после 35 сочетаний. Дифференцирование неподкрепляемого раздражителя (метроном с частотой 220 ударов/мин) от положительного (метроном с частотой 208 ударов/мин) появилось уже на втором применении. Также быстро были отдифференцированы звуки метронома с частотой 148 и 180 ударов/мин.

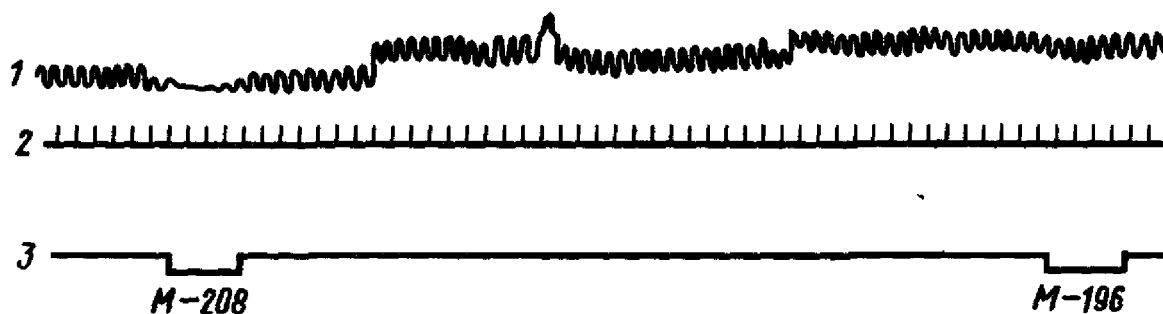


Рис. 96. Специализация дыхательных условных рефлексов у кошек (по А. А. Марковой):

1— пневмограмма, 2— отметка времени, 3— отметка условного и безусловного раздражителей, М-208 — положительный сигнал, М-196 — дифференцировочный

Еще более тонкая дифференцировка метронома 196 ударов/мин от положительного — 208 ударов/мин была выработана на 4-м применении (рис. 96). Дыхательные условные рефлексy кошек и дифференцировки условных раздражителей сохранялись полностью даже после 1—2-месячного перерыва в работе. Обратная переделка сигнального значения положительного и дифференцировочного условных раздражителей происходила быстро, после 3—4 применений.

Дикие хищники

Жизнь диких хищников требует постоянной настороженности и мгновенных точных действия. Так воспитывается чрезвычайная подвижность их нервных процессов и особенное развитие получают процессы торможения. Охотничьи удачи и неудачи, столкновения с другими хищниками, приметы местности, погоды, все, что чует, видит, слышит зверь, становится сложными комплексами условных сигналов, направляющих его поведение.

Изучение свойств высшей нервной деятельности диких хищников очень затрудняется глубокими изменениями, которые вызывает в их поведении неволя. Первое время нахождения в неволе непрерывные попытки освободиться подавляют все другие виды деятельности. Когда, наконец, хищник привыкает к неволе, он теряет именно те черты и свойства, которые составляли особенности его поведения на свободе. Поэтому для изучения условных рефлексов диких хищников особенно важно проводить наблюдения за их приспособительным поведением в природе. Такие сведения должны дополнять результаты, получаемые в лабораторных опытах.

Условные рефлексy у лисиц и медведей. Натуральные условные слюноотделительные рефлексy у этих животных наблюдали при поддразнивании их мясом, молоком и при виде мыши. Эти рефлексy были очень непостоянны, количество слюны сильно колебалось. Видимо, такая неустойчивость натурального условного слюноотделения отражает свойственное диким животным резкое торможение пищевых реакций агрессивно-оборонительными, легко возникающими по разнообразнейшим сигналам. Другая особенность, обнаруженная в исследовании этих рефлексов, заключалась в их очень легкой угашаемости. Достаточно было одного поддразнивания без подкрепления, чтобы слюноотделение из околоушной железы затормозилось. Для угашения натурального слюноотделительного рефлексy из подчелюстной железы в первый раз потребовалось около 20 неподкреплений.

Изучение дыхательных рефлексов у лисиц выявило ряд особенностей. Из реакций на различные звуковые сигналы наиболее выраженными и стойкими оказались учащение и усиление дыхания на шелест и треск, что, видимо, связано с природными сигналами приближения других животных. Эта реакция так же, как и слюнные

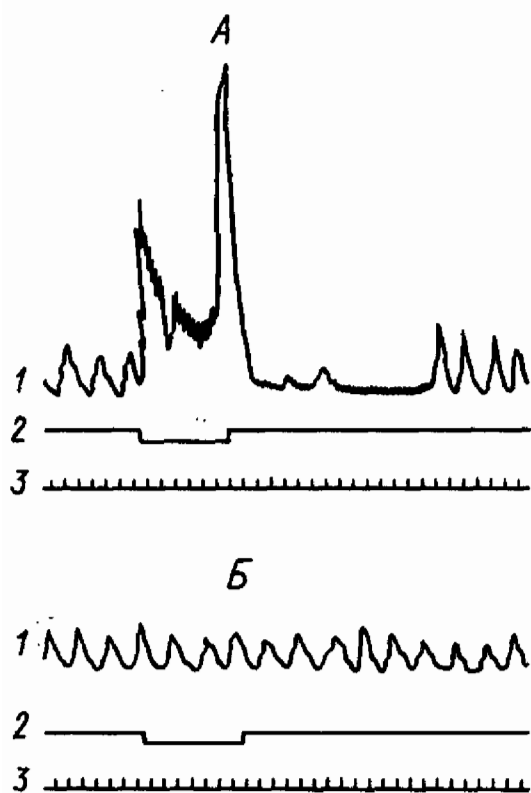


Рис. 97. Дыхательные рефлексы у лисиц. А — действие звука шелеста (в данный опытный день — 1-е, вообще 25-е); Б — в тот же опытный день (4-е применение звука шелеста) (по Н. Г. Голевой):

1 — пневмограмма, 2 — отметка действия раздражителей, 3 — отметка времени (2 с)

рефлексы, легко угасала после 3—4 применений звука шелеста без подкрепления (рис. 97). Однако к следующему дню дыхательная реакция на шелест полностью восстанавливалась. Понадобилось несколько дней, чтобы добиться ее стойкого угашения. Очень быстро происходило угашение дыхательных рефлексов на запахи. Сочетая стук метронома с вдыханием паров аммиака, у лисицы можно выработать условный рефлекс задержки дыхания. Такой рефлекс очень подвержен действию внешних тормозов, но скоро восстанавливается, так как действие тормоза быстро гаснет.

Охотничьи рефлексы хищника и его укрощение. Свойства сложных двигательных условных рефлексов охотничьего поведения диких хищников очень мало изучены. Основа этого поведения закладывается в раннем возрасте, когда экологические факторы формируют развитие натуральной условно-рефлекторной деятельности и определяют биологическое значение разных категорий

сигналов. В результате, например, домашняя кошка безразлична к шуму и грохоту переставляемой мебели, но вскакивает и настораживается, услышав слабый писк мыши. В опытах с медвежатами можно было видеть, как на разнообразнейшие звуковые раздражения, даже очень сильные, они отвечали лишь умеренной ориентировочной реакцией прислушивания к звуку. Но стоило им услышать медвежий рев, записанный на магнитофон, как медвежата пришли в необычайное волнение и стали метаться по комнате.

Приручение хищных зверей особенно трудно тем, что нужно подавить их основной охотничий натуральный рефлекс нападения на добычу. Проявление этого рефлекса у крупных хищников, таких, как львы или тигры, представляет серьезную опасность для жизни человека, например укротителя. Рефлекс нападения подавляется двояким способом. С одной стороны, его настойчиво угашают. С этой целью проводят как можно больше времени в контакте со зверями. С другой стороны, вырабатывается целый комплекс пассивно-оборонительных рефлексов на вид человека, его голос и жесты, с использованием разнообразных, преимущественно болевых, подкрепляющих раздражений.

Иллюстрацией этому может служить описанный в журнале «Жён Африк» необычный способ, которым в одном из заповедников Бангладеш отучили тигров, ставших людоедами, от нападений на людей (без того, чтобы уничтожать таких редких и ценных животных). Для этого в местах обитания тигров выставляли «электроманекены» людей в одеждах местных жителей под напряжением 230 В. По рассказам очевидцев, бросавшиеся на манекены тигры «рычали от шока всю ночь». Нападения на людей прекратились.

Цирковая дрессировка. Цирковую дрессировку не только хищников, но и других животных издавна производили на основе болевых подкреплений. Например, лошади, избегая хлыста, научались прыгать через барьер, делать фигуры манежной езды и прятать от ударов свои передние ноги, «кланяясь» публике.

Однако этот способ обучения оказался во многом несостоятельным. Известный цирковой артист и знаток животных В. Дуров убедительно показал всей практикой своей работы, что с помощью пищевых подкреплений можно обучить животное действиям, выполнения которых невозможно добиться болевыми воздействиями. Однако дрессировщик в этом случае должен обладать умением выбирать адекватные пищедобывательные действия животного. Так, например, свинью научили «читать книгу», путем раскладывания кусочков корма между дощечками, изображающими страницы. В результате свинья, выпущенная на арену, бежала к кафедре, на которой лежала книга, и, похрюкивая, начинала «перелистывать» рылом страницы, добывая пищу.

Глава 16

ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ОБЕЗЬЯН

Изучение высшей нервной деятельности обезьян представляет особый интерес по двум причинам. По-первых, обезьяны — самые высокоразвитые в психическом отношении животные, во-вторых, они самые близкие к человеку представители современного животного мира. Мозг обезьяны — это конечный результат эволюции биологических приспособлений и вместе с тем исходный материал, из которого труд мог создать орган человеческой мысли.

Прогресс обезьян определился прежде всего развитием у них рук. Рука дала им возможность хватать и подвергать тщательному исследованию все встречающиеся предметы. Отсюда «любопытство» обезьян, немедленно начинающих вертеть в руках все, что им попадает на глаза.

Условные рефлексы обезьян достигли высокого совершенства, особенно в отношении синтеза сигналов, полноты и целостности восприятия окружающего. Поэтому обезьяны далеко опередили всех других животных по своей «впечатлительности». Когда медвежонка, собаку и обезьяну привели в кинозал, где демонстрировался фильм

«Хищные», то медвежонок, очутившись в темноте, закрыл глаза и задремал, собака больше оглядывалась назад на шум киноаппарата, а обезьяна не отрывала глаз от экрана. При появлении на экране тигра она схватилась за голову и с отчаянным воплем бросилась бежать.

Рефлексы детеныша обезьяны

Новорожденная обезьяна умеет лишь сосать, отстраняться от источника вредящих раздражений и цепляться за мать всеми четырьмя конечностями. Особенно резко выражены и сильно развиты у нее рефлексы цепляния, отражающие образ жизни лазающих животных.

Рефлексы цепляния. Рефлексы цепляния проявляются раньше других. Вышедший до половины из родовых путей детеныш макаки уже в состоянии крепко ухватиться за шерсть живота матери и помочь своему окончательному выходу на свет. Сразу после рождения детеныш так крепко цепляется за мать, что она может совершать свои обычные прыжки по деревьям. Если новорожденную обезьяну положить на гладкую поверхность, на которой не за что зацепиться, она кричит, рвется и размахивает руками. Как только ей удастся во что-нибудь вцепиться — замолкает и успокаивается.

С возрастом цепляние переходит в *схватывание*. Схватывание быстро связывается с пищевыми подкреплениями и дает начало разнообразным натуральным условным рефлексам добывания пищи. Такие рефлексы также могут образовываться уже в первые дни жизни. Например, достаточно 10-дневному детенышу обезьяны однажды пососать кулачок, в котором оказалась случайно схваченная со стола соска, чтобы он, увидев соску, стал ее хватать и тянуть в рот. В последующие дни можно было наблюдать генерализацию этого новообразованного пищевого рефлекса — детеныш тащил в рот все, что мог схватить. Затем наступала специализация рефлекса, и он стал дифференцировать другие предметы от соски.

Сосательные, мигательные, пищевые и оборонительные рефлексы. Своеобразные условные сосательные рефлексы образуются у детенышей обезьян при искусственном вскармливании. Когда приближается время очередного кормления, они начинают что-нибудь сосать. Чаще всего это бывает какой-нибудь определенный палец собственной конечности.

У 10-дневного детеныша макаки можно выработать условный мигательный рефлекс на стук метронома, сопровождая его струей воздуха, направляемой в глаз.

В возрасте трех недель детеныш уже проявляет много натуральных пищевых и оборонительных рефлексов, хорошо дифферен-

дирует приближающихся к нему людей, идет на руки к ухаживающим за ним и спасается бегством от посторонних.

Выработка суточного ритма активности. В 2—3-недельном возрасте у детенышей обезьян вырабатываются своеобразные условные рефлексы на время, из которых складывается ритм суточной активности. У новорожденного детеныша двигательная активность равномерно распределяется на протяжении суток. Лишь по мере выработки разнообразных пищевых и других условных рефлексов, приуроченных к дневному времени, складывается чередование активности в дневные часы и сна в ночное время.

Чесательные рефлексы. Еще на 3—4-м дне жизни у детенышей обезьян появляется чесательный рефлекс, являющийся основой выработки характерной для обезьян реакции «обыскивания». Такую реакцию у детенышей в возрасте 4—6 месяцев вырабатывают взрослые обезьяны. Они хватают детеныша, распластывают на полу и начинают обыскивать его шерсть — пальцами перебирают волосы, скребут кожу, выбирают грязь, перхоть, насекомых. Постепенно обыскивание приобретает у детенышей характер условной реакции по зрительным сигналам. Стоит одному из них подойти и подставить типичным жестом какую-нибудь часть тела, как другой немедленно начинает его обыскивать.

Память. Детеныши обезьян с раннего возраста могут запоминать значение отдельных сигналов в природе и в стаде путем образования на них условных рефлексов. Лишь постепенно развивается способность помнить картины событий в целом.

Развитие анализаторов обезьян

В окружающей обстановке обезьяны ориентируются главным образом зрительными и мышечными сигналами. Обоняние имеет ведущее значение. Этому способствовали питание легко доступными плодами и условия жизни на деревьях, куда плохо доносятся запахи следов с земли и откуда хорошо видно вокруг. Точный глазомер наряду с безошибочной двигательной координацией развился благодаря повседневной практике передвижения прыжками между ветвями.

Зрительный анализатор. Обезьян, как и птиц, называют животными «зрительного типа» в отличие от «обонятельного типа» хищников и «слухового типа» грызунов. Известно, что обезьяна плохо откликается на свою кличку и гораздо лучше на «пригласительный жест». Ее легче чему-нибудь выучить, используя в качестве сигналов главным образом мимику и жесты, а не приказы голосом.

Обезьяна обладает чрезвычайно острым зрением. Она может разглядеть черную нитку диаметром 0,2 мм на расстоянии 0,25 м даже при очень слабом освещении. Если поставить перед обезьяной пять прямоугольных ящиков, немного отличающихся друг от

друга по высоте, и в один из них класть корм, то обезьяна научится различать его даже при разнице высоты в 25 мм. Обезьяны различали прямоугольники, площадки которых относились друг к другу как 1,16:1. Предел различения наступил, когда это отношение достигло 1,06:1.

Обезьяны анализируют детали зрительной картины лучше всех других животных. Очень тонкий анализ размеров и форм рассматриваемых предметов обнаружили шимпанзе в опытах с так называемым «выбором на образец» (Н. Ладыгина-Котс). В этих опытах экспериментатор показывал обезьяне один из лежащих перед ней предметов и добивался, чтобы обезьяна нашла его среди остальных и подала ему. В таком случае образуется цепь условных рефлексов на вид этого предмета, который связывается с двигательной реакцией схватывания. Последняя, в свою очередь, подкрепляется ориентировочно-исследовательскими и пищевыми реакциями. Оказалось, что шимпанзе отличала круг от овала, квадрата, пяти-, восьми-, десяти- и даже двенадцатиугольника. Биноккулярное зрение позволяет обезьянам оценивать перспективу и объемные формы. В этих же опытах шимпанзе прекрасно различали такие стереометрические фигуры, как шар, куб, призма, конус. Они отличали конус от трех-, четырех- и шестигранной призмы.

У обезьян, по-видимому, имеется настоящее *цветовое зрение*. Они могут, очевидно, различать длины световых волн, а не только яркость света. Убедительные доказательства цветового зрения у обезьян получены в опытах с мартышками, которые должны были находить пищу в стакане по цвету покрывавшей его бумаги.

Стаканы меняли местами и плотно закрывали, чтобы ни расположение стаканов, ни запах не могли указать, какой из них содержит пищу. Сигнальное значение яркости исключали заменой цветных бумаг серыми. Обезьяны хорошо различали двух- и трехцветные сочетания, т. е. легко образовывали из цветов комплексные условные раздражители.

Слуховой и обонятельный анализаторы. Обезьяны сравнительно мало пользуются слухом. Если не подкреплять словесную команду энергичными жестами, то обезьяну трудно заставить ее выполнить. Обратное развитие претерпело и обоняние обезьяны. Ее способность различать запахи не идет ни в какое сравнение с чутьем, например, собаки. Чтобы обнюхать предмет, обезьяна подносит его к морде.

Двигательный анализатор. Особое место в восприятии обезьяны занимают сигналы двигательного анализатора. Их роль в различении предметов по сравнению со зрительными и температурными сигналами показывают следующие опыты с шимпанзе.

В ящик на глазах у обезьяны запирали фрукты, рядом клали две металлические палки, одна из которых играла роль ключа. Эта палка была синего цвета, теплая и тяжелая. Другая палка была красного цвета, холодная и более легкая. После того как обезьяна научилась безошибочно выбирать нужную палку, ей предложили палки одинакового цвета и температуры, отличавшиеся только по массе. Обезьяна

продолжала выбирать без ошибок палку, открывающую ящик. Когда же ей предложили палки одинаковой массы и температуры, отличавшиеся только по цвету, она начала ошибаться. Наконец, когда ей предложили палки одинаковой массы и цвета, различные только по температуре, обезьяна сделала еще больше ошибок. Следовательно, ведущими сигналами для дифференцирования у шимпанзе оказались кинестетические, затем шли зрительные, а за ними температурные.

Значение мышечных сигналов в жизни обезьян огромно. Обезьяна постоянно находится в движении. Когда она хватается, вертит и ощупывает все, что попадает в руки, то мышечные сигналы дают ей такие сведения о свойствах предмета, которые не получает никакое другое животное. На особое значение этих сигналов указывает также чрезвычайное развитие центрального отдела именно двигательного анализатора.

Условные слюноотделительные рефлексy. Описаны попытки применить для исследования высшей нервной деятельности обезьян классический метод условных слюнных рефлексов. У макака после 3—8 сочетаний звукового сигнала и пищевого подкрепления (конфеты) наблюдали условно-рефлекторное выделение слюны из околоушной железы. Однако такое условное слюноотделение оказывалось очень нестойким и небольшим по величине (почти в 100 раз меньше безусловного). Натуральные условные слюнные рефлексy обезьян на вид пищи носят отпечаток их естественного способа питания плодами, срываемыми с деревьев.

Так, если приманку показывали издали, то обезьяна лишь следила за ней взглядом, слюноотделение отсутствовало. Приближение приманки даже до 1 м и менее оставалось безрезультатным. Только когда приманка оказалась на расстоянии около 0,5 м, т. е. на расстоянии вытянутой руки, слюнные железы начинали работать.

Другая особенность слюнных натуральных условных рефлексов обезьян связана с тем, что в комплекс условного пищевого раздражения входят и сигналы от рук, которыми обезьяна хватается и обследует пищу. Результаты такого обследования в какой-то мере определяют отношение к поедаемой пище. Поэтому, когда обезьяна не только видит, то и может ощупывать приманку, слюноотделение у нее резко возрастает. В одном из опытов у павиана анубис за 1 мин рассматривания лежащего перед ним плода выделилось 22 мл слюны, а за 1 мин рассматривания и ощупывания — 53 мл, т. е. слюноотделение увеличилось более чем вдвое.

Из-за беспокойного поведения обезьян с ними трудно работать по слюноотделительной методике, поэтому свойства их внешней нервной деятельности изучали главным образом по проявлениям различных двигательных условных рефлексов.

Двигательные оборонительные рефлексy. Простые двигательные оборонительные рефлексy отдергивания ноги при электрокожном раздражении изучали на зеленых мартышках. Во время опыта обезьян фиксировали в специальном станке с приспособлениями для регистрации дыхания и движения ноги.

Сочетания светового сигнала (красный цвет) с безусловной оборонительной реакцией (10 с — изолированное действие сигнала и 10 с — совпадающее) после 4—6 повторений приводили к выработке условного дыхательного рефлекса в виде резкого усиления дыхания. Однако условный рефлекс отдергивания ноги не образовался даже после 116—185 сочетаний.

Трудность выработки условного рефлекса отдергивания ноги, по-видимому, зависела от того, что очень подвижному животному, каким является обезьяна, более свойственна защитная реакция убегания. Лишенная возможности бегства, фиксированная в станке обезьяна реагировала на боль защитной неподвижностью.

Когда обезьяны имели возможность спастись от болевого раздражения бегством, то двигательные оборонительные рефлексы вырабатывались легко. Так, условное бегство на верхнюю полку клетки по сигналу, вслед за которым нижняя часть клетки окатывалась струей воды, выработалось после 3—8 сочетаний. Условный рефлекс быстро упрочивался и был стойким. Без всяких затруднений можно было выработать к нему условный тормоз и образовать на его основе условный рефлекс второго порядка.

Двигательные пищевые рефлексы. У низших обезьян вырабатывали условные пищевые рефлексы подбегания к кормушке. По сигналу обезьяна (гамадрил) получала пищевое подкрепление в кормушке другой камеры, куда она должна была перебежать через качающийся люк. Первый условный рефлекс на метроном с частотой 104 удара/мин образовался после 11 сочетаний, второй условный рефлекс на тон — после 6 сочетаний. Дифференцировка метронома с частотой 60 ударов/мин выработалась после 14 применений. Однако рефлексы сильно тормозились посторонними случайными раздражителями. Ярко было выражено также последовательное торможение от дифференцировочного сигнала метронома.

Подобные опыты проводили также с резусами и с высшими обезьянами — орангутаном и шимпанзе. В этих опытах обнаружилось сравнительно более быстрая выработка условных рефлексов и более короткое последовательное торможение у антропоидов. Можно также заключить, что у высших обезьян лучше идет концентрирование нервных процессов. У орангутана удалось наблюдать положительную индукцию при интервалах 30—45 с.

В других опытах у высших обезьян (шимпанзе) вырабатывали условные пищевые реакции нажатия на клавиши своеобразного «обезьяньего рояля».

Определенная клавиша включала звонок, и тогда открывалась кормушка с фруктами. Была легко достигнута дифференцировка звонков по тону. В ходе выработки условных рефлексов можно было отчетливо видеть постепенное уточнение условной реакции и устранение лишних движений. Если при первых пробах обезьяна беспорядочно бьет всей пятерней по клавише, иногда даже садится на нее, протягивая руки к кормушке, то в дальнейшем она аккуратно нажимает клавишу одним пальцем, а свободной рукой берет персик из открывшейся кормушки.

Обращает на себя внимание бурная двигательная реакция на первые непод-

крепления условного рефлекса при его угашении или специализации. Когда за нажатием клавиши не последовало открытия кормушки, шимпанзе стала бить «рояль» кулаками, яростно колотила себя в грудь, бросалась на окружающих и, наконец, схватившись за голову, с криком покатилась по полу клетки.

Свойства условных рефлексов обезьян исследовали также методикой выработки хватательных условных движений, являющихся для этих животных естественными пищедобывательными актами. Подготовка животного к таким опытам заключалась в том, что вначале каждое случайное схватывание рычага подкрепляли подачей лакомого корма. Когда обезьяна прочно закрепляла это движение как средство добывания пищи, приступали к выработке разнообразных искусственных условных рефлексов на звуковые, световые и прочие сигналы. Для этого обезьяна получала пищевые подкрепления только тогда, когда она схватывала рычаг по сигналу. Межсигнальные схватывания оставались без подкрепления и вскоре угасали. Когда условный рефлекс образовался, то достаточно одного сигнала, чтобы обезьяна схватила рычаг, дернула за него и взяла из кормушки кусочек пищи, спущенный туда через желоб экспериментатором. Обычно каждый сигнал действовал около 10 с, интервалы между ними были нерегулярные — 1—5 мин, чтобы не образовался рефлекс на время.

Низшие обезьяны (макаки, мартышки, павианы) образовывали положительные условные рефлексы на слуховые и зрительные сигналы в пределах 2—8 сочетаний. Действуя, как гаснущие тормоза, случайные раздражения могут уменьшать и даже полностью задерживать выработанные условные рефлексы, создавая впечатление их непрочности и нерегулярности. В действительности условные рефлексы обезьян очень прочны. При отсутствии посторонних раздражителей они повторяются из опыта в опыт с большим постоянством и сохраняются при отсутствии практики гораздо дольше, чем у других животных.

Например, у одной макаки после длительного перерыва в работе при первом же испытании появились условные рефлексы на сложной стереотипной раздражителей, выработанный 8 лет назад.

Низшие обезьяны весьма тонко дифференцируют зрительные и слуховые сигналы. Выработка дифференцировочного торможения достигалась после 10 применений подкрепляемых и неподкрепляемых раздражителей. Для выработки условного тормоза требовалось 8—10 применений комбинации из условного раздражителя и прибавочного агента. Угашение условного рефлекса происходило после 2—10 неподкреплений положительного условного раздражителя, повторенных подряд с интервалом 0,5—1 мин. Здесь также может сильно сказываться влияние посторонних раздражений, легко вызывающих растормаживание и создающих ложное впечатление слабости внутреннего торможения.

Условные рефлексы на сложные раздражители. Образование условных рефлексов на комплексные сигналы — цепи раздражителей и одновременные комплексы — происходит у обезьян легко, иногда

даже быстрее, чем на одиночные. Так, на трехчленную цепь раздражителей (метроном+шум+свет лампочки) условный рефлекс образовался через 2—3 сочетания. В отличие от собак обезьяны сумели достичь абсолютной дифференцировки трехчленных цепей раздражителей по среднему члену цепи. У них раньше и лучше вырабатывалось запаздывание, приурочивающее условную реакцию к концу действия комплексного раздражителя. На одновременный комплекс раздражителей (звонок+метроном+белый свет или тон+шум+зеленый свет) условный рефлекс образовался с первых же сочетаний. Дифференцировка вырабатывалась после первых применений неподкрепляемого варианта комплекса. Наконец, чрезвычайно важной является способность обезьян к выработке условных рефлексов на следы давно бывших раздражений. Благодаря этой способности у них могут образоваться длинные цепи условных связей, и ряд вытекающих одно из другого действий складывается в картины сложного поведения. Во всем этом проявляется более высокий, чем у других животных, уровень аналитико-синтетической деятельности мозга обезьян.

Мозг обезьян может производить очень сложную аналитико-синтетическую работу, воспринимая комплексный раздражитель и его отдельные компоненты как сигналы для разных реакций.

Так, у павиана гамадрила был выработан условный пищевой рефлекс потягивания за рычаг на последовательный комплекс раздражителей (свисток+квадратная световая фигура). После укрепления пищевого рефлекса на комплекс в целом второй компонент комплекса (квадратная световая фигура) стали сочетать с оборонительной реакцией убегания на верхнюю полку клетки от струи воды, заливающей нижнюю часть клетки. Очень скоро, после 3—6 сочетаний, произошло полное переключение этого компонента на оборонительную реакцию (рис. 98, А). Таким образом, один и тот же раздражитель в составе комплекса воспринимался как часть сигнала пищи, а примененный самостоятельно — как сигнал опасности.

Другой тонкий аналитико-синтетический акт, недоступный собакам, связан с переключением условно-тормозного сигнала. Если сделать из стука метронома условный тормоз для ряда условных пищевых раздражителей (вертушка, свет лампочки и др.), а затем переключить свет лампочки с пищевой на оборонительную реакцию, то тормозное значение метронома сохранится для вертушки, но потеряется для лампочки (рис. 98, Б). Здесь ярко выступает целостное восприятие обезьяной раздражителя в связи со всеми обстоятельствами его действия.

Способность обезьян к сложной аналитико-синтетической деятельности, обеспечивающей приспособление к новым условиям жизни, наглядно была продемонстрирована в наблюдениях за поведением группы макак-резусов, привезенных из Индии и выпущенных на лесистом острове Псковской области. Обезьяны настолько адаптировались к новым для них условиям климата, флоры и фауны, что сами обеспечивали себе питание, добывая естественную пищу, а процессы обучения происходили у них быстрее и эффективнее, чем в лабораторных условиях.

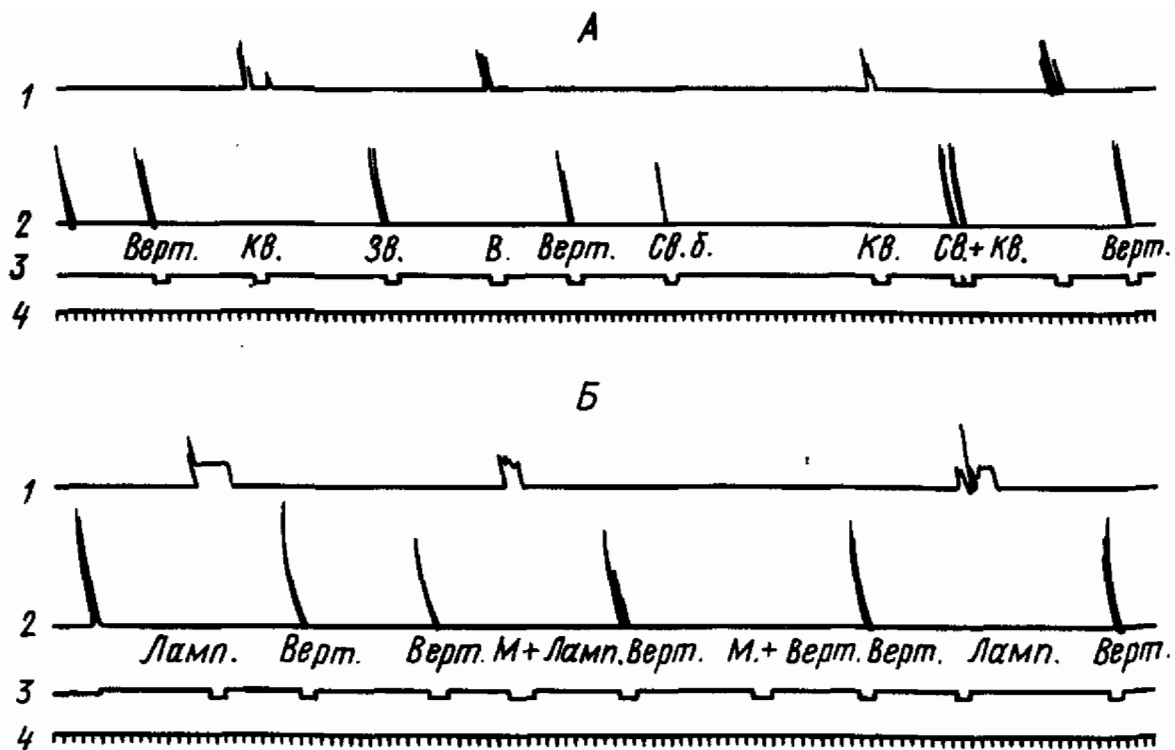


Рис. 98. Переключение сигнального значения условных раздражителей у обезьян. А — полное расчленение сигнального значения комплекса и отдельно примененного его компонента; Б — устранение условно-тормозного значения агента после переключения сигнала на другую реакцию (по О. В. Малиновскому):

1 — запись оборонительной реакции вскакивания на верхнюю полку, 2 — запись пищевой реакции дергания за рычаг, 3 — отметки условных раздражений, 4 — отметка времени (5 с); сигналы пищевой реакции: Верт. — вертушка, Зв. — звонок, Св. б. — белый свет, Св.+Кв. — комплекс свисток+квадратная световая фигура, сигналы оборонительной реакции: Кв. — второй компонент комплекса, Ламп. — свет лампочки, М — стук метронома

Сложное поведение обезьян формируется с раннего возраста и в значительной мере зависит от условий их жизни в стаде. С этим связано и их эмоциональное поведение, в том числе сексуальное, определяющее взаимоотношения особей в разных ситуациях.

Свойства условных рефлексов антропоидов

Наиболее высокого совершенства достигает аналитико-синтетическая деятельность мозга у высших человекообразных обезьян. Это подтверждают опыты с шимпанзе, которые в течение многих лет проводят в «столице условных рефлексов» — Колтушах (ныне с. Павлово) сотрудники Института им. И. П. Павлова. Об основных свойствах процессов высшей нервной деятельности антропоидов дают представление исследования хватательных условных рефлексов, вырабатываемых на пищевом подкреплении.

Первые условные положительные рефлексы на звуковые и световые сигналы появились у молодых шимпанзе после 5—8 сочетаний, скорость дифференцирования сигналов была больше подвержена колебаниям. Когда приступили к обратной переделке сигналов значения условных раздражителей, то она произошла быстрее, чем вы-

работка их первоначального значения. Возврат к прежнему значению сигналов осуществился еще легче. Вскоре достаточно было только один раз подкрепить неподкрепляемый сигнал и не подкрепить подкрепляемый, чтобы они сразу поменяли свое значение на противоположное. В то время как для большинства животных многократная полная обратная переделка сигнального значения раздражителей является трудной задачей, для антропоидов эта операция не составляет никакого труда.

Эмоции антропоидов. В опытах с человекообразными обезьянами обращают на себя внимание своеобразные эмоциональные компоненты реакций на отрицательные сигналы. Зачатки таких эмоций наблюдались уже у низших обезьян. Например, павиан сфинкс при подаче отрицательного условного раздражителя кричит, делает «жесты угрозы». Выше описана бурная реакция «гнева» взрослого шимпанзе в ответ на дифференцировочный сигнал. Молодая, обычно очень спокойная шимпанзе при подаче дифференцировочного раздражения била кулаком по стеклу, за которым зажигалась сигнальная лампочка, кричала, отворачивалась. Особое «негодование» шимпанзе вызывала условно-тормозная комбинация сигналов. Обезьяна вначале застывала на несколько секунд в оцепенении, затем с гримасами и выразительными жестами бросалась к сигнальной доске, била ее кулаками, кидалась на пол. Повторение отрицательных сигналов усиливало бурную реакцию «протеста», которая дополнялась «жалобными» звуками и судорожным расчесыванием кожи, как будто обезьяну охватил нервный зуд.

Такие эмоциональные ответы на отрицательные раздражители, свойственные обезьянам, по-видимому, зависят от растормаживания подкорковых реакций при торможении коры. Интересно, что и маленькие дети при исследовании у них условных рефлексов отмахиваются от дифференцировочных сигналов, дуют на них, убегают из кабины. Очевидно, лишь с возрастом кора мозга человека настолько полно контролирует работу подкорковых механизмов, что почти при любом своем состоянии не допускает преобладания их деятельности.

Не менее выразительны и эмоциональные проявления реакций антропоидов на положительные сигналы. Из них особый интерес представляют мимические движения «смеха». Человекообразные обезьяны — единственные животные, которые умеют «смеяться от радости». Другое сходство эмоциональных проявлений у антропоида и человека заключается в живой игре сосудов кожи. Шимпанзе бледнеют и краснеют при своих «переживаниях».

Исследовательские рефлексy. Молодые шимпанзе легко образуют временные связи сочетаемых индифферентных раздражителей (например, светового и звукового) — то, что психологи называют *ассоциацией по времени*. Основой этой связи становятся *ориентировочно-исследовательские реакции*, так сильно развитые у обезьян. Однако, если такая связь не получает безусловного подкрепления,

она быстро затормаживается. Это зависит от развития внутреннего торможения и угасания вначале резко выраженных ориентировочных рефлексов на ассоциируемые раздражители.

Ориентировочно-исследовательский инстинкт играет выдающуюся роль в жизни человекообразных обезьян. Вообще ориентировочная реакция установки рецепторов в сторону источника нового раздражителя свойственна всем животным. Но обезьяна (с ее хватающей и ощупывающей рукой) дополнила ориентировочную реакцию активной формой исследовательской реакции. Она схватывает все, что увидит, ощупывает, вертит, ковыряет, пробует на прочность, разглядывает со всех сторон. Ее подвижные пальцы, действуя вместе с внимательным взглядом, быстро пробегают по поверхности схваченного предмета, проникают в отверстия, пытаются разъединять и соединять его части. Расширяя сферу исследования, обезьяна обнюхивает, пробует на вкус, примеряет предметы друг к другу, прикладывает их к разным частям своего тела.

Развитие исследовательских условных рефлексов, направляющих животное на более активное вмешательство в окружающие события, видимо, явилось важным фактором биологического прогресса приматов.

Голосовые и мимические рефлексы. Стадная жизнь обезьян способствовала развитию у них голосовой, жестикуляторной и мимической сигнализации. Например, павианы могут издавать около 25 различных звуков, имеющих определенное сигнальное значение. Если стадные звуки общения павианов анубисов, имеющие характер цокания и бормотания, подкреплять пищей, то образуется голосовой условный пищевой рефлекс. По сигналу павиан цокает или бормочет и протягивает руку за подкормом. Осциллографическая регистрация позволяет дать точную фонетическую характеристику голосовым сигналам разного биологического значения. Так, у коричневых капуцинов отчетливо разделяются звуки, сигнализирующие различные виды ориентировочно-исследовательских, оборонительных и пищевых реакций. Очень распространена среди обезьян и сигнализация телодвижениями. У низших обезьян преобладают поза и жест. Примерами могут служить «поза покорности» у макак или «угрожающие жесты» павианов. У человекообразных обезьян развивается выразительная мимика, тонко отображающая «настроение», т. е. биологическую направленность общей установки поведения животного.

Подражательные рефлексы. Высокое совершенство исследовательских реакций, обстановка стадной жизни и чрезвычайная подвижность нервных процессов — все это создало благоприятные условия для особенного развития у обезьян подражательных условных рефлексов. Обыкновенно обезьян слепо повторять увиденное, «обезьянничать» — общеизвестно. В развитии способности к подражанию они приобрели большое физиологическое преимущество использования чужого жизненного опыта. Существует много рассказов об умении обезьян учиться тому, что происходит у них на глазах.

Опыты с выработкой у обезьян искусственных подражательных условных рефлексов выявили некоторые особенности их свойств.

Например, у павиана гамадрила вырабатывали обычный условный двигательный рефлекс открывания кормушки на сигнал — тон аккордеона. На расстоянии 1—2 м от него в другой клетке находились обезьяны-«зрители», наблюдавшие за всеми действиями «актера». Когда у обезьяны-«актера» выработался условный рефлекс, на его место посадили одного из «зрителей». При первой же пробе сигнала «зритель» подбежал к кормушке и открыл ее, хотя сам никогда не имел случая производить по сигналу подобное действие. Следовательно, наблюдая за поведением «актера», «зрители» переняли выработанный им условный рефлекс. Примечательно, что к несколько иному сигналу — тон октавой ниже — «зритель» оставался безразличным, в то время как «актер» еще продолжал подбегать к кормушке. Следовательно, условный рефлекс «зрителя» оказался сразу специализированным, в то время как у «актера» он еще проходил стадию генерализации.

Интересный случай подражательного поведения обезьян описал японский исследователь М. Каваи, наблюдавший за жизнью макак на Кошима. Одна из них, найдя на берегу реки в песке батат, уронила его в воду, он очистился от песчинок и обезьяна его съела. В дальнейшем она стала пользоваться этим приемом, который привлек внимание и других макак и через некоторое время из 59 обследованных обезьян 42 мыли бататы перед едой.

Натуральные подражательные условные рефлексы играют громадную роль в поведении обезьян. Поведение вожака быстро перенимается членами семьи. Детеныши с самого раннего возраста учатся сложным защитным, пищевым, исследовательским и другим реакциям у взрослых животных. Например, искусственно вскормленные в лаборатории детеныши обнаруживали мимические и жестикулярные реакции только в 7—9-месячном возрасте, а выросшие в стаде — уже в возрасте 3—4 месяцев.

Ниже показана трудность выработки рефлекса у 4 обезьян гамадрилов подкатывания лопаткой персиков, чтобы их можно было достать рукой. Затем одна из них демонстрировала эту новую пищеводобывательную реакцию четырем другим обезьянам в течение 3 дней по 5—6 раз в день. Когда этих обезьян тоже стали обучать подкатыванию персиков лопаткой, они научились это делать в пять раз быстрее, чем обезьяны, не проходившие такой предварительный подготовки.

*Число проб, потребовавшихся
для выработки рефлекса
у обезьян, ранее не видавших
такого движения*

*Число проб, потребовавшихся
для выработки рефлекса
у обезьян, присутствовавших
при демонстрации рефлекса*

52	.	.	.	.	.	.	.	.	.	10
80	.	.	.	.	.	.	.	.	.	15
120	.	.	.	.	.	.	.	.	.	25
205	.	.	.	.	.	.	.	.	.	31

Нетрудно представить, насколько подражание облегчает обезьянам приспособление к разнообразной жизненной обстановке. Особой сложности достигают подражательные условные рефлексы у человекообразных обезьян. Развитие этих рефлексов, вероятно, сыграло немаловажную роль в их выдвижении на исключительное положение в животном мире.

Физиологический анализ сложного поведения человекообразных обезьян

Биологические предшественники человека — антропоиды — выделяются своим поведением среди всех других животных. Активная исследовательская деятельность, расширение жизненного опыта путем подражания, высокое развитие синтеза и целостное восприятие окружающего, наконец, чрезвычайно легкая обучаемость с использованием следов давних раздражений — все эти особенности их высшей нервной деятельности имеют большое сходство с некоторыми общими свойствами высшей нервной деятельности человека. Однако несмотря на сходство их психической, так же как и анатомической, организации даже самую высокоорганизованную обезьяну нельзя отождествлять с человеком.

Поведение человекообразных обезьян. Несмотря на то что некоторые действия антропоидов могут походить на человеческие поступки, к ним, как и вообще к действиям животных, даже способных к сложному поведению, называемому рассудочным, совершенно не применимы объяснения и понятия, заимствованные из психологии.

Особенности ума человека, его способность к отвлеченному мышлению возникли в результате общественного образа жизни, в корне отличающегося от биологического образа жизни даже высших животных. Поэтому нет оснований искать у последних сознательные идеи и разумные рассуждения.

Однако ошибочное перенесение на антропоида свойств человеческого сознания до сих пор еще довольно распространено. Оно основано, с одной стороны, на ярких впечатлениях от «умного» поведения обезьян, а с другой — на метафизическом игнорировании социально обусловленных особенностей сознания человека.

Действительно, высшие обезьяны, особенно при содержании в домашней обстановке, могут воспроизводить многие поступки человека.

Например, описывают, что молодой самец гориллы, живший в доме одного англичанина, входя вечером в комнату, включал электрический свет, ел за столом, умел пользоваться кранами в ванной, спал в постели и укрывался одеялом.

В 1933 г. проф. С. Воронов прислал из Франции в подарок И. П. Павлову двух шимпанзе — брата и сестру, названных Рафаэлем и Розой. Для них в Колтушах выстроили специальное здание. И. П. Павлов с большим интересом наблюдал за поведением антропоидов. Он называл Рафаэля за пристрастие к еде «утробистым господином», а Розу за неутомимость исследовательских реакций — «интеллигентной особой». Шимпанзе быстро освоились со своей новой квартирой. Они обедали за столом, сидя на стульях, пользовались вилками, охотно принимали ванны.

Однако было нетрудно убедиться, что навыки «человеческого» поведения происходят не от потребностей обезьяны, а навязаны ей людьми. Когда заботливый воспитатель, уложив Рафаэля в кровать,

уходил, то шимпанзе вскакивал, рвал матрац и из набивки устраивал себе гнездо на полу. Обедая за столом, с салфеткой, он норовил схватить кружку не рукой, а ногой. Не исключена также возможность, что любовь к ванной питалась не столько чистоплотностью, сколько пристрастием к мылу, которое Рафаэль охотно поедал.

Абстрактные понятия. Многие психологи экспериментально изучали сложное поведение высших обезьян, пытаясь определить, могут ли они мыслить абстрактными понятиями (идеями), как люди. Например, Р. Йеркс (1917), работая методикой «множественного выбора», сравнивал приемы решения задач низшими и высшими обезьянами.

Способна ли человекообразная обезьяна к абстрактным понятиям? В опытах, имеющих целью ответить на этот вопрос, обезьян выпускали из камеры в помещение, в конце которого были видны двери в 12 отделений. В каждом опыте была открыта часть этих дверей, в том числе одна, ведущая в отделение, где обезьяну ждала лакомая пища. Из опыта в опыт двери открывали в разных комбинациях, но дверь, ведущая к пище, занимала в этой комбинации всегда определенное место. Смысл исследования заключался в том, чтобы определить, сумеет ли обезьяна отвлечься от частных особенностей конкретного расположения нужной двери в каждом отдельном опыте и овладеть общей идеей ее положения в комбинации открытых дверей. Например, в одном опыте были открыты двери 2, 3, 4, 5-я, из них вела к пище — 3-я, в другом опыте были открыты двери 8, 9, 10-я, к пище вела — 9-я, в третьем опыте открыты 4, 5, 6, 7, 8, 9-я, к пище вела — 5-я и т. д. Обезьяна должна была сделать обобщение — к пище ведет 2-я дверь слева из числа открытых.

Результаты опытов с мартышками и орангутаном представлены в виде «кривых научения» (рис. 99): эти кривые различны. У мартышек обучение происходит постепенно, как у всех животных, путем «проб и ошибок», т. е. вырабатывался все более специализированный условный двигательный рефлекс выбора заданной двери путем пищевого подкрепления правильных и неподкрепления не приводящих к результату движений. Иначе выглядит «кривая научения» орангутана. В течение длительного времени он не обнаруживал никаких успехов. Даже тогда, когда мартышки после 100—150 опытов уже решили задачу, он делал все те же ошибки. Более того, в дальнейшем число ошибок даже увеличилось. И только на 300-м опыте вдруг наступил крутой перелом — орангутан сразу решил задачу. Из внезапности решения задачи был сделан вывод, разделяемый многими психологами, что в отличие от мартышек он пришел к этому решению путем внезапной «догадки» об идее задачи.

Однако такое приписывание обезьяне свойств человеческого ума глубоко неверно, а полученные в опыте результаты имеют более естественное физиологическое объяснение. Это объяснение вытекает из описанных в предыдущей главе особенностей высшей нервной деятельности антропоидов.

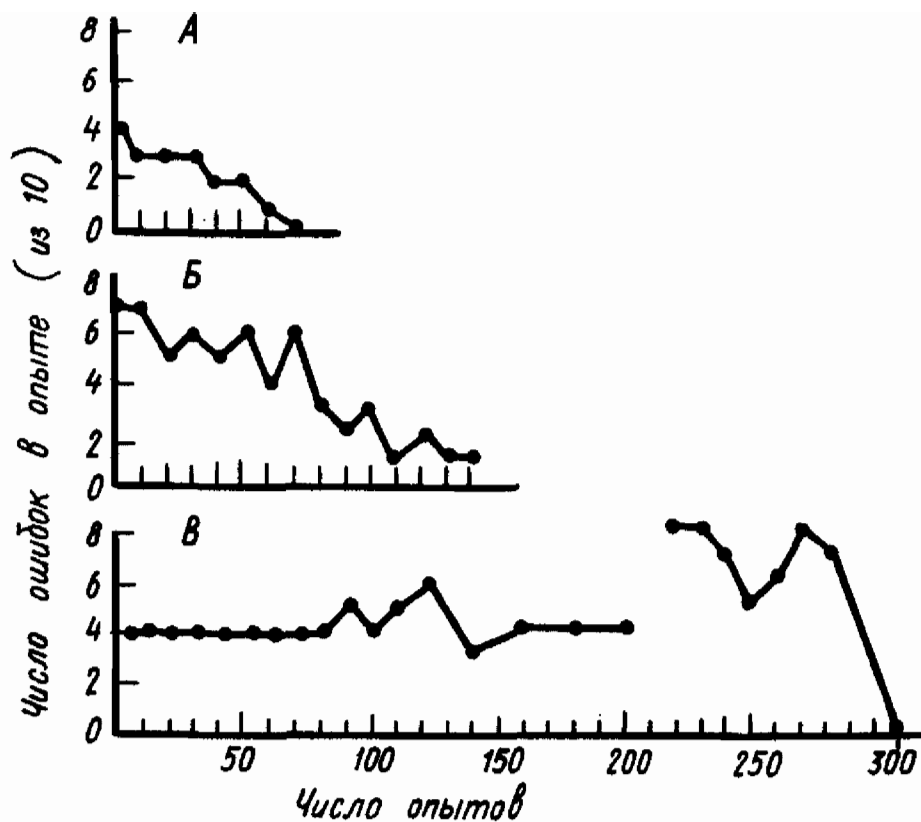


Рис. 99. Кривые «научения», полученные на мартышках (А, Б) и орангутане (В) в опытах с «множественным выбором» (по Р. Йерксу)

Конкретные рефлексy, а не абстрактные понятия. Как известно, человекообразные обезьяны отличаются необычайным развитием исследовательских реакций, которые могут даже подавлять пищевые. Недаром для работы с обезьяной в «проблемной клетке» побуждением чаще служит не пища, за которой она должна проникнуть в клетку, а возможность открыть сложный затвор, чтобы выйти из клетки. По-видимому, и в опытах со множественным выбором активная исследовательская деятельность орангутана долгое время задерживала выработку условного пищевого рефлекса правильного выбора двери, ведущей к пище. Когда же нужное движение связалось с пищевым подкреплением, то проявились свойственные антропоидам быстрота и прочность закрепления временных связей. Все это создало впечатление внезапного решения задачи.

В действительности обезьяны, как и все животные, руководствуются в своем поведении не абстрактными понятиями, идеями, а конкретными сигналами действующих на них условных раздражителей. Об этом убедительно свидетельствует следующий опыт.

Рафаэля обучили доставать фрукты из шкафчика, перед дверцей которого горел огонь. Для этого он должен был набирать из стоящего неподалеку бака воду в банку и заливать пламя, после чего мог взять и съесть приманку. В жаркие летние дни Рафаэля вывозили на озеро, и он проводил время на плоту. Когда солнце припекало очень сильно, он ложился на край плота, зачерпывал банкой из озера воду и обливался. Казалось бы, у Рафаэля должно сложиться общее понятие о воде и ее свойствах. Но вот на плоту Рафаэля установили шкафчик с ог-

нем, препятствующим доступу к фруктам, а на соседний плот поставили бак с водой. Увидев знакомую ему аппаратуру, Рафаэль схватил банку, подбежал к краю плота, но вместо того, чтобы зачерпнуть из озера находящуюся перед ним воду, начал сооружать из лежащих рядом шестов мостик на соседний плот. С трудом перебравшись по этому шаткому мостику, он наполнил банку водой из бака и осторожно вернул ее с ней на свой плот. Не один раз проделывал Рафаэль такое путешествие, пока ему удалось погасить огонь и завладеть фруктами.

Рафаэль не воспользовался для тушения огня уже знакомой ему водой из озера, потому что он не имел абстрактного понятия о воде и ее свойствах. В каждом частном случае вода выступала перед ним как конкретный раздражитель иного значения. Вода бака — компонент комплексного сигнала заливания огня в шкафчике с фруктами, т. е. условного пищедобывательного рефлекса. Вода озера — компонент комплексного сигнала охлаждения разгоряченного тела, т. е. условного теплорегуляторного рефлекса. В этом принципиальное отличие мышления антропоида от сознания человека, в котором складываются отвлеченные понятия, например идея о воде с ее общими свойствами, абстрагированная от частных проявлений этих свойств.

Процессы мышления антропоидов

Обширные исследования «интеллекта» человекообразных обезьян проводили на Биологической станции Прусской Академии наук на о. Тенериф (В. Келер, 1930). Методикой анализа решений различных сложных задач и действий в необычных положениях изучали процессы мышления шимпанзе. Результаты этих очень интересных опытов рассматривали в духе гештальт-психологии, о которой уже шла речь в связи с вопросом о системности работы мозга. По мнению гештальтистов, обезьяна, увидев за решеткой клетки виноград, достает его палкой не потому, что в ее мозгу уже имеется связь вида палки с пищевым подкреплением, образованная материальным действием внешних раздражителей, а потому, что в голове обезьяны вдруг возник соответствующий образ — зрительная идея. Неправомерная даже для понимания психики человека, гештальт-психология была приложена к человекообразным обезьянам. Фактическая необоснованность такого подхода к изучению психики антропоидов была показана в многочисленных контрольных экспериментах, проведенных в Институте физиологии им. И. П. Павлова с шимпанзе Рафаэлем и Розой (Э. Г. Вацуро, 1948).

«Ага-реакция». Одно из главных доказательств того, что шимпанзе решали задачи якобы в результате внезапного озарения их ума идеями, усматривалось в так называемой «ага-реакции». Например, обезьяна безуспешно пыталась достать высоко подвешенный плод. Она вытягивала то одну, то другую руку, прыгала на месте и с разгона, но схватить его не могла. Тогда она отошла в сторону и некоторое время сидела неподвижно, потом вдруг вскочила, побежала в угол клетки, где стоял ящик для игры, подтянула его под

висящую приманку, взобралась на ящик и достала лакомство. Психологи-гештальтисты утверждают: убедившись в бесполезности действий наугад, обезьяна стала размышлять. Перед ее «умственным взором» мелькали «элементы зрительного поля», ее «ум» находился в состоянии «предгештальтного напряжения». Вдруг наступило «прояснение» образа, возник нужный гештальт, обезьяну «осенила идея» воспользоваться ящиком. Отсюда и название реакции — «ага, догадался!».

Физиологическое объяснение «ага-реакции». Для объяснения «ага-реакции» нет необходимости обращаться к понятиям, заимствованным из категорий сознания человека. Двигательные реакции, вызванные видом лакомой пищи, как и всякие неподкрепляемые условные рефлексы, угасали. Обезьяна успокаивалась, и ее поза создавала впечатление размышлений. Тогда начинали освобождаться от отрицательной индукции, созданной двигательным возбуждением, многие другие ранее образованные связи. И когда растормозилась связь вида ящика с реакцией влезания на него, уже образованная в неоднократных играх, шимпанзе бросилась к нему и осуществила эту реакцию. Что обезьяна действовала по выработанным связям, а не в результате «озарения идеей», ясно видно из того, что после безуспешных попыток достать плод лежащий на земле за решеткой, она также бросилась к ящику, хотя это было совершенно бессмысленным поступком.

«Обходные пути». Вторым сильным доказательством наличия заранее обдуманной идеи в действиях шимпанзе считали результаты опытов, которые обычно называют испытаниями на «обходы». Дело в том, что, как правило, животные, увидев пищу, стремятся к ней напрямик. Например, если перед клеткой с курицей рассыпать зерно, то она будет пытаться просунуть голову через решетку, биться об нее, но не воспользуется открытой дверцей в противоположной стенке. Если же на глазах у шимпанзе, находящегося в комнате, бросить за окно банан, то обезьяна немедленно побежит прочь от окна к двери. Она выскочит через коридор в выходную дверь наружу и устремится под окно, где начнет искать брошенный плод. Такое поведение обезьяны якобы указывает на то, что она в отличие от других животных держит в своей голове общее представление о плане дома и поэтому представляет себе, что путь к брошенному за окно банану лежит через удаление от окна и обходный путь по коридору.

Подобные факты наблюдали также в опытах с так называемым «обходным щитом». Это невысокая загородка, расположенная перед клеткой с шимпанзе и открытая в противоположную сторону. В загородку кладут банан, а обезьяне дают палку. После нескольких безуспешных попыток пододвинуть банан к клетке шимпанзе научается сначала толкать плод от себя, и только когда он выйдет за пределы загородки, поворачивать его по направлению к клетке. Такое решение задачи расценивается как возникновение у шимпанзе «идеи обхода».

Физиологическое объяснение «реакции обхода». Факты обучения обходным действием совсем не требуют для своего объяснения предположения о возникновении «идей», а полностью укладываются в известные свойства цепных двигательных условных рефлексов. Более того, подобные реакции можно наблюдать и у других животных с менее развитой психикой. Например, дворовая собака, увидев через забор на улице кошку, бросается «в обход» к воротам. Следовательно, «реакция обхода» не является исключительным приобретением и свидетельством отвлеченного мышления антропоидов. Что касается результатов опытов с «обходным щитом», то они объясняются выработкой цепей двигательных пищедобывательных рефлексов. Недаром шимпанзе «осеняет идея» обхода лишь после того, как ему однажды удастся достать плод, случайно оказавшийся поблизости от выхода из загородки, т. е. после пищевого подкрепления такого действия. Отсутствие при этом у шимпанзе сознательной «идеи обхода» убедительно показывает контрольный вариант этих опытов, проведенный в Колтушах с Рафаэлем.

После того как Рафаэль научился извлекать банан из загородки обходом (рис. 100), в загородке прорезали прямой выход в сторону клетки. Если бы обезьяна была способна к сознательной оценке обстановки, то «идея обхода» должна была бы сразу отпасть. Однако этого не произошло. Рафаэль продолжал бессмысленные теперь обходы вместо легкого движения к себе, которым он прямо мог получить банан в руки. Следовательно, обход не был осуществлением его отвлеченной идеи, а являлся конкретным пищедобывательным условным рефлексом, быстро образованным на пищевом подкреплении и прочно закрепленным, как это свойственно высшей нервной деятельности антропоидов.

О механическом действии этого рефлекса вопреки требованиям сознательного разума, свидетельствует факт движения в обход, даже когда банан лежит прямо на выходе из загородки к клетке (рис. 100).

Использование и изготовление «орудий». Третий важный довод в пользу наличия сознательных идей у человекообразных обезьян усматривают в том, что они якобы умеют пользоваться орудиями и даже изготавливать их в соответствии со своими потребностями. Осо-

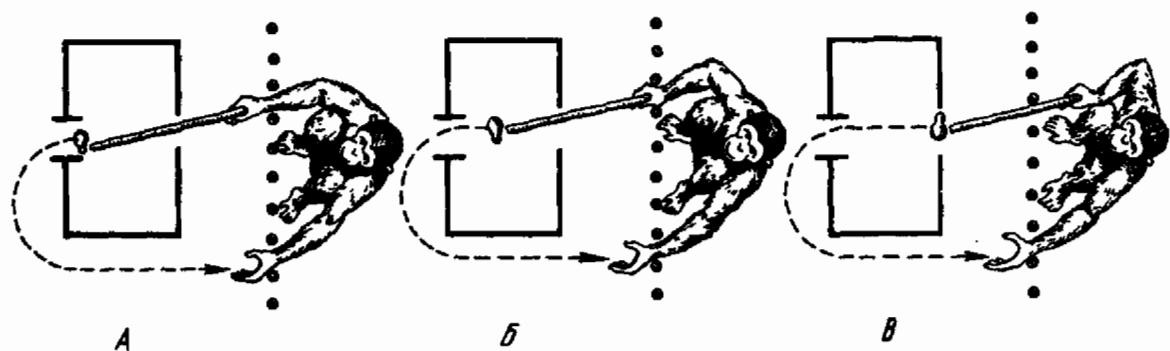


Рис. 100. Контрольный вариант опыта с «обходным щитом». А — извлечение «обходом» приманки из «щита» с выходом в сторону, противоположную клетке; Б — извлечение «обходом» при наличии выхода прямо к клетке; В — то же, если даже приманка находится у выхода, обращенного к клетке (по Э. Г. Вацуру)

бенно умело пользуются обезьяны палками. На это указывают многие наблюдения.

Например, если перед клеткой шимпанзе положить банан, то после безуспешных попыток дотянуться рукой обезьяна схватит одну из лежащих в клетке бамбуковых палок и пододвинет плод, чтобы его можно было достать. Если рядом с клеткой проходит муравьиная тропа, шимпанзе станет ловить муравьев, выставляя к ним палку. Палка также служит шимпанзе орудием защиты и нападения. Если, преследуя другую обезьяну, шимпанзе увидит торчащую из-под груды камней палку, она остановится, разберет камни и, вооружившись палкой, снова бросится в преследование.

Однако более интересны наблюдения, якобы свидетельствующие о способности обезьян *сознательно* изготавливать орудия.

Перед клеткой клали банан на расстоянии, превышающем длину палки, тогда шимпанзе стала удлинять свое орудие, вставляя конец более тонкой палки в отверстие толстой. Если при этом одна палка не входила в другую, то обезьяна обгрызала ее конец и, составив палки вместе, доставала приманку.

Такие поступки на первый взгляд действительно выглядели как разумное изготовление требуемого обстоятельствами орудия.

Физиологическое объяснение действий «орудиями». Для обитательницы деревьев — обезьяны — палка или ветка — предмет постоянного манипулирования, источник зрительных и кинестетических сигналов условных пищевых, оборонительных и других рефлексов, среди которых выдающуюся роль, как известно, играют исследовательские. Шимпанзе в природе постоянно хватают и пригибают ветки, с которых срывают плоды. В клетке они легко вырабатывают новые связи с этим пищедобывательным движением и быстро выучиваются доставать палкой пищу. В природе обезьяна постоянно бросает во врага сломанные ветви. Отсюда употребление палки как средства защиты и нападения.

Что касается изготовления обезьянами требуемых обстоятельствами орудий, то в этих действиях проявляются не сознательные идеи, а главным образом высокоразвитый исследовательский инстинкт. Как только условная двигательная пищевая реакция на вид приманки угасает из-за отсутствия подкрепления (ввиду невозможности достать плод короткими палками), сразу вступает в действие исследовательский рефлекс. Шимпанзе начинает вертеть, ощупывать, прикладывать друг к другу находящиеся в руках палки. Обнаружив отверстие в торце одной из них, обезьяна, как обычно, исследует его сначала пальцем, а потом и всеми подручными предметами. Какая-то из этих проб привела к соединению палок — новой форме предмета. Этого достаточно для того, чтобы образовался свойственный высшим обезьянам условный *ориентировочно-исследовательский рефлекс*. Но повторение этого ориентировочно-исследовательского действия (соединение палок) привело по общим законам торможения ориентировочных реакций к его угашению. Тогда вновь вступает в силу расторможенный исследовательским натуральным пищевой рефлекс на вид приманки, продолжающей лежать перед клеткой.

Обезьяна вновь применяет находящуюся в руках палку. Так как она теперь удлинена соединением двух коротких, шимпанзе овладевает плодом. На пищевом подкреплении быстро образуется и становится прочной связь между видом приманки, составлением палок и их употреблением. Здесь нет предварительной разумной идеи орудия, соответствующего определенным требованиям. Это становится особенно ясно из опыта, в котором толстая палка имела отверстие не в торце, а сбоку. Шимпанзе продолжала соединять и такие палки, хотя изготовленные орудия совершенно не отвечали задаче.

Высоким развитием исследовательского рефлекса объясняют и то, что шимпанзе подгрызает палку, в результате чего ее конец входит в узкое отверстие другой палки.

Когда шимпанзе пытается насильно вставить палку в слишком узкое для нее отверстие, то на конце тонкой палки образуются заусеницы. В разгар попыток соединить палки шимпанзе не обращает внимания на эти заусеницы (двигательное возбуждение тормозит исследовательский рефлекс). Но после ряда неудач неподкрепляемая реакция составления палок угасает. Тогда растормаживается много других, задержанных реакций. Дают о себе знать слабые тактильные раздражения, вызывая характерное для обезьян почесывание затылка, которое часто принимают за «жест размышления». Обращают на себя внимание и заусеницы на конце палки.

Шимпанзе принимается за их исследование, отдирая и отгрызая до полного удаления. Вся эта деятельность растормаживает угашенный пищедобывательный рефлекс и, взглянув на приманку, по-прежнему лежащую перед клеткой, шимпанзе снова пытается соединить палки. Если обкусывание достаточно истончило конец одной из них, то это удастся, и тогда пищевое подкрепление связывает все эти движения между собой.

Обезьяна обгрызает конец палки не из каких-то разумных соображений, а в порядке исследования возникших неровностей. Это видно из того, что если в такой же постановке опыта сделать на палке надрезы далеко от ее конца, то шимпанзе начинает обгрызать палку именно в этом месте. Следовательно, эти действия не являются результатом преднамеренного плана, они продиктованы не предусмотрительностью, подобной человеческой, а исследовательской реакцией животного.

Вместе с тем у шимпанзе наблюдались такие формы манипулирования предметами, которые можно было рассматривать как образование примитивных понятий об их использовании — доставание плодов из банок путем накалывания их на заостренные палки и т. д. (Л. А. Фирсов, 1977).

Некоторые исследователи, считая, что интеллект обезьяны принципиально не отличается от человеческого, ставили эксперименты, якобы показывавшие, что в поведении человекообразных обезьян можно видеть черты общественной жизни людей.

«Экономика» обезьян. Антропоидов приучали пользоваться автоматом, выбрасывающим на поднос фрукты, когда в щель опускался жетон, изображающий монету. Обезьяны дрались за жетоны, более сильные отнимали их у слабых, и эту обезьянью потасовку сравнивали с «борьбой за деньги» в человеческом обществе.

В других опытах жетоны клали в ящик с кирпичами, который обезьяны могли подтянуть к клетке, вращая за ручку подъемное колесо. В этом усматривали аналогию с работой, вознаграждаемой заработной платой.

Наконец, в соседних клетках поставили автоматы, в которые надо было опускать жетоны разного формата, и снабдили обитателей одной клетки жетонами для автомата, находящегося в другой клетке, и наоборот. Обезьяны быстро наладили обмен жетонами, стараясь за большой получить два или три более маленьких и, по мнению экспериментатора, тем самым показали, что им не чужды принципы коммерции и банковского дела. Подобным сложным реакциям поведения оказалось возможным обучить и низших обезьян. Например, путем образования цепи раздражителей условных рефлексов можно было научить мартышку при получении большого жетона, который не подходит к автомату, поставленному в ее клетке, бежать к соседу, чтобы «разменять» его на два маленьких.

Попытки «воспитать» из обезьяны человека. Считая разницу между интеллектом антропоида и человека лишь количественной, некоторые исследователи пытались настойчивым воспитанием и обучением «вывести обезьяну в люди».

Так, одна супружеская чета психологов провела опыт воспитания новорожденного детеныша шимпанзе вместе со своим ребенком. С первых дней жизни малыши росли вместе, были во всем неразлучны, спали в одинаковых кроватках, ели за одним столом, носили одинаковую одежду. Однако обезьяна не приобрела навыков человеческого мышления и поведения.

Известны попытки научить шимпанзе разговаривать.

Надеясь на его подражательные способности, экспериментатор становился рядом с шимпанзе перед окошком камеры и выразительно произносил какой-либо слог. После чего находящийся за окошком помощник давал экспериментатору банан, который поедался на глазах у обезьяны. Шимпанзе старательно повторял движения экспериментатора и даже шевелил губами, но, несмотря на очень большое число опытов, ни разу ничего не вымолвил.

Исходя из того, что неудачи таких попыток зависели от непригодности голосового аппарата антропоидов к произнесению речевых звуков, исследователи стали учить шимпанзе «языку» жестов или выбору жетонов разной формы, условно соответствующих разным

словам. В этом направлении исследований получены очень интересные факты, которые показали способность антропоидов к элементарной символизации поведения, трактуемой некоторыми зарубежными авторами как овладение речью, не отличающейся в принципе от человеческой (Ю. Линден, 1981). Однако этот знаковый язык не возник из естественных потребностей шимпанзе, а как бы «навязан» ему человеком, речь которого возникла из его чисто человеческих потребностей трудовой деятельности. Поэтому понятийное содержание осмысленной речи человека и знакового языка антропоидов коренным образом отличаются друг от друга.

Результаты всех наблюдений и экспериментов, в том числе приведенных выше, показывают, что между обезьяной и человеком не количественная, а качественная разница. Примечательно, что критическим моментом, от которого пути развития детенышей обезьяны и человека расходятся в разных направлениях, был период овладения речью. Антропоиды достигли высочайшего совершенства биологического развития высшей нервной деятельности. Но речь — это проявление принципиально иного, специально человеческого способа деятельности мозга, который возник лишь тогда, когда естественная история нашей планеты привела к появлению сообщества людей, основанного на совместном труде.

Глава 17

ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЧЕЛОВЕКА

Жизнь на каждом шагу показывает неизмеримое превосходство разума людей над примитивными мыслительными способностями животных. Громадный разрыв между психической жизнью человека и животных долгое время служил поводом для попыток представить человеческое сознание как сверхъестественное явление, недоступное объективному изучению. Однако успехи психологии и физиологии высшей нервной деятельности дают все больше возможностей для естественно-научного объяснения работы мозга мыслящего человека.

Высшая нервная деятельность человека включила в себя многие достижения биологической эволюции условных рефлексов животных и, кроме того, приобрела системы совершенно новой, чисто человеческой психологической деятельности, оперирующей отвлеченными понятиями, выраженными речью и образующей все более сложные словесные условные связи. Слово устное, а потом и письменное объединило людей в совместном труде, помогло накапливать знания и достичь той высокой ступени культуры, на которой стоит современный человек.

Биологические предпосылки к возникновению и развитию высших функций мозга человека

Изучение естественной истории происхождения человека из мира животных лишает почвы мистические домыслы о его «божественном создании». Выдающейся победой науки в этом споре была смелая по тому времени книга Ч. Дарвина «Происхождение человека» (1871). Им были накоплены и систематизированы многочисленные убедительные факты, показывающие генетическую общность строения тел и функций органов человека и его антропоидных предков.

Что же в жизни антропоидов повернуло их эволюцию в таком направлении? Образ жизни на деревьях, видимо, был в значительной мере обусловлен развитием конечностей, способных к захватыванию веток и плодов с помощью пальцев, которые ощупывали встречающиеся предметы. Это позволило обезьянам манипулировать ими в зависимости от потребностей. Когда же при отступлении лесов они спустились на землю, то уже не могли вернуться к четвероногому способу передвижения. Лишь задние конечности, став опорными, претерпели некоторое обратное развитие и превратились в ноги, а передние еще более интенсивно совершенствовали свои манипуляторные функции. *«Четверорукая» обезьяна превратилась в двуногого предка человека, имеющего руки. Появление и развитие руки было важнейшей биологической предпосылкой развития высших функций мозга. «Этим был сделан решающий шаг для перехода от обезьяны к человеку»¹.*

Действия руками ознаменовали новые формы эффективного приспособительного поведения, в котором использовались сломанные ветки, камни и разнообразные предметы для добывания пищи и борьбы с врагами. Задачи управления сложными точно координированными движениями многих мышц, которые осуществляли действия рук, вызвали чрезвычайное развитие структур мозга, ведающих моторными функциями. Сигналы об этой деятельности и сведения, получаемые при исследовании попавших в руки предметов, имели настолько важное значение, что преимущественное развитие получали и структуры соответствующих сенсорных кинестетических функций, а также формирующиеся на их основе ассоциативные функции, организующие поведение.

Стадный образ жизни особей, научившихся действовать руками, стал другой важной биологической предпосылкой развития высших функций мозга. На основе высокого совершенства сенсомоторных координаций при манипулировании попавшими в руки предметами и образования множественных прямых и обратных связей при взаимодействии особей возникли сложные формы аналитико-синтетической деятельности мозга. Особенное значение приобрели подражательные

¹ Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т. 20. С. 486.

рефлексы, которые усиливаются воспитанием и обуславливают появление условий для развития разнообразных видов совместной деятельности. Этому способствовали подробно описанные в предыдущей главе свойства высшей нервной деятельности антропоидов — быстрота образования условных связей, тонкость дифференцировок, легкость выработки адекватных реакций на следы и комплексы сигналов, решение сложных задач поведения и т. д. Особое значение приобрело развитие исследовательской и ассоциативной деятельности и способности к формированию богатого фонда памяти, определяющего поведение в разных ситуациях.

Изменение облика поднявшегося на ноги антропоида особенно затронуло форму его головы и размеры мозгового отдела черепа. Чрезвычайное усложнение, главным образом, сенсомоторных механизмов привело к стремительному развитию передних отделов мозга и разрастанию его лобных долей, что изменило форму черепа и обусловило его выпячивание над глазами. У первобытных людей лицо уже приобрело черты, характерные для современного человека.

Условные рефлексы ребенка

Развитие физиологической деятельности мозга ребенка отражает историю становления человеческой мысли. Поведение грудного ребенка вначале кажется состоящим из обычных пищевых, оборонительных и других рефлексов, свойственных животным. Однако уже в это время у ребенка можно обнаружить зачатки специально человеческой системы нервной деятельности, которая позже проявляет себя в речи.

Условные рефлексы у новорожденного ребенка. Для выяснения вопроса о том, когда мозг ребенка приобретает способность к образованию условных рефлексов, ставили большое число опытов. Попытки выработать условные рефлексы у еще не родившегося плода привели к противоречивым результатам.

В опытах с недоношенными младенцами, родившимися на 1—2 месяца раньше срока, удалось выработать оборонительные условные рефлексы зажмуривания на метрономный сигнал, сопровождаемый обдуванием личика (Н. И. Касаткин, 1948). Эти рефлексы были выработаны в течение второго месяца постнатальной жизни. Однако состояние высшей нервной деятельности недоношенных детей в значительной мере зависит от сроков недоношенности, условий внутриутробного развития и ряда других причин. Специальные исследования показали, что способность к выработке условных рефлексов у недоношенных детей находится в определенном соотношении со степенью развития у них ориентировочного рефлекса и формирования его поведенческих и вегетативных компонентов. Зрительные пищевые условные рефлексы у детей, недоношенных 1—1,5 месяца, образуются к 22—39-му дню постнатальной жизни, а у недоношенных 3 месяца — к 59—75-му дню.

Попытки вырабатывать пищевые и оборонительные условные рефлексы у новорожденных в первые дни жизни также привели к противоречивым результатам, что, по-видимому, отражает и неравномерное созревание нервных механизмов коры больших полушарий мозга человека. *Лишь примерно с недельного возраста способность ребенка к образованию условных рефлексов становится несомненной. К этому времени у него можно наблюдать и первые натуральные условные рефлексы.*

Развитие ранних условных рефлексов у детей. Некоторые матери утверждают, что ребенок уже в возрасте одной-двух недель узнает их, тянется навстречу и посасывает, когда они берут его на руки. Однако в действительности ребенок еще не дифференцирует окружающих людей. Кто бы ни взял его на руки в обычное положение для кормления, ребенок ответит такой же двигательной реакцией. Дело в том, что у младенца примерно в недельном возрасте образуется натуральный условный пищевой рефлекс на положение кормления. Сигналом здесь служит комплекс главным образом кожных и проприоцептивных раздражений, подкреплением — кормление (В. М. Бехтерев, Н. М. Щелованов, 1925).

Возможно, еще раньше образуется натуральный условный рефлекс на время кормления. Так, при точном соблюдении правильных промежутков времени между кормлениями уже у пятидневных младенцев можно наблюдать пробуждение и появление сосательных движений за несколько минут перед каждым сроком кормления. По другим наблюдениям, если соблюдать постоянное время кормления, то уже у 8—9-дневных детей отмечается увеличение числа лейкоцитов в крови перед каждым кормлением, т. е. выработка условной реакции пищеварительного лейкоцитоза.

Уже в течение первого месяца жизни у детей можно вырабатывать разнообразные искусственные условные рефлексы. Так, если перед каждым кормлением 2—3-недельных младенцев за 15 с до дачи груди включать звуковые или световые сигналы, то через несколько дней включение одного только сигнала может вызвать сосательные движения. Возраст, в котором образовался тот или иной рефлекс, зависел от рода примененного сигнального раздражения.

Образованные в раннем возрасте рефлексы специализируются в зависимости от конкретных жизненных обстоятельств, усложняя и уточняя поведение ребенка. Например, вид матери становится привычным сигналом кормления, а белый халат врача, причиняющего боль, вызывает бурную защитную реакцию. Ребенок тянется к бутылочке с молоком и с плачем отворачивается от ложки, в которой получает горькое лекарство.

Развитие торможения ранних условных рефлексов у детей. Проходит немало времени, пока ребенок действительно начнет узнавать свою мать. Только в 3—4-месячном возрасте он оказывается в состоянии четко дифференцировать раздражители комплексного сигнала получения пищи. К этому времени реакция на кожные и проприо-

цептивные члены сигнального комплекса угаснет, и пищевой рефлекс специализируется на его зрительном компоненте.

Четкое дифференцирование искусственных зрительных и слуховых условных раздражителей происходит также в 3—4-месячном возрасте. До этого попытки вырабатывать дифференцировки приводят к очень неопределенным результатам. Торможение запаздывания вырабатывалось только тогда, когда детям исполнялось 5 месяцев и то с большим трудом.

Таким образом, мозг ребенка обнаруживает первые признаки способности к выработке разных видов внутреннего торможения примерно в следующие сроки: дифференцировочного — в 1,5—2 месяца, угасательного — в 2—2,5 месяца, к выработке условного тормоза — в 2,5—3 месяца и торможения запаздывания — в 5 месяцев.

Повседневная жизнь приводит много примеров специализации и уточнения натуральных условных рефлексов ребенка посредством разных видов внутреннего торможения. Наиболее простым случаем является выработка дифференцировок зрительных раздражителей при специализации пищевого условного рефлекса на вид матери. Более сложным оказывается выработка условного тормоза.

Например, когда сваренная для ребенка каша еще горячая, мать сначала дует на нее, а потом зачерпывает ложкой и кормит ребенка. В первые дни кормления ребенок, увидев блюдце с кашей (положительный пищевой раздражитель), сразу открывает ротик и непрерывно тянется к блюдцу. Но через несколько дней достаточно матери подуть на блюдце (прибавочный агент), чтобы пищевая реакция временно прекратилась (условное торможение).

Комбинирование форм тормозного уточнения рефлекса с возрастом становится все более сложным и разнообразным.

Двигательные условные рефлексy ребенка. Для исследования двигательных условных рефлексов детей были разработаны специальные методики (А. Г. Иванов-Смоленский, 1933). Наиболее широко применяли выработку условных рефлексов схватывания рукой предмета или выполнения какого-либо заданного движения. Такое участие руки в условном рефлексe связано с деятельностью сложных механизмов мозга, работу которых психология определяет как *произвольные или волевые поступки*. Они входят в разнообразные категории действий взрослого человека. На рис. 101 показана установка для выработки простых условных хватательных рефлексов с пищевым подкреплением.

Ребенка вначале приучают пользоваться аппаратом. Для этого экспериментатор открывает при помощи груши верхний пневматический затвор наклонной трубки, по которой начинает скользить конфета. Когда конфета попадает в поле зрения испытуемого, последний, увидев ее через застекленную часть трубки, должен схватить резиновую грушу и открыть нижний затвор. Тогда конфета выпадет на блюдце, откуда ребенок ее может взять и съесть.

После того как вырабатывается такой условный рефлекс открывания затвора для получения конфеты, его используют в качестве подкрепляющего для образования условных рефлексов на зрительные, слуховые и любые иные сигналы.

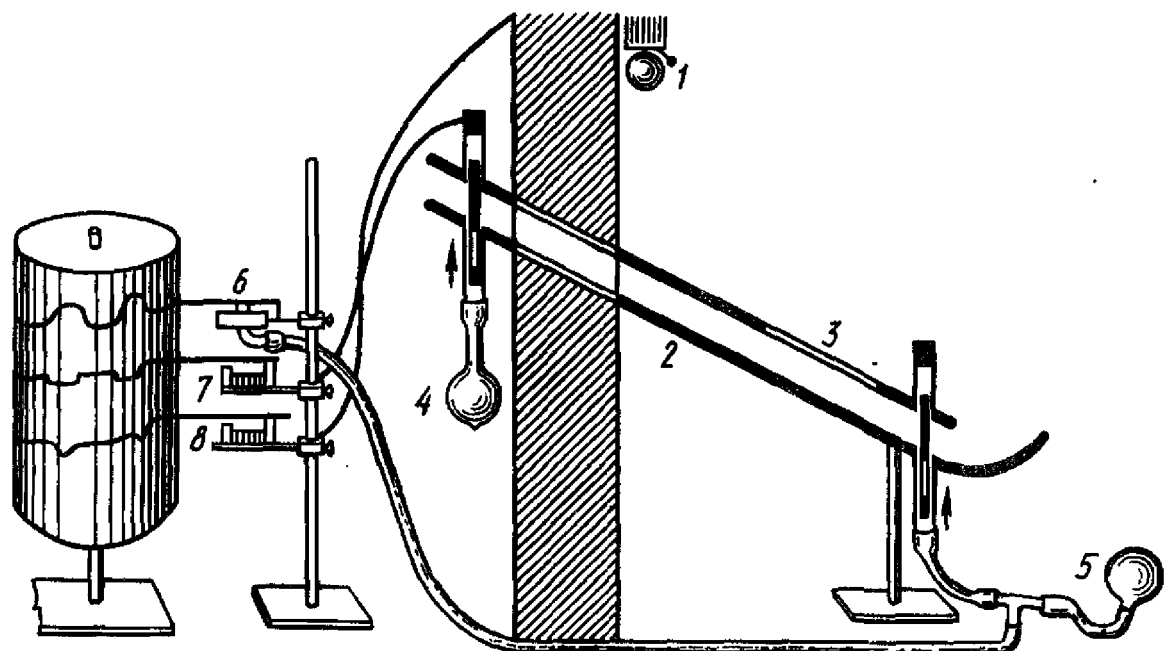


Рис. 101. Установка для исследования условных хватательных рефлексов у детей (по А. Иванову-Смоленскому):

1 — сигнальный звонок, 2 — трубка для подачи пищевого подкрепления (конфеты), 3 — застекленная часть трубки, 4 — верхний затвор, открываемый экспериментатором, 5 — нижний затвор, открываемый испытуемым, 6 — запись условно-рефлекторного движения схватывания и сжатия резиновой груши, 7 и 8 — отметки условного раздражителя и пищевого подкрепления

Другой своеобразной формой двигательных условных рефлексов ребенка являются те, которые вырабатываются на подкреплении ориентировочно-исследовательскими реакциями. Ориентировочные рефлексы очень сильно выражены у детей. Если, например, включать звонок и затем показывать на расположенном сбоку экране движущиеся картинки, то вскоре, только услышав звонок, ребенок поворачивается в сторону экрана.

Изучение двигательных рефлексов показало, что и эти более подвижные проявления психической деятельности ребенка подчиняются общим законам развития возбуждения и торможения, движения и индукции нервных процессов, по которым работают высшие отделы мозга. В этих рефлексах еще больше, чем в слюнных, наблюдается чрезвычайный прогресс в развитии даже общих свойств нервных процессов у детей по сравнению с самыми высокоразвитыми животными, и наличие таких форм высшей нервной деятельности, которые вообще не имеют места у животных.

Например, экспериментатор образовал у ребенка условный хватательный рефлекс и хочет выработать дифференцировку сигнальных тонов. Он включает неподкрепляемый тон, а ребенок вместо движения рукой реагирует словами: «Дядя, не надо плохо гудеть, дай конфетку». Не достигнув цели биологическим хватательным рефлексом, ребенок обратился к чисто человеческому средству сигнализации — слову.

Овладение речью — переломный момент в жизни ребенка. Таким образом, хотя двигательные условные рефлексы детей и осуществля-

ются по общим законам высшей нервной деятельности, но в них можно встретить и такие проявления, которые составляют исключительную особенность человека, прежде всего речевые реакции.

Вторая сигнальная система мозга человека

Пока мозг ребенка осуществлял даже весьма сложные пищевые, оборонительные, ориентировочные и другие условные рефлексы, его работа еще не выходила за границы общих с животными закономерностей приспособительной биологической деятельности. Но уже очень скоро эту форму поведения заслоняют проявления принципиально нового рефлекторного механизма, свойственного только человеку, что находит наиболее полное свое выражение в устной и письменной речи.

Человеческая «прибавка» нервной деятельности. Коренная особенность психической деятельности мозга человека, отличающая его от всех животных, состоит в наличии у человека сознания. *Сознание человека характеризуется образованием обобщенных и отвлеченных комплексов условных раздражителей — понятий, выражаемых словами.*

Сознание человека возникло в результате того, что биологическая борьба за существование и «потребительская» форма поведения животных сменились общественным образом жизни и создающей трудовой деятельностью людей. Поэтому психическое восприятие животными природных раздражителей как суммы непосредственных пищевых, оборонительных и т. п. сигналов сменилась у человека целостным восприятием окружающего мира в понятиях, созданных историей и потребностями человеческого общества. Поэтому и пролегла такая резкая граница между исключительно предметным, конкретным мышлением животных и всегда абстрагирующим, создающим идеи сознанием человека.

Благодаря сознанию человек может в уме сопоставлять, пробовать, приходить к новым выводам и, составив определенный план, руководствоваться им в действиях. Животные не способны к заранее обдуманной деятельности по плану. Хотя «пчела постройкой своих восковых ячеек посрамляет некоторых людей-архитекторов. Но и самый плохой архитектор от наилучшей пчелы с самого начала отличается тем, что, прежде чем строить ячейку из воска, он уже построил ее в своей голове»¹.

Наиболее ярко человеческое сознание проявляется в речи. Речь возникла как средство общения людей, у которых при совместном труде «явилась потребность что-то сказать друг другу»². Словами люди выражают мысли, передают знания, побуждают к тем или иным действиям. Человек думает словами, даже не произнося их.

¹ Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т. 23. С. 189.

² Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т. 20. С. 489.

Невозможно представить себе психическую жизнь человека без использования речи — устной, письменной, мысленной. Ни одно животное не в состоянии обмениваться мыслями путем разговора, это чисто человеческая способность.

Итак, *высшая нервная деятельность животных исчерпывается условными рефлексам на конкретные сигналы пищи, опасности и т. п., в высшей нервной деятельности человека, кроме того, появляются условные рефлексы на обобщающие понятия, выраженные словами. Первая категория рефлексов имеет биологическую природу, вторая — социальную.*

Существуют различные предположения о происхождении словесных условных рефлексов, отличающих человека от животных. Прежде полагали, что они образуются путем «нанизывания» сигнала на сигнал по типу условных рефлексов второго, третьего, четвертого и т. д. порядка. Считали, что так возникают условные цепи связей, которые с возрастом все более удлиняются.

Предполагали, например, что маленький ребенок сначала образует простой условный рефлекс — связывает вид пищи с едой. Потом он начинает говорить и связывает с пищей слова, обозначающие ее название. Потом он узнает от взрослых, что продукты надо покупать, и связывает с ними понятие о зарплате.

Многие понятия и побуждения человека объясняли как развившиеся из натурального пищевого условного рефлекса. Другие цепи связей, согласно такому представлению, появляются на основе защитных рефлексов. Например, запрещение, подкрепленное в детстве наказанием, формирует понятие «нельзя» и связанные с ним нормы поведения человека.

Однако такое представление, как и все другие, связывающие возникновение словесных рефлексов с биологическими факторами, противоречит тому, что известно о природе речи: очевидно, речь возникла не из животных инстинктов, а в результате совместного труда людей. Именно поэтому сознание человека, его мысли и поведение обуславливаются не страхом и голодом, а интересами человеческого общества.

Исходя из всех изложенных соображений, И. П. Павлов разделил условные рефлексы человека на две принципиально разные категории. Условные рефлексы на конкретные сигналы составляют *первую сигнальную систему деятельности мозга*, общую для человека и животных, а словесные условные рефлексы образуют *вторую сигнальную систему деятельности мозга*, свойственную только людям.

Различие свойств деятельности первой и второй сигнальной систем. Характерными чертами механизма условного рефлекса первой сигнальной системы являются: 1) конкретность сигнала (то или иное явление окружающей действительности), 2) безусловная основа подкрепления (пищевое, защитное или половое значение), 3) биологическая природа достигаемого приспособления (к наилучшему питанию, обороне, размножению). Эти же характерные черты свойственны и первой сигнальной системе ребенка.

Условные рефлексы второй сигнальной системы возникают на основе иного физиологического механизма, иных движущих сил с привлечением понятийных и нравственных категорий. Например, услышав крики о помощи, человек спасает утопающего. Словесный сигнал, поданный тонушим, вызвал у его спасителя сложные второсигнальные условные рефлексы. Каковы характерные черты рефлексов второй сигнальной системы?

1. В отличие от конкретности сигнала в рефлексах первой сигнальной системы слово является сигналом отвлеченным. Оно действует не своим звуком, а заключенным в нем понятием. Утопающий мог призывать на помощь разными словами. Они звучали по-разному, но заключенная в них мысль доходила до каждого, услышавшего призыв.

То, что слово действует не своей звуковой оболочкой, а внутренним содержанием, было убедительно доказано опытами со словами-синонимами. Например, если выработать у человека условный рефлекс отдергивания руки на слово «огонь», то можно сказать «пламя», и испытуемый отдернет руку. Ясно, что дело не в звуках, а в смысле слов. Ничего подобного нельзя получить в опытах с животными. Там сигналом является раз навсегда определенный конкретный звук.

Слово как отвлеченный раздражитель вызывает условное возбуждение не одного какого-либо анализаторного пункта, а их сложного комплекса с участием многих анализаторов.

2. В то время как подкреплениями в первой сигнальной системе служат пищевые, оборонительные, половые рефлексы, *в рефлексах второй сигнальной системы понятия, выраженные словами, подкрепляются тем, что человек видит, слышит, делает сам и обсуждает с другими людьми.* Только так и могла образоваться связь призыва на помощь с немедленными действиями по спасению утопающего, с действиями, которые не только не дают непосредственной биологической выгоды спасающему, но даже связаны с риском для его жизни. Недаром именно такие нравственные поступки называют настоящими человеческими.

3. Наконец, в то время как условные рефлексы первой сигнальной системы обеспечивают непосредственное удовлетворение биологических потребностей особи, *сознательная деятельность человека направлена на обеспечение жизненных потребностей каждого человека через пользу людям и всему человечеству.* Поэтому в сознательных поступках человека выступают прежде всего мотивы общественного долга и взаимопомощи.

По всем свойствам деятельности, движущим силам своего образования и развития вторая сигнальная система является принципиально новой. Сигнализация с помощью слова открыла человеку недоступные животным возможности прогресса. Слово позволило каждому человеку пользоваться жизненным опытом всего человечества и, вместе с тем, каждое свое достижение делать всеобщим достоянием, накапливать и умножать знания, передавать их в виде готовых понятий подрастающим поколениям. Письменность еще бо-

лее расширила возможности слова, облегчила преемственность культуры и помогла человечеству достичь современных высот науки, техники, искусства и общественных отношений.

Формирование слова как «сигнала сигналов». Важные сведения о формировании словесного раздражителя как синтетического «сигнала сигналов» может дать изучение процесса овладения речью ребенком. Речевая функция не является врожденной, она приобретается путем обучения при общении ребенка с говорящими людьми.

Описаны случаи, когда младенцы, унесенные дикими зверями, оставались живы и вырастали, например, в волчьей стае. Такие дети, когда их нашли, были бессловесны, они не понимали окружающих, у них не функционировала вторая сигнальная система.

Обучение речи начинается с того, что у ребенка обычно во второй половине первого года жизни начинают вырабатываться разнообразные реакции на комплексные раздражители, членом которых является слово. Например, ребенку говорят: «сделай ладошки», берут его ручки, производят соответствующее движение, а окружающие при этом сами хлопают в ладоши. Подобным образом ребенка обучают на вопрос: «где мама?» или «где папа?» оглядываться на мать или отца, на слова «покажи глазки» или «покажи ушки» указать названные части тела и т. д. Вначале роль слова в таких сигнальных комплексах сравнительно невелика. Определяющими членами комплекса являются статокинетические компоненты (положение ребенка), зрительные (обстановка, окружающие люди), звуковые (интонации, тембр голоса). Это ясно видно из наблюдений, результаты которых представлены в табл. 18.

Таблица 18. Значение различных членов комплексного раздражителя для реакции 8-месячного ребенка (по М. М. Кольцовой)

Статокинетический компонент	Зрительный компонент		Звуковой компонент		Условная реакция
	обстановка	говорящий человек	интонация	слова	
Сидит на руках у матери	Спальня	Мать	Вопросительная	Где папа?	Оборачивается к отцу
Лежит в кроватке	»	»	То же	То же	Нет реакции
Сидит на руках у матери	Столовая	»	»	»	Улыбается, хлопает ручками
То же	Спальня	»	»	»	Оборачивается к отцу
» »	»	»	Сердится	»	Приоткрывает ротик, смотрит на мать
» »	»	»	Вопросительная	»	Оборачивается к отцу

Когда присутствуют все статокинетические, зрительные и звуковые члены комплексного раздражителя, ставшего сигналом движения к отцу, реакция происходит. Но стоит выпасть хотя бы одному из них, и реакция отсутствует. Как видно из табл. 18, это происходит, если изменить положение ребенка (уложить его в кроватку), обстановку (перенести из спальни в столовую) или интонацию голоса (сердитый тон). Словесный член комплекса в этих случаях не в состоянии обеспечить его раздражающее действие.

Однако дальнейшая практика речевого обозначения реакции постепенно повышает роль слова среди других членов комплексного раздражителя, значение которых постепенно уменьшается. Так, уже через 2 недели после опыта, представленного в таблице, ребенок правильно реагировал на вопрос: где папа? не только находясь на руках у матери, но и лежа в кроватке. Еще через некоторое время теряет свое значение обстановка, реакция наступает не только в спальне, но и в столовой, и даже на улице. Наконец, примерно к концу первого года происходит окончательное «освобождение» слова от других компонентов комплекса, и оно начинает выступать как основной раздражитель, замещающий весь комплекс. В педагогическом отношении важно отметить, что быстрота процесса становления слова как самостоятельного и ведущего раздражителя чрезвычайно зависит от условий воспитания, особенно от продолжительности и частоты разговорного общения со взрослыми.

Возможным физиологическим механизмом такого выделения словесного раздражителя является тренировка силы и концентрации вызываемых ими нервных процессов с отрицательной индукцией на другие члены комплекса, чему способствует постоянство словесного компонента при бесконечных вариациях всех остальных компонентов в разнообразных ситуациях жизни ребенка. Оставаясь естественным выразителем целого комплекса явлений, слово осуществляет известную степень обобщения и начинает превращаться из простого звукового раздражителя в речевой сигнал.

Завершение такого превращения определяется накоплением большого числа условных связей, последовательно образующихся с данным словом у ребенка, в частности при игровой и ориентировочной деятельности.

В образовании этих связей особое значение приобретает *деятельность двигательного анализатора*. Так, обобщающие свойства словесного раздражителя оказываются более выраженными и стойкими при образовании на данное слово определенного количества условных связей с двигательного анализатора, чем при образовании такого же количества условных связей со зрительного анализатора. Отсюда понятна большая роль разных форм двигательной, в частности игровой и ориентировочной, деятельности. В свою очередь слово организует двигательную активность ребенка.

В чрезвычайной степени возрастает роль двигательного анализатора, когда ребенок начинает говорить сам. Каждое произноси-

мое слово получает свое выражение в определенной комбинации кинетических сигналов от аппарата фонации, обладающих тем же постоянством, которое выделяло слово, слышимое среди всех других членов комплексного раздражителя. В более старшем возрасте овладение письмом добавляет стереотипы кинетических сигналов от движений пишущей руки и зрительных сигналов чтения. Синтез всех этих сигналов и приводит к формированию слова — понятия, «сигнала сигналов», рабочего механизма деятельности второй сигнальной системы мозга человека.

Основные свойства рефлексов второй сигнальной системы. Особенности условных рефлексов второй сигнальной системы наглядно выступают в сопоставлении с рефлексам первой сигнальной системы, которые достигли у человека высокого совершенства. Их изучение, особенно при словесных инструкциях, выявляет совместную деятельность этих систем.

Для специальных исследований свойств второсигнальной деятельности разрабатывали методики, предусматривающие использование словесных раздражителей (А. Г. Иванов-Смоленский, 1934). Из них наиболее широко была распространена методика выработки условных рефлексов на основе речевого подкрепления. Например, экспериментатор дает в руки испытуемому резиновый баллон, соединенный с манометром, включает сигнал (звонок, лампочку) и говорит ему «нажмите баллон». Когда между сигналом и словом образуется связь, испытуемый выполняет это движение, не ожидая приказа. Наряду с описанным используют и другие условные рефлексы выполнения различных движений на световые, звуковые и речевые сигналы без предупреждения или с предварительной словесной инструкцией. Применяют также защитный мигательный, пищевой глотательный и разнообразные вегетативные слюноотделительные, сердечно-сосудистые, потоотделительные, фотохимические и другие рефлексy. Техника их подробно описана в специальном руководстве (С. М. Гальперин, А. Э. Татарский, 1973).

При изучении рефлексов второй сигнальной системы выступили следующие наиболее характерные их свойства.

1. *Непрерывное синтезирование, расширяющее содержание словесных сигналов (возбуждение анализаторного комплекса, выражающего определенное понятие, непрерывно иррадирует).* Оно распространяет сигнальное значение этого понятия на все смежные, т. е. обобщает эти понятия все шире, отвлекаясь все дальше от конкретных частных.

Такое обобщение четко выступало в следующем опыте. У школьника был отработан положительный условный слюнной рефлекс на слово «хорошо» с дифференцировкой слова «плохо». После этого фразы, содержащие слово «хорошо», например «пионеры хорошо отдохнули», вызывали условный рефлекс, а содержание слова «плохо» оказывалось тормозным. Тогда испытали действие фраз, в которых слова «хорошо» и «плохо» были заменены близкими по смыслу, например «пионер прекрасно занимается» или «ученик слабо отвечает». На первую фразу наступила отчетливая условная реакция, на вторую же рефлекс не было. Наконец, были

применены высказывания, которые лишь по самому общему своему значению говорили о хорошем или плохом. Результаты этого опыта представлены в табл. 19.

Таблица 19. Условные слюноотделительные рефлексы на словесные раздражения у 13-летнего мальчика (по В. Д. Волковой)

Номер сочетания	Условный словесный раздражитель	Слюноотделение, капли/30 с	Примечание
50	Хорошо	18	Подкреплено
12	Плохо	1	Не подкреплено
51	Хорошо	16	Подкреплено
1	Ленинград — замечательный город	15	»
1	Школьник не сдал экзамена	2	Не подкреплено
52	Хорошо	15	Подкреплено
1	Брат обижает сестру	1	Не подкреплено
1	Мой брат тяжело заболел	2	» »
1	Вражеская армия была разбита и уничтожена	24	Подкреплено
1	Ученик сдал экзамен на посредственно	10	»

Из табл. видно, что по объективным показателям величины условных рефлексов словесные сигналы «хорошо» или «плохо» непрерывно расширяли свое содержание вплоть до самых общих понятий школьных обязанностей «школьник не сдал экзамены» и патристического сознания «вражеская армия была разбита и уничтожена».

2. *Одномоментность формирования и перестройки временных сигналов системы.* В то время как временные связи первой сигнальной системы вырабатываются лишь постепенно в результате ряда сочетаний, временные связи словесных условных рефлексов образуются сразу в один прием. Например, можно объяснить приезжему, как найти нужный ему дом, и человек, никогда не бывший в этом городе, прямо придет к месту назначения (сколько «проб и ошибок» сделает животное, пока найдет правильный путь в лабиринте?).

Также одномоментно происходит словесная отмена условного рефлекса. Человек, прочитав объявление на дверях столовой «закрывается на ремонт», перестанет туда ходить (сколько дней будет напрасно прибегать на задний двор столовой кормившаяся там собака, пока наступит, наконец, полное угашение ее условного пищевого рефлекса?).

Одномоментно осуществляются во второй сигнальной системе перестройки этих связей и все основные акты условно-рефлекторной деятельности, например выработка дифференцировок («переходите улицу при зеленом светофоре и не переходите при красном»), запаздывания («включив телевизор, подождите, пока появится изображение») и т. д. Прочность таких одномоментно образованных связей и легкость их условного возобновления лежит в основе памяти.

3. *Отображение во второй сигнальной системе временных связей, образованных в первой, и наоборот.* Примером могут служить следующие наблюдения.

У детей вырабатывали условный двигательный рефлекс на звук звонка. После этого в одном из опытов вместо того, чтобы включить звонок, экспериментатор произносил слово «звонок». На это слово испытуемый отвечал той же реакцией, что и на звук звонка. Такое же действие оказывала надпись «звонок» при ее предъявлении испытуемому.

Следовательно, когда мозг человека образует условный рефлекс даже на конкретный сигнал первой системы, то ответная реакция одновременно оказывается связанной и со словесным его обозначением, т. е. сигналом второй системы. Это происходит в результате того, что каждый конкретный сигнал входит как один из членов в синтетический комплекс слова.

Избирательная иррадиация условного возбуждения в пределах словесного комплекса от каждого из его членов проявляется в виде «передачи» связей из первой сигнальной системы во вторую. Так, могут быть «переданы» и дифференцировки, и сложные отношения раздражителей вплоть до полной картины стереотипа. Наоборот, «передача» связей из второй сигнальной системы в первую обнаруживается в том, что условные реакции, выработанные на словесные раздражители, воспроизводятся по сигналам конкретных явлений, которые обозначаются данным словом.

Взаимодействие сигнальных систем совершенствуется с возрастом. Так, словесный отчет детей о действующих конкретных условных раздражителях становится полноценным, лишь начиная с 7—8-летнего возраста.

4. *Отвлеченность понятия, выраженного словом, находится в обратном отношении к прочности его связи с конкретными раздражителями действительности.* Это свойство обнаруживается, например, в следующем опыте.

У ребенка был выработан условный слюноотделительный рефлекс на слово, обозначающее название определенной птицы. Величина рефлекса составляла 7—8 капель слюны. Когда испытывали обобщающее слово «птицы», то оказалось, что оно обладает условным действием даже более сильным, чем первичный словесный раздражитель. Оно дало 10 капель слюны. Однако еще более широкое обобщение, выраженное словом «летают», оказалось менее сильным условным раздражителем слюноотделительного рефлекса, величина которого упала до 4—5 капель. Наконец, наибольшая степень обобщения живых существ словом «живут» имела результатом только 1 каплю слюны.

Следовательно, чем абстрактнее понятие, чем шире сфера его обобщения, чем дальше оно стоит от действительности, тем слабее связь его словесного сигнала с конкретным сигналом основной условной реакции.

5. *Более высокая утомляемость и подверженность внешним влияниям рефлексов второй сигнальной системы по сравнению с первой.* Это, естественно, вытекает из филогенетической молодости и большой чувствительности рефлексов второй сигнальной системы. Поэтому, например, напряженная умственная работа отражается в первую очередь на состоянии словесных рефлексов, в то время как в рефлек-

сах на конкретные раздражители не проявляется еще никаких признаков утомления.

У школьников в начале и конце учебного дня исследовали двигательные условные рефлексы на звук и на произносимое экспериментатором слово «звонок». Оказалось, что условный рефлекс на звук звонка, т. е. осуществляемый по конкретному сигналу, не обнаружил никаких изменений в течение учебного дня. В то же время рефлекс на слово «звонок», т. е. осуществляемый посредством второй сигнальной системы, претерпел значительные изменения. Латентный период условной реакции удлинился, а ее величина снизилась.

Более высокая чувствительность рефлексов второй сигнальной системы к химическим влияниям проявилась, например, в известной последовательности явлений алкогольного опьянения. Вначале утрачивается способность к сознательным, разумным суждениям, т. е. страдает деятельность второй сигнальной системы, и лишь позже начинаются расстройства рефлексов первой сигнальной системы.

Локализация центральных механизмов речевой деятельности и парность работы полушарий. Хотя деятельность второй сигнальной системы, обобщающей и абстрагирующей в виде понятий комплексы разномодальных сигналов, охватывает все основные механизмы мозга (сенсорные, моторные и ассоциативные), выполнение различных актов речевой функции связано с определенными структурами высших отделов мозга человека. Эти структуры, названные *центрами речи*, были выявлены в клинических наблюдениях и обозначены по именам описавших их исследователей (рис. 102). Так, *двигательный центр речи Брока*, поражение которого вызывает расстройство движений, осуществляющих устную речь, находится у основания нижней фронтальной извилины. *Слуховой центр речи Вернике*, при повреждении которого теряется способность понимать смысл услышанных слов, занимает заднюю треть верхней височной извилины. *Оптический центр речи*, патология которого лишает человека возможности узнавать написанное, расположен в ангулярной извилине.

Преимущественная локализация «центров речи» в левом полушарии связана в эволюции мозга человека с ведущей ролью его правой руки. Таким образом, наряду с парностью работы полушарий мозга во многих видах его деятельности существует и не-

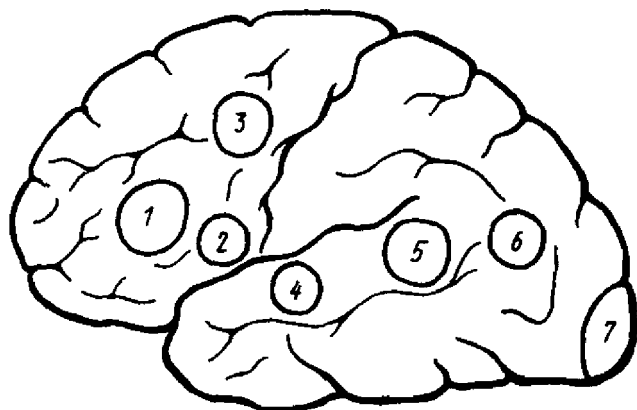


Рис. 102. Расположение некоторых специальных частей анализатора словесных сигналов в коре головного мозга человека:

1 — речевые движения (центр Брока), 2 — артикуляция речи, 3 — движения руки при письме, 4 — анализ звуков речи, 5 — устные словесные сигналы (центр Вернике), 6 — письменные словесные сигналы, 7 — зрительный анализ

которая их неравноценность в отношении реализации его высших функций преимущественно левым полушарием. На этом основании предполагают, что левое полушарие выполняет основные функции второй сигнальной системы. В качестве доказательства приводили наблюдения над больными, подвергавшимися одностороннему лечебному электрошоку.

Когда таким способом угнеталась деятельность левого полушария, резко нарушались речь, понимание слов, способность читать текст, решать логические задачи, но сохранялась способность узнавать окружающие предметы, понимать значение бытовых звуков, например звонка, чтобы открыть дверь, расстановки на столе тарелок, ложек и вилок для приготовления к обеду и т. д., а также эмоциональное восприятие музыки. Когда электрошоку подвергалось правое полушарие, то нарушались понимание бытовых сигнальных звуков и эмоциональное восприятие музыки, но сохранялись все проявления речи устной и письменной.

В пользу мнения о разделенности функций левого и правого полушарий приводят результаты исследования реакций электроэнцефалограммы на словесные и неречевые обращения к человеку. В первом случае реакция десинхронизации была более выражена при отведениях на левой стороне, во втором — на правой. Исследования ЭКоГ, фокальных ВП и импульсных ответов нейронов у кошек показали, что при образовании условного рефлекса вначале наступает синхронизация активности в симметричных участках полушарий, затем регистрируется ее преобладание в полушарии, контралатеральной стороне подкрепления (первые проявления условного рефлекса), и после широкой генерализации активность вновь сосредоточивается в этом полушарии (прочный условный рефлекс).

Типология человека. Для диагностики типологии человека широко применяют методику изучения условных двигательных рефлексов, образуемых на словесном подкреплении. Типологические различия можно обнаружить также в изменениях электрической активности мозга при действии прерывистых раздражений нарастающей интенсивности (рис. 103). Здесь сила, уравновешенность и подвижность нервных процессов отражаются в наиболее переносимой силе раздражителя, превышение которой ведет к запредельному угнетению электрической активности, в степени изменения активности и скорости развития этих изменений. Типологические особенности выявляются и при испытании готовых, сложившихся в течение жизни речедвигательных рефлексов, например в силовых отношениях условного раздражителя (громкость приказа) и рефлекса (величина ответного движения) (рис. 104).

Типологические различия проявляются и в повседневном поведении. Так, описания жизни известных писателей дали основания отнести И. С. Тургенева к сагвиникам, И. А. Крылова к флегматикам, А. С. Пушкина к холерикам, а Н. В. Гоголя к меланхоликам. Наличие у человека двух сигнальных систем, совместно осуществляющих его психическую деятельность, усложнило типологию людей. Кроме различий общих типов нервной системы существуют индиви-

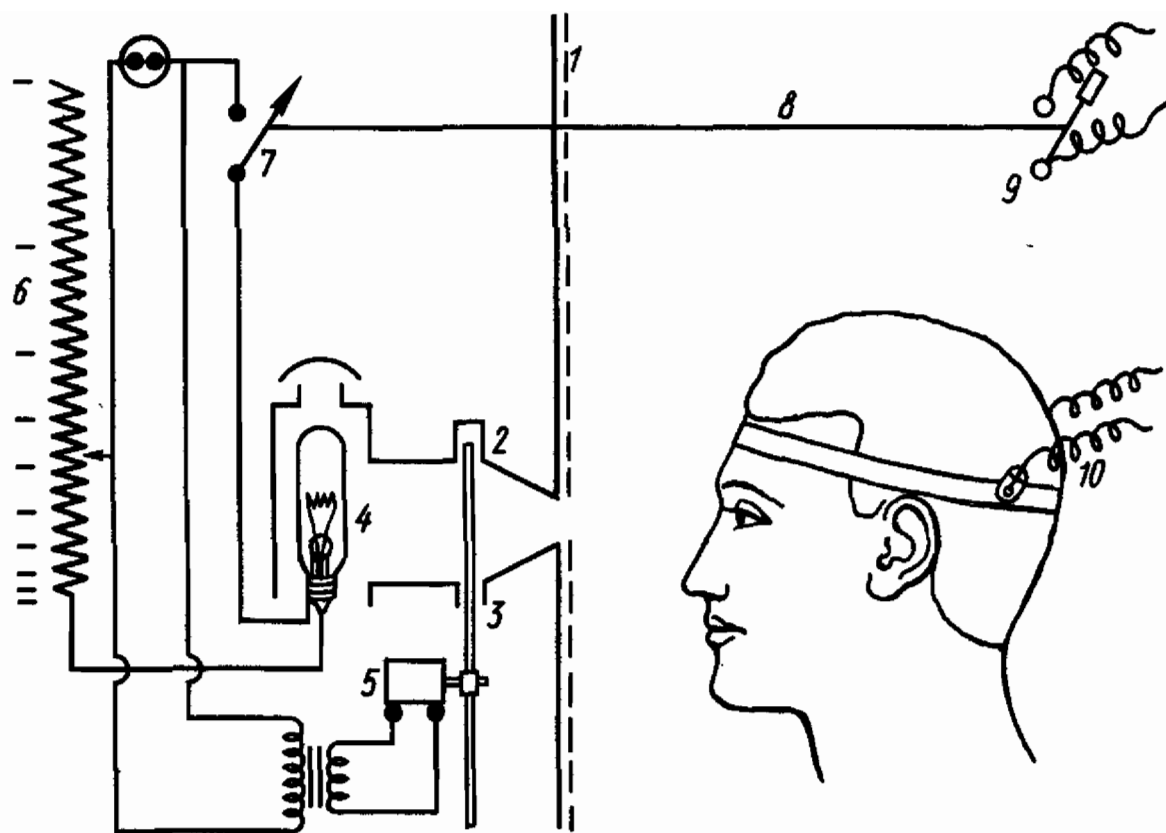


Рис. 103. Установка для исследования изменений основной электрической активности мозга при действии прерывистых раздражений нарастающей интенсивности (по методу М. Н. Ливанова):

1 — металлический экран кабины для испытуемого, 2 — осветитель с лампой (4) и обтюратором (3), вращаемым мотором (5), 6 — реостат ступенчатого наращивания интенсивности светового раздражения, 7 — включение светового раздражения, передаваемое шнуром (8) ключу (9) для отметки на электроэнцефалограмме, 10 — отведение потенциалов мозга

дуальные особенности степени участия словесных и конкретных сигналов в сложной аналитико-синтетической работе человеческого мозга. Они выражаются в объеме использования первой и второй сигнальных систем и определяют специальные типы высшей нервной деятельности человека. Различия эти имеют лишь относительный характер, так как в каждом впечатлении, движении мысли и поступке человека участвуют обе системы при ведущей роли сознательной, словесной.

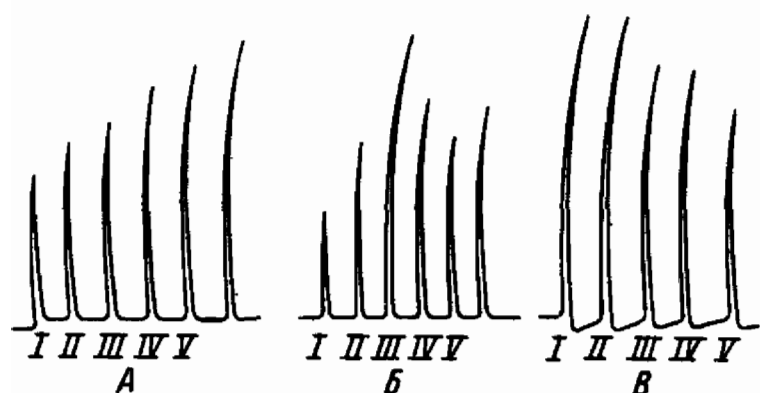


Рис. 104. Индивидуальные различия протекания готовых речедвигательных рефлексов при изменении силы словесного сигнала (регистрируется величина движения, выполняемого по приказу). А, Б, В — реакции у различных исследуемых с большей (А) или меньшей (В) силой нервных процессов:

I—V — степень громкости приказа от очень тихого (I) до оглушающе громкого (V)

По соотношению деятельности первой и второй сигнальных систем встречаются разные типы людей. Крайние случаи таких типологических отношений И. П. Павлов называл мыслительным и художественным. *Мыслительный тип характеризуется резким дминированием второй сигнальной системы над первой и поэтому сильной склонностью к абстрактному мышлению.* Люди, обладающие мыслительным типом, воспринимают окружающее не столько в виде непосредственных ярких картин жизни, сколько в форме словесных, обобщенных его определений. *Художественный тип характеризуется меньшим, чем обычно, преобладанием второй сигнальной системы над первой и поэтому склонностью к конкретному мышлению.* Эти люди, живо и ярко воспринимающие окружающее в образах, звуках, красках, прикосновениях и запахах. Ярким проявлением художественного типа мышления И. П. Павлов считал творчество Л. Толстого. Однако, как правило, люди обладают смешанным (средним) типом нервной деятельности. Более поздние функциональные исследования (О. М. Теплов, 1956) выявили связь состояния нервных процессов с личностными характеристиками человека; также было показано, что высокая чувствительность может компенсировать слабость нервной системы человека и обеспечивать полноценность его деятельности. Исследования в области типологии человека усложняются тем, что необходимо различать общие и частные свойства его нервной системы (В. Д. Небылицын, 1976). *Частные свойства* могут в различной степени проявлять, например, разные сенсорные системы мозга, обуславливая сравнительную выраженность зрительных, слуховых или иных компонентов восприятия. *Общие свойства* характеризуют деятельность интегративных механизмов мозга, определяющих личность человека на всех уровнях ее проявления, осуществляемую главным образом передними областями коры во взаимодействии с подкорковыми структурами. Электрофизиологические исследования показали, что активность именно этих отделов мозга характерна для испытуемых, обнаруживших высокие показатели уровня двигательной и умственной деятельности.

Нейрофизиологические механизмы мышления человека

Изучение того, как мозг «делает мысль», только недавно стало предметом физиологии. Поэтому сведения о нейрофизиологическом механизме деятельности второй сигнальной системы еще крайне ограничены. При современном уровне знаний для характеристики особенностей этой деятельности приходится изучать не столько ее физиологический механизм, сколько локализацию и условия образования возникающих при этом условных связей. В настоящее время накоплены пока разрозненные сведения о нервных процессах, которые разыгрываются в структурах мозга человека при его мыслительной деятельности. Некоторые результаты получены при выяснении

общих вопросов отражения процессов мышления человека в электрических показателях активности нервных механизмов мозга, а также в изучении процессов восприятия, принятия решений и формирования понятий. Однако здесь еще остаются неясные и спорные вопросы, начиная со значения электрических показателей для определения нервных процессов и кончая проблемой интеллекта человека.

Электрические показатели основных процессов деятельности мозга человека. Мозг человека, как и животных, генерирует электрические потенциалы фоновой ритмики, отвечает вызванными потенциалами на афферентные раздражения, развивает сверхмедленные потенциалы, обнаруживает импульсацию отдельных нейронов. По этим показателям можно до некоторой степени судить о протекании нервных процессов в высших отделах мозга, оценивать сравнительное участие его структур в формировании и осуществлении актов высшей нервной деятельности.

Основная ритмическая активность. Отводимая от поверхности головы человека *электроэнцефалограмма* (ЭЭГ) сохраняет (особенно в затылочных отведениях) правильную форму альфа-ритма с частотой 8—12 колебаний/с лишь при полном физическом и психическом покое, в темноте. Освещение и другие средства привлечь внимание, волевые усилия и умственная деятельность вызывают замену альфа-ритма более быстрым бета-ритмом и еще более быстрыми низкоамплитудными колебаниями, наступает десинхронизация электрической активности мозга. Возможность судить по десинхронизации об условном возбуждении высших отделов мозга человека была обнаружена случайно, когда ее вызвали включением света, и оказалось, что только один звук щелчка даже без света может вызвать десинхронизацию.

Уже в первых работах по условной десинхронизации ЭЭГ у человека (Дж. Нотт, Ч. Генри, 1941) было отмечено постепенное уменьшение ее выраженности вплоть до полного исчезновения при повторных стереотипных сигналах. Это было в дальнейшем детально изучено (Е. Н. Соколов, 1956). Другое свойство изменения ЭЭГ человека при условно-рефлекторной деятельности заключалось в том, что возникновение процессов внутреннего торможения сопровождалось, как и в опытах на животных, замедлением основной ритмики и развитием высокоамплитудных медленных волн.

Однако в ряде случаев развитие различных видов внутреннего торможения не сопровождалось появлением медленных волн. Эти обстоятельства, а также то, что во многих опытах с запаздыванием и дифференцированием испытуемые становились сонливыми, в дальнейшем дали основание предположить, что медленные волны при тормозных процессах отражают развитие сонного состояния (Н. П. Бехтерева, 1974); были также обнаружены явления синхронизации волн ЭЭГ с ритмом раздражения, что расценивается как показатель для оценки состояния нервных процессов и их готовности к движению в высших отделах мозга (М. Н. Ливанов, 1972).

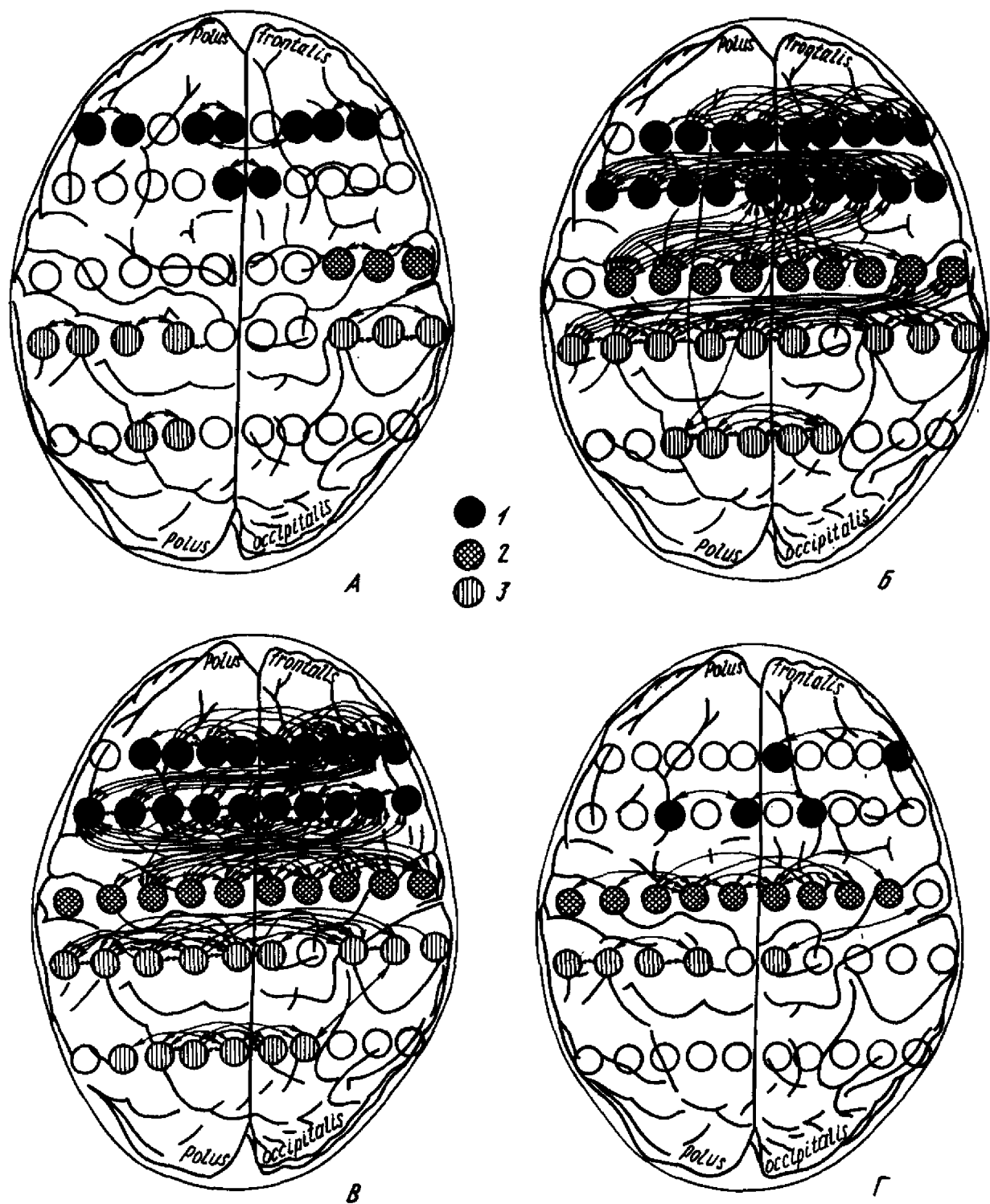


Рис. 105. Взаимосвязь ритмов ЭЭГ человека в разных отведениях во время умственной работы. А — исходное состояние; Б — через 15 с после начала решения задачи; В — то же, через 25 с; Г — после решения задачи (по М. Н. Ливанову): 1 — коррелирующие участки в лобной области, 2 — то же, в двигательной области, 3 — то же, в задних отделах коры; стрелками показана высокая корреляция

Успешно развиваются попытки использовать с этой целью характер взаимодействия структур мозга, оцениваемый пространственным распределением их синхронной активности. Так, усиление пространственной синхронизации главным образом в лобных отведениях наблюдали при умственной деятельности (рис. 105). Расположение

зон синхронизированной активности зависело от характера выполняемых двигательных навыков, а у детей отражало особенности становления функций речи. Показатели пространственной синхронизации используют для оценки функционального состояния мозга человека и диагностики нарушений его деятельности (О. М. Гриндель, 1980). Динамика последовательности изменения ЭЭГ дала новые сведения о функциональном значении пространственно-временной организации потенциалов мозга человека.

Таким образом, несмотря на имеющиеся разногласия в оценке показателей ЭЭГ для суждения об основных процессах высшей нервной деятельности человека, принято считать, что *реакция десинхронизации основной ритмики ЭЭГ может свидетельствовать о корковом возбуждении, а ее замедление с возрастанием амплитуды*

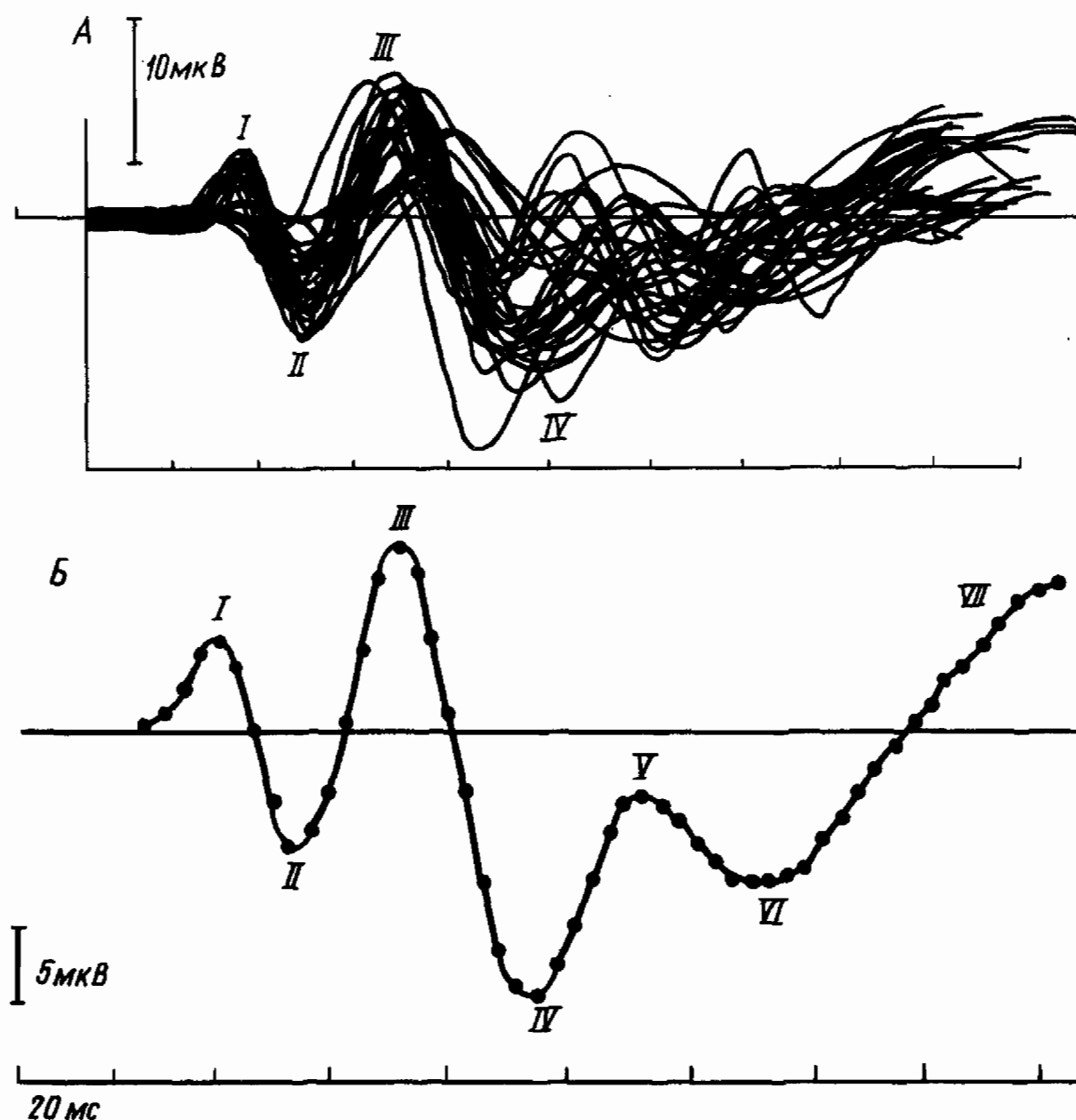


Рис. 106. Наложение записи ВП при повторных раздражениях (А) и их усреднение (Б)
(по Л. Циганеку):

цифрами обозначены негативные и позитивные волны ВП

волн — о корковом торможении, переходящем в сонное. Дистантная синхронность волн ЭЭГ в разных корковых полях указывает на готовность к движению нервных процессов между ними.

Вызванные потенциалы. Вызванные потенциалы (ВП), регистрируемые с участков поверхности головы, соответствующих исследуемым проекционным полям мозга человека, имеют сложный характер комплекса позитивных (П) и негативных (Н) колебаний потенциала, они обозначаются порядковым номером или цифрой своего латентного периода в миллисекундах (рис. 106). По аналогии с ВП животных ранние (60—100 мс) компоненты ВП человека были определены как первичные, специфические, отражающие модальность раздражителя, а поздние (более 100 мс) — как вторичные, неспецифические, отражающие деятельность с участием подкорковых структур (Д. Линдсли, 1969). Однако дальнейшие исследования показали, что некоторые ранние компоненты ВП человека происходят из подкорковых структур ассоциативной коры, а в состав поздних компонентов могут входить потенциалы, возникающие в модально специфичных корковых зонах.

В отличие от стабильности характеристики ВП у экспериментальных животных (в состоянии наркоза) ВП человека отличается чрезвычайной вариабельностью. Поэтому обычно пользуются их автоматическим усреднением путем многократных наблюдений при максимальном единообразии фона, на котором ведется наблюдение. Характеристика ВП может изменяться при предъявлении стимулов, имеющих разные физические свойства, например зрительные образы разной конфигурации (рис. 107). Повторение стимулов вызывает «привыкание» в виде снижения величины ВП, наиболее выраженное для слуховых ВП.

Показатели ВП используют для объективной оценки состояния сенсорных функций.

Так, аудиометрический порог, определяемый по наиболее высокоамплитудным компонентам H_{90} и P_{160} , превышал субъективный порог на 3—5 дБ. Предъявление испытуемым шахматных рисунков вызывало в зрительном ВП максимальное увеличение амплитуды компонента H_{200} при угловом размере клеток 10° , при расплывчатом изображении (расфокусировка) уменьшалась амплитуда основных компонентов $P_{180-230}$, $H_{220-260}$ и возрастал латентный период компонентов $H_{150-170}$. По области распространения ВП на применение стимулов разной модальности определяется локализация зон корковой проекции сенсорных систем, которые в значительной степени перекрывают друг друга.

При выработке условных рефлексов на световые или звуковые сигналы возникающие на них ВП увеличивали амплитуду некоторых поздних компонентов, чаще $P_{150-200}$. Если вызвать зрительные ВП от разных областей головы в разные периоды паузы между сигналом и подкреплением следового двигательного условного рефлекса, то их синхронизация возрастает по мере выработки и укрепления, достигая максимума перед началом движения.

Исследования ВП человека, ставшие эффективными после разработки техники их усреднения и дающие возможность тонкого ана-

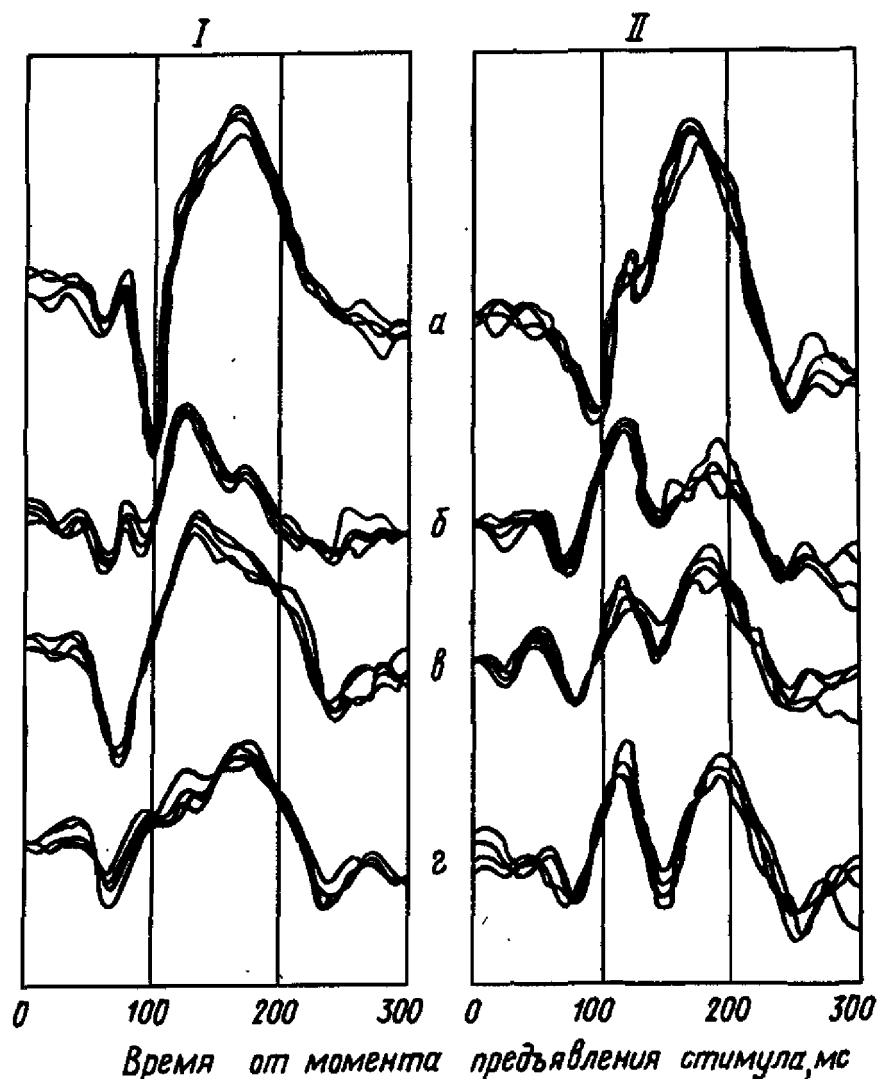


Рис. 107. Изменение ВП у двух испытуемых (I и II) при предъявлении разных световых фигур (по К. Уайту): а — шахматное расположение черных и белых клеток, б — горизонтальные линии, в — круги, г — радиальные линии

лиза по компонентам ВП, не повторяли историю более ранних ЭЭГ-исследований простых условных рефлексов, а сразу были нацелены на изучение нейрофизиологических механизмов актов мыслительной деятельности, о чем пойдет речь в последних разделах этой главы. Анализ вызванных потенциалов, особенно его поздних компонентов, в зависимости от локализации отведения и характера применяемых раздражителей может дать информацию о пространственно-временной динамике процессов возбуждения в структурах мозга, осуществляющих срочные сенсорные и моторные функции.

Сверхмедленные потенциалы. Сверхмедленные потенциалы человека (СП) стали предметом исследования сравнительно недавно. Они подразделяются по длине периода на секундные (5—12 колебаний/с), минутные (0,5—4,0 колебаний/мин), «часовые качания» (группы 15—20 волн с часовой периодичностью) и «блуждающие вспышки» (возникают без видимой закономерности) (Н. А. Аладжалова, 1962). СП усиливаются и учащаются при физических и умственных

нагрузках и являются подвижными показателями некоторых видов мыслительной деятельности. Проводили длительные отведения СП человека с поверхности головы и через хронически вживленные с лечебной целью электроды. Описана изменчивость СП при разном функциональном состоянии, речевой деятельности, тестах на запоминание и воспроизведение. На основании этих наблюдений предложена классификация СП мозга человека, выделяющая дзета-волны для секундного диапазона, тау-волны для декасекундного диапазона и эpsilon-волны для минутного диапазона (В. А. Илюхина, 1981). Показано, что при состоянии тревоги и умственном напряжении дзета-волны становятся короче, а тау- и эpsilon-волны увеличиваются при переходных состояниях и сне. Анализ изменений основных компонентов СП различных структур мозга при некоторых заболеваниях оказался перспективным средством тонкой диагностики его состояний или деятельности.

Особым видом СП человека является условная негативная волна (УНВ), или «волна ожидания» (рис. 108), возникающая после сигнала, который предупреждает о предстоящей команде к действию (Г. Уолтер, 1965). Исследование условий ее возникновения и зависимости формы от предстоящих действий показало, что ранние и поздние стадии развития волны могут иметь разное происхождение в структурах мозга. На примере выполнения испытуемым простой зрительно-двигательной реакции найдено, что в зависимости от модальности ожидаемого сигнала в УНВ будут выражены те или иные компоненты. Так, при ожидании зрительных сигналов наиболее выражены были ранние компоненты УНВ в теменной области, а при определении порогов здесь возрастала амплитуда ее поздних компонентов. По временным характеристикам *сверхмедленные потенциалы отражают главным образом относительно стойкие состояния систем мозга человека, уровень их возбудимости и готовность к деятельности, в частности наличие настройки на определенный вид деятельности, в том числе мыслительной.*

Нейронная активность человеческого мозга мало доступна. Ее изучение стало возможным лишь у больных, которым с лечебной целью в различные структуры мозга вживляли множественные иглольчатые электроды. Реакции нейронов моторной коры человека исследовали на различные сенсорные раздражения. При отведении мультиклеточной активности нейронов коры и различных подкорковых структур изучали возможные коды, с помощью которых передается сенсорная информация и в которых, возможно, отражается ассоциативно-логическая деятельность мозга. Для разделения импульсных потоков, регистрируемых одновременно от нескольких нейронов, использовали метод их амплитудной дискриминации для классификационного анализа и динамической селекции возникающих паттернов мультиклеточной активности (рис. 109). На этом пути ведутся поиски подходов к решению фундаментального вопроса о том, как на нейронном уровне *организуются нейрофизиологические*

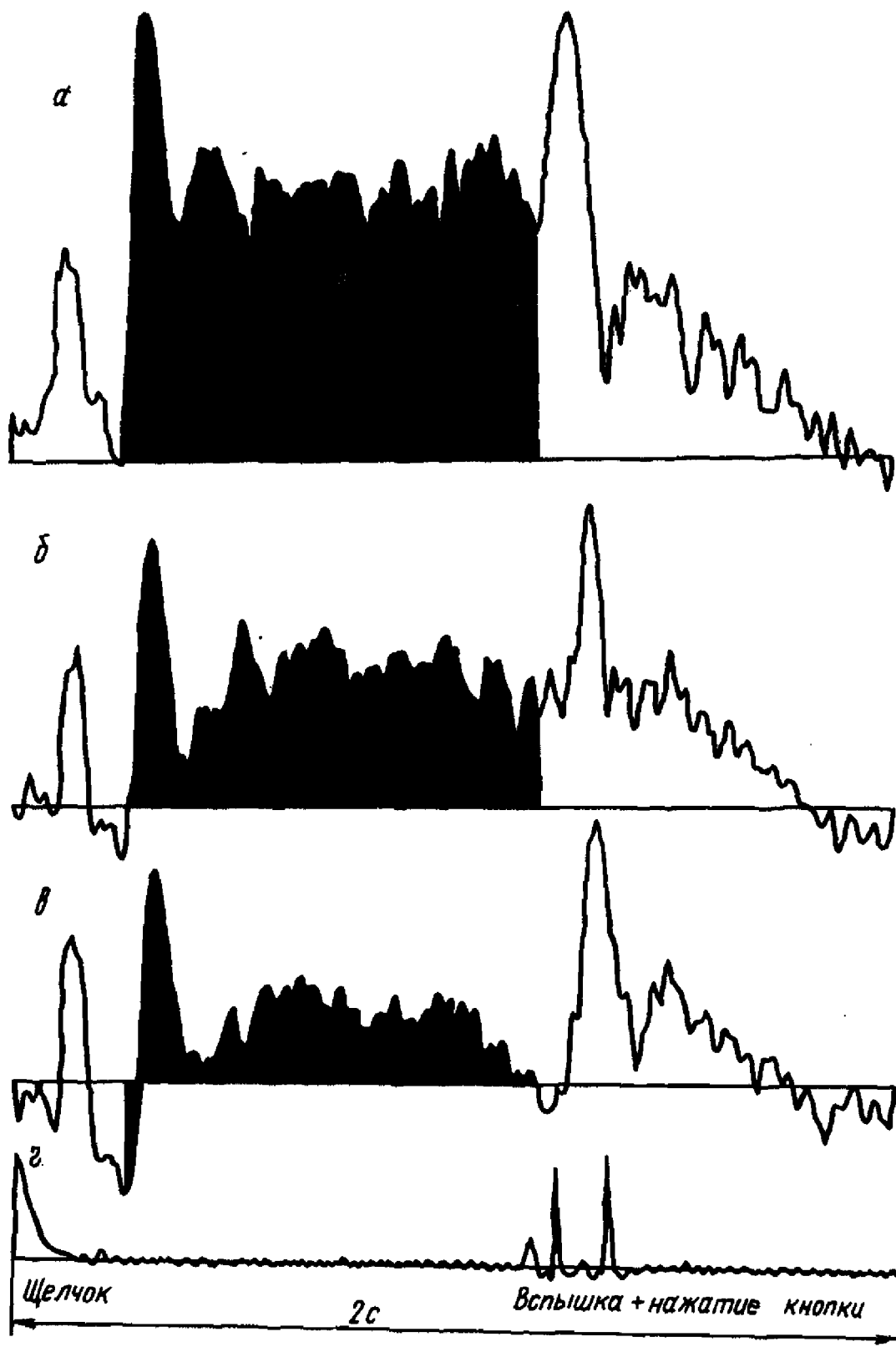


Рис. 108. «Волна ожидания» (зачернена) после ВП на щелчок, предупреждающий о предстоящей команде вспышкой света на нажатие кнопки (по У. Уолтеру):

а — если ожидание команды оправдывается в 100 % случаев; *б*, *в* — если после предупреждения не следует команда в 50 и 75 % случаев соответственно, *г* — отметка раздражения

механизмы мозга, осуществляющие различные акты мыслительной деятельности человека.

Некоторые общие вопросы отражения мышления человека в электрических показателях активности нервных механизмов мозга. Первые, казалось бы, многообещающие факты о связи ЭЭГ с психической деятельностью породили надежды на то, что найден язык, на котором мозг «расскажет», как он работает, «рождая» мысли. Однако вскоре наступило разочарование. Оказалось, что по электрическим показателям не всегда можно с уверенностью судить даже об основных центральных нервных процессах. Тем бо-

лее по этим показателям трудно расшифровать сложные акты мыслительной деятельности человека, даже не пытаясь определить их содержание. Предпринимаемые в этом направлении попытки сталкивались прежде всего с принципиальными ограничениями методов электрофизиологического исследования, идентифицирующих, как правило, функциональное состояние и локализацию исследуемых процессов лишь суммарно, теряя в усреднении картину их тонкой организации.

Большое внимание привлекало использование электрических показателей взаимосвязанной активности нейронов, которые образуют популяции, участвующие в актах мыслительной деятельности мозга человека. Полученные результаты проведенных широких исследований, в которых сопоставляли электрические и другие показатели, дали основание для постановки вопроса «можно ли в каком-то виде физиологической активности отыскать рисунок, который будет характерен для какой-то определенной мысли, фразы и т. п.?» (Н. П. Бехтерева, 1972). По мнению некоторых исследователей, уже сейчас есть основание для принципиальной возможности дать положительный ответ на этот вопрос. Не вызывает сомнений предположение, что, поскольку мозг — материальный субстрат процессов, осуществляющих мыслительную деятельность, в его активности можно ожидать проявления разных видов этой деятельности.

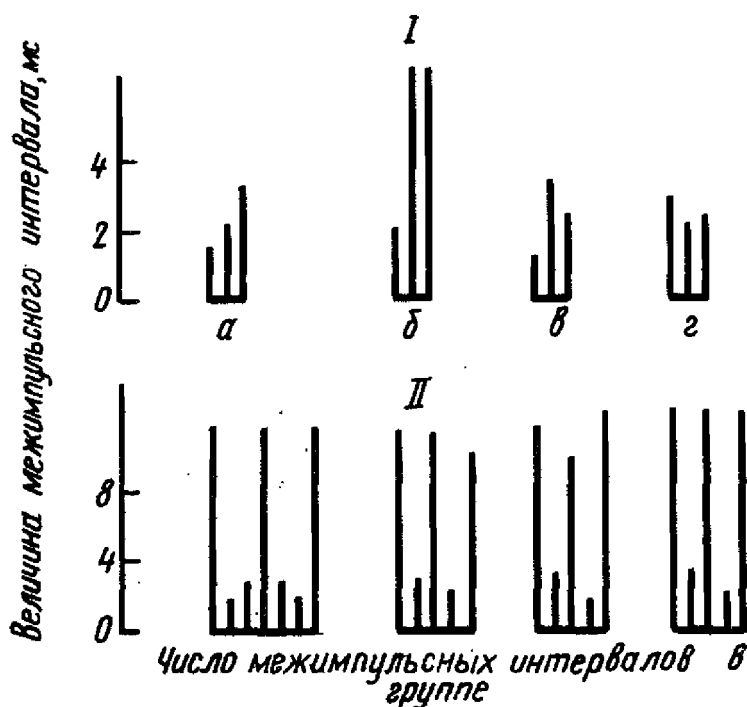


Рис. 109. Кодирование разных гласных фонем речи в различных группах импульсов с определенными интервалами между ними, обнаруженные при анализе мультиклеточной активности бледного шара у двух исследуемых (I, II) (по Н. П. Бехтеревой):

а — до предъявления логической задачи, б — через 15 с после начала решения, в — то же, через 25 с, г — после решения задачи

Что же могут представлять собой такие проявления нервной деятельности мозга, лежащие в основе того или иного мыслительного акта? По-видимому, речь должна идти об очень тонко специализированных интегративных процессах возникновения в структурах мозга сложнейших мозаик активности, которые были обозначены как «констелляции» (А. А. Ухтомский, 1945), а сейчас часто называются английским термином «паттерны». Конечно, возникающие узоры активности в структурах мозга, отражающие увиденный предмет или мысли о нем, несут такую информацию на своем «языке».

Задача перевода с языка нейрофизиологии на язык психологии связана с проблемой кодирования нервной системой получаемой информации. Если нервные механизмы кодирования сигналов простых признаков (главным образом физических свойств и параметров воспринимаемых событий) в какой-то мере изучены (Д. Х. Перкел, Т. Х. Баллок, 1968), то в изучении нервных механизмов кодирования информации при осуществлении высших функций мозга делаются лишь первые шаги. Ряд принципиальных вопросов о направлении и перспективах таких исследований поднят при изучении мозговых кодов психической деятельности (Н. П. Бехтерева, 1977).

Известное представление о быстрой временной «развертке» нервных процессов, реализующих некоторые акты мышления, получено по показателям ВП, компоненты которых выражают соответственно 1-й этап сенсорного анализа физических свойств (0—100 мс), 2-й этап осознания его значения (100—200 мс) и 3-й этап принятия решения и подготовки к действиям (200—300 мс). Исследование взаимосвязи динамики СП структур мозга человека при различных актах мыслительной деятельности может заполнить разрыв и быть связующим звеном между показателями нейронного и системного уровней их изучения.

Объективное и субъективное. Не все воспринимаемые раздражения обязательно отражаются в сознании, т. е. вызывают яркие впечатления во второй сигнальной системе. Однако это не означает, что они остаются вне сферы высшей нервной деятельности. Например, можно выработать условный рефлекс даже на субсенсорное раздражение — на неслышимый звук. Факт выработки условного рефлекса свидетельствует о том, что такое субсенсорное звуковое раздражение достигло коры больших полушарий, участвовало в образовании временной связи, но не irradiировало на словесные комплексы второй сигнальной системы, очевидно, ввиду малой интенсивности. С другой стороны, мысленное представление, например, о движении получает объективное выражение в характере электрической активности мозга (рис. 110).

Как возникла способность нервных процессов выражать свою деятельность субъективными переживаниями? В самом общем виде можно предположить, что субъективное, чувственное сопровождение актов центральной нервной деятельности возникло в эволюции форм отражения окружающего мира: при этом фрагментарные

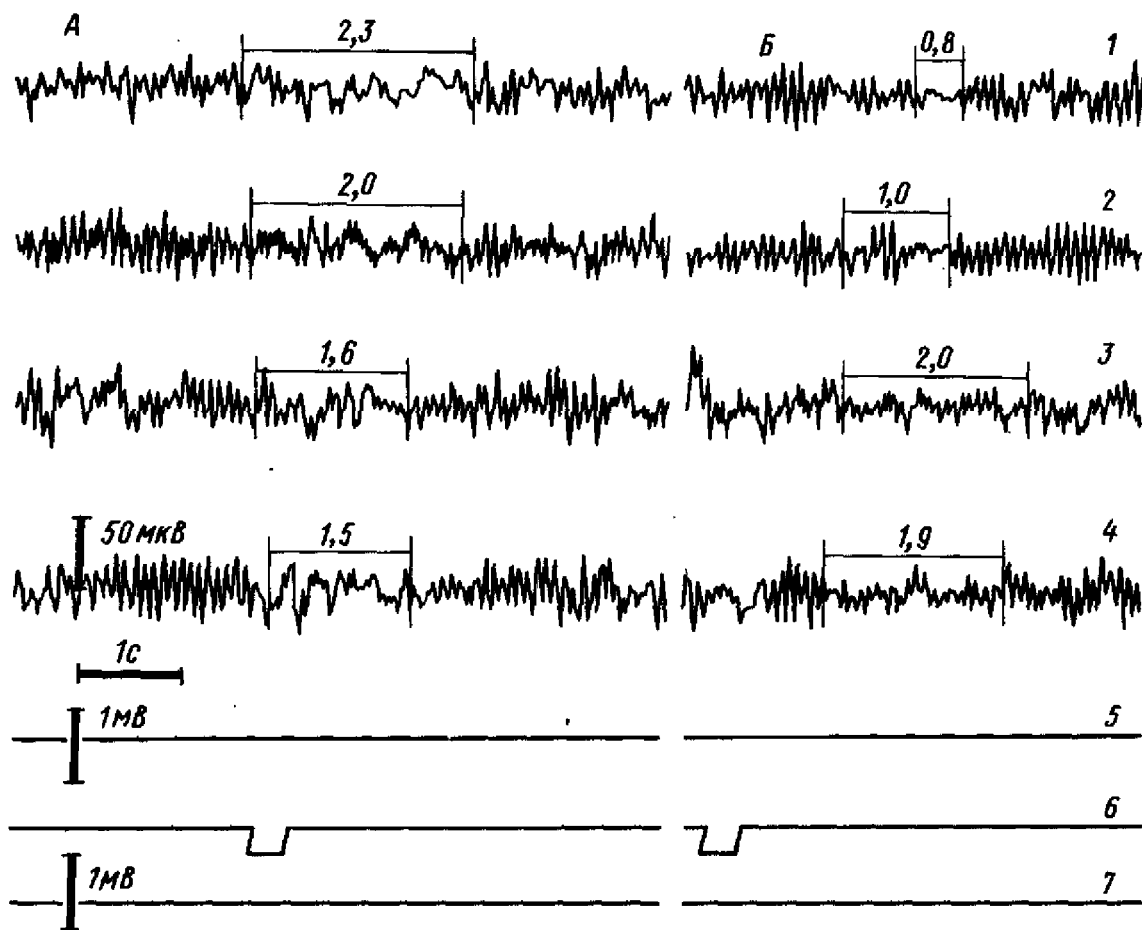


Рис. 110. Реакции ЭЭГ баскетболиста на представление о своем движении броска мяча в корзину (А) и такого же движения другого спортсмена (Б) (по М. П. Ивановой):

1—4— области отведения ЭЭГ (1— правая затылочная, 2 — левая затылочная, 3 — правая двигательная, 4 — левая двигательная), 5, 7 — ЭМГ сгибателя кисти и трицепса, 6 — отметка команды; цифрами над записями ЭЭГ обозначено время десинхронизации α -ритма

отражения различных признаков, явлений внешнего мира разными сенсорными системами стали объединяться новым высшим аналитико-синтетическим механизмом мозга в слитное целостное мгновенное его восприятие в виде субъективного образа.

От старых психологических представлений сохранилось обыкновение подразумевать под психическим только субъективную сторону высшей нервной деятельности. Нередко психическому даже противопоставляют физиологическое как объективную его сторону. Однако, как подчеркивал И. П. Павлов, *образование условных рефлексов — это и есть элементарная психическая деятельность*.

Существуют предположения о возможных нейрофизиологических механизмах мозга человека, на основе деятельности которых могут возникать явления сознания. Считают, что эти механизмы состоят из чрезвычайно усложненных пластичных сетей нейронов, кооперативное взаимодействие которых создает текущие образы (Дж. Сентаготаи, 1975). Так, исходя из наличия определенной последовательности в активации нейронных ансамблей, охватывающей в известном

порядке обширные территории коры, динамическую картину таких «циклических траекторий» рассматривают как нервный субстрат сознания (В. В. Дубикайтис, 1982).

Сходный принцип кооперативной деятельности нейронов, агрегаты которых создают паттерны «ансамблевой информации», лежит в основе представления о том, что взаимодействие этих паттернов организует слитное надклеточное объединение, невероятное с точки зрения термодинамики, и его негэнтропия создает особое выражение деятельности мозга — сознание (Е. Джон, 1982).

Предполагают, что возникновение психических явлений начинается с их элемента — субъективного ощущения связанного с интеграцией отдельных процессов восприятия, в котором играют важную роль обратные связи от ассоциативных областей коры и подкорковых центров эмоций и мотиваций вновь к областям первичных проекций. Здесь происходит слияние сенсорных возбуждений и возникает ощущение (А. М. Иваницкий, 1987).

Самый факт возникновения и развития свойства субъективного выражения рефлекса указывает на то, что это — приспособительное явление. Тогда, естественно, возникает вопрос: в чем его эволюционное значение, какие выгоды принесло это свойство механизму высшей нервной деятельности? Здесь возможны разные предположения. Например, это свойство могло возникнуть как способ идеального синтеза членов сложных комплексов в единое целое. Не исключены и другие версии. Существует большое поле для исследований, сближающих психологию и физиологию вплоть до полного «слития субъективного с объективным» (И. П. Павлов, 1933).

Восприятие окружающего мира. В отличие от животных, воспринимающих события по их биологическому значению, человек познает окружающий мир в понятиях, сложившихся в историческом и индивидуальном опыте его социального существования. Это восприятие имеет активный характер, выражающийся прежде всего избирательным вниманием. Оно проявляется в ЭЭГ разной степенью десинхронизации в зависимости от сигнального значения стимула. Так, образование ассоциации со звуковым сигналом (привлекая к нему внимание) приводит к усилению активности слуховой коры, что выражается укорочением латентных периодов и увеличением амплитуды ВП. С другой стороны, снижение внимания, например, при многократных повторениях, не вносящих ничего нового, приводит к уменьшению их выраженности. При исследовании «сенсорного внимания» (различать сигналы) и «моторного внимания» (действовать по сигналу) оказалось, что в первом случае более активны теменно-затылочные отделы мозга правого полушария, а во втором — премоторные отделы левого полушария.

Условная десинхронизация ЭЭГ у человека в значительной мере зависит от его индивидуально различного отношения к обстановке опыта, к применяемым воздействиям, к тому, чтобы быть объектом

эксперимента. Все это выражается в характере осмысленной ориентировочной реакции, спонтанно вызывающей феномен десинхронизации, стойкость которой связана с условиями угашения, предшествующего началу выработки условного рефлекса. Условное воспроизведение реакции десинхронизации при выработке простых двигательных условных рефлексов на звук, сочетаемый со светом, имеет регулярный характер, если у испытуемого наблюдается хорошо выраженный альфа-ритм, что свидетельствует о его спокойном состоянии. Показано, что при совпадающих запаздывающих и следовых условных рефлексах эта реакция приурочивается ко времени подкрепления и прекращается при угашении рефлекса. Однако если испытуемый находился в полудремотном состоянии, когда имели место нерегулярные разночастотные колебания ЭЭГ с элементами тета-ритма, то реакция на условный раздражитель заключалась во вспышке альфа-ритма, что могло указывать на восстановление нормального уровня восприятия.

С особым вниманием воспринимает человек все, что близко его затрагивает и волнует. Это видно по электрическим показателям реакций мозга на индифферентные и эмоциогенные слова. Изучение соматосенсорных ВП выявило высокую положительную корреляцию компонента H_{20} с сенсорной чувствительностью, а P_{300} — с оценкой ситуации (А. М. Иваницкий, 1976). Эксперименты с предъявлением фонемных звуков, имеющих смысл, и бессмысленных показали, что умственное напряжение, которое связано с оценкой, проявляется в выраженности компонентов $H_{350-600}$ слуховых ВП, возникающих в центральных и средневисочных областях мозга. Восприятие информации и ее запоминание связаны с перестройкой деятельности высших отделов мозга, выражающейся в повышении уровня синхронизации ритмической активности корковых полей (М. Н. Ливанов, 1980).

Исследование пространственно-временной организации нейронной активности мозга человека при восприятии звуков разной тональности и фонем произносимых слов привело к выделению определенных кодов этих сигналов. Показана специфичность паттернов мультиклеточной активности нейронов не только к акустическим, но и семантическим характеристикам воспринимаемых слов. Например, слова, относящиеся к одному понятию, и определения этого понятия вызывают появление сходных паттернов мультиклеточной активизации (Н. П. Бехтерева, 1974, рис. 111). Сопоставления данных психологических и физиологических исследований привели к заключению, что важный нейрофизиологический механизм саморегуляции процессов восприятия состоит в том, что в зависимости от содержания речевого обращения к человеку иридобазальные отделы префронтальной коры становятся источником положительных или отрицательных влияний на неспецифические системы ствола мозга, которые по восходящим путям регулируют функциональное состояние высших отделов мозга.

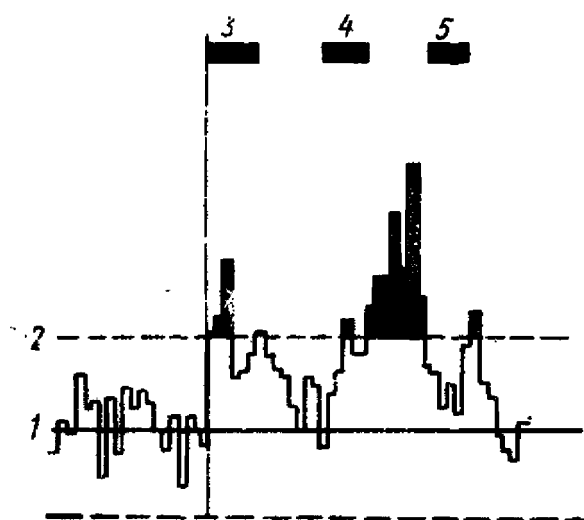


Рис. 111. Постстимульная гистограмма нейронной популяции в хвостом ядре мозга человека при диагностической регистрации через лечебные электроды в тексте обобщения двух слов (по Ю. Л. Гоголицину, Ю. Д. Кропотову):

1— средняя частота импульсов; 2— уровень средней частоты, достоверно отличающийся от фоновой, 3— первое слово, 4— следующее слово, 5— сообщаемый ответ испытуемого, бин гистограммы 100 мс

Принятие решений. Очень многие акты мышления человека связаны с *принятием решений*. Выбор альтернатив происходит и при опознании увиденного образа, и при формировании стратегии целесообразного поведения. Начиная с прошлого столетия и до недавних пор, время, требуемое для принятия решения, определяли по разнице латентных периодов реакций человека на простой сигнал и реакций, связанных с опознанием значимого сигнала для выбора нужного движения. Для того чтобы оценить распределение времени между сенсорными, центральными и моторными процессами, измеряли разности латентных периодов реакции и сенсорного ВП коры. Однако такой способ недостаточно точен. Поэтому более достоверные результаты получены при сопоставлении времени двигательной реакции на простой сигнал, не требующий его опознания, с временем восприятия этого сигнала.

Время восприятия определяли методом так называемой обратной маскировки. Этот метод заключается в нахождении минимального временного интервала от момента подачи исследуемого стимула до сильного возбуждения, при котором не происходит подавления ВП.

При выполнении задач на опознание изображений и выбор слов, ассоциирующихся с предлагаемыми или противоположными по смыслу, наблюдали увеличение коэффициента кросс-корреляции потенциалов ЭЭГ (при стартовой команде на 10 %, а при выполнении задания на 40 %) главным образом между передними и задними отделами мозга. Такая дистантная синхронизация демонстрирует широкий охват структур мозга связями динамической активности. Вместе с тем успех или неудача в решении арифметических задач и выборе фигур по условиям эксперимента определили повышение или понижение уровня синхронизации потенциалов лобных, теменных и затылочных областей.

Описаны опыты, в которых сравнивали характеристики зрительных ВП при простой зрительно-моторной реакции и реакции с выбором в условиях равенства физических свойств сигнала. Принятие

решения о выборе не только удлиняло латентный период ВП, но резко увеличивало амплитуду его поздних компонентов, особенно в теменном отведении (рис. 112). При опознании изображений с размытыми контурами увеличивалась амплитуда позднего негативного компонента ВП, а в условиях, не требующих напряжения восприятия, его амплитуда уменьшалась.

На параметры ВП оказывало влияние *информационное содержание* действующего стимула. В принятии решения большую роль играет *мотивация*, нейрофизиологический механизм которой связывают с взаимодействием процессов восприятия и сложившихся ассоциаций (П. В. Симонов, 1983).

Принятие решения является сложным последовательно развивающимся процессом, который ведет к достижению определенной цели. Его нейрофизиологический механизм включает в себя выбор стратегии и исполнительных систем для осуществления единой целенаправленной деятельности. Такой выбор даже при полной информации о событиях начинается с весьма расплывчатых сопоставлений, по мере использования имеющейся информации происходит уточнение альтернатив и они становятся все более четкими, их качественные оценки приобретают количественные характеристики, по которым сознательно или бессознательно «вычисляется» приоритет того или иного решения. Однако в реальной жизни человек вынужден принимать решения при очень неполной информации, и поэтому

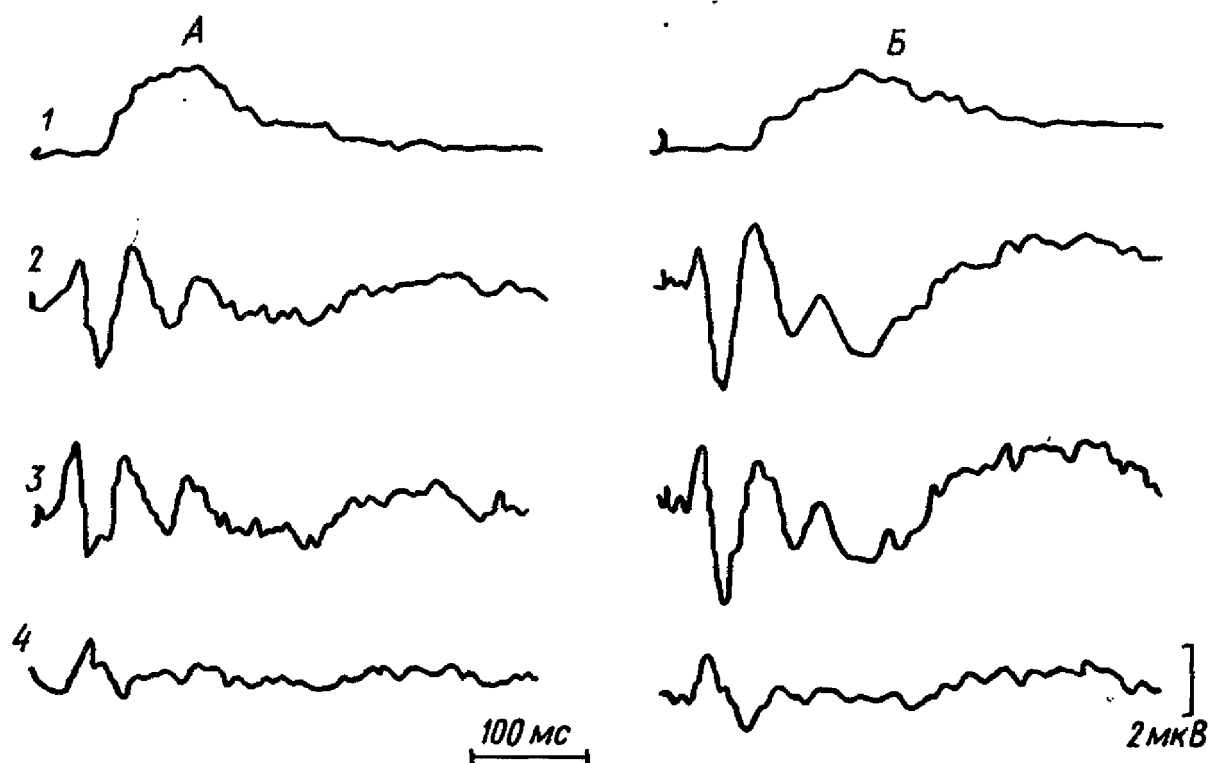


Рис. 112. Изменения при выборе зрительного сигнала латентного периода двигательной реакции (1) и выраженности ВП в затылочном (2), теменном (3) и лобном (4) отведениях. А — простые реакции; Б — реакции с выбором (по Ю. М. Забродину, А. Н. Лебедеву)

на всех этапах процесс принятия решения оказывается протекающим в условиях большой неопределенности.

Каким же образом человеческий ум способен находить правильные решения, когда он не имеет возможности произвести выбор соответствующих альтернатив на основе их точной количественной оценки? Здесь проявляется уникальное свойство мозга оперировать качественными понятиями, которые выражаются словами. Эти понятия послужили основой математических представлений «лингвистических переменных» (Л. Заде, 1976), где целое определяется как «нечеткое множество», состоящее из элементов, характеризующихся «функцией принадлежности» к нему в пределах от 0 до 1.

На примерах решения лабиринтных задач, проблемных ситуаций и оценок взаимосвязи нейронов рассмотрены некоторые приложения теории размытых множеств к нейрофизиологии и физиологии высшей нервной деятельности, особенно в исследовании процессов мышления человека (О. Г. Чораян, 1979).

Формирование понятий и интеллект человека

Творческое мышление человека связано с образованием все новых понятий. Каждое слово представляет собой «сигнал сигналов», т. е. прочно объединенный, но вместе с тем чрезвычайно подвижный комплекс конкретных раздражителей, которые обобщены в понятии, выражаемом данным словом. Однажды образовавшись, такой комплекс начинает вбирать в себя новые конкретные раздражители, ассимилирует одни из них, дифференцирует другие и изменяет свое содержание.

Характерная особенность формирования понятия человеком состоит в том, что одно и то же понятие может быть образовано из разного «материала» его восприятий и действий в зависимости от условий жизни. Поразительным примером этого может служить образование всех понятий, обуславливающих умственное развитие человека, у слепоглухонемых. Несмотря на крайнее ограничение их восприятий и средств общения, при отсутствии зрения, слуха и устной речи использование одной только тактильной рецепции в сочетании с управляемыми действиями позволило в результате терпеливого и настойчивого воспитания с раннего детского возраста сделать из них сознательных людей, способных к творческому мышлению.

О некоторых проявлениях нейрофизиологического механизма формирования понятий на примере мыслительной деятельности слепоглухонемых дает известное наблюдение за движением нервных процессов в зонах проекций сенсорных систем (рис. 113).

Например, у зрячего представления о цветке создает доминантный очаг в зрительной коре, у слепоглухонемого это понятие реализуется доминантным очагом в зоне проекции тактильной рецепции. Вместе с тем слепоглухонемой полностью владеет этим понятием, может описывать разные цветы, объяснять, как они растут, обсуждать их свойства, хотя сформировавшееся в него понятие имеет не зрительное, а осязательное происхождение.

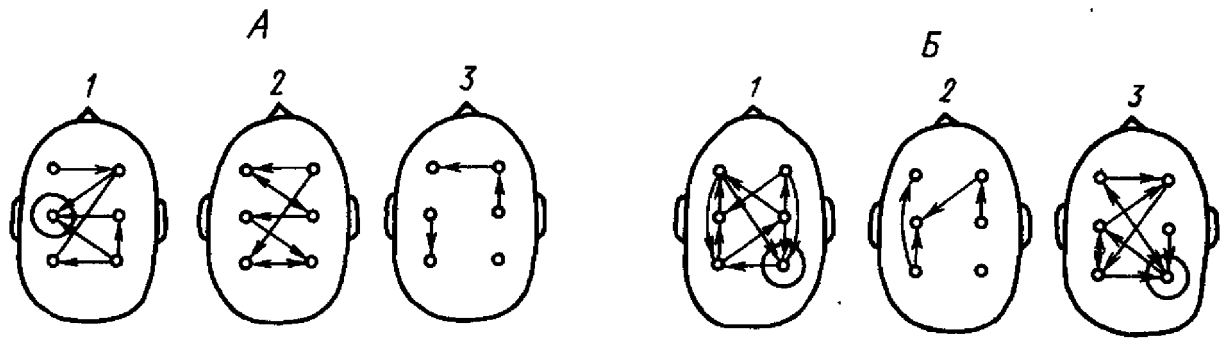


Рис. 113. Характер движения нервных процессов в анализаторных структурах мозга слепоглухонемого (А) и контрольного (Б) испытуемых (по А. Б. Когану): 1 — исходное состояние, 2 — «приготовьтесь представить себе цветы», 3 — «перед вами цветок лилии», стрелками указано направление смещения активности по показателю обусловленности, кружками обозначены участки схождения более двух обуславливающих влияний

На протяжении всей своей жизни человек непрерывно пополняет содержание сложившихся у него понятий, приводит их в связь друг с другом.

Наглядный пример расширения понятия можно было наблюдать в случае, когда одной девочке, от рождения слепой, в возрасте 13 лет сделали операцию, после чего она прозрела. До этого она училась в школе для слепых, и у нее имелись уже сложившиеся понятия об окружающем мире. Когда ее попросили рассказать, что она знает, например, о кошке, то девочка сказала, что она любит кошек, что дома у нее есть маленькая кошка, и с большими подробностями ее описала. Тогда ей показали кошку. Девочка долго с недоумением на нее смотрела и наконец спросила: «Что это такое?». Вместо ответа врач взял ее руку и погладил ею кошку. В то же мгновение недоумение на лице девочки сменилось радостной улыбкой. «Да ведь это кошка!» — воскликнула она, взяла ее привычными движениями на руки и стала ласково гладить. Так стремительно вошел в сложившееся у нее понятие о кошке новый отсутствовавший ранее зрительный компонент.

Обучение человека есть непрерывное расширение старых и образование новых понятий. Отсюда становится ясным, как важно в преподавании соблюдать преемственность изложения, чтобы новые представления строились на основе уже имеющихся. Поэтому в младших классах так нужна наглядность обучения, т. е. использование конкретных сигналов для того, чтобы облегчить ребенку правильное формирование отвлеченных понятий. Преподаватель может вводить в свою речь отвлеченные понятия, лишь убедившись, что дети понимают содержание употребляемых слов, иначе его объяснение не достигнет цели.

Так случилось, например, на одном уроке истории, когда ученик, выслушав рассказ учителя о рабовладельческом строе, решил, что рабовладельческий строй — это строение вроде тюрьмы, в котором держали рабов.

С другой стороны, в средних и особенно старших классах излишняя наглядность может принести даже вред, развивая преимущественно связи конкретных сигналов, обедняя речь учащегося и лишая его вторую сигнальную систему необходимой тренировки общения. Поэтому в обучении старшеклассников особое внимание пре-

подавателя должно быть обращено на развитие у них навыков образования новых все более обобщающих понятий и словесного оперирования этими понятиями.

Итак, формирование понятий человека начинается восприятием конкретных сигналов действительности и, пройдя обобщение и отвлечение в слове, вновь возвращается к практической действительности для своего утверждения в случае соответствия или отмены в случае расхождения с жинью.

От чего зависит способность человека к высокоэффективной разносторонней умственной деятельности, в которой проявляется его *интеллект*? Поиски особенностей нейрофизиологических механизмов мышления, которые могли бы помочь ответу на этот вопрос, затрудняются глобальным характером свойств ума человека, входящих в понятие интеллект, что, видимо, препятствует единому определению его содержания даже в психологии. Тем не менее с давних пор предпринимали попытки найти связь интеллекта (как общих свойств ума человека, его талантов и как частных способностей с индивидуальными особенностями) и свойств материального субстрата психической деятельности мозга.

Долгое время анатомы и физиологи, психологи и врачи изучали особенности строения мозга умственно отсталых и выдающихся людей, пытались сопоставить одаренность с массой мозга, числом и выраженностью извилин, развитием каких-либо специальных областей коры больших полушарий, особенностями цитоархитектоники.

Что касается массы мозга, то у многих знаменитых писателей и ученых он действительно оказывался превышающим среднюю величину, которая для человека составляет 1400 г.

И. С. Тургенев — 2012 г, Ж. Кювье — 1829 г, И. П. Павлов — 1653 г, Д. И. Менделеев — 1571 г, Г. Гельмгольц — 1440 г, Ю. Либих — 1362 г, А. Ф. Кони — 1100 г, А. Франс — 1017 г. Однако у такого, например, выдающегося ученого, как Ю. Либих, или талантливого писателя, как А. Франс, масса мозга оказалась даже меньше, чем у человека средних способностей. Следовательно, масса мозга сама по себе не определяет умственных способностей человека.

Абсолютная масса мозга зависит и от общих размеров тела. Однако если даже сделать поправку на размеры тела и отнести массу мозга к общей массе, то и такой показатель относительной массы мозга все же не определяет уровень интеллекта. Довольно закономерно отражает степень психического развития в филогенезе так называемый *квадратный показатель* (произведение абсолютной и относительной массы мозга), по которому человек резко отличается от всех животных. Однако и этот показатель не объясняет интеллектуальных различий, наблюдающихся среди людей.

Некоторые исследователи придавали значение не общей массе мозга, а степени развития его высших отделов — коры больших полушарий. О степени развития коры можно судить по ее поверхности, а последняя находит отражение в складчатости. Так, у человека

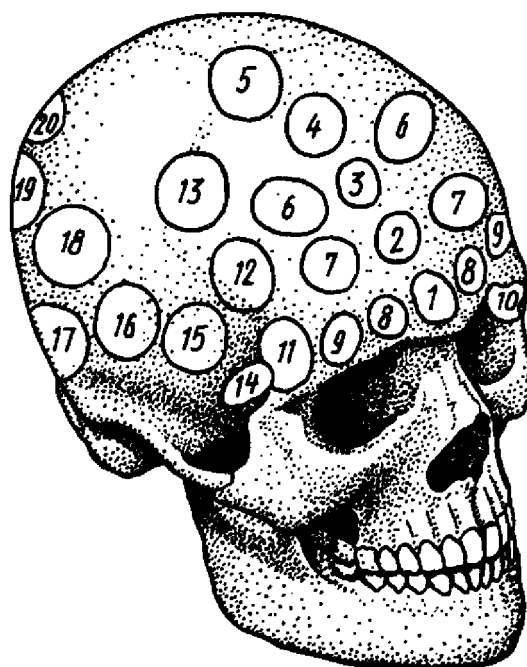
$\frac{2}{3}$ всей коры находится в глубине борозд и только $\frac{1}{3}$ на свободной поверхности. Отсюда попытки использовать показатели рисунков извилин, протяженности и глубины борозд. Однако соответствующие исследования выяснили, что об уме человека нельзя судить по степени развития извилин и борозд коры. К тому же развитие извилин мозга оказывается в какой-то мере в зависимости от размеров тела. Подобная зависимость отмечена и у животных. Например, у маленьких оленей полушария мозга почти совсем гладкие, а у крупных оленей поверхность полушарий изрезана многочисленными глубокими бороздами.

Предпринимали попытки связать ум и способности человека с особым развитием тех областей коры его мозга, в которых локализованы соответствующие функции. Доведя эту мысль до крайности, в конце XVIII в. так называемая *френология* (дословно — учение о вместимости души) предполагала, что многочисленные неровности — бугры и шишки, которые нетрудно прощупать на голове каждого человека, возникли в результате разрастания соответствующих центров его мозга. Френологи составляли карты черепа с точной топографией шишек математических способностей, музыкальности, памяти и т. д. (рис. 114). Находили даже такие шишки, как почитания начальства, любви к детям и страсти к убийствам.

Практическая несостоятельность френологии и родственных ей учений показала, что ум человека не может быть измерен развитием каких-то отдельных частей мозга. Столь же бесполезными оказались поиски мерила ума в размерах лобных долей мозга, расчетах «лицевого угла», «черепных индексов» и т. д. Попытки усматривать в этих индексах критерии интеллектуального уровня целых народов используют для оправдания концепции расизма и колониализма и лишены всяких научных оснований.

Рис. 114. Френологическая карта черепа. Расположение «органов» (по Ф. Галлю):

1 — приличной воспитанности, 2 — сравнительного красноречия, 3 — кротости и благости, 4 — религии и благочестия, 5 — бодрости духа, 6 — подражания, 7 — метафизической проницательности, 8 — ощущения пространства, 9 — познания цветов, 10 — языкознания, 11 — музыки, 12 — остроты ума, 13 — поэзии, 14 — математики, 15 — механических художеств, 16 — собственности, 17 — размножения, 18 — хитрости, 19 — осторожности, 20 — тщеславия



Предпринимали попытки искать в электрофизиологических показателях деятельности мозга человека корреляты уровню его интеллекта. Исследование ЭЭГ показало некоторые ее особенности у умственно отсталых, но среди нормальных людей разного интеллектуального уровня достоверных различий не было установлено.

Большие надежды в этом отношении возлагались на вызванные потенциалы как динамичные показатели реакций высших отделов мозга человека. Некоторые авторы отмечали у детей и взрослых с высоким уровнем интеллекта более короткие латентные периоды зрительных поздних компонентов ВП. Однако это не имело место для слуховых ВП. Кроме того, многие исследователи не находили таких различий. Еще менее показательной для оценки интеллекта оказалась амплитуда основных компонентов ВП, хотя у детей с резко выраженной задержкой психического развития отмечалось снижение амплитуды и изменение конфигурации зрительных ВП, особенно в лобных отведениях. Лучше коррелировали с состоянием интеллекта показатели скорости угашения ВП при повторениях стимула, их малой вариабельности и особенно степень их межполушарной асимметрии. Таким образом, вопрос о возможности судить об интеллекте человека по показателям электрической активности его мозга остается открытым.

В значительной мере неудачи многих описанных исследований связаны с тем, что в качестве меры интеллекта использовали в большинстве случаев так называемый «коэффициент интеллекта» (IQ), который вычисляется на основании показателей психологических тестов. Некоторые западные исследователи, проводя массовые определения IQ у людей, принадлежащих к разным этническим и социальным группам, пытались доказать якобы генетически предопределенную интеллектуальную неполноценность, например, представителей небелых рас или «нижних классов» общества. По показателям IQ начали даже распределять учеников для отдельного обучения, заранее определяя место в жизни «способных» и «неспособных». К последним по результатам обследования школьников в США было отнесено большинство чернокожих американцев.

Конечно, в формировании умственных способностей человека определенную роль играет наследственность. Об этом говорят, например, результаты исследований по тесту Стенфорда-Бине идентичных монозиготных близнецов и неидентичных дизиготных, а также сиблингов (братьев и сестер от общей для них пары родителей). Как видно из рис. 115, наиболее близкие показатели были у пары однояйцевых близнецов, обладавших идентичными наборами генов. При этом сопоставление разности показателей умственного развития пар идентичных близнецов, воспитанных вместе и отдельно, может дать представление о влиянии данных условий воспитания.

Некоторые исследователи на основании изучения детей-близнецов на протяжении двух первых лет делают вывод о ведущей роли наследственности в их умственном развитии, однако дальнейшие

наблюдения за этими детьми заставили признать, что начиная с 6-летнего возраста на детей начинают оказывать все возрастающее влияние социальные факторы, условия воспитания в семье, имущественное положение родителей и т. д. Решающее влияние этих факторов проявляется и в том, что с возрастом дети, имевшие ранее близкие величины *IQ*, обнаруживают их резкое расхождение, отражающее разные условия среды, в которой они росли.

Сторонники решающей роли наследственности в умственных способностях приводят результаты сравнительной оценки *IQ* у родных и приемных детей и их родителей. Показано, что при этом имеет место более высокое соответствие между *IQ* родных детей и их родителей и между таковыми приемных детей и их истинных родителей, чем в случае приемных детей и усыновивших их родителей. Однако условия воспитания приемных детей даже при максимальной добросовестности «новых» родителей прежде всего в психологическом плане могут отличаться от воспитания родных детей. Здесь обнаруживается также значение социально-экономического положения семьи, в частности для различий между *IQ* родных и приемных детей (табл. 20).

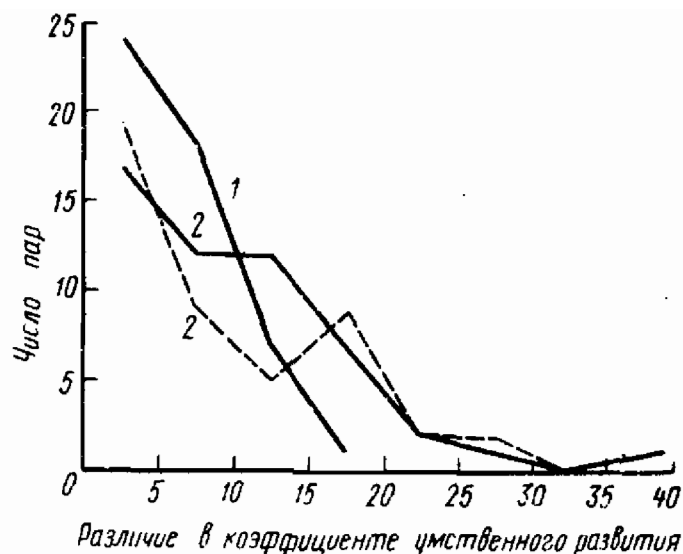


Рис. 115. Различия в показателях умственного развития у 50 пар исследованных близнецов (по Л. Эрман, П. Парсонсу): 1 — идентичные близнецы, 2 — неидентичные близнецы, 3 — сибсы

Таблица 20. Средние значения *IQ* у родных и приемных детей в зависимости от профессии их отцов (по К. Штери)

Профессия отца	Родные дети		Приемные дети	
	количество исследований	<i>IQ</i>	количество исследований	<i>IQ</i>
Инженеры, врачи и т. д.	40	118,6	43	112,6
Бизнесмены, менеджеры и т. п.	42	117,6	38	111,6
Высококвалифицированные рабочие и служащие	43	106,9	44	110,6
Рабочие средней квалификации	46	101,1	45	109,4
Неквалифицированные рабочие	23	102,1	24	107,8

Умственное развитие зависит от очень многих трудноучитываемых и не всегда принимаемых во внимание обстоятельств. Так, связь *IQ* детей с профессией отца может отражать возможность родителей уделять время для общения с ребенком, средства, что-

бы нанять воспитателя; наличие домашней библиотеки и досуга для чтения, интересы круга сверстников и т. д. Ясно, что в семье неквалифицированного рабочего эти условия умственного развития ребенка будут неблагоприятными. К ним присоединится и фактор питания, также влияющий на умственное развитие детей. Наконец, успехи ребенка могут зависеть от числа детей в семье (табл. 21) и каким он был по счету среди них.

Таблица 21. Средний IQ детей в зависимости от их числа в семье (по Дж. Хиггинс и др.)

Число детей в семье	Количество обследованных детей	<i>IQ</i>	Число детей в семье	Количество обследованных детей	<i>IQ</i>
1	141	106,37	6	82	99,16
2	583	109,56	7	39	93,00
3	606	106,75	8	25	83,80
4	320	108,95	9	37	89,89
5	191	105,72	10	15	62,00

Приведенные результаты наблюдений убеждают, насколько такой показатель, как *IQ*, зависит от множества условий, маскирующих истинные умственные способности человека. К ним относятся прежде всего социально-экономические условия, имущественное положение, доступность образования, особенности национальной культуры, расовые ограничения и многие другие обстоятельства. Все это влияет на возможности развития способностей и приобретения знаний, что находит отражение в *IQ*.

Сам *IQ* высчитывают как «коэффициент умственного развития», исходя из результатов психологического тестирования для определения «умственного возраста», который делят на хронологический возраст и умножают на 100.

Высчитанный таким образом *IQ* показывает, в сущности, не уровень интеллекта, а лишь темп его развития в детском возрасте. Хорошо известно, что медленно может развиваться и очень высокий интеллект.

Примером может служить выдающийся ученый Альберт Эйнштейн, о котором его сестра писала: «Развитие его речи шло медленно. Одно время опасались, что вообще не будет говорить. Казалось, основательно и острожно думавший мальчик обладает средними способностями».

Возникает также много сомнений в отношении адекватности применяемых тестов, которые могут иметь разный смысл и значение в зависимости от природных и социальных различий стран и народов, определяющих особенности их культуры.

Все это приводит к заключению, что интеллект человека в основном определяется условиями его жизни, воспитанием и обучением, развивающими его способности и обогащающими ум знаниями. Очень четко выразил эту мысль И. М. Сеченов, заявив, что «ха-

рактер психического содержания на 999/1000 дается воспитанием в широком смысле этого слова и только на 1/1000 зависит от индивидуальности». Однако Сеченов здесь же добавляет: «Этим я не хочу, конечно, сказать, что из дурака можно сделать умного».

Отвергая роковую наследственную предопределенность умственных возможностей человека, многие советские генетики обращают внимание на опасности другой крайности, по которой можно было бы считать, что «все люди рождаются с абсолютно одинаковыми потенциальными возможностями к развитию психики». Поэтому изучение генетических основ разнообразия психических свойств, особенно у детей, должно помочь «возможно более раннему выявлению интеллектуальных способностей» и созданию «адекватных условий для их развития».

Обогащение содержания понятий, установление наиболее общих связей между ними и повседневная тренировка их речевого выражения позволяют растущему человеку постепенно овладевать все более сложными формами человеческого мышления. Для того чтобы это мышление было творческим и не теряло связи с жизнью, необходимо представить молодому уму богатую и разнообразную пищу практической деятельности, лучше всего в виде приобщения к тому или иному виду общественно полезного труда.

Отталкиваясь от конкретных сигналов действительности к сфере словесных обобщений и вновь возвращаясь к реальности дела, человеческий ум все более умножает свое могущество. Он переносит человека через безграничные просторы Вселенной на далекие звезды, вводит в бесконечно малые структуры атомного ядра и до неузнаваемости изменяет весь облик планеты, оправдывая слова великого писателя, что «человек — это звучит гордо».

Курс физиологии высшей нервной деятельности дает основные сведения о физиологических механизмах осуществления наиболее совершенных форм тонкого приспособительного поведения, учитывающего опыт прошлых событий для предвидения жизненно важных ситуаций в будущем. Эта функция, реализуемая высшими, филогенетически молодыми структурами нервной системы, приобрела чрезвычайное значение и ведущую роль в поведении, особенно в жизни высокоорганизованных животных.

В процессе развития учения И. П. Павлова о высшей нервной деятельности на примере простых слюноотделительных условных рефлексов собаки были раскрыты общие законы и свойства образования временных связей, дифференцирования сигнальных раздражителей, роли центральных нервных процессов возбуждения и торможения в их осуществлении, формировании сложных форм аналитико-синтетической деятельности мозга. Однако несмотря на многочисленные настойчивые исследования, сведения о нейрофизиологической природе этих явлений до сих пор остаются далеко не полными. Даже по таким коренным вопросам, как место и способ замыкания временной связи и структуры мозга, нет единого мнения.

Высшая нервная деятельность высокоорганизованных животных явилась результатом эволюции более примитивных временных связей, начиная от донервных организмов. Изучение истории их развития и усложнения может пролить новый свет на природу наиболее сложных форм высшей нервной деятельности. При этом следует иметь в виду, что экологически обусловленные особенности образа жизни определили соответствующие направления развития нервной системы и сформировали видовые различия динамических стереотипов поведения. Знание этих видовых особенностей поведения и условий их возникновения имеет не только теоретическое, но и практическое значение для народного хозяйства. Понимание закономерностей формирования поведения животных открывает путь к направленной его переработке в нужном направлении, использованию естественных и воспитанию новых полезных для хозяйства навыков.

Широкие перспективы представляет изучение физиологии высшей нервной деятельности человека. С ее помощью решаются некоторые фундаментальные проблемы медицины. Намечаются пути понимания природы и средств лечения многих заболеваний, в том числе называемых «на нервной почве». Учение о типах высшей нервной деятельности людей становится основой понимания индивидуальных особенностей поведения человека, его темперамента и характера.

Учет значения этих особенностей в процессе воспитания и обучения имеет большое значение для педагогики. Вместе с тем приходится признать, что о природе «человеческой прибавки» мозга — второй сигнальной системой, о ее физиологических механизмах известно еще очень мало.

Современное состояние изучения физиологии высшей нервной деятельности характеризуется явным разрывом между достигнутым знанием общих закономерностей внешних проявлений этой деятельности и отсутствием достоверных знаний о том, как она осуществляется физиологическими механизмами на всех уровнях организации мозга. Здесь — широкое поле для дальнейших исследований. Они могут иметь исключительное значение, выходящее за рамки физиологических наук, так как в перспективе речь идет о подходе к величайшей проблеме естествознания, о познании того, как мозг «делает мысль», как материальные процессы порождают идеальное отражение окружающего мира.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Основная

- Воронин Л. Г.* Физиология высшей нервной деятельности. М., 1979.
Дмитриев А. С. Физиология высшей нервной деятельности. М., 1974.
Коган А. Б. Основы физиологии высшей нервной деятельности. М., 1959.
Павлов И. П. Лекции о работе больших полушарий головного мозга // Полн. собр. тр. М., Л., 1947. Т. 4.
Физиология высшей нервной деятельности // Сер. Руководство по физиологии. М., 1970. Т. I; 1971, Т. II.
Физиологическая генетика и генетика поведения // Сер. Руководство по физиологии. М., 1981.

Дополнительная

Механизмы условно-рефлекторной деятельности

- Адрианов О. С.* О принципах организации интегральной деятельности мозга. М., 1976.
Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968.
Асратян Э. А. Очерки по физиологии условных рефлексов. М., 1970.
Батуев А. А. Эволюция лобных долей и интегративная деятельность мозга. Л., 1973.
Беритов И. С. Нервные механизмы поведения высших животных. М., Л., 1961.
Гасанов У. Д. Внутреннее торможение. М., 1972.
Глезер В. Д. Зрение и мышление. Л., 1985.
Коган А. Б., Чораян О. Г. Вероятностные механизмы нервной деятельности. Ростов-на-Дону, 1980.
Конорски Ю. Интегративная деятельность мозга. М., 1970.
Котляр Б. И., Майоров В. И., Тимофеева Н. О., Шульговский В. В. Нейронная организация условно-рефлекторного поведения. М., 1983.
Кратин Ю. Г. Анализ сигналов мозгом. Л., 1977.
Кураев Г. А. Функциональная асимметрия коры мозга и обучение. Ростов-на-Дону. 1982.

Ливанов М. Н. Пространственная организация процессов головного мозга. М., 1972.

Орбели Л. А. Лекции по вопросам высшей нервной деятельности. М., Л., 1945.

Русинов В. С. Доминанта. М., 1960.

Серков Ф. Н. Корковое торможение. Киев, 1986.

Соколов Е. Н. Механизмы памяти. М., 1969.

Эделмен Дж., Маунткастл В. Разумный мозг. М., 1981.

Высшая нервная деятельность животных

Бианки В. Л. Эволюция парной функции полушарий мозга. Тбилиси, 1986.

Бирюков Д. А. Экологическая физиология нервной деятельности. Л., 1960.

Дьюсберн Д. Поведение животных. М., 1981.

Карманова И. Г. Эволюция сна. Л., 1977.

Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности. М., 1977.

Линден Ю. Обезьяны, человек и язык. М., 1981.

Тинберген Н. Поведение животных. М., 1969.

Эрман Л., Парсонс П. Генетика поведения и эволюция. М., 1984.

Высшая нервная деятельность человека

Амосов Н. М. Алгоритмы разума. Киев, 1979.

Бассин Ф. В. Проблемы бессознательного. М., 1968.

Бехтерева Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. Л., 1974.

Иваницкий А. М. Мозговые механизмы оценки сигналов. М., 1976.

Костандов Э. А. Восприятие и эмоции. М., 1977.

Леонтьев А. И. Проблемы развития психики. М., 1981.

Линдсей П., Норман Д. Переработка информации у человека. М., 1974.

Лурия А. Р. Основы нейропсихологии. М., 1973.

Небылицын Н. Д. Психофизиологические исследования индивидуальных различий. М., 1976.

Поршнев Б. Ф. О начале человеческой истории. М., 1974.

Симонов П. В. Эмоциональный мозг. М., 1981.

Спрингер С., Дейч Г. Левый мозг, правый мозг. М., 1983.

Абстрактно-логические связи 52
 Адекватность биологическая 18
 Акцептор действия 35
 Алкоголь этиловый 189
 Аминазин 183
 Амнезия ретроградная 54
 Амфибии, сон 103
 Анализ мозговой деятельности 128, 142
 Анемизация мозга, влияние на ВНД 192
 Антидепрессанты 184
 Антропоиды, мышление 312, 314*
 — поведение 309
 — рефлексы условные 305—308
 — сравнение с человеком 317
 — эмоции 306
 Ассоциация по времени 306
 Афферентный синтез 35
 Ацетилхолин 61

Бабочки, ВНД 227
 Барбамил 189
 Барбитураты 189
 Бензидрин 187
 Бобры, ВНД 274
 «Большой стандарт» 157
 Бомбикол 228
 Бром 185

Веронал 189
 Витамины, значение для ВНД 176
 Возбудительные процессы, перенапряжение 204
 — — сила 150
 Возбуждение нейронов 74
 Возбужденные нейроны 90*
 Волна «ожидания» 341, 342*
 Восприятие окружающего мира 346
 Временные связи 17
 — — замыкание в больших полушариях 34, 35*
 — — — локализация в процессе эволюции 26
 — — — множественное в коре 32*
 — — — при образовании условных рефлексов 52

— — — структурные основы 26
 — — иглокожих 215
 — — кишечнорастворимых 213, 214*
 — — механизм образования 41
 — — моллюсков 218, 219*
 — — нейронная структура 36
 — — простейших 210—213
 — — уровни эволюционного совершенствования 52
 — — червей 216
 Вторая сигнальная система 324, 325, 329, 330*

Галлюциногены 186
 Галоперидол 184
 Генерализация, физиологический механизм 129, 130*
 Генетика поведения 160—163*
 Генотип 155
 Гештальтная теория 135
 Гипноз животных 126
 — — уравнивательная стадия 127
 — — парадоксальная стадия 127
 — человека 127
 «Глухота психическая» 14
 Голодание, значение для ВНД 174
 Голуби, условные рефлексы 257
 Голубиная почта 258
 Гормональные влияния, значение для ВНД 177—182

Давление атмосферное пониженное, влияние на ВНД 192
 Дафнии, условные рефлексы 220
 Дельта-волны 109—111*
 Депрессия альфа-ритма 39
 Десинхронизация ритма 39, 42
 — ЭЭГ 336, 346
 Диазепам 184
 Динамические констелляции 70
 Доминанта 24, 42
 Дрессировка, контрастный метод 291
 — цирковая 297

Жабы, ВНД 251
 Женьшень корень 198
 Жуки, ВНД 225

Зайцы, ВНД 272

¹ Звездочкой отмечены страницы, на которых помещены рисунки или таблицы.

Импринтинг 169
Индукция нервных процессов 99
— — — отрицательная 100
Интегративная деятельность мозга, принципы 148
Интеллект человека 350, 352
Информационного переключения гипотеза 138
Ионизирующее излучение, влияние на ВНД 198, 199*
Иррадиация возбуждения 48, 98
— торможения 95, 96*
Истерия 209

Квадратный показатель 352
Кодирование информации нервной системой 344
Козы, ВНД 276, 277*
Конstellации 344
Концентрация возбуждения 48
— торможения 96, 97
Копытные дикие животные, одомашнивание 283
Кора больших полушарий, удаление 27—29*
— — — «эквивалентность» 28
Коразол 184
Корково-подкорковые отношения 30
Коровы, условно-рефлекторные влияния на молочность 280
Кофеин 186
Кошки, ВНД 292, 294*
Коэффициент интеллекта (*IQ*) 354—358*
— умственного развития 356
Кролики, ВНД 272
Круглоротые, ВНД 242
Крупный рогатый скот, ВНД 278
Крысы, ВНД 268, 270*
Куры, условные рефлексы 263

Лабильность 88
— структур мозга 42
«Лингвистические переменные» 350
Лисицы, ВНД 295, 296*
Личиночно-хордовые, ВНД 242
Лошади, ВНД 280
Лягушки, ВНД 251
Люминал 189

«Малый стандарт» 157
Медведи, ВНД 295
Медиаторы возбуждения 61
Межполушарные отношения 32
Мепробамат 184

Механические перегрузки, влияние на ВНД 195—198*
Млекопитающие, сон 104
Мозг, масса 352
Морские свинки, ВНД 271
Морфин 189
Мотивация 26, 349
Муравьи, ВНД 230, 232*
Мухи, ВНД 230
Мыши, ВНД 268, 269
Мышление человека, нейрофизиологические механизмы 335

Наркотики 189
Насекомые, ВНД 224
Наследование способности к обучению 166
— типологических особенностей 164
Невращения 209
Невроз(ы) 203, 204*
— информационные 208
— истощения 205
Нейролептики 183
Нейроны возбуждающиеся 48
— вставочные 37
— гностические 121
— звездчатые 140
— командные 37
— микропулы 70
— микросистемы 70
— обучающиеся 121
— простые 144
— психонервные 121
— сверхсложные 144
— сложные 144
— тормозящиеся 48, 90*
off-Нейроны 142
on-Нейроны 142
on-off-Нейроны 143
Нейроценозы 70
Неокортекс 27
Нервизм 16
Нервные клетки, реакции 48
Никотин 191
Ноотропные вещества 186

Обезьяны, ВНД 297
— развитие анализаторов 299—305*
— рефлексы детенышей 298
Облегчение передачи импульса 59—61*
Объективное 344
Овцы, ВНД 276
Одмхнеоны 232
Освещение, влияние на ВНД 202
Осы, ВНД 232
Ощущение 346

Памятные следы 59, 72, 73*
 Память 53
 — долгосрочная 54, 58, 60*
 — — белки как возможный субстрат 65
 — — ДНК как носитель 64, 65*
 — — иммунохимический механизм формирования 67, 68*
 — — нейроселективная гипотеза 64
 — — нуклеотидная гипотеза 62
 — — роль глии 69, 70*
 — — химизм нервных клеток 62
 — краткосрочная 54
 — — возможные механизмы 55
 — «перенос» 67, 72, 73*, 216
 Парабиоз 127
 Паттерны 344, 347, 348*
 Пауки, условные рефлексы 221, 233*
 Первая сигнальная система 325
 Переключение условных рефлексов 147
 Пикротоксин 184
 Пирацетам 186
 Питание, значение для ВНД 174—176
 Поведение, генетика 160—163*
 — образное 139
 — патологические формы 78
 — психонервное 139
 — рассудочное 141
 Подвижность нервных процессов 151
 — — — перенапряжение 206
 Подкрепления 17
 — классификация 22*
 Посттетаническая потенция (облегчение) 57, 59
 Потенциалы вызванные 46, 88, 89*, 338*—340*
 — сверхмедленные 45, 340, 342*, 343*
 — синхронизация 39*, 41*
 — «сонные» 109, 120
 — электрические 38
 Пресмыкающиеся, ВНД 254
 Привыкание 52
 Принятие решений 348
 Простейшие, временные связи 210—213
 Психастения 209
 «Психическая слепота» 27
 Психостимуляторы 186
 Психотропные средства 183
 Птицы, ВНД 255
 — водоплавающие, условные рефлексы 262
 — домашние, ВНД и продуктивность 265—267*
 — певчие и «говорящие», условные рефлексы 260
 — птенцы, первые условные рефлексы 255
 — сон 103, 105*

— хищные, условные рефлексы 261
 Пчелы, ВНД 234—241

Работоспособность нервной системы нормальная 25
 Раздражители (ы), биологическая оценка 146
 — гаснущие 74
 — динамический стереотип 135
 — дистантные 19
 — контактные 19
 — постоянные 74
 — сигнальный 24
 — условный суммарный 132
 — физиологический 8, 9
 — экстероцептивные 37
 Раки, условные рефлексы 221, 222*
 Растворивание дифференцировок 81
 — запаздывающего условного рефлекса 82
 — угашенного условного рефлекса 80
 — условного тормоза 81
 Реверберация возбуждения, гипотеза 55
 Резерпин 184
 Рептилии, сон 103, 104*
 Ретикулярная формация 30—32
 Рефлекс (ы) 8
 — безусловные 12
 — — представительство в больших полушариях 34
 «— головного мозга» И. М. Сеченова 8
 — на время 19
 — ориентировочный 15
 — «психические» 9
 — стереотипия 136
 — суммационные 52, 216
 — условные 9, 10, 12
 — — второго порядка 21
 — — выработанные на основе различных подкреплений 20, 22*
 — — генерализация 128
 — — замыкание временных связей 52
 — — запаздывающий 23
 — — и безусловные, генетическая связь 166
 — — индивидуальные различия в протекании 150
 — — интероцептивные 19
 — — искусственные 18
 — — истинные 32
 — — классификация 17—23
 — — комбинационные 52
 — — на комплексные раздражители 20, 21*, 132, 133*
 — — наличные 23
 — — на простые раздражители 20

- — настройка 137
- — натуральные 18
- — несамовосстанавливающиеся 52
- — новорожденного ребенка 320
- — образование 17
- — общие признаки 18
- — отсроченные 55
- — отставленный 23
- — переключения 138, 147
- — проприоцептивные 19, 20*
- — ранние у детей 321
- — ребенка двигательные 322, 323*
- — следовые 23, 55
- — совпадающий 23
- — специализация 130
- — торможение 74
- — третьего порядка 21
- — человека 21
- — экстероцептивные 19
- «Что такое?» 25
- Рецептивные поля 48*, 49, 142, 143*, 146*
- Ритмика спонтанная 39
- фоновая 39
- Рыбы, ВНД 243—250
- сон 102, 103*

- Световой день продленный 265
- Свиньи, ВНД 275
- Седативные средства 185
- Седуксен 184
- Сигнал 17
- Синаптическая проводимость 56
- Синтез мозговой деятельности 128, 134, 142
- Синхронизация потенциалов 39*, 41*
- Системность в работе мозга 134, 135*
- Скотофобин 72
- Слово как «сигнал сигналов» 327
- Сновидения 108
- Снотворные средства 189
- Собаки, взаимоотношения с человеком 286
- ВНД 285
- пастушьи, воспитание 289
- служебные 290—292*
- охотничьи, натаскивание 289
- Сознание 346
- Сон 102
- активный 109
- дельта-пептид 118
- медленноволновая стадия (МС) 104, 106, 107*, 112—114*, 116, 121
- механизм 118
- нейрофизиология 109

- парадоксальная стадия (ПС) 104—107*, 112—114*, 116, 121
- пассивный 109, 119
- современные представления о природе 120
- структуры, участвующие в регуляции 117*
- теории 118—121
- физиологическое значение 121
- эволюция 120
- Специализация условных рефлексов 130, 131*
- Спячка зимняя 124, 125*
- летняя 126
- сезонная 124
- Статистической конфигурации теория 71
- Стереотипия рефлексов 136
- Стрихнин 184
- Субъективное 344
- Суммация торможения 83

- Таламус 31, 32
- Тараканы, ВНД 224
- Темперамент 149
- Температура повышенная, влияние на ВНД 200
- «Темные чувства» 19
- Типология человека 333, 334*
- Типы нервной деятельности животных 156—160
- — системы 149, 152
- Тонические влияния 30
- Торионы 232, 245
- Торможение безусловное (внешнее) 74
- внутреннее, нейрофизиологический механизм 92
- дифференцировочное 77, 92*
- — положительная индукция 100*
- запаздывания 77, 79
- запаздывательное 85
- латеральное 142
- охранительное 74
- Сеченовское 8
- сонное 121
- суммация 83
- угасательное 77
- условное (внутреннее) 74, 77
- — локализация 85, 86*
- — физиологический механизм 83*, 84
- — электрофизиологические показатели 87
- условных рефлексов 74
- — — ранних у детей 321

Тормоз гаснувший 76
— постоянный 74
— условный 77, 79
Тормозные постсинаптические потенциалы (ТПСП) 131
— процессы, перенапряжение 206
— — сила 151
Тормозящиеся нейроны 90*
Транквилизаторы 184

Умственная работа, влияние на ВНД 172
Усвоение ритма 39, 40*, 42
Условная негативная волна 341, 342*

Фенамин 187
Феномен Сеченова 170, 171*
Фенотип 155
Феромоны 232, 245
Физиология ВНД, методы 7, 13
— — предмет 12
Физическая работа, влияние на ВНД 170, 171
Френология 353
Функциональная система, учение 146, 147*
Функциональные ансамбли 70

Характер 149
Хищные, ВНД 284

Хищники дикие, ВНД 295, 296*
Хлоралгидрат 189

Центры речи 332
«Центрэнцефалическая система» 31

Человек, ВНД 318
— интеллект 350, 352
— нейрофизиологические механизмы мышления 335
— сон 105
— типология 333, 334*
— формирование понятий 350, 351*
Черепахи, ВНД 252, 253*

Шелкопряд, ВНД 228, 229*
Шипики 37, 58

Щенки, первые условные рефлексы 284, 285*

Электроэнцефалограмма (ЭЭГ) 336
Элементарные нейронные ансамбли 70
Элениум 184
Эндорфин 189
Энкефалиноподобные пептиды 72
Эфедрин 187

Предисловие ко 2-му изданию.	3
Предисловие к 1-му изданию.	4
Введение	6

ЧАСТЬ I

ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

† Глава 1. Возникновение, содержание и методы физиологии высшей нервной деятельности	7
«Рефлексы головного мозга» И. М. Сеченова	7
Открытие условного рефлекса	9
Развитие изучения высшей нервной деятельности	10
Предмет и методы физиологии высшей нервной деятельности	12
Место физиологии высшей нервной деятельности среди естественных и гуманитарных наук	15
Глава 2. Образование условных рефлексов	17
Общие признаки и виды условных рефлексов	17
Условия выработки временных связей	24
Структурные основы замыкания временных условных связей	26
Электрические показатели образования и осуществления условных связей	38
✓ Глава 3. Физиологические механизмы памяти	53
Краткосрочная память	54
Долгосрочная память	58
«Перенесение» памяти	72
† Глава 4. Торможение условных рефлексов	74
Безусловное (внешнее) торможение	74
Условное (внутреннее) торможение	77
Взаимодействие разных видов торможения	80
Физиологический механизм условного торможения	84
† Глава 5. Динамика процессов высшей нервной деятельности	95
Иррадиация и концентрация нервных процессов	95
Индукция нервных процессов	99
Глава 6. Сон и сновидения	102
Эволюция сна животных	102
Нейрофизиология сна	109
Теории сна и его физиологическое значение	118
Сезонная спячка и другие сноподобные состояния	123
Глава 7. Аналитико-синтетическая деятельность мозга	128
Генерализация и специализация условных рефлексов	128
Условные рефлексы на комплексные раздражители	132
Целостность в условно-рефлекторной деятельности	134
Сложные формы высшей нервной деятельности животных	139
Нейрофизиологические механизмы аналитико-синтетической деятельности	142

Глава 8. Типология и генетика высшей нервной деятельности	148
Общие типы нервной системы	149
Определение типов нервной деятельности у животных	156
Генетика высшей нервной деятельности животных	160
Глава 9. Изменения высшей нервной деятельности при разных состояниях организма	170
Влияние физической и умственной работы	170
Значение питания	174
Гормональные влияния	177
Фармакологические воздействия	183
Влияние измененных условий дыхания и кровоснабжения мозга	191
Влияние механических перегрузок и ионизирующего излучения	194
Влияние тепла и света	200
Невротические «срывы» процессов высшей нервной деятельности	203

ЧАСТЬ II

ЧАСТНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Глава 10. Прimitивные формы временных связей	210
Временные связи простейших	210
Временные нервные связи кишечнoполостных, иглокожих, червей и моллюсков	213
Условные рефлексы ракообразных и паукообразных	220
Глава 11. Высшая нервная деятельность насекомых	224
Тараканы	224
Жуки	225
Бабочки	227
Мухи	230
Муравьи	230
Осы	232
Пчелы	234
Глава 12. Высшая нервная деятельность личиночно-хордовых, круглоротых и рыб	241
Условные рефлексы личиночно-хордовых	242
Круглоротые	242
Рыбы	243
Глава 13. Высшая нервная деятельность земноводных, пресмыкающихся и птиц	251
Лягушки и жабы	251
Черепашки	252
Ящерицы, змеи и крокодилы	254
Птицы	255
Глава 14. Высшая нервная деятельность грызунов и копытных	267
Крысы и мыши	268
Морские свинки	271
Зайцы и кролики	272
Бобры	274
Свиньи	275
Овцы и козы	276
Крупный рогатый скот	278
Лошади	280
Одомашнивание современных диких копытных	283

Глава 15. Высшая нервная деятельность хищных	284
Первые условные рефлексы щенка	284
Собаки	285
Кошки	292
Дикие хищники	295
Глава 16. Высшая нервная деятельность обезьян	297
Рефлексы детеныша обезьяны	298
Развитие анализаторов обезьян	299
Свойства условных рефлексов антропоидов	305
Физиологический анализ сложного поведения человекообразных обезьян	309
Процессы мышления антропоидов	312
Обезьяна и человек	317
Глава 17. Высшая нервная деятельность человека	318
Биологические предпосылки к возникновению и развитию высших функций мозга человека	319
Условные рефлексы ребенка	320
Вторая сигнальная система мозга человека	325
Нейрофизиологические механизмы мышления человека	335
Формирование понятий и интеллект человека	350
Заключение	358
Рекомендуемая литература	359
Предметный указатель	361

Учебное издание

Александр Борисович Коган

ОСНОВЫ ФИЗИОЛОГИИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Научный редактор И. А. Вальцева. Редактор А. С. Орлова. Младшие редакторы Е. В. Бурова, Е. И. Попова. Художник А. В. Алексеев. Художественный редактор Т. А. Коленкова. Технический редактор З. В. Нуждина. Корректор С. К. Завьялова

ИБ № 6991

Изд. № Е-513. Сдано в набор 15.03.88. Подп. в печать 19.09.88.
Формат 60×88 ¹/₁₆ Бум. офс. № 2. Гарнитура литературная. Печать офсетная.
Объем 22,54 усл. печ. л. 22,54 усл. кр.-отт. 26,41 уч.-изд. л. Тираж 19 000 экз.
Зак. № 1100. Цена 1 р. 20 к.

Издательство «Высшая школа», 101430, Москва, ГСП-4, Неглинная ул. д. 29/14.

Московская типография № 4 Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 129041, Москва, Б. Переяславская, 46.