

Т.Г.Анищенко
О.В.Семячкина-Глушковская
Л.Н.Шорина
Н.Б.Игошева
И.А.Семячкин-Глушковский

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ



Издательство ГосУНЦ „Колледж“
2008

**Т.Г. Анищенко О.В. Семякина-Глушковская
Л.Н. Шорина Н.Б.Игошева И.А.Семячкин-Глушковский**

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Учебное пособие

*Издание осуществлено при поддержке
гранта Министерства образования по программе
„Развитие потенциала высшей школы“*

Издание второе

Издательство Государственного учебно-научного центра „Колледж“
Саратов 2008

УДК 612.8(075.8)

ББК 28.707 я 73

А73 Т.Г.Анищенко, О.В.Семячкина-Глушковская, Л.Н.Шорина, Н.Б.Игошева, Семячкин-Глушковский И.А. Физиология высшей нервной деятельности. Саратов: Изд-во ГосУНЦ „Колледж“, 2008. - 132с.

ISBN 978-5-91272-590-4

Данное учебное пособие, написанное на основе читаемого студентам-психологам в течение 25 лет курса физиологии высшей нервной деятельности, имеет своей целью изложение механизмов работы высших отделов центральной нервной системы, обеспечивающих видовую и индивидуальную адаптацию к изменяющимся условиям внешней среды. В пособии изложены современные представления о высшей нервной деятельности, основы которой были разработаны И.П.Павловым и его учениками, новые методологические принципы и подходы, которые лежат в основе системных механизмов адаптации животных и человека к условиям жизни. В структуру курса включены современные представления о системном характере поведенческих актов, изложенные в теории функциональных систем П.К.Анохина.

Пособие предназначено для студентов психологов, биологов, изучающих основы высшей нервной деятельности.

Рецензент В.Ф.Киричук. Заслуженный деятель науки РФ,
академик МАН ВШ, РАМТН, доктор медицинских наук, профессор

УДК 612.8(075.8)

ББК 28.707 я 73

Работа издана в авторской редакции

ISBN 978-5-91272-590-4

© Т.Г.Анищенко, О.В.Семячкина-Глушковская,
Л.Н.Шорина, Н.Б.Игошева, 2008

© Оформление В.А.Бердникова,
И.А.Семячкин-Глушковский, 2008

Введение

Учебное пособие „Физиология высшей нервной деятельности“ написано на основе лекций, читаемых студентам факультета философии и психологии Саратовского государственного университета им. Н.Г.Чернышевского.

Основное назначение данного учебного пособия - оказать помощь студентам, приступающим к углубленному изучению физиологии высшей нервной деятельности. Необходимость издания данного пособия продиктована ограниченным количеством учебной литературы в библиотечном фонде и отсутствием таковой в тех городах, где созданы представительства факультета философии и психологии СГУ.

В данном пособии раскрываются основные положения учения И.П.Павлова о высшей нервной деятельности, в историческом контексте излагается развитие материалистических подходов к решению психофизиологической проблемы, подчеркивается преемственность в её решении, начиная с работ Р.Декарта, И.М.Сеченова, послуживших базой для создания Павловым учения о высшей нервной деятельности. В соответствии с учением Павлова, в учебном пособии подробно разбираются различные формы индивидуального приспособления в животном мире к изменяющимся внешним условиям, исследуются вопросы филогенетического и онтогенетического развития условнорефлекторной деятельности. На основе современных знаний, излагаются вопросы механизма памяти, эмоций, целевого поведения, проблемы системной и динамической локализации функций, вопросы анализа и синтеза в высшей нервной деятельности, проблема типов темперамента, соотношения генотипа и фенотипа. Особое значение в творческом развитии учения Павлова имеет теория функциональных систем, разработанная его учеником П.К.Анохиным. Введение в физиологию представления об обратных связях, о модели предстоящего действия (акцепторе

результатов действия), о роли потребностей, эмоций, памяти в осуществлении целенаправленного поведения, позволили преодолеть свойственный теории Декарта-Павлова подход к организму как к автомату, всегда одинаково реагирующему на внешние стимулы. Преодоление механистических позиций при анализе жизнедеятельности организма является главным достижением теории функциональных систем П.К.Анохина.

Данное учебное пособие, включающее основные темы физиологии высшей нервной деятельности, позволит студентам кафедры психологии, а также биологам познакомиться с современными представлениями о работе головного мозга, обеспечивающего непрерывную адаптацию организма к изменяющимся внешним условиям.

§1 ИСТОРИЯ, ПРЕДМЕТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ФИЗИОЛОГИИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Физиология высшей нервной деятельности, созданная трудами великого русского ученого И.П.Павлова, исследует механизмы работы головного мозга, помогает понять природу обучения, памяти, эмоций, мышления, сознания. Исследование высших функций мозга имеет длительную историю, связанную, прежде всего, с развитием психологии, начало которой положено древнегреческими учеными. „Познай самого себя“ - такое изречение было выбито на стене одного древнегреческого храма. На протяжении тысячелетий не угасает интерес к исследованию психических функций человека. Говоря словами Павлова, „все ресурсы человека - искусство, религия, литература, философия и исторические науки - все это соединяется, чтобы бросить луч света в этот мрак, потому что, в сущности, интересуется нас в жизни только одно - наше психическое содержание“.

Мозг человека, являясь вершиной эволюции, поражает своим техническим совершенством и функциональной сложностью. В 1,5 тысячах см³ мозга содержатся десятки миллиардов нервных клеток, взаимно связанных друг с другом. Эта связь столь совершенна, что может обеспечивать бесконечное число комбинаций и перекомбинаций поступающей информации. Так, только из 33 букв русского алфавита мозг производит около одного миллиона слов, а словесных комбинаций столько, сколько может быть атомов в видимой части Вселенной. Вот почему мозг человека называют „второй Вселенной“ (А.Толстой). Являясь столь миниатюрным устройством, мозг обладает поразительно сложными функциями, обеспечивая восприятие, хранение и воспроизведение информации, которая используется в мыслительной деятельности. Наряду с рассудочной (рациональной) деятельностью, мозг отвечает за чувства и эмоции, без которых немыслима жизнь человека. Выдающийся физиолог Шеррингтон писал, что мозг - „чудесный ткацкий станок, на котором миллионы сверкающих челноков ткут мимолетный узор, непрестанно меняющийся, но всегда полный значения“.

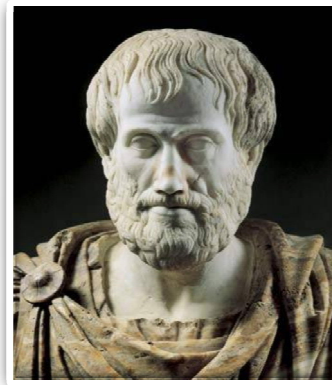
Раскрытие тайн работы головного мозга, являясь фундаментальной задачей, имеет и ряд прикладных аспектов. Моделирование отдельных сторон деятельности мозга привело к созданию компьютеров, принципиально изменивших жизнь современного человека. Очевидно, что на этом пути нас

ожидают большие открытия. Другой, *гуманитарный*, аспект в исследовании мозга основан на том, что мозг - это огромное естественное богатство человека, непосредственный носитель его общественной сущности и духовного содержания. Поэтому, познавая законы деятельности мозга, можно научиться управлять его содержанием, совершенствовать его работу, что будет способствовать прогрессу человеческого общества. *Медицинский* аспект проблемы исследования мозга связан с тем фактом, что резкое увеличение объема информации в наше время чревато „поломками“ мозга, ростом психических заболеваний. И поэтому, исследуя механизмы работы мозга, ученые могут помочь „охранению здоровья здоровых людей и лечению больных“ (И.П.Павлов).

Какими же принципами должен руководствоваться физиолог при изучении функций головного мозга? Головной мозг в целом, и большие полушария, в частности, представляют собой отделы центральной нервной системы, обеспечивающей регуляцию самых разнообразных функций организма в условиях постоянно изменяющейся внешней среды. Общим принципом функционирования всех отделов центральной нервной системы является принцип рефлекса, открытый французским ученым Р.Декартом (1596-1650). Идеи Декарта о рефлекторном механизме взаимодействия организма и среды сыграли большую роль в развитии физиологии как науки о разнообразных функциях организма. С позиций рефлекторного принципа были исследованы функции спинного мозга и различных отделов головного мозга - продолговатого, среднего, промежуточного мозга, мозжечка. Однако к середине XIX века в физиологии сложилась парадоксальная ситуация. Рефлекторный принцип, столь плодотворно применявшийся исследователями для изучения функций спинного мозга и большинства отделов головного мозга, не брался физиологами на вооружение при исследовании функций высшего отдела головного мозга - больших полушарий. По образному выражению Павлова „пирамида рефлекса оставалась недостроенной“, что было связано с объективными методологическими трудностями. Эти трудности вытекают из того факта, что большие полушария отвечают за *психическую* жизнь животных и человека, в силу чего рефлекторный принцип, объясняющий механизм *физиологических* функций, казался физиологам слишком простым для объяснения сущности психических явлений.

Действительно, структура психики человека необыкновенно сложна, разнообразна и индивидуальна, то есть психика человека в высшей мере субъективна по своему характеру. К психическим явлениям относятся ощущения, представления, самосознание (способность выделять себя из окружающего социума), память, мышление и пр. Сложность психической жизни человека давно привлекала к себе внимание философов, ученых, писателей. Какими механизмами обеспечиваются сложнейшие психические явления, начиная с ощущений и кончая мышлением?

Проблема соотношения психического и физиологического получила название психофизиологической проблемы. По сути дела, это проблема общепсихологического плана - проблема соотношения материального и идеального, выдвинутая еще философами Древней Греции. Существовали различные подходы к ее решению. Отметим некоторые из них, связанные с психофизиологической проблемой. *Идеалистический подход* к ее решению состоял в утверждении того, что телесное в человеке, присущее ему от рождения, совершенствуется при взрослении человека. *Психическое* же начало заложено высшим разумом и, в силу этого, не может быть понято и объяснено человеком. Элементы материалистического подхода в понимании психики были заложены *Аристотелем* (384-322 гг. до н.э.). Аристотель выдвинул важное предположение о том, что психические явления *идеальны* по своей природе, но они тесно связаны с явлениями телесными. Представление об идеальной природе психических явлений отрицалось представителями механистического и вульгарного материализма (Ламетри, Кабанис - XVIII век), утверждавшими, что „мозг так же выделяет мысль, как печень выделяет желчь“.



Аристотель

Материалистический подход к решению психофизиологической проблемы базируется на признании того факта, что психические явления, *идеальные* по своей природе, обеспечиваются деятельностью высших отделов центральной нервной системы, являющихся, таким образом, *материальным* субстратом психики.

Впервые такой подход к исследованию психики человека был осуществлен И.М.Сеченовым. Его знаменитая книга „Рефлексы головного мозга“ явилась поворотным пунктом в изучении психических явлений, поскольку

впервые ученый-физиолог, взяв на вооружение рефлекторный принцип, подошел к объяснению психических явлений.

Рассмотрим кратко основные положения, изложенные в книге И.М.Сеченова. Одним из основных тезисов ученого является утверждение о *единстве организма и среды*, без которой невозможны действия, поступки,

Сеченов
Иван Михайлович
(1829-1905 гг.)



а также полноценные психические акты. Если нарушаются контакты с внешним миром (во время глубокого сна, наркотического сна), у человека не возникают никакие ощущения, отсутствует сознание. Опыты с *сенсорной депривацией* (устранение внешних раздражителей) показали, что человек в

таких условиях либо засыпает, либо у него возникают галлюцинации, что является следствием работы мозга, которому присуща внутренняя активность. Таким образом, сенсорная депривация подавляет либо искажает нормальные проявления психической жизни. Опыты, проведённые на детёнышах львов, тигров и обезьян, показали, что социальная депривация (содержание в одиночку) приводит к необратимым изменениям поведения и психики выросших взрослых животных. У хищников гипертрофирована агрессивность, у обезьян отсутствуют навыки контакта с членами сообщества, способность к спариванию и уходу за потомством.

Убедительные аргументы в пользу утверждения о необходимости связи организма с внешним миром для развития полноценной психики приведены Сеченовым на примере индивидуального развития (онтогенеза) ребенка. У новорожденного в силу того, что он не умеет пользоваться своими органами чувств, психическая жизнь представлена крайне ограничено. Действительно, новорожденный не умеет *смотреть*, поскольку это умение подразумевает сознательную фиксацию взгляда, в силу чего у ребенка не может быть отчетливых *зрительных ощущений*. Как пишет И.М.Сеченов, взгляд ребенка, блуждая в пространстве, в какие-то моменты невольно выхватывает те

яркие погремушки, которые вешают над кроваткой. У ребенка возникает ощущение яркой игрушки. Это зрительное ощущение вызывает возникновение у ребенка положительных эмоций (дети любят все яркое). Эти эмоции являются тем положительным подкреплением, которое фиксирует нужное для отчетливого видения игрушки напряжение глазных мышц. В результате, как пишет Сеченов, история повторяется тысячи раз, и вот уже ребенок может сознательно фиксировать взгляд на яркой игрушке. К зрительному ощущению добавляются *мышечные* и *осознательные*, так как ребенок тянется к игрушке, хватая ее, ощущая ее поверхность. В результате работы органов чувств и рецепторов (глаза, мышечные и кожные рецепторы) у ребенка складывается *представление* о данной игрушке на основе синтеза различных ощущений. На этом примере показана схема формирования сначала простейших элементов психики - *ощущений*, затем более сложных форм - *представлений*. Как видим, становление психических форм возможно потому, что организм получает информацию в виде стимулов от внешнего мира через органы чувств. Таким образом, во всех проявлениях психической жизни, в развитии психических явлений в онтогенезе непременно является сенсорная стимуляция внешними раздражителями, то есть в психических явлениях присутствует *афферентное звено*, типичное для любого рефлекса - двигательного или вегетативного (одергивание руки от огня, выделение слюны при еде), которые успешно изучает физиология.

Доказав наличие афферентного звена в психических явлениях, И.М.Сеченов показывает и наличие эфферентных проявлений психических состояний и переживаний в форме движения. Иными словами, И.М.Сеченов доказывает, что любое психическое явление не только субъективно переживается, но и выражается *объективно* - в форме мышечного движения. Существует много доказательств для подобных утверждений. Если человеку дать в руку длинную нитку с привязанным к ней на конце грузиком и попросить его думать о том, что грузик вращается, например, вправо, то через некоторое время, к удивлению испытуемого, грузик начинает вращаться вправо, хотя никаких видимых вращательных движений человек не производит. Эти так называемые *идеомоторные акты Шеврёля* показывают, что, думая о движении, человек невольно эти движения совершает. Невольные микродвижения, усиливаясь длинным маятником (ниткой), трансформируются в видимые невооруженным глазом движения маятника. Некоторые люди, обладая необыкновенно развитой тактильной чувствительностью,

могут, взяв человека за руку и предложив ему загадать какое-либо сложное двигательное задание, отгадать и выполнить последовательно все этапы этого задания. Такими способностями обладал В.Мессинг, проводивший в 60-е годы массовые представления по „чтению мышц“. Успешность выполнения Мессингом сложных двигательных задач определялась тем, что испытуемый сам подсказывал ему правильный вариант действия, невольно напрягая мышцы, если Мессинг шёл, например, не вправо, как было задумано человеком, а влево. Идеомоторные акты лежали в основе широко распространенного в конце XIX и начале XX века так называемого „стоноверчения“. Эти сеансы, проходившие в искусственно создаваемой мистической обстановке, заключались в том, что когда все присутствующие садились за стол, положив на него руки, стол через некоторое время начал покачиваться и вибрировать, чему есть вполне физиологическое объяснение. Каждый из участников сеанса, думая о том, что стол должен вращаться, невольно совершал микродвижения, суммация которых и приводила к макродвижению стола. Итак, *мысль о движении есть уже движение*.

Однако, мы с вами можем заниматься мыслительной деятельностью, не совершая движений. Примером может служить процесс чтения „про себя“. Эта способность приобретается нами постепенно в ходе обучения и образования. Так, если предложить школьникам младших классов писать диктант, зажав язык между зубами, то резко возрастает число ошибок. Это связано с тем, что исключение проговаривания слышимых и воспроизводимых слов резко ухудшает мыслительные способности школьников, то есть на данном этапе процесс мышления неизбежно сопровождается двигательными реакциями. У взрослых малограмотных людей при чтении проговаривание слов также необходимо для восприятия письменной речи. Таким образом, высший психический акт - процесс *мышления, субъективный* по своей природе, имеет *объективное* проявление в форме более или менее заторможенного *мышечного движения*.

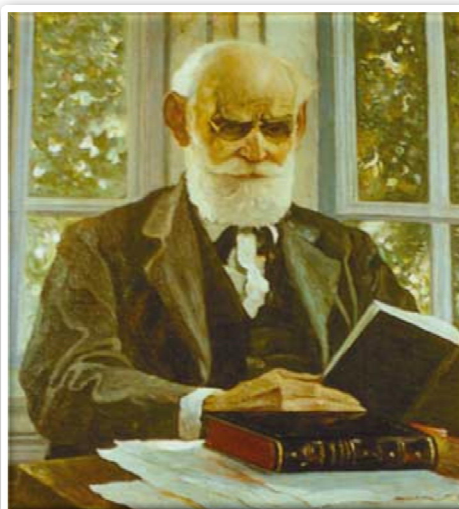
Не только мыслительная деятельность, но и любое другое субъективно переживаемое психическое состояние проявляется в форме движения. „Смеется ли ребенок при виде игрушки, улыбается ли Гарибальди, когда его гонят за излишнюю любовь к Родине, дрожит ли девушка при первой мысли о любви, создает ли Ньютон мировые законы и пишет их на бумаге -

езде окончательным фактом является мышечное движение“. Эта известная цитата Сеченова убедительно показывает, что в психических явлениях присутствует и *эфферентное* звено в форме движения. Таким образом, наличие в психических процессах *афферентного* начала и *эфферентного* проявления, по мнению Сеченова, доказывает рефлекторный характер их происхождения. Эта мысль выражена им в форме краткого резюме: „Все акты сознательной и бессознательной жизни по способу происхождения суть рефлексы“.

Следовательно, заслуга И.М.Сеченова заключается в том, что он впервые в физиологии применил принцип рефлекса для объяснения происхождения важнейших элементов психики - ощущений, представлений, памяти, мышления, построив, тем самым, **пирамиду рефлекса**. Таким образом, принцип рефлекса, введенный Декартом, стал теперь единым рабочим принципом деятельности центральной нервной системы - от спинного мозга до коры больших полушарий. Важным следствием открытия И.М.Сеченова стало то, что теперь к исследованию психических явлений могли приступить *физиологи*, вооруженные рефлекторной теорией.

Однако прошло несколько десятилетий, прежде чем эта возможность воплотилась в реальность. Великий русский физиолог И.П.Павлов, лауреат Нобелевской премии, будучи уже известным учёным, изучавшим процессы пищеварения в течение 25 лет, обратил внимание на так называемое

„*психическое слюноотделение*“. В отличие от физиологического слюноотделения, сопровождающего поедание собачьей пищи, „психическое слюноотделение“ наблюдалось не на еду, а на сигналы, так или иначе, свя-



Павлов Иван Петрович
(1849-1936 гг.)

занные с едой. Так, у собаки выделялась слюна на вид пищи, посуды, из которой ее кормили, на человека, который ее кормил и т.д. Явление это, обыденное и заурядное, заинтересовало Павлова. Его не удовлетворяли объяснения типа „у собаки потекли слюнки, потому что она *подумала*

о еде, *представила*, что сейчас её покормит привычный человек“ и т.д. Павлов считал, что такое объяснение не только ничего не объясняет, но и удваивает число неизвестных, так как переносит на животных понятия, заимствованные из человеческой психики (антропоморфизм). Павлов, по собственному утверждению, решил, не гадая о внутреннем состоянии животных, оставаться на позициях *физиолога* при анализе „психического слюноотделения“. Это был первый шаг большого ученого на пути создания им новой науки „Физиологии высшей нервной деятельности“, которой он посвятил 35 лет своей жизни.

Разработанная Павловым для исследования функций главных пищеварительных желёз фистульная техника позволила работать со здоровыми животными в условиях хронического эксперимента. У собак, например, выводили протоки слюнных желез на наружную сторону щеки, что давало возможность, приклеив маленькую воронку к отверстию протока железы, получать чистую слюну при кормлении животного различными видами пищи. До Павлова в физиологии господствовали так называемые *острые* методы, в ходе которых у животных под наркозом исследовали функции различных органов. Эти подходы составляют суть *аналитических* методов, которые позволили получить много полезных для физиологии данных о работе отдельных органов, центральной нервной системы, в частности, спинного мозга. И.П.Павлов, признавая ценность аналитических методов, использовал *синтетические методы*, позволяющие получать информацию о работе высших отделов центральной нервной системы на здоровом, бодром животном, что является принципиально важным шагом в исследовании функций организма.

Чем же „психическое“ слюноотделение отличается от физиологического? Павлов убедился в том, что „психическое“ слюноотделение, как и физиологическое, обеспечивается рефлекторным механизмом, так как и в том, и в другом случае налицо внешний сигнал, который запускает выделение слюны. Однако, если при физиологическом слюноотделении такими сигналами являются свойства пищи, которые воспринимаются вкусовыми рецепторами ротовой полости при акте кормления, то при „психическом“ слюноотделении сигналами для работы слюнных желез являются опосредованные стимулы, так или иначе связанные с едой, например, вид посуды, из которой всегда кормят собаку, вид человека, который кормит собаку и др. Павлов

пришел к выводу, что, в отличие от физиологического слюноотделительного безусловного рефлекса, „психическое“ слюноотделение представляет собой особый рефлекс, названный им условным. Таким образом, первым шагом Павлова на пути исследования высшей нервной деятельности явилось разделение всех рефлексов на 2 большие группы: безусловные рефлексы, обеспечивающие реакцию на непосредственное раздражение рецепторов пищей и условные рефлексы, обеспечивающие слюноотделение на опосредованные внешние сигналы, так или иначе связанные с кормлением.

Безусловные рефлексы разнообразны по своей природе, включая, помимо пищевых, оборонительные рефлексы, а также сложные цепи рефлекторных действий, которые в совокупности реализуют *инстинктивную* деятельность - пищедобывательную, половую, родительскую и др. Безусловные рефлексы и инстинкты являются *врожденными*, то есть они обязательно проявляются у всех особей данного вида. В отличие от врожденных безусловных рефлексов, условные образуются в ходе онтогенеза посредством научения, являясь, таким образом, *индивидуальным опытом*. Основой для возникновения условных рефлексов являются безусловные, так как их образование идёт по схеме: условный раздражитель (свет, звук или любой другой сигнал, который воспринимается органами чувств) подкрепляется безусловными раздражителями (пища, болевое воздействие и др.). В результате нескольких таких сочетаний (6-12) условный раздражитель приобретает сигнальное значение, то есть свет или звук вызывают слюноотделение.

Разделив все рефлексы на условные и безусловные, Павлов, проанализировал роль условных рефлексов в жизни высших животных и человека и пришел к заключению, что все то, что мы называем *привычкой, стереотипом, воспитанием, дрессировкой* основывается на выработке условных рефлексов разных видов и разной степени сложности. Таким образом, утверждал Павлов, в руки ученого переходят проблемы, так или иначе связанные с психическими процессами, суть которых должна быть объяснена физиологом на естественнонаучной основе.

Чрезвычайно важным в методологическом плане является тот факт, что Павлов не только выделил условный рефлекс как *индивидуальную* форму обучения, но и то, что из феномена условного рефлекса он создал *объективный метод* исследования функции коры больших полушарий головного мозга. Основанием для использования этого метода послужили специальные опыты И.П.Павлова по удалению коры больших полушарий у

собак (декортикация). Оказалось, что декортицированные животные не способны к образованию условных рефлексов и к воспроизведению старых, ранее выработанных условных рефлексов. Результаты этих опытов позволили Павлову сделать вывод о том, что кора больших полушарий является той частью мозга, которая обеспечивает образование условных рефлексов. Отсюда следовал важный методологический вывод - кору больших полушарий можно и нужно изучать, используя *метод условных рефлексов*. Этот метод является *объективным*, поскольку наблюдатель может подбирать условные раздражители, регулируя их силу и длительность, и, используя в качестве безусловного подкрепления еду или болевое воздействие (слабым электрическим током), вырабатывать условные рефлексы различного вида и сложности.

Кору больших полушарий часто называют „чёрным ящиком“, настолько сложны и скрыты от исследователя те процессы, которые происходят в ней при различных формах жизнедеятельности. Но, подавая сигналы на вход этого ящика (условные раздражители) и изучая сигналы на выходе (интенсивность слюноотделения), исследователь, по утверждению Павлова, имеет возможность *косвенно* судить о тех процессах, которые происходят в коре больших полушарий при условных реакциях. Новый методологический подход к оценке механизмов работы высших отделов головного мозга с использованием условных рефлексов был столь успешным, что позволил Павлову создать новый раздел физиологии - „Физиологию высшей нервной деятельности“, науку о механизмах работы больших полушарий головного мозга.

§2 БЕЗУСЛОВНЫЕ И УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ

Поведение животных и человека представляет собой сложную систему взаимосвязанных *безусловных* и *условных* рефлексов. Безусловные и условные рефлексы могут быть простыми и сложными, короткими и длительными, а их переплетение в поведении животных и человека подчас столь причудливо и сложно, что необходимы особые методы, чтобы разграничивать в поведенческом акте те и другие рефлексы.

Наблюдения за поведением животных начались с доисторических времен и были связаны с приручением человеком диких животных, с его

охотничьей деятельностью. Однако, *этология* как наука о поведении животных сформировалась лишь в XX веке благодаря работам К.Лоренца, Н.Тинбергена, Г.Темброка и многих других учёных. Исследуя различные формы поведения разнообразных представителей животного мира, этологи следовали эволюционному принципу и теории естественного отбора Ч.Дарвина. Этологи установили, что сложность поведения животных определяется уровнем развития их центральной нервной системы и органов чувств, то есть уровнем их *филогенетического* развития. Различные формы поведения, включающие добывание пищи, оборонительные рефлексы, заботу о потомстве и др. демонстрируют удивительное разнообразие и сложность в животном мире, являясь продуктом эволюции и естественного отбора.

2.1 Классификация безусловных рефлексов

Классификация безусловных рефлексов впервые была предложена Павловым и включала в себя следующие безусловные рефлексы: пищевые, оборонительные, половые, ориентировочные, родительские и детские. Не занимаясь специально исследованием этого вопроса, И.П.Павлов дал лишь самую общую классификацию безусловных рефлексов, которая уточнялась и совершенствовалась другими исследователями. Так, А.Д.Слоним предложил следующую классификацию рефлексов:

А. Рефлексы, направленные на сохранение внутренней среды организма и постоянства вещества и внутренней среды	<1> Пищевые, обеспечивающие постоянство вещества <2> Гомеостатические, обеспечивающие постоянство внутренней среды
Б. Рефлексы, направленные на изменение внешней среды организма	<1> Оборонительные <2> Срезовые (ситуационные)
В. Рефлексы, связанные с сохранением вида	<1> Половые <2> Родительские

Третья классификация предложена этологом Г.Темброком, который выделяет в поведении животных следующие формы:

1. Поведение, определяемое обменом веществ и состоящее из пищедобывания и приема пищи, мочеотделения и дефекации (опорожнения кишечника), запасаения пищи, покоя и сна, потягивания.
2. Комфортное поведение.

3. Оборонительное поведение.
4. Поведение, связанное с размножением, состоящее из территориального поведения, спаривания, заботы о потомстве.
5. Социальное (групповое) поведение.
6. Постройка нор, гнезд и убежищ.

Знакомство с данными классификациями, предложенными различными авторами, показывает, что *безусловные рефлексы* и сложные *инстинкты* сопровождают животное на протяжении всей его жизни от рождения до смерти, обеспечивая выживание новорожденных, их рост и развитие, продолжение рода и т.д. Вполне очевидно, что безусловные рефлексы в процессе индивидуального развития (онтогенеза) сменяют друг друга. Так, детские пищевые рефлексы (сосательный у млекопитающих) исчезают при взрослении, которое сопровождается появлением пищедобывательных, оборонительных форм поведения, половых и родительских рефлексов.

При всем богатстве и разнообразии безусловнорефлекторной деятельности сложная адаптация животных к изменяющимся условиям жизни не может быть в полной мере обеспечена только безусловными рефлексами. И чем выше организовано животное, тем большее значение в его жизни приобретают *условные* рефлексы, то есть *индивидуальный* опыт животного,

отражающий его реакции на постоянно изменяющиеся условия окружающей среды. Врождённые рефлексы при всей их поразительной сложности отличаются косо-

Транспортировка
парализованного
сверчка сфексом



стью и автоматизмом. Так, наблюдая за родительским поведением насекомых, Ж.А.Фабр описывал удивительно „целесообразные“ действия роющей осы - сфекса, которая выкапывает в земле норку, сталкивает в неё сверчка, предварительно парализованного путем прокалывания жалом трёх нервных узлов. Оса откладывает личинок в тело парализованного сверчка и замуро-

вывает его в норку. Таким образом, развивающиеся в теле живого, но бездвигательного сверчка личинки имеют пищу. Фабр изменял некоторые условия, на фоне которых разворачивался столь отлаженный и целесообразный родительский инстинкт. Так, он размуровывал норку и вытаскивал оттуда сверчка, однако оса не предпринимала никаких попыток вернуть сверчка в норку и замуровать его снова. Далее, если у сверчка отрывать усики, за которые оса втаскивала его в норку, то оса не пыталась сделать это другими способами, тем самым, обрекая потомство на верную гибель. Таким образом, действия, производимые осой, являются *автоматическими*, а не разумными. Косность инстинкта делает поведение животного негибким, что может привести к его гибели при резко изменившихся внешних условиях.

В отличие от *безусловных*, *условные* рефлексы обладают замечательным качеством изменяться вслед за изменениями внешних обстоятельств, что обеспечивает адекватный характер поведения животных. Примером может служить следующий факт - в пустынных и полупустынных местах особое значение имеют водоемы, служащие для всех животных источником воды. Животные всех видов посещают этот водоем, руководствуясь выработанными условными рефлексами на пространственные ориентиры. Но если водоем пересыхает, то поведение животных изменяется - они перестают посещать пересохший водоем и начинают поиски нового источника воды. Выбатываются новые условные рефлексы на новые пространственные ориентиры и угасают прежние условные рефлексы, что в итоге гарантирует животным выживание. Сравнение двух форм поведения, безусловнорефлекторной и условнорефлекторной, демонстрирует *косность*, *автоматизм* первой и *динамичность*, *изменчивость* второй.

Вместе с тем, в процессе эволюции безусловные рефлексы сохранились у всех представителей животного мира, что указывает на несомненную ценность врожденных форм поведения. Эта ценность заключается в том, что, безусловные рефлексы, являясь *видовым* опытом, проявляются сразу, без всякого научения у *всех* представителей данного вида. Кроме того, они являются основой для образования условных рефлексов. На базе одного безусловного рефлекса образуется большое количество условных, что делает поведение животных разнообразным и динамичным, поскольку, например, слюноотделение у собаки возможно не только на поедаемую пищу, но и на все многочисленные сигналы, которые сопровождают акт кормления.

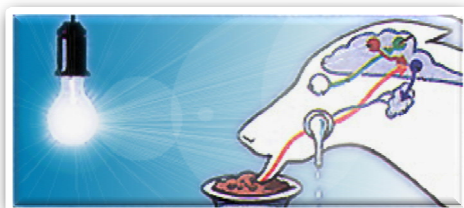
2.2 Классификация условных рефлексов

Существует несколько классификаций условных рефлексов в зависимости от того, какой критерий принят за основу разделения рефлексов. Во-первых, условные рефлексы можно обозначать по виду того безусловного рефлекса, на базе которого они образуются. Так, есть пищевые, оборонительные, половые, родительские, детские и др. виды условных рефлексов. Условные рефлексы можно делить в зависимости от того, к какому виду рецепторов адресован сигнал. Существует три вида рецепторов, обеспечи-

вающих связь организма с внешним миром и внутренней средой: *экстерорецепторы, интерорецепторы, проприорецепторы*. Экстерорецепторы (внешние рецепторы) воспринимают сигналы внешнего мира. В эту группу входят относительно простые *контактные* рецепторы, расположенные на поверхности кожи, которые в ходе эволюции специализировались на восприятии раздражителей различной при-

Выработка условного пищевого рефлекса у собаки

Объяснение в тексте

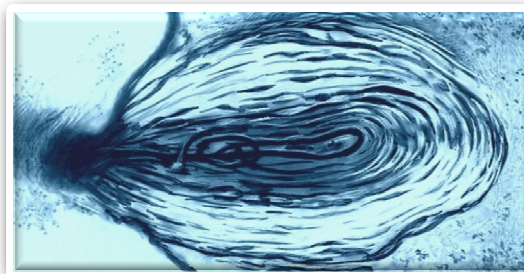


роды (*модальности*). Так, часть рецепторов воспринимает давление, оказываемое на кожу при прикосновении (*барорецепторы*), другая часть воспринимает температурные воздействия (*терморецепторы*), третья - химические воздействия (*хеморецепторы*), четвертая - болевые воздействия.

Более сложно устроены *дистантные* рецепторы, воспринимающие стимулы на расстоянии, что обеспечивает адекватные реакции организма на отдаленные раздражители. Условные рефлексы, в которых условные сигналы

воспринимаются экстерорецепторами, получили название *экстероцептивных* условных рефлексов. Примером таких рефлексов может служить условный пищевой рефлекс, вырабатываемый у собаки на свет электрической лампочки по схеме: свет плюс еда в качестве безусловного подкрепления. Через несколько сочетаний света с едой вырабатывается условный слюноотделительный рефлекс, экстероцептивный по своей природе: всякий раз, когда загорается лампочка, у собаки наблюдается выделение слюны. Все описанные ранее примеры „психического“ слюноотделения на вид посуды, шаги человека, который кормит собаку и др., относятся к экстероцептивным условным рефлексам. И.П.Павлов исследовал преимущественно этот вид рефлексов, полагая, что именно они обеспечивают связь организма с внешней средой. Экстероцептивные рефлексы характеризуются высокой скоростью образования и стойкостью.

Вторая группа рецепторов - **интерорецепторы**, располагающиеся в стенках внутренних органов. По своей специализации они также делятся на баро-, термо-, хемо- и ноци- рецепторы. Можно, адресуя условный раздражитель к интерорецепторам, выработать *интероцептивные* условные рефлексы. Так, в опытах Павлова у собаки делалась операция фистулы желудка, кото-



Тельце Фатера-Пачини: сложный инкапсулированный интерорецептор

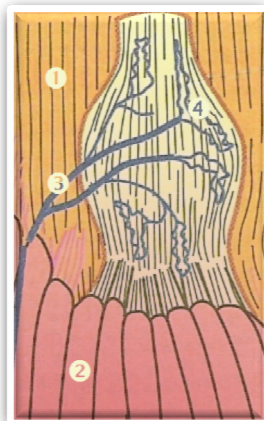
рая позволяла через отверстие, в обычных условиях закрытое пробкой, вводить в желудок воду. Оказалось, что введение 500 мл воды увеличивает мочеотделение (диурез), что является естественной реакцией организма на излишки воды. После нескольких повторений опыта можно было наблюдать образовавшийся интероцептивный условный рефлекс. Если собаке ввести в желудок 500 мл воды и тут же выпустить ее обратно, то у неё тем не менее усиливается диурез, хотя и не в такой степени, как при истинном обводнении. В данном случае условный рефлекс образовался на раздражение барорецепторов желудка вследствие его растяжения водой. Давление на барорецепторы стало условным сигналом обводнения организма, что и привело к выработке интероцептивного условного диуретического рефлекса. Следует отметить, что интероцептивные условные рефлексы вырабаты-

ваются медленнее, чем экстероцептивные. Кроме того, они не столь чёткие в своём проявлении и менее стойкие.

Третья группа рецепторов - **проприорецепторы** - рецепторы, заложенные в мышцах и сухожилиях. Адресуя условный сигнал к проприорецепторам, можно выработать *проприоцептивный* условный рефлекс. Так, если

Расположение сухожильных органов Гольджи

- 1 - Сухожилие;
- 2 - Мышца;
- 3 - Афферентное волокно
- 4 - Сухожильный орган Гольджи



брать лапу собаки в свою руку (пассивное сгибание лапы) и подкреплять это сгибание едой, то вырабатывается проприоцептивный условный слюноотделительный рефлекс. Всякий раз, когда вы будете брать лапу собаки, у неё будет наблюдаться слюноотделение.

По соотношению во времени действия условного и безусловного раздражителей условные рефлексы подразделяют на наличные и следовые. Если сразу же или вскоре после начала действия условного сигнала к нему присоединяется безусловный раздражитель, то образуются *наличные* условные рефлексы - *совпадающие* или *короткоотставленные*. Если присоединить безусловное подкрепление через 20-30 секунд или 1-2 минуты после начала действия условного сигнала, то образуются соответственно *отставленный* или *запаздывающий* условный



Схема временных отношений между индифферентным и безусловным раздражителем при выработке различных видов условных рефлексов (УР)

рефлекс. Различие между этими условными рефлексами достаточно четко демонстрирует способность животного анализировать временные соотношения. Так, в первом случае у собаки условное слюноотделение начинается сразу же, как только она слышит условный сигнал, во втором случае ус-

ловное слюноотделение отставлено на 20-30 сек и в третьем случае слюноотделение начинается только через 1-2 мин после начала действия условного сигнала.

Следовые условные рефлексы образуются в том случае, когда между условным и безусловным раздражителями есть пауза. Если эта пауза составляет 10-20 сек, то образуется *короткий следовой* условный рефлекс.

Если пауза составляет 1-2 мин, то образуется *поздний следовой* условный рефлекс. Как и при наличных условных рефлексах, в следовых рефлексах четко выявляется способность животного дифференцировать время. Так, при коротком следовом рефлексе условное слюноотделение наступает через 10-20 сек. после окончания действия условного сигнала, при позднем следовом - через 1-2 мин после окончания действия сигнала. Название „следовые“ условные рефлексы основано на том, что в данном случае условные рефлексы образуются на „след“ от затухающего возбуждения в коре больших полушарий после прекращения действия условного сигнала. При наличных же условных рефлексах их выработка идет при максимальном возбуждении в коре, которое вызывается действующим сигналом.

Условные рефлексы могут быть образованы на *относительные признаки предметов*, такие как, например, „больше-меньше“, „чаще-реже“, „тише-громче“ и др. Так, в опытах на кроликах были использованы два треугольника разных размеров. Под каждым из них было кольцо, за которое кролик дергал губами. Если он дергал кольцо под большим треугольником, то подкрепления не было. Если же он дергал кольцо под меньшим треугольником, то в

кормушку падал кусочек моркови. Через некоторое время после ряда таких подкреплений, кролик сразу направ-

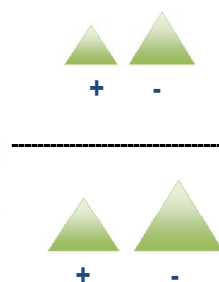


Схема опыта по выработке условного рефлекса на относительные признаки предметов

лялся к меньшему треугольнику и дергал под ним кольцо. После предъявления новой пары треугольников кролик „с ходу“ выбирал меньший из них и выполнял привычные действия. Эти наблюдения иллюстрируют явление так называемого *переноса опыта*. Выработанный условный рефлекс на конкретные раздражители разных размеров переносится на другие неравные по размерам раздражители, что способствует экономии времени и энергии на

выработку условных рефлексов в сходных ситуациях.

В естественной жизни одиночные условные сигналы встречаются довольно редко. Гораздо чаще в качестве условного раздражителя выступают *комплексные* стимулы. В качестве таких воздействий могут быть использованы *одновременные* и *последовательные комплексы одномодальных* и *разномодальных* сигналов. Так, можно в качестве одновременного комплекса раздражителей одной модальности использовать звуки нот ДО, МИ, СОЛЬ, взятые в виде аккорда, и подкрепить этот аккорд пищей. В результате нескольких сочетаний аккорда с едой у собаки вырабатывается пищевой условный рефлекс на одновременный комплекс одномодальных раздражителей. Всякий раз, когда будет звучать данный аккорд, у собаки начинается слюноотделение. Эти же ноты, предъявленные животному в виде трезвучия (то есть последовательно, без пауз между звуками) при подкреплении едой становятся также сигналом условного слюноотделения. В этом случае условный пищевой рефлекс вырабатывается на *последовательный* комплекс одномодальных раздражителей. Если в качестве условных раздражителей использовать сигналы, воспринимаемые разными органами чувств (свет лампочки, звуки метронома, касалка, с помощью которой раздражаются кожные рецепторы), то при подкреплении едой вырабатывается условный рефлекс на комплекс *разномодальных* раздражителей (одновременный или последовательный - в зависимости от способа предъявления).

Описанные выше условные раздражители (одномодальные или разномодальные) можно предъявить животному в виде *цепи* раздражителей, когда между ними есть паузы. В этом случае вырабатывается условный рефлекс именно на цепь раздражителей.

Характерной особенностью процедуры выработки условных рефлексов на комплексные и цепные раздражители является то, что на *начальных* этапах выработки *каждый* из раздражителей в комплексе или цепи, предъявленный отдельно, вызывает данную условную реакцию. Однако по мере упрочения условного рефлекса отдельные раздражители теряют свое сигнальное значение и лишь *комплекс* или *цепь* раздражителей вызывает данный условный рефлекс. Этот факт отражает сложные процессы синтеза в коре больших полушарий, суть которых будет рассмотрена позже.

Условные рефлексы, выработанные при подкреплении едой или болевыми воздействиями, получили название условных рефлексов I порядка.

Однако, животные способны образовывать условные рефлексы на стимулы, имеющие более *опосредованную* связь с *безусловным* подкреплением. Так, имея у собаки пищевой рефлекс I порядка, можно выработать условный рефлекс II порядка, а на базе условного рефлекса II порядка можно выработать условный рефлекс III порядка и т.д.

Принцип выработки условных рефлексов высших порядков таков: сначала вырабатывается рефлекс I порядка по схеме „условный сигнал + безусловное подкрепление“, например „*свет+еда*“. Вырабатывается условный слюноотделительный рефлекс на свет I порядка. Далее, если хотят выработать условный рефлекс II порядка, например, на гудок, то используют следующий алгоритм - „*гудок+свет*“. В результате таких сочетаний у собаки вырабатывается условный рефлекс II порядка на гудок, который будет более слабым и менее стойким по сравнению с условным рефлексом I порядка. Это объясняется тем, что в данном случае гудок подкрепляется не едой, а сигналом (светом), который был непосредственно связан с едой. То есть пищевая условная реакция на гудок является опосредованной, так как она вырабатывается на основе условного (а не безусловного) подкрепления.

Условные рефлексы высших порядков легче образуются на основе болевого, а не пищевого подкрепления, что понятно с точки зрения огромной биологической значимости инстинкта выживания. При выработке пищевых условных рефлексов высших порядков необходимо работать с достаточно голодным животным, имеющим сильно выраженную пищевую *мотивацию* (пищевое возбуждение).

Большое значение в жизни животных имеют особые рефлексы, получившие название имитационные (подражательные) рефлексы. Впервые их изучил ученик Павлова - Леон Абгарович Орбели, используя модель эксперимента, называемую „актер-зритель“. В его опытах использовали 2 собак, которым предъявлялся условный раздражитель в виде света электрической лампочки. Однако, пищевое подкрепление получала лишь первая собака („актер“). В результате повторений опыта условный рефлекс на свет вырабатывался не только у „актера“, но и у „зрителя“ (второй собаки). Объяснить этот факт можно тем, что вторая собака имела подкрепление, но не в виде еды, как первая, а в виде целого комплекса зрительных, слуховых, обонятельных раздражителей, источником которых была первая собака, жадно поглощающая пищу „на глазах“ второй собаки. Итогом такого подкрепления и явилась выработка условного слюноотделительного рефлекса у второй собаки - „зрителя“.

Имитационные условные рефлексы хорошо изучены у обезьян, которые, услышав удары гонга, прибегали к дверце вольера и не получали никакого подкрепления, поскольку брошенный исследователем всего лишь

Имитационные условные реф- лексы у обезьян



один банан съедался вожаком стада. Тем не менее, условный рефлекс на гонг в форме подбегания к дверце вольера вырабатывался не только у

вожака, но и у всех обезьян этого стада на основе природной склонности животных к имитации. Имитационные условные рефлексы проявляются у некоторых птиц (скворец, попугай), которые могут произносить звуки и даже отдельные слова. Имитационные условные рефлексы играют важную роль в воспитании подрастающего поколения как у животных, так и у человека, поскольку на основе врожденной способности к подражанию облегчается процесс обучения, овладения определенными навыками и т.д. Адаптивное значение имитационного поведения хорошо иллюстрируется примером массовой паники лесного населения при пожарах. Бегство животных организуется по принципу подражательного поведения и гарантирует выживание всех обитателей леса.

Особую роль в высшей нервной деятельности играют так называемые *экстраполяционные* рефлексы, то есть рефлексы предвидения. Впервые их описал орнитолог, ученик Павлова - Леонид Викторович Крушинский.

Перед животным скрыто за ширмой начинают передвигать чашку с едой. Животное, увидев через отверстие в ширме начало движения чашки, обегает ширму справа,

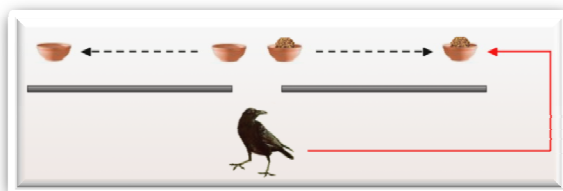
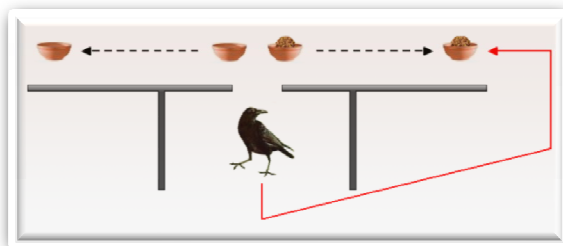


Схема опытов с ширмой (А) и с ширмой приставкой (Б)



Б

если чашка продвигается вправо, или слева, если чашка продвигается влево. Таким образом, животное предвидит то место, где должна оказаться пища на основании вектора ее начального движения. Исследуя с помощью системы ширм подобные экстраполяционные рефлексy у разных представителей животного мира, Л.В.Крушинский показал, что способность к экстраполяции не зависит от уровня филогенетического (эволюционного) развития, а определяется *биологическими* особенностями, в частности, образом жизни животного. Так, способность к экстраполяции хорошо выражена у врановых птиц (сорока, ворона), но слабо проявляется, например, у голубей, кур. Из млекопитающих к экстраполяции способны кошки, собаки, но не кролик, морская свинка. Нетрудно понять разницу в образе жизни указанных представителей животного мира. Птицы и млекопитающие, вынужденные преследовать свою добычу, демонстрируют способность к экстраполяции. И, наоборот, птицы и млекопитающие, от которых их пища „не убегает“, не способны к предвидению.

Способность предвидеть результаты падения у одних видов является врожденным рефлексом, у других - условным, то есть результатом научения. Так, новорожденный котенок, обезьянка будут всеми силами сопротивляться подталкиванию их к краю стола, что свидетельствует о том, что рефлекс экстраполяции падения (то есть оценка результатов падения) является у них врожденным. В то же время ребёнок не боится высоты и лишь приобретает опыт падения с дивана, стула и т.д., взрослый человек, будучи в здравом уме, никогда не выйдет на улицу через балкон, даже если он очень спешит. Таким образом, один и тот же вид экстраполяционного рефлекса - предвидение результатов падения - у некоторых животных является врожденным, у человека - приобретенным, то есть условным.



Боязнь высоты у новорожденного котёнка - врожденный рефлекс

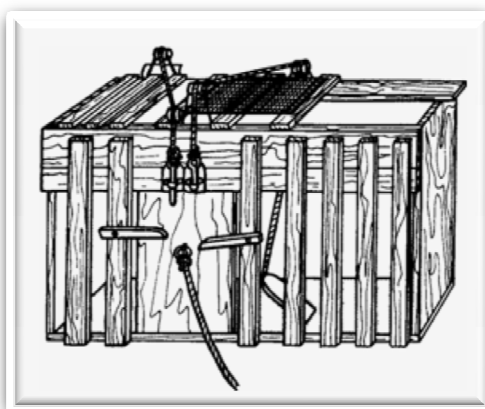
Деление условных рефлексов можно проводить по их эфферентному проявлению. С этой точки зрения все условные рефлексy делятся на двигательные и вегетативные, в которых в качестве эфферентного проявления выступает работа какого-либо внутреннего органа или системы органов. Так, вегетативным условным рефлексом является слюноотделительный

рефлекс, возникающий при сочетании света электрической лампочки с пищевым подкреплением. Возможны условные рефлексы, которые проявляются в форме изменения функции сердечно-сосудистой системы. Так, если человек в белом халате, находясь рядом с собакой, берет шприц, заполняет его адреналином и затем вводит адреналин собаке, то буквально через 1-2 сочетаний этих процедур с непосредственным эффектом адреналина, вызывающего учащение сердцебиений и увеличение кровяного давления, у собаки образуется условный вегетативный рефлекс на белый халат, шприц, человека. Каждый из этих раздражителей становится условным сигналом, вызывая учащение сердцебиений и подъем кровяного давления. Подобные вегетативные условные рефлексы сопровождают нас, когда мы идем к зубному врачу, сдаем экзамены или готовимся к старту на стадионе.

К двигательным условным рефлексам относятся рефлексы оборонительного типа, когда условный сигнал, например, звуки метронома, подкрепляется локальным раздражением лапы собаки слабым электрическим током. Через несколько сочетаний звука метронома с током у собаки вырабатывается условный двигательный

Оборонительный рефлекс включение метронома вызовет у собаки отдергивание лапы. Эти двигательные рефлексы - относительно простые.

„Проблемная клетка“, разработанная Торндайком в 1911 году.



Более сложная форма двигательных условных рефлексов была изучена американским психологом Э.Торндайком, который начал свои исследования одновременно с Павловым в первой половине XX века. Используя так называемый метод проблемных ящиков, Торндайк изучал скорость выработки различных двигательных навыков у животных.

Простейшим примером такого подхода является помещение животного (обычно мелких грызунов - мышей, крыс) в ящик, перегородженный ширмами с щелями и имеющий проволочный пол. Животное находится в крайнем отсеке этого лабиринта, когда подается сигнал в форме, например, гудка и вслед за этим через проволочный пол начинают пропускать слабый

электрический ток. Это заставляет животное *методом проб и ошибок* находить выход в системе ширм и, подбегая к противоположному краю ящика, опять же методом проб и ошибок открывать „замок“ (в простой форме это - педаль, на которую необходимо нажать), после чего животное может выскочить из ящика и тем самым избавиться от болевых ощущений. Регистрируя время, необходимое животному для совершения всех пробных движений, приводящих, в конце концов, к избавлению от боли, Торндайк установил, что это время сокращается при повторении ситуации, что отражает выработку определенных двигательных навыков у животных. Эти рефлексy, которые проявляются в форме сложных двигательных реакций при действии условных сигналов, получили название *инструментальных* условных рефлексов, поскольку животное использует движение для того, чтобы избежать наказание (как в описанном выше примере) или получить положительное подкрепление в форме еды.

Есть некоторые отличия *инструментальных* рефлексов от *классических* рефлексов, которые изучал И.П.Павлов. Во-первых, инструментальные рефлексy образуются значительно быстрее - после 1-2 сочетаний, в то время как классические - после 6-10 и более сочетаний. Во-вторых, в инструментальных условных рефлексax животное *активно*, оно должно „поработать“, чтобы было подкрепление, в то время как в классических условных рефлексax животное *пассивно*, оно как бы „ждет“ подкрепления, которое будет независимо от того, проявится условное слюноотделение или нет. Активность животных в инструментальных рефлексax подчас приобретает форму „озарения“, то есть нахождения более удобных движений для достижения цели. В яркой форме подобное „озарение“ проявилось в наблюдениях за обезьянами. В клетку, где находилась обезьяна, помещались легкие ящики разных размеров. Условный раздражитель сопровождался появлением под потолком клетки банана. Методом проб и ошибок обезьяна строила из ящиков пирамиду и таким образом доставала банан. *Вольфганг Келлер*, исследовавший формирование у обезьяны этого навыка, пожелавший продемонстрировать его студентам, зашел в клетку к обезьяне. Когда вслед за условным сигналом под потолком клетки появился банан, обезьяна, схватив исследователя за руку, потащила его к центру клетки и, взбравшись по нему, достала банан. Эти наблюдения свидетельствуют о гибкости в поведении высших млекопитающих, способных для достижения определенной цели „творчески“ решать вопрос о способах ее достижения.

Рассмотрев различные формы безусловных и условных рефлексов, можно прийти к выводу о том, что *безусловные* рефлексы, достаточно сложные и многообразные в своем проявлении, являются *фундаментом* для еще более сложных и многочисленных *условных* рефлексов, основное назначение которых обеспечить *индивидуальную* адаптацию к постоянно изменяющимся условиям среды обитания. Чем выше уровень филогенетического развития животного, тем более разнообразны его условные рефлексы, что создает основу для расширения границ его обитания, то есть его *экологической ниши*. Самые сложные по форме и многообразию условные рефлексы, несомненно, формируются у человека. Одно лишь сравнение возможности выработки *инструментальных* условных рефлексов у человека и высших животных подтверждает этот факт. Действительно, к инструментальным условным рефлексам у человека относятся все те двигательные навыки, которыми обладают люди таких профессий как хирурги, музыканты, спортсмены и др. Сравнение с вышеописанными двигательными навыками животных показывает качественное превосходство данного вида условных рефлексов у человека.

§3 МЕХАНИЗМ ОБРАЗОВАНИЯ УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПАМЯТИ

Основным условием образования условных рефлексов является, как уже указывалось, сочетание во времени раздражителя, который хотят сделать сигналом кормления (например, свет лампочки, звуки метронома), с раздражителем, вызывающим безусловнорефлекторную реакцию (например, с едой или болевым раздражением). При этом сила первого сигнала, который является для животного на первых этапах индифферентным (то есть пока не связанным с кормлением), не должна превышать силу возбуждения от безусловнорефлекторного подкрепления. Иными словами, можно вырабатывать у собаки условный рефлекс на свет лампочки, но нельзя вырабатывать такой рефлекс на мощный свет электрической фары. В результате нескольких сочетаний света с едой свет приобретает сигнальное значение, то есть из индифферентного превращается в биологически значимый сигнал. Почему свет приобретает способность вызывать слюноотделение? Павлов пола-

гал, что в основе образования условных рефлексов лежит процесс формирования *временных связей* за счёт одновременного возбуждения в головном мозге двух центров и распространения возбуждения между этими центрами, которое получило название **встречной иррадиации возбуждения**. Представим этот процесс в виде схемы:

Включение света воспринимается рецепторами сетчатки глаза собаки, и

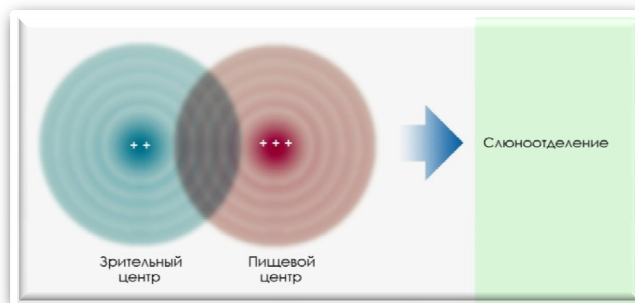


Схема формирования временной связи

(+) - степень возбуждения (пояснение в тексте)

информация по зрительному нерву идет в головной мозг, достигая зрительного центра в коре больших полушарий, который приходит в состояние возбуждения. Вместе с тем, когда животному дают еду, возбуждаются вкусовые рецепторы ротовой полости, и от них информация по черепно-мозговым нервам (языкоглоточный, лицевой и др.) поступает также в головной мозг, приводя пищевой центр в состояние возбуждения. При этом пищевой центр возбуждается в большей степени, чем зрительный, то есть он является *доминантным*. В силу этого, как любой доминантный центр, он обладает особыми свойствами - притягивать к себе возбуждение от других менее возбужденных центров и усиливаться за их счет. Следовательно, возбуждение из зрительного центра распространяется волнами (*иррадиирует*), доходя до пищевого центра. Вместе с тем, доминирующий центр также распространяет вокруг себя волны возбуждения, вследствие чего наблюдается *встречная иррадиация возбуждения*. В результате неоднократных сочетаний индифферентного раздражителя с безусловным подкреплением всякий раз наблюдается встречная иррадиация возбуждения, что в конечном итоге приводит к „*проторению пути*“, то есть к формированию между зрительным и пищевым центрами системы работающих нейронов, по которым возбуждение от центра условного сигнала идет к центру безусловного подкрепления, вызывая условную слюноотделительную реакцию. Таким образом, в основе образования условных рефлексов лежит „проторение пути“ по механизму доминанты.

Временная связь, обеспечивающая передачу возбуждения от центра условного сигнала к центру безусловного раздражителя, получила название **прямой временной связи**. Оказалось, что, помимо прямой, образуется и

обратная временная связь, обеспечивающая передачу возбуждения от центра безусловного подкрепления к центру условного сигнала.

Особенно хорошо обратная связь проявляется при выработке классического проприоцептивного условного рефлекса. Вспомним процедуру его выработки. Пассивное сгибание лапы собаки подкрепляется едой, в результате чего через несколько сочетаний каждый раз, когда вы берете лапу собаки в свою руку, у собаки выделяется слюна. Собака с таким рефлексом продемонстрировала удивительное поведение: когда она была голодна, то подходила к экспериментатору и протягивала ему лапу. Таким образом, наряду с классическим условным проприоцептивным рефлексом у животного образовался *инструментальный* условный рефлекс. Этот рефлекс обеспечивается *обратной связью*, то есть движением возбуждения от пищевого, сильно возбуждённого центра, к двигательному центру, вследствие чего собака активно сгибает лапу.

Прямые и обратные временные связи вырабатываются всегда, однако если в классических условных рефлексах доминируют прямые связи, то в инструментальных рефлексах преобладают обратные.

3.1 Локализация временных связей

Сначала Павлов предполагал, что временные связи образуются между корой больших полушарий, куда поступает информация о раздражении органов чувств различными сигналами, и центрами безусловных рефлексов (пищевого, оборонительного), которые представлены на разных уровнях головного мозга, в так называемых *подкорковых* структурах. Например, процесс слюноотделения обеспечивается продолговатым мозгом, но пищедобывательная деятельность в целом регулируется центрами голода и насыщения в промежуточном мозге. Однако, предположение И.П.Павлова о том, что временные связи образуются между корой и подкорковыми структурами, не подтвердилось дальнейшими исследованиями.

Ученик И.П.Павлова Э.А.Асратян подвергал животных операции декортикации, то есть удалению коры больших полушарий, и исследовал у таких животных безусловные пищевые, двигательные, вегетативные рефлексы. Оказалось, что удаление коры больших полушарий сопровождается

существенным снижением качества безусловных рефлексов. Это проявляется в том, что исчезают, например, различия между качеством и количеством слюны, выделяемой слюнными железами на разные виды пищи - сухари, молоко, мясо. Нарушается координация движений, усиливаются реакции сердечно-сосудистой системы на адреналин.

Результаты этих наблюдений позволили Э.А.Асратяну сделать вывод о том, что каждый безусловный рефлекс имеет, помимо подкорковых центров, представительство в коре больших полушарий. Это так называемое *корковое представительство безусловного рефлекса*

повышает качество безусловных рефлексов, осуществляемых подкорковыми центрами (продолговатым, средним, промежуточным мозгом). Таким образом, центральная часть дуги

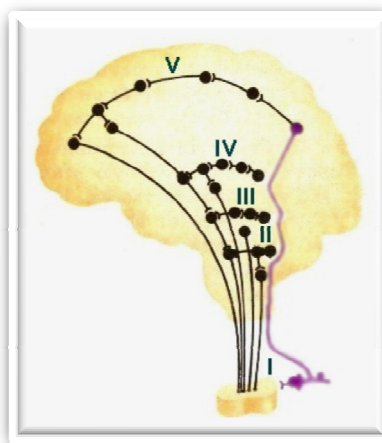


Схема дуги безусловного рефлекса

I-V - ветви центральной части дуги на различных уровнях мозга

любого безусловного рефлекса выглядит многоэтажной, поскольку информация от всех видов рецепторов, идущая по чувствительным (афферентным, центростремительным) нервам, подвергается частичной обработке в разных отделах головного мозга. Высший же анализ этой информации осуществляется в коре больших полушарий - в корковом представительстве безусловного рефлекса.

На основании данной концепции была предложена новая схема образования условного рефлекса. Любой раздражитель, который мы хотим сделать условным сигналом, вызывает у животного безусловный ориентировочный рефлекс, названный И.П.Павловым рефлексом „что такое?“. Биологическое значение этого рефлекса очевидно, поскольку животное должно оценить вредность или полезность каждого нового сигнала из внешнего мира. В этом смысле ни один сигнал, применяемый в качестве условного раздражителя, не является индифферентным. Безусловный ориентировочный рефлекс на вспышку лампочки проявится в форме двигательных реакций - поворота головы в сторону света, фиксирования лампочки взглядом. Являясь безусловным, данный рефлекс, в соответствии с концепцией Э.А.Асратяна, имеет подкорковую ветвь, обеспечивающую быструю реализацию этих движений, и корковое представительство, де-

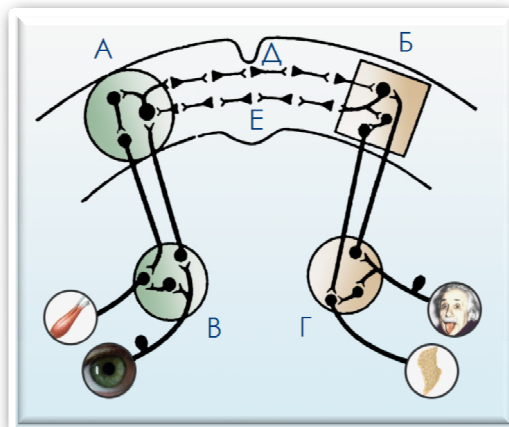
лающее эту реакцию более точной и совершенной. Известно, что подкорковая ветвь ориентировочных безусловных рефлексов на свет и звук включает средний мозг (соответственно, передние и задние холмы). Однако информация о раздражении рецепторов сетчатки поступает и в кору

больших полушарий - в корковое представительство данного ориентировочного рефлекса. Коровый зрительный центр, обработав пришедшую информацию, посылает сигналы в подкорковые центры, улучшая качество безусловного рефлекса.

Подобные рассуждения справедливы и относительно безусловного подкрепления. Раздражение пищей рецепторов ротовой полости трансформируется в нервное возбуждение, передаваемое по лицевому, языкоглоточному и другим нервам в пищевые центры продолговатого мозга, что вызывает выделение слюны. Вместе с тем, информация о раздражении ре-

Схематическое изображение условного рефлекса с двусторонней связью

А - кортикальный пункт глазодвигательного рефлекса;
Б - >> пищевого рефлекса;
В, Г - их подкорковые центры;
Д - прямая связь;
Е - обратная связь.



цепторов передаётся и в корковое представительство пищевого безусловного рефлекса, что, как уже указывалось, делает реакцию

подкорковых центров более точной и совершенной. Таким образом, если сочетать два сигнала - свет и пищевое подкрепление, то временная связь образуется, согласно представлениям Э.А.Асратяна, между корковыми представительствами двух безусловных рефлексов: ориентировочного рефлекса на свет и пищевого рефлекса на раздражение пищей рецепторов ротовой полости. В силу этого свет становится сигналом кормления, то есть всякий раз, когда включается лампочка, свет вызывает не только свойственный ему безусловный рефлекс „что такое?“, но и реакцию слюноотделения.

Таким образом, по современным представлениям, условный рефлекс есть корковый синтез двух или нескольких безусловных рефлексов (условным сигналом может быть не один, а несколько раздражителей). По мере

укрепления условного рефлекса ориентировочный рефлекс на свет постепенно затухает и в полной мере проявляется *сигнальное* значение света, то есть свет вызывает слюноотделение.

При выработке условных рефлексов выделяют две стадии - стадию *образования* и стадию *упрочения* временных связей, то есть закрепления условного рефлекса. В психологическом плане этим стадиям соответствуют понятия кратковременной и долговременной памяти. Впервые в конце XIX века русский психиатр С.С.Корсаков наблюдал *синдром разъединения двух видов памяти* при алкогольной интоксикации, приводящей к белой горячке. Оказалось, что, выйдя из состояния белой горячки, человек не помнил непосредственных событий, предшествовавших интоксикации, но помнил события, далеко отстоящие от приступа болезни. Эти наблюдения позволили предположить, что механизмы кратковременной и долговременной памяти различны, поскольку шоковое состояние человека сопровождается потерей кратковременной, но не долговременной памяти. Это явление, получившее название „синдрома Корсакова“, наблюдается при шоковых состояниях, вызываемых различными воздействиями (алкогольная и другая интоксикация, черепно-мозговые травмы, связанные с потерей сознания и коматозным состоянием и др.).

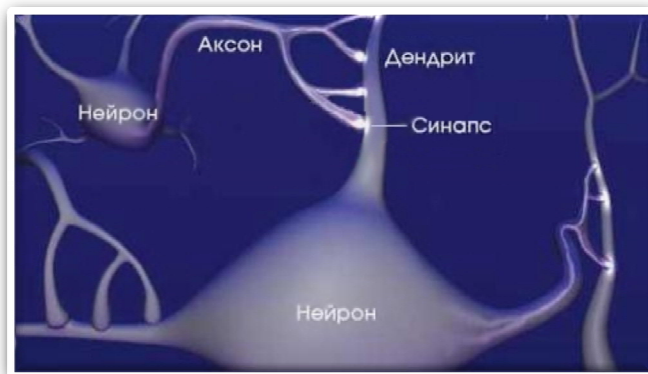
Подобный синдром можно наблюдать и в опытах по выработке условных рефлексов у лабораторных животных. Крысам в разные сроки после сочетаний условного и безусловного сигналов наносили электрические раздражения, вызывающие судорожные припадки. Оказалось, что если электрошок вызывался через 20 сек - 60 мин после выработки условного рефлекса, то животное, выйдя из состояния шока, „не помнило“ значения условного сигнала. Если же до нанесения раздражения током проходило более одного часа, то, выйдя из состояния шока, крыса правильно реагировала на условный раздражитель. Таким образом, эти опыты наглядно показали, что процесс образования условного рефлекса состоит из двух фаз. Первая - *образование* временных связей, обеспечивающее *кратковременную память*. Вторая - *упрочение* (консолидация) временных связей, обеспечивающее долговременную память. В данном конкретном случае для перехода кратковременной памяти в долговременную необходимо не менее одного часа.

Каковы механизмы кратковременной и долговременной памяти? Как уже указывалось, при образовании условного рефлекса наблюдается встречная иррадиация возбуждения между двумя центрами, что приводит к

„проторению пути“ (банунг-доминанта). Разберем нейрофизиологический механизм этого явления, составляющего физиологическую основу кратковременной памяти. Между двумя центрами, например, зрительным и пищевым, расположено огромное количество нейронов с многочисленными нервными отростками, которые до выработки условного рефлекса не в состоянии проводить возбуждение. Образование условного рефлекса состоит в том, что „потенциальные“ синапсы, лежащие между двумя центрами, превращаются в „актуальные“. Иначе говоря, неработающие синапсы в процессе неоднократных сочетаний условного и безусловного сигналов становятся работающими, то есть способными к проведению возбуждения.

Процесс актуализации синапсов осуществляется несколькими путями. Во-первых, происходит переориентация нервных отростков, в результате чего между нервными центрами образуется как бы дорожка, состоящая из

Нейрональные
сети



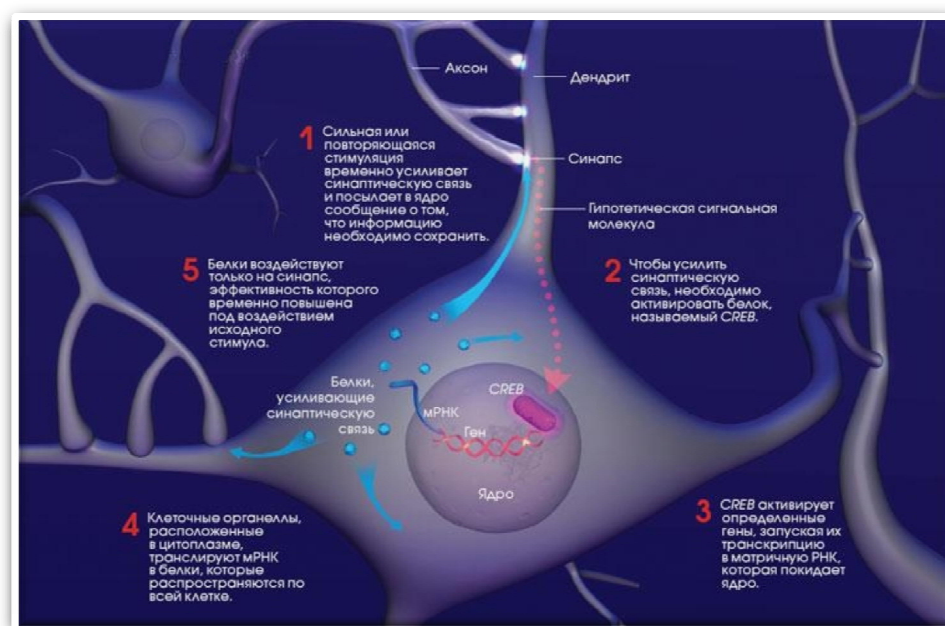
системы упорядоченных нейронов и синапсов. Но наличие такой дорожки не является гарантией проведения нервного им-

пульса, поскольку расстояние между пресинаптической и постсинаптической мембранами может быть слишком большим. В результате этого медиатор, выделяемый пресинаптической мембраной, проходя через слишком широкую синаптическую щель, теряется в пространстве. Устранение этого недостатка происходит за счёт утолщения (набухания) пре- и постсинаптических мембран. Набухание мембран, уменьшая ширину синаптической щели, приводит к тому, что медиатор достигает постсинаптической мембраны и вызывает ее деполяризацию и возникновение потенциала действия, то есть синапс начинает проводить возбуждение.

Еще один из путей актуализации синапсов связан с образованием миелиновой оболочки в случае, если часть нервных волокон в системе нейронов, образовавших „дорожку“ между двумя центрами, являются *безмякотными*. Как известно, возбуждение по безмякотным волокнам проводится медленно и с потерей энергии нервного сигнала (декрементный тип

проведения возбуждения). В силу этого к пресинаптической щели подходит небольшой по амплитуде потенциал действия, который стимулирует выделение в синаптическую щель небольшого количества медиатора, неспособного возбудить постсинаптическую мембрану. В результате возбуждение через синапс не передается. При выработке условного рефлекса происходит образование миелиновых оболочек вокруг безмякотных нервных волокон с помощью клеток опорной ткани (глии). Сформированное мякотное волокно характеризуется быстрым и бездекрементным проведением возбуждения. Теперь потенциал действия, не теряя своей амплитуды, подходит к пресинаптической мембране, через которую выделяется количество медиатора, достаточное для возбуждения постсинаптической мембраны. Таким образом, сигнал передается с одного нейрона на другой. Следовательно, в основе формирования кратковременной памяти лежат физиологические процессы актуализации синапсов на стадии образования условных рефлексов.

Долговременную память, в основе которой лежит закрепление условного рефлекса, связывают с *химическими* механизмами. Мак-Коннелл провел опыты на плоских червях планариях. У планарий вырабатывали пищевой условный рефлекс на свет, после чего обученную планарию разрезали пополам. Из каждой половины вследствие регенерации образовывались взрослые особи, у которых подобные условные рефлексы



Химическая теория памяти

вырабатывались значительно быстрее. Опыты модифицировали, приготовив из „обученных“ планарий суспензию и вводя ее необученным планариям. Результат оказался такой же - у планарий - реципиентов ускорялась

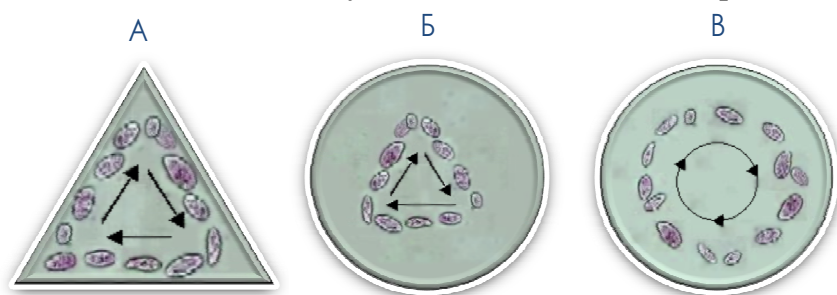
выработка условных пищевых рефлексов на свет. Такие результаты получались и при скармливании обученных планарий необученным. Возникло предположение, что в основе *упрочения* временных связей лежат *химические* изменения в молекулах ядерной РНК. Действительно, если одну из половинок перерезанной обученной планарий поместить в морскую воду, куда добавлен фермент РНК-аза, расщепляющий РНК, то выросшая в таком растворе планария не проявляет способности к ускоренной выработке условного рефлекса на свет.

В результате подобных экспериментов было развито представление о том, что информация, поступающая в нервные клетки коры больших полушарий, приводит к изменениям структуры молекулы ядерной РНК, вызывая изменения последовательности в соединении нуклеотидов - аденина, гуанина, цитозина и урацила. Автором химической теории долговременной памяти является шведский физиолог Х.Хиден. Возможность участия РНК в процессах запоминания подтверждается „большой информационной емкостью“ РНК. Если использовать все перестановки и комбинации нуклеотидных элементов в цепочках РНК молекул нервной клетки, то получится число $10^{16} - 10^{20}$, что сопоставимо с объемом человеческой памяти, выражаемой в битах (единицах) информации.

Эксперименты, подобные опытам Мак-Коннела на планариях, были проведены на других видах животных. Результаты показали, что введение суспензии мозга обученных животных необученным повышало у последних скорость образования соответствующих условных рефлексов. Оказалось, что у пожилых людей с ослабленной памятью введение раствора чистого РНК улучшало процессы запоминания. Эти данные свидетельствуют в пользу химического механизма долговременной памяти, связанного с изменениями структуры макромолекул РНК. Следует отметить, однако, что процессы, обеспечивающие физиологическую основу кратковременной и долговременной памяти, еще не расшифрованы до конца. Несомненно, что память обеспечивается *комплексными, системными* механизмами, среди которых немаловажную роль играют биофизические, химические процессы, различные медиаторы и гормоны.

§4 ФИЛОГЕНЕЗ ВРЕМЕННЫХ СВЯЗЕЙ

Открытие Павловым условных рефлексов у собак поставило вопрос о *филогенезе* условнорефлекторной деятельности, то есть о том, на какой ступени эволюции организмов появляются условные рефлексы как индивидуальная форма приспособления к изменяющимся условиям среды. Ученик Павлова С.И.Метальников провел опыты на одноклеточных организмах - инфузориях. Помещая их в треугольный сосуд с водой, исследователь обнаружил, что через некоторое время инфузории стали плавать не беспорядочно, а по траектории треугольника (А), как бы прижимаясь к стенкам сосуда. Если инфузорий переносили в круглый сосуд, то некоторое время инфузории продолжали плавать по треугольной траектории (Б), но затем в соответствии с новыми условиями начинали перемещаться по кругу (В).



Опыты Метальникова
с инфузориями

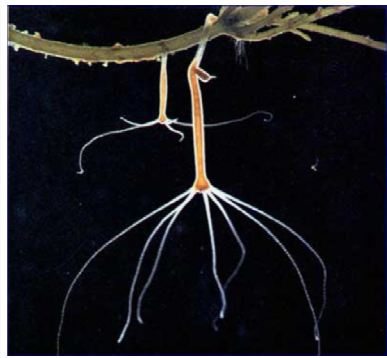
объяснение в тексте

Метальников пришел к выводу, что у одноклеточных животных выработался условный рефлекс. Однако, говорить об условных рефлексах у организмов, лишенных нервной системы и органов чувств, неправомерно. Условнорефлекторная деятельность предусматривает наличие *рефлекторной дуги*, включающей рецепторы, центростремительные и центробежные нервы, центральную нервную систему и эффекторы, например, мышцы. Невозможность образования условных рефлексов у одноклеточных не исключает у них наличия приспособительных реакций в формах, которые и наблюдал С.И.Метальников. Эти реакции возможны в силу того, что протоплазма одноклеточных обладает свойством *раздражимости*, то есть способностью отвечать определенным образом на изменения внешних условий. Эти приспособительные реакции и обеспечивают выживание простейших организмов в течение многих миллионов лет.

Следующим объектом исследования ученых была *гидра*, обладающая *диффузной нервной системой*. Оказалось, что у гидры, живущей в аквариуме, можно выработать приспособительную реакцию, по форме напоминающую условный рефлекс. Так, если подносить к стенке аквариума

электрическую лампочку и давать в этом месте корм для гидры, то через некоторое число сочетаний свет лампочки станет сигналом кормления для

Гидра



гидры, которая будет устремляться к той стенке аквариума, к которой поднесена лампочка. Однако, как выяснилось, эта приспособительная реакция не является условным рефлексом.

Условный рефлекс обладает рядом *специфических характеристик*, которые позволяют решать вопрос о при-

надлежности внешне похожих приспособительных реакций к классу условных рефлексов. Так, важнейшим свойством условного рефлекса является его *прочность* - условные рефлекс практически сохраняются на всю жизнь, хотя и могут быть заторможены. Другим важным свойством условного рефлекса является его способность к *самопроизвольному восстановлению* после его угашения. Например, у собаки выработан условный пищевой рефлекс на свет лампочки. Если перестать подкреплять свет едой, то через определенное время условный рефлекс угасает, то есть свет перестанет вызывать у собаки условное слюноотделение. Однако, если через несколько часов или на следующий день перед собакой включить лампочку, то вновь появится условный рефлекс слюноотделения. Это и есть самовосстановление условных рефлексов. Еще одной важной особенностью условного рефлекса является *сигнальность* условного раздражителя. Суть ее в том, что если условный рефлекс вырабатывается, например, на свет, то именно свет приобретает сигнальное значение. И, наконец, как уже указывалось, условнорефлекторная деятельность предполагает наличие рефлекторных дуг в организме.

Зная свойства условных рефлексов, рассмотрим ту приспособительную реакцию, которая наблюдалась у гидры. Оказалось, что эта реакция нестойкая, она быстро исчезает и не обладает способностью к самовосстановлению. Далее, не выполняется требование сигнальности света как раздражителя. Действительно, после процедуры подкрепления света пищей оказалось, что любой другой раздражитель, который не подкрепляется едой, также вызывает у гидры двигательную реакцию. Например, если постучать по внешней стенке аквариума, то гидра перемещается к этой стен-

ке, если пальцами произвести всплеск воды, то гидра также устремляется к поверхности воды, где был произведен всплеск. Следовательно, образовавшаяся индивидуальная приспособительная реакция на свет у гидры не является условным рефлексом. Отсутствие у гидры системы развитых рецепторов, центральной нервной системы, чувствительных и двигательных нервов является еще одним аргументом в пользу того, что у гидры не могут образовываться условные рефлексы.

К какому же классу явлений относится та приспособительная реакция, которая вырабатывается у гидры? Явления подобного рода получили название суммационного рефлекса, или банунг-доминанты. Суть этого явления заключается в том, что подкармливание гидры вслед за предъявлением ей света вызывает у нее образование мощной пищевой доминанты, или пищевой мотивации, то есть сильного пищевого возбуждения. Находясь во власти пищевого возбуждения, гидра будет реагировать пищевым поведением в форме двигательной реакции на любой сигнал, независимо от того, предшествовал он подкормке или нет. Название суммационный рефлекс связано с тем, что неоднократное кормление гидры способствует суммации возбуждений, которые возникают всякий раз при кормлении, что сопровождается повышением общей возбудимости гидры. Именно поэтому раздражители, бывшие ранее допороговыми, становятся пороговыми, то есть способными вызывать реакцию животного. А поскольку у гидры образовалась пищевая доминанта, то все реакции на новые стимулы будут проходить в форме двигательной активности, направленной на получение пищи.

Таким образом, гидра и подобные ей организмы, имеющие диффузную нервную систему, приспособляются к изменяющимся внешним условиям с помощью суммационных рефлексов. Суммационные рефлексы рассматриваются как предшественники условных рефлексов.

Первые условные рефлексы в очень простой форме появляются у червей. Так, было показано, что если при движении

червя по стеклянной Т-образной трубке при повороте его вправо применялось болевое раздражение в форме электрического тока, то у червя вырабатывался навык избегания поворота вправо. Эта реакция достаточно



Дождевой червь

стойкая, способна к самовосстановлению и обеспечивается простейшей рефлекторной дугой.

Условные рефлексы изучены у разных представителей *беспозвоночных* и *позвоночных* животных. Показано, что у *пчел* хорошо вырабатываются условные рефлексы на различные яркие цвета. Если половинку столика покрасить в красный, а другую половинку в зеленый цвет и поставить на зеленой половине чашку со сладким сиропом, то очень скоро все пчелы будут прилетать на зеленую половину, что свидетельствует о выработке пищевого двигательного условного рефлекса на зеленый цвет.

Условные рефлексы изучены у *рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц* и особенно хорошо у *млекопитающих*. Среди млекопитающих наибольшее внимание привлекают собаки и обезьяны. В последнее время интерес ученых вызывают представители водных млекопитающих - дельфины. Используя поразительно дружелюбное отношение дельфинов к человеку, исследователи, работая с дельфинами, вырабатывают у них сложнейшие инструментальные условные рефлексы, составляющие основу цирковых представлений в дельфинариях.

Возникает вопрос - зависит ли *скорость* образования условных рефлексов от *уровня филогенетического развития*? Чтобы правильно ответить на этот непростой вопрос, необходимо уточнить, о каких условных рефлексах идет речь. Есть простые условные рефлексы, так называемые *элементарные*, и *сложные* условные рефлексы. К первым относятся условные рефлексы на одиночные стимулы, ко вторым - рефлексы на сложные условные раздражители (комплексные, цепные), условные рефлексы на относительные признаки предметов, условные рефлексы высших порядков и т.д. В лаборатории Л.Г.Воронина были исследованы элементарные условные рефлексы у представителей позвоночных, начиная с рыб и заканчивая обезьянами. При выработке этих условных рефлексов ученые опирались на принцип *адекватности* условного сигнала биологическим особенностям животного, то есть подбирали в качестве условного раздражителя те сигналы, которые животное часто встречает в своей жизни. Так, для собаки, кошки, обезьяны различные звуки, а также световые сигналы являются вполне адекватными, в то время как для водных организмов наиболее приемлем в качестве условного раздражителя всплеск воды, но никак не удары метронома или свет лампочки. Кроме того, принцип адекватности учиты-

вался и при выборе формы условнорефлекторного движения. Например, у собаки на слова „дай лапу“ легко выработать условный рефлекс в виде протягивания исследователю передней, но не задней конечности.

Сравнительные исследования *скорости выработки элементарных* условных рефлексов у различных животных при соблюдении описанных выше подходов позволили получить неожиданные на первый взгляд результаты (таб. 1). Оказалось, что у всех представителей позвоночных элементарные условные рефлексы вырабатывались *одинаково легко и быстро*.

Неожиданные на первый взгляд результаты на самом деле являются вполне закономерными и легко объяснимыми. Действительно, индивидуальные условные реакции на простые сигналы окружающей среды должны вырабатываться одина-

Таблица 1. Скорость образования условных рефлексов		
Животные	На каком сочетании появился рефлекс в среднем	На каком сочетании упрочился рефлекс в среднем
Золотой карась, простой карась	9	29
Курица, утка, голубь	9	40
Кролик	8	48
Собака	17	55
Зеленая мар- тышка, павиан, макака	13	30
Шимпанзе	8	15

ково быстро у различных представителей животного мира, поскольку от этого зависит выживание животных. Нет сомнений в том, что обитатели пустынь, степей, лесов, водоемов должны быстро реагировать на сигналы, связанные, например, с приближением хищника, в противном случае они погибнут. Если элементарные условные рефлексы образуются одинаково легко и быстро у разных представителей позвоночных, то способность к образованию сложных условных рефлексов зависит от уровня филогенетического развития. Чем сложнее организм, тем более сложные условные рефлексы образуются.

Рассмотрим вопрос о том, *как рано* в онтогенезе появляются условные рефлексы у различных представителей позвоночных. Оказалось, что способность к образованию *элементарных* условных оборонительных рефлексов на ранних этапах индивидуального развития не зависит от уровня филогенетического развития, а определяется биологическими особенностями

животных. Так, есть *зрелорождающиеся* и *незрелорождающиеся* организмы.

Зрелорождающиеся отличаются от незрелорождающихся тем, что у них сразу после рождения начинают функционировать органы чувств и мышечная система, то есть они способны воспринимать внешние стимулы и способны к передвижению. К таким животным относятся цыплята, козлята, утята, детеныши морской свинки. К незрелорождающимся можно отнести птенцов голубей и многих других птиц, котят, щенков. Оказалось, что у зрелорождающихся детенышей, независимо от видовой принадлежности, элементарные условные оборонительные и другие рефлексy образуются в течение первых дней после рождения. У незрелорождающихся, неспособных к восприятию внешних сигналов и к координированным мышечным движениям, сроки появления первых условных оборонительных рефлексов отодвигаются на более поздние недели после рождения, определяясь временем формирования полноценного сенсорного (чувствительного) восприятия и координированных двигательных актов (локомоция). Данные сравнительного исследования онтогенетической динамики элементарных условных оборонительных рефлексов приведены в таблице 2.

Таблица 2. Скорость появления и упрочения условного оборонительного рефлексa на звуковое раздражение у различных видов животных в онтогенезе

Животные	Экологические особенности животных	Появление	Упрочение
		дни после рождения	
Курица	Зрелорождающиеся	1	2
Морская свинка	>>	1	2-3
Коза	>>	1	2-3
Голубь	Незрелорождающиеся	6-7	-
Кролик	>>	10-11	12-15
Крыса	>>	10-14	23-24
Кошка	>>	22-28	28-35
Собака	>>	17-25	35-40
Обезьяна	>>	20-24	35-39

В отличие от *оборонительных*, *пищевые* условные рефлексy могут образовываться в первые дни после рождения у всех детенышей независимо от их биологических особенностей. При этом особенно быстро вырабатываются так называемые *натуральные* условные рефлексy, то есть условные

рефлексы на натуральные раздражители, являющиеся естественными свойствами безусловного подкрепления. Так, долгое время считали, что реакция новорожденных щенков на *запах* матери является врожденной, однако, специальные эксперименты показали, что это не так. Если собаку перед родами обмазать солидолом, обладающим чрезвычайно сильным запахом, а затем после рождения щенят допустить лишь одно кормление их матерью, то у щенят образуется стойкий пищевой рефлекс на запах солидола. Если на небольшом



Щенки с игрушкой,
пахнущей солидолом

расстоянии от щенков положить тряпку, смазанную солидолом, то щенки, поскуливая и повизгивая, пытаются подползти к ней. При этом наблюдаются сосательные движения и выделение слюны. Таким образом, в естественных условиях одно только сочетание запаха кормящей самки с естественным актом кормления приводит к образованию стойкого натурального условного рефлекса. Биологический смысл столь высокой скорости образования подобных ранних натуральных условных рефлексов очевиден, поскольку эти рефлексы, обеспечивая контакт с матерью, лежат в основе вы-

Заменивший гусятам
мать, Лоренц несёт
корм животным

Работа Лоренца на гусятах многое дала для понимания того, как развивается инстинктивное поведение в раннем возрасте



живания
потомства.

Способность к быстрому образованию стойких условных рефлексов

в раннем онтогенезе была всесторонне исследована выдающимся этологом *Конрадом Лоренцом*. Наблюдая за поведением утят и гусят, которые сразу после появления неотступно сопровождают свою мать, следуя за ней „гуськом“, Лоренц открыл явление **импринтинга**, или **запечатлевания**. Суть этого явления состоит в том, что на основе врожденного рефлекса *следования*, присущего птенцам данных видов птиц, происходит запечатлевание движущегося лидера по механизму образования стойких *ранних*

натуральных условных рефлексов. Если вылупившиеся из яйца утята видели перед собой не утку, а движущийся воздушный шарик или деревянный макет утки, или, наконец, взрослого человека, то утята, выстроившись в цепочку, начинали ходить за движущимся лидером, запечатлев его раз и навсегда в роли матери. Если таким утятам вернуть их родную мать, то реакции следования за ней не будет, что указывает на условнорефлекторный механизм импринтинга.

В данном случае речь идет о *зрительном* импринтинге. Есть еще *обонятельный* импринтинг, то есть запечатлевание запахов, например, запаха родного водоема. Механизм обонятельного импринтинга играет большую роль в нахождении родных нерестилищ у рыб, например, у лососевых, которые в молодом возрасте покидают родные места, отправляясь вниз по рекам в океан и по истечении нескольких лет возвращаются в эти нерестилища, чтобы дать жизнь потомству. Механизмы миграции лососевых, преодолевающих тысячи километров, очень сложны и до конца непонятны. Однако, доказано, что на последних этапах пути срабатывают механизмы обонятельного импринтинга. Рецепторы, обладающие химической чувствительностью, расположены в углублениях над глазами лосося. Информация о химическом составе окружающей воды от этих рецепторов поступает в головной мозг рыбы и сопоставляется с моделью запечатленного в раннем онтогенезе химического состава родного нерестилища. Сигналом к прекращению миграции является совпадение полученной информации с хранящейся моделью.

Открытие К.Лоренцом импринтинга имеет большое значение для *психологии*, педагогики и медицины. Приобретенный в раннем онтогенезе опыт по механизму импринтинга, являясь чрезвычайно прочным, может оказать решающее влияние на дальнейшее поведение человека, определяя его отношение ко всем сторонам жизни, включая бытовые и социальные аспекты. Вот почему с точки зрения педагогики, чрезвычайно важным для ребенка является его окружение в детстве и, прежде всего, семейные взаимоотношения. Вполне понятно, что ранний опыт может быть как *позитивным*, так и *негативным*, формирующим соответственно весь психический склад ребенка и его дальнейшую жизнь. В этом смысле ранние условные рефлексы, сформированные по механизму импринтинга, являются вектором, определяющим, в конечном счёте судьбу человека. Негативный опыт, приобретен-

ный в раннем онтогенезе, может подчас служить ключом к разгадке асоциального (преступного) поведения человека.

Почему условные рефлексy в раннем онтогенезе образуются так *быстро* и почему они такие *прочные*? Исследования показали, что в онтогенезе имеются периоды, получившие название критических, когда нервная система обладает *повышенной возбудимостью*, что и обуславливает высокую скорость обучения. Нервную систему в эти периоды сравнивают со сверхчувствительной пленкой, способной к мгновенной фиксации событий. Именно с критическими периодами связано быстрое овладение ребенком родной речи и иностранных языков, его способность к быстрому обучению ходьбе, плаванию. В самом деле, взрослого человека значительно труднее обучить грамоте, чем маленького ребенка. В раннем детстве при наличии соответствующих условий ребенок с легкостью может научиться разговаривать на нескольких языках. Для взрослого же человека овладение одним иностранным языком представляет собой большую проблему. В индивидуальном развитии ребенка различают несколько *критических* периодов, характеризующихся повышенной скоростью обучения и приобретения различных навыков.

Взаимоотношение врожденных и приобретенных форм в поведении животных и человека, как уже указывалось, является очень сложным. Все поведенческие акты, направленные на удовлетворение различных потребностей, обеспечиваются *системой* безусловных и условных рефлексов. Так, на первый взгляд простой пищедобывательный акт у белки - разгрызание ореха - является результатом соединения врожденных способностей к манипуляции передними лапами различными предметами и индивидуального опыта. Если дать маленькому бельчонку орех, то он очень ловко начинает его вертеть передними лапками, но разгрызает орех не самым удачным образом. Вместо цельного ядрышка, как это получается у взрослой белки, бельчонок имеет отдельные фрагменты ядра. И лишь по мере взросления белка методом проб и ошибок выучивается располагать орех таким образом, чтобы при разгрызании он раскалывался по борозде скорлупы, в результате чего и получается цельное ядрышко.

Если наблюдать за поведением *пчел*, то можно также разложить это поведение на составляющие - *безусловные* и *условные* рефлексy. Так, *пчелы-разведчицы*, обнаружив в определенном месте клеверное поле, запоминают его местонахождение по пространственным ориентирам, то есть с

помощью условнорефлекторных механизмов. Прилетев в улей, пчеларазведчица исполняет *танец*, рисунок которого содержит информацию о том, что найден источник нектара. Этот танец, являясь способом передачи информации, то есть своеобразным *языком*, понятен всем пчелам, поскольку он по своей природе - врожденный и имеет смысл сигнала мобилизации. Пчелы всем роем летят вслед за пчелой - разведчицей на клеверное поле, нагружаются нектаром и летят в улей, *запоминая* по механизму условных рефлексов, то есть по пространственным ориентирам, местонахождение поля. Когда клевер отцветает, то пчелы, продолжая его посещать, не получают привычного подкрепления, что приводит к *угашению* двигательных рефлексов, связанных с посещением этого конкретного места, и пчелы перестают его посещать. И опять пчелы-разведчицы, обнаружив на этот раз цветущие липы совершенно в другом месте, *запоминают* их местонахождение (условные рефлексы), исполняют мобилизационный танец перед всем роем (безусловные рефлексы), и все пчелы летят в новом направлении, собирают нектар с цветущей липы и *запоминают* местонахождение цветущих деревьев (условный рефлекс). Таким образом, на примерах всего лишь одной формы поведения пищедобывательной, видно, что переплетение условных и безусловных рефлексов, образуя так называемый *биокомплекс активности* (А.Н.Промптов) или *унитарную реакцию* (Л.В.Крушинский), способно обеспечивать гибкое адаптивное поведение живых организмов.

В поведении животных условные и безусловные рефлексы не механически соединяются друг с другом, а способны оказывать влияние друг на друга. Так, показано, что врожденная гнездостроительная деятельность у птиц идет успешнее с привычным партнером и нарушается с новым. Условные двигательные рефлексы, вырабатывающиеся у канарейки при помещении в ее клетку веточек со сложными развилками, способствуют улучшению качества гнезда, который строится канарейкой в период размножения, то есть условнорефлекторные двигательные навыки улучшают врожденный гнездостроительный рефлекс.

Изучение пения птиц показало, что характерные для каждого вида птиц песни представляют собой итог взаимодействия безусловных и условных рефлексов. Врожденной является некая музыкальная основа песни, то есть приблизительный ее ритм и мелодия, которые в ходе подражательных условных рефлексов превращаются в типичную песню зяблика или соловья.

Потому, если птенец зяблика слышит соловьиную песню, то он в какой-то мере способен обучиться соловьиному пению, но легче всего он обучится пению своей родной зябличьей мелодии. Любители соловьиного пения знают, что есть отличия в пении соловьев разных мест („курские“, „орловские“ соловьи), что отражает наложение на общую врожденную основу местных особенностей пения, которым и обучаются подрастающие птенцы.




§5 ПРОЦЕССЫ ТОРМОЖЕНИЯ В КОРЕ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ ГОЛОВНОГО МОЗГА

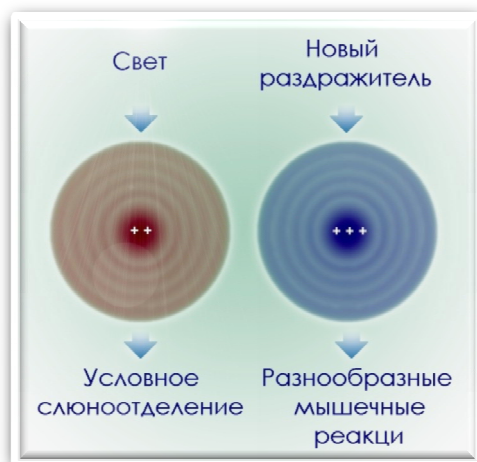
Рассматривая вопросы классификации условных рефлексов, мы могли убедиться в том, что любой стимул, воспринимаемый рецепторами и органами чувств, при подкреплении его безусловным раздражителем приобретает *сигнальное* значение, то есть становится условным сигналом, вызывающим пищевой или оборонительный рефлекс. Павлов поставил вопрос: что было бы с организмом, если бы имело место только образование условных рефлексов, которые, наслаиваясь друг на друга, не давали бы животному ни минуты покоя? Организм оказался бы буквально „истерзан“ множеством условных рефлексов. Однако, подобного не наблюдается в жизни животных и человека. Павлов предположил, что, наряду с процессом образования новых условных рефлексов, идет процесс *торможения тех* старых условных рефлексов, которые не соответствуют новым изменившимся условиям жизни. Так Павлов пришел к рассмотрению *процессов торможения* в высшей нервной деятельности как процессов, противоположных возбуждению.

Существует **безусловное (врожденное) торможение** и **условное (приобретенное, вырабатываемое) торможение** условных рефлексов. Первый вид - безусловное торможение - проявляется у животных сразу, не требуя никакой выработки. Второй вид - условное торможение - предполагает специальную процедуру выработки, то есть оно возникает при определенных условиях, потому и называется условным. Нетрудно заметить, что торможение, разделяясь на безусловное и условное, как бы зеркально повторяет деление рефлексов на безусловные и условные. Это естественно, так как в основу деления рефлексов и видов торможения положен один принцип - их врожденный или приобретенный характер.

Рассмотрим *безусловное* (врожденное) торможение. Оно подразделяется, в свою очередь, на две разновидности: **внешнее**, или **индукционное**, торможение и **запредельное** торможение. Внешнее торможение возникает всякий раз, когда при действии условного сигнала внезапно начинает действовать другой раздражитель, вызывающий у собаки ориентировочный рефлекс „что такое? “. Павлов в своих лекциях описывает, что очень часто у собаки с выработанными прочными условными рефлексами при демонстрации ее в студенческой аудитории не удавалось получить слюноотделения на условный раздражитель. Анализируя причину неудач, И.П.Павлов пришел к выводу, что малейшее движение среди студентов, новые звуки, струя воздуха, резкий запах могли затормозить условный рефлекс. Это и есть *внешнее* торможение условных рефлексов. Механизм его достаточно прост и связан с явлениями индукции (отсюда второе название внешнего торможения - индукционное). При действии новых сигналов импульсы возбуждения от рецепторов (органов чувств) по центростремительным нервам поступают в кору больших полушарий, в результате чего в центре безусловного ориентировочного рефлекса возникает очаг возбуждения. Следствием возбуждения этого центра является целый веер периферических реакций в виде поворота головы, туловища, установки ушных раковин, фиксации взглядом нового раздражителя и т.д. Биологически этот рефлекс чрезвычайно важен, поскольку он позволяет оценить степень опасности или полезности для жи-

Развитие индукционного торможения

-  - центр условного рефлекса;
-  - центр ориентировочного рефлекса;
-  - область торможения.



вотного нового сигнала. Таким образом, координируется жизнедеятельность организма, в каждый момент времени способного осуществлять лишь одну деятельность, биологически наиболее значимую. Центр ориентировочно-

го рефлекса в коре является доминирующим центром, который возбужден гораздо сильнее, чем центр условного рефлекса. Вокруг более сильного центра „наводится“, то есть индуцируется (термин заимствован из физики) противоположное состояние - *торможение*, в зону которого и попадает

центр условного рефлекса. Вследствие этого и развивается индукционное торможение - животное не реагирует на свет слюноотделением.

Данный вид индукции получил название **одновременной отрицательной индукции** (вокруг более сильного очага возбуждения индуцируется процесс торможения). Одновременная отрицательная индукция лежит в основе такого важного психологического состояния, как концентрация внимания. Когда человек углубленно занимается, например, умственной работой, то в коре больших полушарий формируется стойкий *доминантный* очаг возбуждения, обеспечивающий эту деятельность, а вокруг этого возбужденного очага индуцируется *торможение*, что делает человека нечувствительным к относительно слабым различным внешним воздействиям.

Итак, любой внешний раздражитель, если он достаточно сильный, может по механизму отрицательной индукции затормозить условный рефлекс. Однако, если новизна раздражителя со временем теряется, то условный рефлекс уже не тормозится этим раздражителем, поскольку не проявляется рефлекс „что такое?“. Подобные раздражители относятся к так называемым *гаснущим* тормозам. Однако, есть раздражители, к которым животное не может привыкнуть, в силу чего они всегда вызывают индукционное торможение и называются *постоянными* тормозами. Так, вид кошки для собаки является сильнейшим раздражителем, провоцирующим охотничье поведение, на фоне которого тормозятся условные рефлексы на привычные команды хозяина. К постоянным тормозам относятся и особые внутренние состояния животного, на фоне которых всегда тормозятся условные рефлексы. Это, например, переполнение мочевого пузыря, боль, сильная жажда, половое возбуждение и т.д.

Запредельное торможение также относится к безусловному. Оно возникает у животных и человека тогда, когда сила условного раздражителя или частота его предъявления животному слишком велики и превосходят предел работоспособности хрупких нервных клеток коры больших полушарий. Отсюда и название - *запредельное* торможение. Его можно наблюдать и при действии безусловных раздражителей. Если включить водопроводный кран так, чтобы вода капала из него, то у собаки, находящейся в этой комнате, сначала проявится безусловный ориентировочный рефлекс - собака подойдет к раковине, поднимется на задние лапы, зафиксировать взглядом капавшую воду. Затем животное успокаивается, садится рядом с раковиной, и постепенно звуки падающих капель приводят к развитию *запредель-*

Развитие запредельного торможения



ного торможения в тех клетках коры больших полушарий, которые были возбуждены данным монотонным раздражителем. Здесь мы имеем дело с *последовательной отрицательной индукцией*, поскольку очаг возбуждения

со временем переходит в противоположное, тормозное состояние. Наблюдая за собакой, мы увидим, что через некоторое время она сворачивается клубочком и засыпает. В данном случае произошла **иррадиация торможения** из ограниченного очага коры больших полушарий на всю кору, а затем и на подкорковые структуры. Таким образом, торможение, как и возбуждение, может распространяться по коре и подкорке, то есть иррадиировать, обеспечивая наступление сна.

Запредельное торможение, развивающееся при действии слишком сильных или длительных условных и безусловных раздражителей, играет *охранительно-восстановительную* роль, выступая как мера биологической защиты, предохраняя нервные клетки от разрушения.

5.1 Условное торможение

Условное торможение разделяется на 4 вида: **угасательное, запаздывающее, дифференцировочное, условный тормоз**. Условное торможение, в отличие от безусловного, требует выработки. Условия выработки торможения прямо противоположны тем, которые требуются для образования рефлексов, то есть для того, чтобы выработать условное торможение, нужно отменить подкрепление. В зависимости от того, как осуществляется неподкрепление условного сигнала, и различают перечисленные выше виды условного торможения.

Угасательное торможение. Если у собаки выработан условный слюноотделительный рефлекс, то его можно угасить, отменив привычное пищевое подкрепление. Приведем пример опытов И.П.Павлова с угашением пищевого условного рефлекса, выработанного на звуки метронома (таб. 3).

Таблица 3. Угашение пищевого условного рефлекса

Условный раздражитель	Слюноотделение (в каплях)	Примечание
Удары метронома	13	Все раздражители НЕ подкрепляются едой
» тот же	7	
» тот же	6	
» тот же	5	
» тот же	3	
» тот же	2,5	

Из данного протокола опыта видно, что отмена привычного подкрепления приводит к довольно быстрому угашению условного рефлекса, однако до конца этот рефлекс, как правило, не угасает. Труднее подвергаются угашению оборонительные условные рефлексы. Труднее угасить старый, прочно закрепившийся условный рефлекс по сравнению с молодым, только что образовавшимся. Далее, у голодной собаки пищевой условный рефлекс угасить труднее, чем у сытой. Эти особенности процесса угашения легко объяснимы.

Что стоит за угашением условного рефлекса? *Разрушается* ли временная связь или только *тормозится*? Важным свойством всех условных рефлексов является их способность к самопроизвольному восстановлению. Если собаке с угашенным условным рефлексом на следующий день предложить в качестве условного раздражителя удары метронома, то у животного возобновится условное слюноотделение. Это доказывает, что при угашении условного рефлекса в предыдущий день он не разрушается. Другим доказательством торможения, но не разрушения временных связей при процедуре угашения является использование внезапного сильного раздражителя на фоне угасшего условного рефлекса. Этот внезапный новый раздражитель как бы растормозит угасательный процесс, то есть, по словам Павлова, *вызовет торможение торможения*, в результате чего на условный сигнал снова будет слюноотделение. Если у собаки создать сильную пищевую мотивацию, то есть не кормить ее некоторое время, то условный сигнал, на который условная реакция была угашена, вновь становится эффективным. Таким образом, при угашении временные связи в коре больших полушарий не разрушаются, а лишь тормозятся.

Запаздывающее торможение. Этот вид торможения проявляется при выработке запаздывающих рефлексов, где условный раздражитель не сразу

подкрепляется безусловным, а через 1-2 мин после начала его действия условного сигнала. В данном рефлексе Павлов различал две фазы: *недеятельную* и *деятельную*. Первая, недеятельная фаза, характеризуется отсутствием условной реакции в течение 1-2 мин после начала действия условного сигнала. Во второй, деятельной фазе, наблюдается выделение слюны. Анализируя недеятельную фазу, Павлов пришел к выводу, что в ее основе лежит торможение, названное им *запаздывающим*. Доказательством этого является процесс растормаживания с помощью новых посторонних раздражителей. Если на этапе недеятельной фазы включить новый сигнал, вызывающий у собаки рефлекс „что такое?“, то наблюдается описанное выше *торможение торможения*, то есть растормаживание, в результате чего у животного начинает выделяться слюна. Этот опыт показывает, что отсутствие реакции в недеятельной фазе запаздывающего рефлекса отражает наличие активного процесса торможения. Можно растормозить недеятельную фазу, создав сильную пищевую мотивацию у животного. В этом случае, если собака голодна, то слюноотделение начинается сразу же при предъявлении условного сигнала. Запаздывающее торможение играет важную роль в жизнедеятельности животных, что можно видеть на примере пищедобывательного поведения хищников. Выслеживая добычу в течение нескольких часов, хищник совершает массу двигательных рефлексов (условных и безусловных), то есть осуществляется двигательный компонент пищевого поведения. Вместе с тем, вегетативный компонент в форме выделения слюны, желудочного сока заторможен, и лишь когда добыча достигнута, начинаются процессы условно- и безусловнорефлекторного выделения пищеварительных соков, обеспечивающих химическую переработку пищи. Отставленность этих процессов биологически оправдана, поскольку преждевременная выработка, например, желудочного сока, содержащего соляную кислоту, привела бы к образованию язв в желудочно-кишечном тракте.

Дифференцировочное торможение. Этот вид торможения лежит в основе различения близкородственных раздражителей. Если, например, у собаки выработан условный пищевой рефлекс на ноту ДО третьей октавы, то при предъявлении животному любой другой ноты у нее будет сначала проявляться эта же условная реакция. Однако, потом, поскольку пищей подкрепляется только нота ДО, все остальные звуки перестанут вызывать слюноотделение. Происходит это потому, что предъявление животному нот

без подкрепления приводит к развитию *дифференцировочного* торможения. Доказать, что отсутствие реакции связано именно с развитием торможения, можно, применив прием растормаживания с помощью посторонних сигналов, либо создав сильную пищевую мотивацию у собаки. При выработке дифференцировок необходимо начинать с раздражителей, сильно отличающихся друг от друга. Так, у собаки условным раздражителем был сделан круг, который подкрепляли едой. Этот круг стали чередовать с эллипсом с соотношением осей 8:9, то есть по форме очень близким к кругу. Эллипс едой не подкрепляли. Попытки добиться различения этих двух очень похожих фигур не привели к положительным результатам. У собаки произошел срыв высшей нервной деятельности, что проявилось в агрессии - животное начало срывать с себя приборчики, рваться из станка, рычать на экспериментатора и т.д. Следовательно, эта задача на различение была для собаки непосильной. Вместе с тем, можно добиться выработки дифференцировочного торможения на данный эллипс при другом подходе. Сначала собаке предъявляют круг, подкрепляемый едой, и эллипс с соотношением осей 4:8 (сильно отличающийся от круга), не подкрепляемый едой. Дифференцировка вырабатывается через несколько сочетаний - животное положительно реагирует на круг и не реагирует на эллипс. Затем берется этот же круг и эллипс с соотношением осей 5:8, и процедура повторяется. Затем к кругу добавляется эллипс с соотношением осей 6:8. После быстрой выработки дифференцировки на этот эллипс переходят, наконец, к противопоставлению круга и эллипса с соотношением осей 7:8. Используя метод *постепенной* выработки дифференцировочного торможения, всего после 18 сочетаний круга, подкрепляемого едой, и неподкрепляемого эллипса, удалось добиться различения животным круга и эллипса с соотношением осей 7:8.

Дифференцировочное торможение, обеспечивая тонкое различение животными и человеком близкородственных раздражителей, способствует *специализации* условных рефлексов, то есть точному и правильному реагированию на внешние стимулы.

Условный тормоз. Этот вид торможения может наблюдаться при образовании условных рефлексов II порядка. Вспомним процедуру выработки этих рефлексов. Сначала вырабатывается условный рефлекс I порядка, например, на свет, подкрепляемый едой. В результате нескольких сочетаний свет приобретает сигнальное значение, то есть вспышка лампочки сопровождается условным слюноотделением. Затем собаке предлагают новый раз-

дражитель, например, удары метронома, и подкрепляют их светом, в результате чего метроном также приобретает сигнальное значение, то есть вызывает слюноотделение, хотя и более слабое, чем свет. Оказалось, что при такой комбинации *нового и привычного условных* сигналов не всегда вырабатывается условный рефлекс II порядка. Если новый раздражитель очень сильный или промежуток времени между новым и привычным раздражителем слишком мал, то вырабатывается *условный тормоз* на данную комбинацию, то есть сочетание метронома со светом или один метроном не будут сопровождаться слюноотделением. Причиной выработки условного тормоза вместо условного рефлекса II порядка является именно чрезмерная сила нового раздражителя или слишком маленькая пауза между раздражителями. В этих случаях собака воспринимает комбинацию как новый *неподкрепляемый едой комплекс*, поскольку привычный раздражитель (свет) маскируется новым более сильным раздражителем.

Механизм условного торможения. Вопрос о том, какие процессы обеспечивают торможение условных рефлексов, Павлов называл „проклятым“ вопросом, поскольку торможение, в отличие от возбуждения, внешне себя не проявляет и потому трудно поддается изучению. Рассмотрим современные гипотезы о механизме условного торможения. Первая из них связана с исследованиями Э.А.Асратяна и помогает ответить на вопрос, *где*, в каких структурах условного рефлекса возникают тормозные процессы. У собаки вырабатывали различные условные рефлексы (пищевые и оборонительные) на условные сигналы. При этом эксперименты проводили в двух разных комнатах. Оказалось, что на один и тот же раздражитель, например, свет, можно, подкрепляя его в *первой* комнате едой, выработать пищевой условный рефлекс, а в другой комнате, подкрепляя свет раздражением лапы током, оборонительный условный рефлекс. Собака, находясь в первой комнате, будет реагировать на свет слюноотделением, находясь во второй комнате - оборонительной двигательной реакцией. Эти опыты получили название опытов с *переключением условных рефлексов*. Они демонстрируют роль раздражителей *обстановки* конкретных комнат, которые сами по себе не вызывают условных рефлексов, но играют роль *переключателей*, то есть подготавливают животное к *конкретной* условной реакции на один и тот же раздражитель. У этой же собаки в первой комнате вырабатывался условный пищевой рефлекс на удары метронома. Затем у животного проводи-

ли угашение условного слюноотделительного рефлекса на свет в первой комнате. Отмена подкрепления света едой привела к развитию *угасательного торможения*. Возникает вопрос, где оно локализовано? На представленном рисунке схема условного рефлекса, включает центр условного раздражителя, центр безусловного подкрепления и временную связь между этими центрами.

Таким образом, при угашении условного рефлекса торможение может локализоваться либо в центре условного раздражителя <1>, либо в центре безусловного подкрепления <3>, либо в самой временной связи <2>. Для выяснения этого вопроса Э.А.Асратян использовал выработанные у собаки разнообразные условные рефлексы. Так, в первой комнате после того, как собака перестала реагировать на свет слюноотделением, включили метроном, на который ранее у этой же собаки был также выработан условный слюноотделительный рефлекс. Оказалось, что животное реагирует на метроном слюноотделением. Значит, при процедуре угашения условного реф-

флекса на свет центр безусловного подкрепления не оказался заторможенным.

Далее собаку вводили во вторую комнату и опять включали свет,

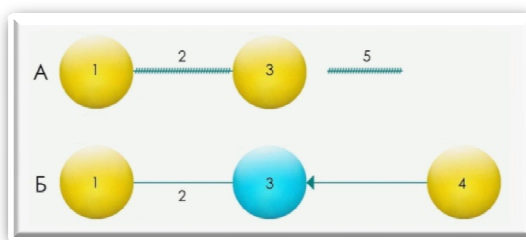


Схема локализации угасательного торможения по Э.А.Асратяну (А) и П.К.Анохину (Б)

1. условный „центр“;
2. временная связь;
3. корковое представительство безусловного рефлекса;
4. центр „биологически отрицательной реакции“, источник внешнего торможения условного рефлекса, угасательное торможение.

на который в этой комнате у собаки ранее был выработан условный оборонительный рефлекс. Оказалось, что данный условный рефлекс на свет хорошо проявляется, что позволяет сделать вывод о том, что при угашении условного пищевого рефлекса на свет (в первой комнате) торможение не локализуется в центре условного сигнала. Таким образом, угашение условного рефлекса не приводит к развитию торможения ни в центре условного раздражителя, ни в центре безусловного подкрепления. Следовательно, местом, где первоначально локализуется торможение, является сама *временная связь*. Такой вывод был сделан Э.А.Асратяном на основании вышеописанных экспериментов. Если после угашения условного рефлекса продолжать предъявлять собаке свет, не подкрепляя его едой, то животное со временем перестает реагировать и на метроном, и даже на пищу, что свидетельствует

об *иррадиации* торможения из системы нейронов, образующих временную связь, на центры условного и безусловного раздражителя. Более того, животное может заснуть при продолжающемся предъявлении световых сигналов, что доказывает иррадиацию торможения по всей коре и подкорковым структурам.

Таким образом, первоначально торможение развивается в системе нейронов, образующих временную связь, а затем может иррадиировать, охватывая всю структуру условного рефлекса, а также всю кору и подкорку, что приводит к наступлению сна.

Своеобразные взгляды на природу условного торможения принадлежат П.К.Анохину. Наблюдая за поведением собаки при угашении пищевых условных рефлексов, Анохин обратил внимание на то, что отмена привычного подкрепления сопровождается различными двигательными реакциями животного в форме поворота головы в разные стороны, принюхивания, переступания с лапы на лапу и т.д. П.К.Анохин назвал это состояние собаки *трудным состоянием* или *биологически отрицательной реакцией*, центр которой в коре больших полушарий сильно возбужден и обеспечивает описанные выше двигательные реакции. По объяснению П.К.Анохина, животное как бы „неприятно удивлено“ тем, что за условным сигналом не следует положительного подкрепления. Возникший в коре центр биологически отрицательной реакции по законам *индукции* тормозит условный рефлекс, чем и объясняется механизм угасательного торможения. Таким образом, согласно взглядам П.К.Анохина, условное торможение развивается по тем же механизмам *одновременной отрицательной индукции*, что и *внешнее* торможение, описанное выше.

Теория П.К.Анохина об индукционном характере условного торможения убедительна при объяснении торможения *пищевых*, но не оборонительных условных рефлексов. В самом деле, трудно, пользуясь терминологией П.К.Анохина, объяснить механизм угашения условного оборонительного рефлекса, например, на свет. Отмена болевого подкрепления приводит к тому, что животное перестает реагировать на свет отдергиванием той лапы, которая раздражалась электрическим током. Можно ли объяснить это торможение возникновением биологически отрицательной реакции или трудного состояния? Вряд ли животное „неприятно удивлено“ тем, что свет не подкрепляется болевым раздражением.

П.С.Купалов предложил более универсальную схему торможения, объясняющую торможение любых видов рефлексов. Суть его концепции в том, что при отмене подкрепления, независимо от того, пищевое оно или болевое, у животного возникает ориентировочный рефлекс „что такое?“, центр которого по законам *отрицательной* индукции тормозит центр условного рефлекса.

Таким образом, предложенная П.К.Анохиным и П.С.Купаловым концепция объясняет *механизм внешнего и внутреннего торможения* с общих позиций - развития *отрицательной индукции* в силу возникновения новых очаговых возбуждений в коре больших полушарий.

Следует отметить, что проблема условного торможения не может считаться полностью решенной, в частности, неясными остаются нейрофизиологические основы торможения. Успехом следует считать обнаружение тормозного медиатора - α -аминомасляной кислоты, выделение которой пресинаптическими мембранами блокирует проведение возбуждения в центральной нервной системе.

§6 АНАЛИЗ И СИНТЕЗ В ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Исследуя процессы образования и торможения условных рефлексов, Павлов пришел к выводу о том, что в коре больших полушарий происходят как *аналитические*, так и *синтетические* процессы. Так, сам факт образования условного рефлекса отражает процессы *синтеза*, то есть объединения в коре двух или нескольких возбужденных очагов, между которыми устанавливается *временная связь*. Выработка *дифференцировочного* торможения лежит в основе *анализа* (различения) близкородственных раздражителей. Выработка условных рефлексов улучшает аналитические способности мозга. Так, если человеку на ладонь вытянутой руки положить сначала грузик весом 30 г, а затем - в 31 г, то человек не ощущает разницы в массе грузиков. Но если грузик массой в 30 г подкреплять слабым электрическим током, то есть сделать его сигналом условного оборонительного рефлекса, то человек очень четко анализирует различие между грузиками.

На *первых этапах* образования условных рефлексов животное отвечает сходными реакциями на сигналы, похожие на условный раздражитель. Так, если условный пищевой рефлекс выработан на ноту ДО, то сначала

любая другая нота вызывает этот же рефлекс. Эта стадия, получившая название стадии *генерализации* условного рефлекса, отражает *синтетические* процессы в коре больших полушарий. Но, поскольку едой подкрепляется только нота ДО, все другие неподкрепляемые ноты перестают вызывать условное слюноотделение. Эта стадия получила название стадии *специализации* условного рефлекса, в основе которой лежат *аналитические* процессы в коре, обеспечивающие распознавание звуков.

Павлов создал учение о *синтез-анализаторах*, суть которого в том, что сложные процессы анализа и синтеза в высшей нервной деятельности обеспечиваются совместной работой основных анализаторов: зрительного, слухового, обонятельного, кожного, двигательного, вестибулярного, вкусового, а также анализаторов, рецепторы которых заложены во внутренних органах. Каждый анализатор состоит из *трех частей* - *периферического, проводникового и мозгового* отделов. Периферический отдел анализатора представлен *рецепторами*, которые воспринимают внешние и внутренние сигналы. Рецепторами *зрительного* анализатора являются палочки и колбочки, расположенные в *сетчатке* глаза, рецепторами *слухового* анализатора - чувствительные клетки *кортиева органа*, расположенного в улитке, рецепторами кожного анализатора - многочисленные *рецепторы кожи* всей поверхности тела. Рецепторы двигательного анализатора расположены в мышцах и сухожилиях, составляя группу *проприорецепторов*. Вкусовые рецепторы покрывают поверхность языка и ротовой полости и раздражаются при пережевывании пищи. Рецепторы вестибулярного анализатора, отвечающего за правильное положение тела в пространстве, расположены в *полукружных каналах* и в *преддверии* внутреннего уха.

Проводниковый отдел каждого анализатора представлен соответствующими *чувствительными* (афферентными, центростремительными) нервами: зрительными, слуховыми, обонятельными, вестибулярными. Часть центростремительных нервов не имеет специальных названий, входя в состав лицевого, языкоглоточного, подъязычного нервов, которые несут информацию от вкусовых рецепторов. Информация от кожных рецепторов, проприорецепторов и интерорецепторов идет к головному мозгу по нервным волокнам мощных восходящих путей в составе задних и частично боковых канатиков спинного мозга. Характерной особенностью всех чувствительных нервов у позвоночных является их полное или частичное *перекрещивание*, в резуль-

тате чего у млекопитающих информация о раздражении рецепторов *левой* половины туловища поступает в *правое* полушарие, а информация о раздражении рецепторов *правой* половины тела в *левое* полушарие.

Скорость проведения возбуждения от рецепторов и органов чувств в головной мозг по чувствительным нервам составляет 100-120 м/сек и обеспечивается самыми быстродействующими миелиновыми нервными волокнами типа А. В результате столь быстрого проведения информации от рецепторов к головному мозгу организм в состоянии быстро оценить характер и силу действующих стимулов и организовать адекватную ответную реакцию.

Организация ответных реакций организма на различные внешние и внутренние стимулы обеспечивается *мозговым отделом анализатора*. У низших позвоночных с неразвитыми полушариями мозга главную роль в организации реакций на зрительные, звуковые и вестибулярные раздражители играют средний мозг и мозжечок. У высших позвоночных, млекопитающих, вся информация о раздражении органов чувств и рецепторов поступает в *кору больших полушарий*, наиболее молодой в филогенетическом плане и наиболее сложный по строению отдел головного мозга. Поэтому мозговой отдел анализаторов у млекопитающих называется *корковым отделом*. Процесс перемещения всех чувствительных функций в *одну плоскость* - коры больших полушарий, получивший название *кортикализации функций*, привел к *качественному скачку* в аналитико-синтетической функции мозга. Действительно, кора больших полушарий представляет не что иное, как совокупность всех анализаторов, которые взаимодействуют между собой за счет процессов иррадиации возбуждения и образования временных связей, обеспечивая *высший, корковый анализ* и *синтез* внешних и внутренних раздражителей.

Аналитические процессы возможны и на уровне *периферических* отделов анализаторов, то есть на уровне рецепторов, органов чувств. Это так называемый *периферический анализ*. Уже на уровне сетчатки глаза за счет специализации в процессе эволюции ее рецепторов и разделения их на палочки и колбочки происходит первичный анализ зрительных сигналов. Палочки отвечают за восприятие черных, серых и белых тонов, обеспечивая так называемое сумеречное зрение, в то время как колбочки отвечают за восприятие разнообразных цветов (цветовое зрение) и остроту зрения. Днем преимущественно функционируют колбочки, в силу чего мы воспринимаем

цвета, в сумерках функционируют палочки, и потому все предметы кажутся серыми („ночью все кошки серы“). Кроме того, острота зрения в сумеречное время намного ниже, чем днем.

Достаточно сложный периферический анализ происходит в *сетчатке глаза* лягушки. Здесь расположены светочувствительные клетки различных типов, одни из которых возбуждаются при смене освещенности, другие - при появлении быстро движущихся предметов (пролетающей бабочки, стрекозы), третьи - при шевелении очень мелких предметов, например кончика травинки. Информация от этих чувствительных клеток поступает в мозг лягушки по отдельным проводникам, что облегчает аналитико-синтетическую деятельность мозга лягушки.

Периферический анализ осуществляется и на уровне *кожных* рецепторов опять же в силу их специализации в ходе эволюции. Действительно, на поверхности кожи находятся высокочувствительные рецепторы: термо-, хемо-, барорецепторы, а также болевые рецепторы. Совместная работа всех этих групп рецепторов позволяет дифференцировать, то есть анализировать, различные свойства внешних контактных раздражителей. *Слуховые* рецепторы кортиева органа, расположенного в улитке, представлены десятками тысяч высокоспециализированных клеток, воспринимающих звуки разной частоты.

По мере эволюционного развития в жизни организма все большее значение стали приобретать *высшие формы анализа и синтеза*, осуществляемые в мозговых отделах анализаторов, у млекопитающих - в корковых отделах анализаторов.

Рассмотрим, как проявляются аналитико-синтетические процессы в высшей нервной деятельности *млекопитающих* при выработке *сложных* условных рефлексов, например, рефлексов на одновременный комплекс раздражителей. Напомним, как вырабатываются и проявляются такие рефлексы. Взятые в виде аккорда ноты ДО, МИ, СОЛЬ третьей октавы подкрепляются едой, в результате чего вырабатывается условный рефлекс на данный комплекс звуков. Однако, на первых этапах выработки каждая нота, взятая по отдельности, вызывает эту же реакцию, и лишь по мере укрепления условного рефлекса отдельные раздражители теряют сигнальное значение, и условный рефлекс осуществляется лишь на *комплекс* данных звуков. Эти особенности при выработке условного рефлекса на комплексный

раздражитель отражают сложные *синтетические* процессы в коре больших полушарий. На первых этапах выработки каждый из раздражителей связывается временной связью с центром безусловного подкрепления, то есть с корковым представительством пищевого центра. Однако, поскольку эти частные связи не подкрепляются едой, то, в конце концов, они тормозятся. Центры, воспринимающие музыкальные звуки, объединяются в так называемый *функциональный комбинационный центр*. Между этим единым функциональным центром и корковым представительством пищевого центра образует-

ся временная связь, то есть вместо временных связей (а, б, в) устанавливается общая связь (г).

Внешним выражением этих сложных процессов синтеза в коре больших полушарий и

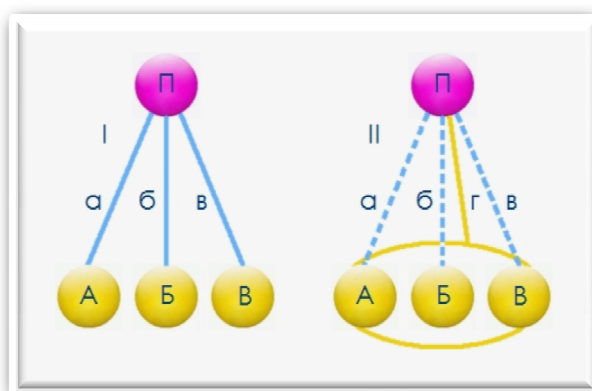


Схема синтеза одно-временного комплекса раздражителей в начале образования временной связи (I) и после укрепления временной связи (II)

П - подкорковый центр;

А, Б, В - корковые очаги возбуждения от компонентов комплекса;

Г - „функциональный комбинационный центр“, образовавшийся после синтеза компонентов;

а, б, в - связи между отдельными очагами возбуждения и пищевым центром;

г - связь между «комбинационным» и пищевыми центрами;

— - действующие временные связи;

- - - - - заторможенные временные связи.

является тот факт, что сигнальное значение от отдельных раздражителей переходит к их комплексу. Подобные функциональные комбинационные центры образуются при выработке условных рефлексов на *последовательные* комплексы, на цепи раздражителей. При этом в качестве комплексов могут выступать раздражители разной модальности, например, свет, звук, кожное раздражение. В этих случаях функциональные комбинационные центры образуются между пространственно удаленными зонами коры больших полушарий - зрительной, слуховой, кожной чувствительности.

Сложные аналитико-синтетические процессы в коре больших полушарий обеспечивают *системность* в работе высших отделов мозга, что облегчает его работу в восприятии сложных сигналов, в организации ответных реакций. Хорошей иллюстрацией системности в работе коры является от-

крытое Павловым явление **динамического стереотипа** в высшей нервной деятельности. Впервые это явление было изучено у собаки при выработке условных рефлексов на набор стереотипно предъявляемых условных раздражителей. Протокол опыта, представленный ниже, отражает порядок предъявления животному музыкальных нот различных октав, среди которых подкрепляемой нотой была нота ДО, а неподкрепляемой - нота ФА. Интервал между раздражителями составлял 8-12 мин. В результате многократных предъявлений „положительных“, то есть подкрепляемых пищей, и

Таблица 3. Выработка динамического стереотипа

Время	Условный раздражитель в течение 30 сек.	Слюноотделение (в каплях за 30 сек.)
11 час 32 мин.	ДО ₃	9
44 мин.	ДО ₅	9,5
53 мин.	ФА ₁	0
12 час 01 мин.	ДО ₁	10
13 мин.	ДО ₁	10,5
22 мин.	ФА ₄	0
34 мин.	ДО ₁	9,5
47 мин.	ФА	0
59 мин.	ДО ₁	9

„отрицательных“ то есть неподкрепляемых пищей музыкальных звуков у собаки выработался стереотип ответных реакций. Это произошло в том, что можно было вместо девяти

разных нот предъявить собаке первую ноту ДО и с привычными интервалами повторить её 9 раз. В результате у собаки воспроизводится выработанный стереотип внешних ответов, то есть собака будет реагировать на девятикратное повторение одной ноты как на чередование положительных и отрицательных условных сигналов. Следовательно, у собаки на *внешний* стереотип раздражителей выработался *стереотип условнорефлекторных ответов*, состоящий из чередования положительных (слюноотделение) и отрицательных (дифференцировочное торможение) реакций. Этот стереотип является достаточно прочным, поскольку предъявление одного первого раздражителя девять раз не изменяет характерный стереотипный ответ, состоящий из положительных и отрицательных реакций. Более того, можно предъявить собаке только первый раздражитель - ноту ДО и наблюдать реализацию всей программы стереотипных ответов.

Каков же *внутренний механизм* динамического стереотипа? В его основе лежат сложные процессы *синтеза* между последовательно возбуждающимися центрами коры больших полушарий при стереотипном предъявлении условных раздражителей. В результате последовательно возбуждающиеся центры в слуховой зоне коры больших полушарий, ответственные за восприятие каждой из предъявляемых музыкальных нот, образуют цепочку за счет возникновения временных связей между этими центрами. В итоге, возбуждение первого центра при предъявлении первой ноты ДО₃, вызывая свою ответную реакцию, вместе с тем служит сигналом для возбуждения второго центра, что приводит к реализации второго условнорефлекторного ответа и служит причиной возбуждения третьего центра и т.д. Таким образом, возбуждение первого центра служит сигналом последовательного возбуждения второго, третьего и последующих центров, результатом чего и является воспроизведение системы стереотипных условных ответов. Следовательно, причиной второй, третьей и последующих условных реакций может быть не условный раздражитель, а возбуждение предшествующих нервных центров. Такие условные рефлексы, укороченные с *афферентного конца*, получили название *укороченных условных рефлексов 2 типа* (П.С.Купалов). Большую роль в организации динамического стереотипа играют *укороченные условные рефлексы 1 типа*. Эти рефлексы связаны с мобилизующим действием обстановочных раздражителей, которые, не вызывая условных рефлексов, тем не менее настраивают определенные нервные центры на конкретную деятельность. В силу этого обстановочные раздражители могут играть роль *переключателя* условнорефлекторной деятельности. Так, мы знаем, что на один и тот же условный раздражитель, например, свет, в одной комнате можно выработать у животного условный слюноотделительный, в другой комнате - условный оборонительный рефлекс.

При выработке динамического стереотипа обстановочные раздражители также подготавливают, настраивают всю цепочку нервных центров на определенную деятельность, однако, вызываемое обстановкой возбуждение центров внешне не проявляется, что позволяет говорить об укороченных с афферентного конца условных рефлексах 1 типа.

Таким образом, в основе динамического стереотипа лежат сложные процессы объединения, синтеза возбужденных центров в коре с образованием временных связей между ними, что делает возможным реализацию ди-

намического стереотипа через систему укороченных условных рефлексов 1 и 2 типа.

При выработке у собаки динамического стереотипа ее эмоциональное состояние резко изменяется в сторону преобладания *отрицательных эмоций*. Павлов пришел к выводу, что возникающие у животного отрицательные эмоции в форме агрессии, отказа стоять в станке, срывания приборчиков отражают трудность формирования у животных стереотипных ответов на сложную систему внешних раздражителей. Выработка стереотипа - это „большой нервный труд“, сопровождающийся субъективными переживаниями животного в форме отрицательных эмоций. Поэтому не у всех собак возможно формирование динамического стереотипа, что определяется врожденными свойствами нервной системы, в частности, ее выносливостью. Однако, когда у животного выработан динамический стереотип, отрицательные эмоции сменяются спокойным, характерным для данной собаки эмоциональным состоянием. Животное вновь становится дружелюбным и контактным, точно реагирует системой стереотипных ответов на внешний стереотип условных сигналов.

Если же слегка изменить порядок внешних раздражителей, например, поменять местами ноты ДО₆ и ФА₄ (см. протокол опыта), то это приведет к возникновению у животного отрицательных эмоций, что может закончиться срывом высшей нервной деятельности. Если все-таки выработать у собаки новую модификацию старого стереотипа, то животное опять успокаивается и реагирует системой ответов в соответствии с новым порядком условных раздражителей. Что будет, если вернуться к старому стереотипу, от которого животное с таким трудом отказалось? Оказалось, это опять сопровождается возникновением отрицательных эмоций. Все эти наблюдения свидетельствуют о том, что не только выработка динамического стереотипа, но и его *переделка* неизменно связаны с возникновением отрицательных эмоций у животных.

Явления динамического стереотипа сопровождают человека на протяжении всей его жизни. При этом для каждого возрастного периода характерны свои стереотипы, то есть *привычки* бытового, социального плана. Так, у детей до 3 лет, находящихся в домашних условиях, вырабатываются детские стереотипы - реакции на постоянное общение с матерью и близкими, которые формируют у ребенка определенные навыки гигиены, питания,

игры. Детские стереотипы отражают жизнь ребенка в соответствии с конкретным домашним укладом, где чередуются игры, прогулки, чтение детских книг и т.д. Поскольку образование ранних условных рефлексов идет по механизму *импринтинга*, детские стереотипы необыкновенно прочны, чем и объясняется присущий маленьким детям консерватизм и педантизм в поведении. Небольшой сбой во внешних условиях воспринимается ребенком болезненно, то есть сопровождается появлением *отрицательных* эмоций, которые недвусмысленно проявляются в форме плача, капризов, упрямства. Такое состояние наблюдается у малыша, если вместо матери другой человек начинает кормить его, читать ему книжку и т.д. Детские стереотипы, сменяясь *взрослыми*, тем не менее никогда не разрушаются и могут всплыть при тяжелой болезни, в старости, когда человек становится раздражительным, капризным и эгоцентричным, то есть проявляет черты раннего детского возраста.

Первая серьезная ломка детского домашнего стереотипа происходит тогда, когда ребенка отдают в детский садик. Ребенка окружает все новое, к нему предъявляют новые требования, приспособление к которым, как правило, проходит у детей чрезвычайно болезненно. Старый стереотип должен уступить место новому, что приводит к возникновению сильных отрицательных эмоций. Вот почему психологи советуют родителям сначала приводить ребенка в детский садик только на несколько часов и постепенно увеличивать продолжительность его пребывания там. Тем самым снимается острота переживаний, то есть уменьшается психологическая нагрузка на ребенка, которая может привести к развитию *неврозов*, требующих уже специального лечения.

У обычных детей со здоровой психикой процесс перестройки, то есть выработки нового *садикового* стереотипа, заканчивается в среднем в течение одного месяца, и вот уже ребенок радостно идет в садик, где его ждут друзья, игры, прогулки, музыкальные занятия и прочие радости детской жизни. Сформировался новый жизненный стереотип на несколько лет, и жизнь по новому распорядку, новым социальным правилам сопровождается *положительными* эмоциями, что проявляется в хорошем, ровном настроении ребенка, его физической и социальной активности, контактности.

Переход ребенка от садикового к *школьному* стереотипу тоже проходит очень болезненно, но устоявшийся стереотип привычной жизни и общения в школьном возрасте сопровождается положительными эмоциями, столь

сильными, что подчас люди продолжают всю жизнь поддерживать дружбу со школьными друзьями.

Рассмотрение смены жизненных стереотипов у человека можно продолжить до наступления его старости, когда уход на пенсию становится чрезвычайно тяжелым для человека в психологическом плане, поскольку это связано с отказом от активной деятельности в привычном коллективе. Можно избежать тяжелых депрессивных состояний в пожилом возрасте, если заранее позаботится о выборе интересного дела - воспитания внуков, ухода за животными, цветами и т.д. Если же этого не сделать, то тяжелые психологические переживания могут привести к развитию депрессии и различных заболеваний.

Таким образом, в жизни человека все время происходит образование и смена стереотипов в соответствии с возрастными периодами. Отсюда название *динамический стереотип*, то есть стереотип, постоянно изменяющийся в течение долгой жизни, что обеспечивает адаптацию человека к новым требованиям его физической и социальной среды обитания.

Системность в работе коры больших полушарий, ярко проявляясь в динамическом стереотипе, имеет принципиальное значение для сохранения длительной работоспособности человека, его здоровья и долголетия. Павлов, отдавший науке 60 лет своей жизни, утверждал, что его высокая работоспособность поддерживалась за счет постоянного, неизменного в течение многих десятилетий распорядка дня, где разумно чередовались периоды интенсивной умственной деятельности и периоды активного отдыха. Жизнь по стереотипу легка, утверждал Павлов, поскольку каждая предыдущая деятельность является стимулом для последующей, создавая тем самым известный автоматизм в действиях и поступках, легкость переключения с одной формы деятельности на другую. Именно эта легкость, автоматизм при выполнении привычного набора разнообразных дел в течение дня и является основой тех положительных эмоций, которые неизменно сопутствуют устоявшемуся образу жизни, то есть устойчивому динамическому стереотипу.

Вспомним слова А.С.Пушкина, художественно иллюстрирующие этот факт: „Привычка свыше нам дана. Замена счастию она“.

§7 СТРУКТУРА ПОВЕДЕНЧЕСКОГО АКТА. ТЕОРИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СИСТЕМ П.К.АНОХИНА

Представления о безусловных и условных рефлексах как механизмах связи организма и среды получили дальнейшее развитие в трудах ученика И.П.Павлова *П.К.Анохина*. Анализируя структуру поведенческого акта, Анохин пришел к выводу, что рефлекторная дуга Декарта-Павлова не может полностью объяснить поведение животных. В частности, П.К.Анохин исследовал у кошки процесс компенсации нарушенной двигательной функции, для чего мышца - разгибатель на одной лапе была расщеплена и одна из ее половинок подшита к мышце-сгибателю. Оказалось, что после такой операции походка кошки потеряла присущую ей пластичность и стала угловатой, плохо координированной. Однако, через некоторое время произошла компенсация нарушенной двигательной функции, что проявилось в восстановлении пластичности двигательных актов. Анализируя это явление по записям на киноплёнке, П.К.Анохин пришел к выводу, что процесс компенсации проходит в несколько этапов, каждый из которых характеризуется подбором нужных движений, то есть используется метод проб и ошибок. Эти наблюдения легли в основу принципиально важного вывода Анохина о том, что *центральная нервная система* получает информацию от *работающих мышц* и на основе этой информации организует поиск новых, подходящих для данной ситуации движений.

Таким образом, в классической рефлекторной дуге возбуждение от рецепторов, передаваясь в центральную нервную систему по афферентным нервам, способствует возбуждению определенных нервных центров, которые посылают информацию по эфферентным нервам к мышцам, работой которых и заканчивается рефлекторный акт. Однако, наблюдения П.К.Анохина показали, что не только *центр* управляет *периферией*, то есть мышцами, но и мышцы посылают информацию о том, как они работают, в центральную нервную систему. Эта система оповещения центров о работе мышц была названа **обратной афферентацией**, которая представляет не что иное, как *обратную связь* между работающим органом и центрами, которые организуют эту работу. Таким образом, между центром и периферией существуют, по представлениям П.К.Анохина, *кольцевые взаимодействия*, обеспечивающие возможность компенсации функций в случае их нарушения.

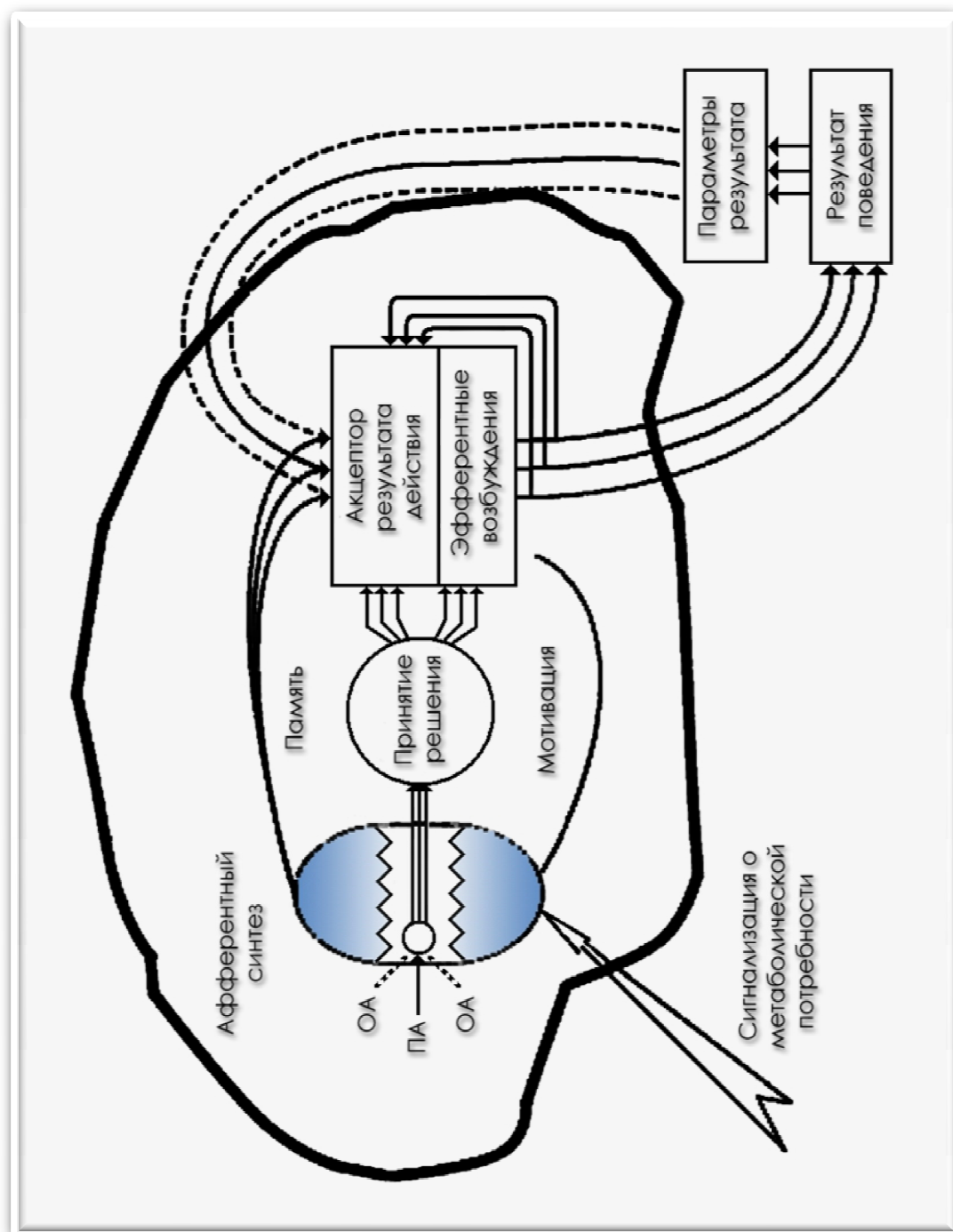


Схема функциональной системы П.К.Анохина

ОА - обстановочная афферентация

ПА - пусковая афферентация

Итогом многолетних исследований П.К.Анохина явилась созданная им **теория функциональных систем**, пришедшая на смену концепции рефлекса. Что же такое функциональная система? *Функциональная система представляет собой временное функциональное объединение пространственно удаленных структур с целью получения полезного приспособительного результата.*

Рассмотрим основные узлы функциональной системы, то есть типичные этапы поведенческого акта, независимо от того, основан он на безусловных или условных рефлексах. Любой поведенческий акт обусловлен воздействием на организм различных стимулов. Однако, если в классической рефлекторной дуге Декарта-Павлова решающее значение придавалось *внешнему стимулу*, который являлся непосредственной причиной рефлекса (безусловного - у Р.Декарта, условного - у И.П.Павлова), то в теории П.К.Анохина этот стимул, названный *пусковым* стимулом, является составляющей частью так называемого *афферентного синтеза*. Это *первая стадия* любого поведенческого акта, в которой, наряду с пусковым стимулом, огромную роль играет обстановка, *или обстановочные афферентации*. Как нам уже известно, обстановочные раздражители могут играть роль переключателя реакции, хотя сами по себе эту реакцию не вызывают. Действительно, опыты с переключением показали, что один и тот же условный раздражитель - свет - можно в одной комнате подкрепить едой, в другой комнате - слабым электрическим током. В результате у собаки в первой комнате свет будет вызывать условное слюноотделение, во второй комнате - условную оборонительную реакцию. Роль обстановочных раздражителей как переключателей хорошо иллюстрируется примером, который приводит П.К.Анохин. На одни и те же слова: „На что вы жалуетесь?“ человек будет отвечать по-разному, в зависимости от того, кто и где их произносит - врач, близкий друг, научный руководитель и т.д. Обстановочные раздражители и пусковой раздражитель относятся к *внешним стимулам*, анализ которых осуществляется на стадии афферентного синтеза.

Чрезвычайно важным дополнением к схеме рефлекса явилось введение в стадию афферентного синтеза *внутренних* факторов, влияющих на поведенческий акт. Этих факторов два - *мотивация*, то есть особое внутреннее состояние, и *память*, то есть опыт животного. Мотивации могут быть самыми разнообразными, и связаны они с чувством голода (пищевая мотивация), страха (оборонительная мотивация), с инстинктом размножения

(половая мотивация, или половое возбуждение) и т.д. Эти мотивации связаны с *физиологическими потребностями* организма и являются общими для животных и человека. Мотивации могут обеспечивать совершенно разные реакции на одни и те же пусковые стимулы. Так, если маленькой рыбке - самцу трехиглой колюшки предложить макет самки, то, в зависимости от уровня половых гормонов в организме самца, его реакция на макет самки будет разной. Если макет предъявить в брачный период, когда в крови высокая концентрация гормонов, создающих мощную *половую мотивацию*, то самец проявит все элементы ухаживания за самкой. В обычное время тот же макет самки вызывает у самца агрессивное поведение - преследование самки как претендента на территорию и, следовательно, на пищу.

Вторым важным внутренним фактором, входящим в стадию афферентного синтеза, является память - *видовая*, если речь идет о безусловных рефлексах, и *индивидуальная* - в случае условных рефлексов. П.К.Анохин иллюстрирует значение опыта при удовлетворении одной и той же пищевой мотивации. Возникшее чувство голода человек будет удовлетворять по-разному в зависимости от обстановки и своего личного опыта - находясь в своей квартире, он пойдет на кухню, находясь в поезде - в вагон-ресторан, на улице - в кафе и т.д. В этом чисто бытовом примере хорошо выступает роль мотивации, обстановочных раздражителей и индивидуального опыта, взаимодействие которых на стадии афферентного синтеза и определяет правильное, адекватное поведение человека.

Таким образом, если в *рефлекторной дуге* единственным фактором, вызывающим реакцию, был *пусковой* стимул, то в *функциональной системе* учитываются *четыре* фактора (два внешних и два внутренних), которые в равной мере отвечают за исход реакции.

Стадия афферентного синтеза заканчивается стадией *принятия решения*. До этого момента организм был свободен в выборе действия, но на стадии принятия решения из множества возможных действий выбирается лишь одно (отправиться на кухню, в ресторан, в кафе) и ставится *цель* его выполнить. *Целенаправленность* поведения - отличительная черта животных и человека. Каждый день человек ставит перед собой различные цели (умыться, поесть, пойти на работу, прочесть лекцию и т.д.) и достигает их с большей или меньшей успешностью. Цели направлены на удовлетворение различных *потребностей* в еде, сне, движении и т.д. Кроме *физиологиче-*

ских потребностей, общих для животных и человека, человек имеет потребности, определяемые его *социальной* природой, в связи, с чем человек ставит перед собой цели получения образования, приобретения специальности, достижения определенной карьеры, создания семьи, воспитания детей и т.д. Достижение этих целей занимает более длительное время, чем достижение целей, связанных с физиологическими потребностями.

Стадия принятия решения и постановки цели характеризуется тем, что при этом вырабатывается *модель* предстоящего действия и *программа действия*, то есть решается вопрос о том, *что* и *как* надо делать. Модель предстоящего действия получила название *акцептор результатов действия* (АРД). Представление об АРД является одним из важнейших понятий в теории функциональных систем. Подобно тому, как архитектор разрабатывает макет предстоящего сооружения и программу его реализации, так человек и животное, прежде чем выполнить действие, имеют в головном мозге его модель и программу его выполнения. При этом модель поведенческого акта может быть *врожденной* (в безусловных рефлексах) и *приобретенной* (в условных рефлексах). Так, если новорожденному ребенку, который еще не пробовал молока матери, дать в бутылочке слегка подсоленное материнское молоко, то, сделав 2-3 глотка, малыш недовольно выплюнет соску.

Следовательно, в центральной нервной системе у младенца имеется врожденная модель свойств материнского молока. Почему малыш выплевывает соску? Здесь раскрывается еще одно свойство АРД. Он является не только моделью действия, но и *аппаратом сличения результатов действия* с моделью. Отсюда и название - акцептор результатов действия (акцептор - лат. *принимаю, одобряю*).

В условных рефлексах АРД является приобретенным, то есть он формируется при выработке условных рефлексов. Так, взрослые люди боятся высоты, поскольку в их мозгу в результате личного опыта, полученного в детстве, сформировалась модель падения и его последствий. Как уже отмечалось ранее, новорожденные котята, обезьянки боятся высоты, даже если они ни разу не падали. Следовательно, у этих животных существует врожденный АРД - акцептор результатов падения.

В соответствии с АРД из головного мозга направляются сигналы по эфферентным нервам к рабочим органам-мышцам, железам. Этот поток импульсов к рабочим органам - *эффекторам* - получил название *эфферентного*

возбуждения. В соответствии с приказом головного мозга совершается определенное действие, приводящее к получению конкретных результатов. Эти результаты называются *полезными приспособительными результатами*, поскольку для их получения и была сформирована на какое-то время конкретная функциональная система. Информация о параметрах результатов поступает в порядке *обратной афферентации* центральную нервную систему, сопоставляется с АРД и, если полученные результаты совпадают с запланированными, то действие прекращается и функциональная система, обеспечивающая это действие, распадается. Если же полученные результаты не соответствуют АРД, то возникает реакция *рассогласования*, формируется новый поток эфферентных возбуждений и выполняется правильное действие.

Наглядной иллюстрацией вышеприведенной схемы взаимодействия центральных и периферических структур является следующий описанный П.К.Анохиным пример. Человек сидит за письменным столом и работает. Внезапно он испытывает чувство жажды, то есть возникает *мотивация* утоления жажды. На основе этой мотивации для получения конкретного полезного результата формируется функциональная система. На стадии афферентного синтеза, в соответствии с мотивацией, обстановкой и личным опытом принимается решение пойти в кухню, налить в стакан воды и выпить ее. Таким образом, формируется АРД, модель предстоящего поведения, состоящего из цепочки действий, приводящих к утолению жажды. Человек встает и направляется в кухню, но, будучи рассеянным, по природе, он заходит в ванную комнату. Таким образом, человек совершает действия, но они не приводят к получению запланированного результата. Поток обратной афферентации, прежде всего от органов зрения, воспринимающих интерьер ванной комнаты, поступает в головной мозг, и наблюдается *рассогласование* полученных результатов с запланированными, то есть с АРД. Именно это *рассогласование* и обеспечивает коррекцию ошибочного поведения - человек выходит из ванной комнаты, заходит в кухню, наливает воду и выпивает её. Формируется поток обратной афферентации, сигнализирующей о том, что в результате совершенных действий получен тот полезный результат, который и был запланирован - утоление жажды. В результате данная функциональная система, выполнившая своё назначение, распадается.

Таким образом, данный пример, который можно дополнить множеством подобных наблюдений, убедительно свидетельствует в пользу концепции функциональных систем, разработанной П.К.Анохиным. Именно данная концепция позволяет объяснить механизм коррекции ошибочных двигательных реакций, который постоянно проявляется в нашей повседневной жизни. Эта концепция позволяет понять более сложные случаи, когда речь идет о компенсации нарушенных функций, как в описанном выше опыте П.К.Анохина с кошкой. Клинические наблюдения подтверждают теорию П.К.Анохина. Известно, что если человек лишается возможности писать правой рукой, то для получения полезного результата, то есть для написания слов, происходит мобилизация мышц левой руки. Если же человек не может писать ни правой, ни левой рукой, то он может этот же полезный результат получать с помощью мышц рта, зажав карандаш в зубах, и даже с помощью пальцев ног. Таким образом, в ходе длительных тренировок при наличии мощной мотивации у человека формируются функциональные системы для получения полезного результата, которые в качестве эффекторов используют новые группы мышц. Их тренировка будет идти до тех пор, пока полученный с их помощью результат не совпадет с параметрами запрограммированного в АРД результатами, то есть до тех пор, пока качество букв, полученных с помощью новых, нетипичных мышц, не будет соответствовать их запрограммированным качествам.

Требования к обратной афферентации могут сильно различаться в зависимости от условий, в которых действие происходит. Так, если человек идет по ровному асфальту днем, то информация от проприорецепторов работающих мышц, поступающая в головной мозг, практически не осознается, то есть в этих условиях акт ходьбы достаточно автоматичен. Но если человек идет по скользкой дороге в сумерках, то походка его становится неуверенной и осторожной. Человек анализирует буквально каждый свой шаг, и этот анализ включает в себя обработку той информации, которая поступает от мышц, от рецепторов стопы и др. Анализ обратной афферентации оберегает человека от нежелательного падения. Возможность коррекции каждого шага дополняется включением в данных условиях новых мышц - человек размахивает руками, напрягает мышцы позвоночника и др., то есть для достижения полезного результата в усложненной обстановке функциональная система включает дополнительные эфферентные мышечные компоненты. Таким образом, наличие функциональных систем обеспечивает гибкость

поведения и возможность приспособления к новым изменившимся условиям.

В развитии целенаправленного поведения большая роль отводится *эмоциям*, то есть субъективно переживаемым психологическим состояниям. Исследователи выделяют *две* группы эмоциональных явлений. К первой группе относятся так называемые *ведущие эмоции*, возникновение которых связано с появлением или усилением *потребностей*. Так, возникновение любой биологической потребности сопровождается субъективными переживаниями в виде *отрицательных* эмоций. Степень их выраженности определяется силой потребности и ее биологической значимостью. Отрицательные эмоции разной силы сопутствуют потребностям в пище, воде, защите и пр. Ко второй группе эмоций относятся *ситуативные* эмоции, которые возникают при выполнении целенаправленных действий. Если полученные в ходе действия результаты не совпадают с АРД, то возникают отрицательные эмоции. При совпадении полученных результатов с запрограммированными возникают положительные эмоции.

Включение эмоций в структуру поведенческого акта связано с тем, что эмоции в процессе эволюции возникли как наиболее быстрый и интегральный, то есть обобщенный, способ оценки ситуации. В соответствии с *биологической теорией эмоций* П.К.Анохина, эмоции в процессе эволюции совершенствовались так же, как мышцы, зрение, слух. Самый широкий спектр переживаний, связанных с удовлетворением не только *физиологических*, но и *социальных* потребностей, представлен у человека.

Ведущие эмоции с отрицательным знаком, сигнализируя организму о нежелательных отклонениях в его внутренней среде (падение уровня глюкозы при голоде, обезвоживание организма при жажде), определяют целенаправленный поиск тех предметов, которые способны удовлетворить возникшую потребность (пищи, воды). Не только отрицательные, но и положительные эмоции являются *побудительными мотивами* того или иного поведения. Представления о тех положительных эмоциях, которые возникают при завершении целенаправленных действий, закреплены в индивидуальной памяти животного и потому представление о них как о награде возникает у животного всякий раз, когда возникает определенная потребность. Так, охота хищников - это длительное и достаточно утомительное занятие, занимающее иногда несколько дней, в течение которых львы и

тигры, например, покрывают огромные расстояния, преследуя добычу. Это целенаправленное поведение хищников стимулируется как отрицательными эмоциями (чувство голода), так и представлениями о тех положительных эмоциях, с которыми связан процесс насыщения пищей после ее поимки.

Таким образом, ведущие эмоции участвуют в формировании функциональной системы, определяя *вектор*, то есть направленность поведения, постановку цели, формирование АРД. Ситуативные эмоции, возникающие при оценке отдельных этапов действия, позволяют корректировать поведение и достигать поставленные цели.

Какие же функциональные системы и в каком количестве образуются в организме? Ответ на этот вопрос простой - сколько в организме существует функций, столько существует и функциональных систем. Все вышеописанные примеры касались в основном *двигательных* функций. Кроме них существуют *вегетативные* функции: кровообращение, дыхание, выделение, пищеварение и др., связанные с поддержанием обмена веществ в организме. Регуляция каждой из этих функций осуществляется по механизму прямых и обратных связей, то есть по механизму функциональных систем, где присутствуют АРД как аппарат сличения полученных результатов с моделью.

Так, рассматривая регуляцию дыхания, П.К.Анохин убедительно обосновал наличие АРД в дыхательном центре продолговатого мозга. Человек в состоянии покоя при каждом вдохе поглощает 500 мл воздуха. Каким образом поддерживается постоянство этого объема? Дыхательный центр продолговатого мозга посылает информацию по нервам через спинной мозг к межреберным и диафрагмальным мышцам, которые регулируют глубину вдоха. Легкие при вдохе расширяются, что приводит к раздражению барорецепторов легочных пузырьков (альвеол). Информация о степени раздражения барорецепторов поступает по центростремительным нервам (веточкам блуждающего нерва - вагуса) в дыхательный центр, образуя поток обратной афферентации. В продолговатом мозге происходит оценка обратной афферентации и сопоставление ее с АРД, что позволяет оценить глубину вдоха и скорректировать его, если он не привел к достижению запрограммированного результата - вдыхания 500 мл воздуха. Специальные опыты П.К.Анохина подтвердили наличие АРД в описанных выше процессах регуляции дыхания. С помощью специального электрического приборчика информация, идущая по веточкам вагуса в дыхательный центр от барорецепторов легких, была искажена - несмотря на обычное потребление

при вдохе 500 мл воздуха, дыхательный центр получил информацию о том, что в легкие поступило лишь 250 мл. В результате следующий вдох был значительно глубже, чем обычный, что обеспечило поступление в легкие не 500 мл, а 750 мл воздуха. Это произошло потому, что в ходе обратной афферентации дыхательным центром была получена ложная информация о том, что совершенные действия не привели к поглощению запрограммированных в АРД 500 мл, в силу чего возникла реакция рассогласования. Это способствовало формированию нового эфферентного потока из дыхательного центра к мышцам, обеспечив более глубокий вдох, что и привело к компенсации якобы нарушенной дыхательной функции.

Таким образом, формирование АРД в каждой конкретной функциональной системе связано с теми отделами центральной нервной системы, где расположены центры, регулирующие эти функции. В функциональных системах, обеспечивающих регуляцию врожденных функций, АРД формируются на уровне продолговатого, среднего, промежуточного мозга. В функциональных системах, которые обеспечивают условнорефлекторные формы поведения, АРД формируется в коре больших полушарий.

Теория функциональных систем, разработанная П.К.Анохиным, явилась шагом вперед по сравнению с теорией рефлекса в объяснении структуры поведенческого акта и механизмов регуляции вегетативных функций. Объяснение поведения животных с позиций рефлекторной теории много дало для установления *причинно-следственных связей* между *стимулом и действием*. Открытие и исследование И.П.Павловым *условных* рефлексов позволило понять те нервные процессы, которые происходят в коре больших полушарий при различных проявлениях условнорефлекторной деятельности. Однако, рефлекторная теория, включая теорию условных рефлексов И.П.Павлова, не расшифровывает всех тонкостей механизмов приспособительной деятельности животных и человека. Действительно, в соответствии со схемой „*стимул-реакция*“ животному отводится роль *автомата*, реагирующего стандартным, стереотипным образом на безусловные или условные стимулы. Между тем, реальное поведение животных значительно сложнее, поскольку пусковой стимул не является единственным, определяющим характер ответа животного. В концепции П.К.Анохина учитываются важнейшие факторы, которые могут существенно менять реакцию на пусковой стимул. Разобранные выше примеры пока-

зывают, как важны раздражители обстановки, внутреннее состояние животного, его потребности, мотивация, его память. Учёт всех этих факторов уже исключает подход к животному как к автомату, что является шагом вперед по сравнению с теорией рефлекса.

Еще одно преимущество теории функциональных систем перед рефлекторной - это акцент на *активном* характере целенаправленных действий и поступков человека и животных. Вообще само понятие *целенаправленность поведения* было чуждым классической теории рефлекса, и лишь П.К.Анохин утвердил принцип целенаправленности действий и поступков как один из основных принципов жизнедеятельности организмов. Целенаправленное поведение может осуществляться даже *вопреки* действующим стимулам внешней среды. Такое *активное* (а не реактивное) поведение связано с наличием мощных мотиваций биологического или социального плана. Так, лососевые рыбы, идущие на нерест против течения реки, встречают на своем пути лишь одни препятствия в форме сильного встречного течения, водопадов, плотин, созданных человеком. Однако эти препятствия преодолеваются, часто ценой жизни, и рыбы достигают своих родных нерестилищ давая жизнь потомству.

У человека активное поведение доминирует над реактивным, и лежит в основе преодоления трудностей при достижении социально значимых целей. В высшей форме активное поведение проявляется в экстремальных условиях, когда ценой своей жизни человек спасает жизнь других людей.

Представления Анохина об *АРД* и *обратной афферентации* прочно вошли в арсенал не только физиологии, но и психологии, философии, социологии. Именно эти ключевые моменты любого поведенческого акта помогают понять механизмы саморегуляции всех функций организма, механизмы компенсации нарушенных функций, пластичность и гибкость поведения живого организма.

Теория функциональных систем П.К.Анохина способствует сближению *физиологии* и *психологии*, поскольку включает в себя такие понятия как потребности, память, мотивации, цели, эмоции. Таким образом, являясь творческим развитием теории условных рефлексов И.П.Павлова, концепция П.К.Анохина содержит принципиально новые подходы к объяснению реального сложного поведения животных и человека.

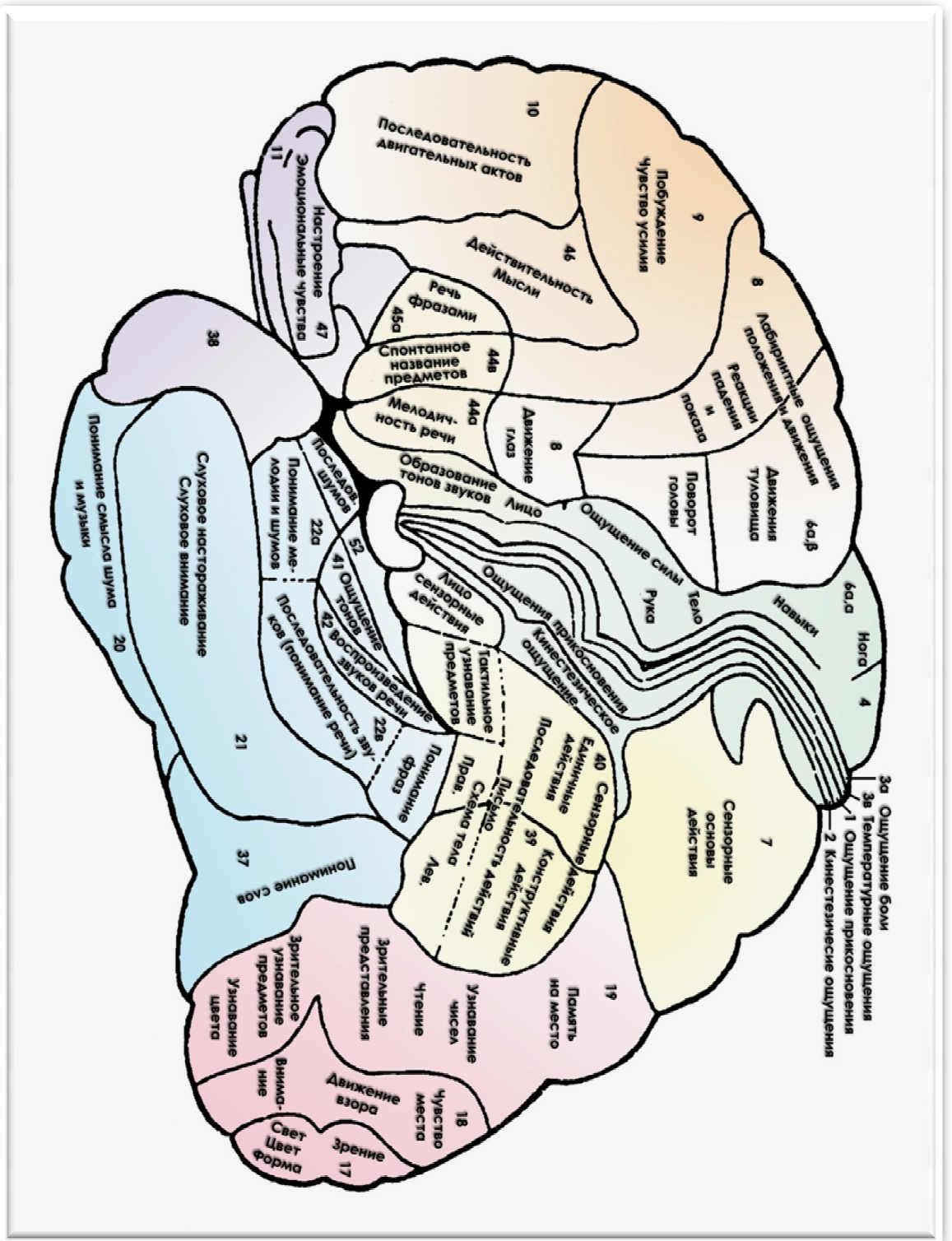
§8 ЛОКАЛИЗАЦИЯ ФУНКЦИЙ В КОРЕ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ У ВЫСШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ

В процессе филогенеза кора больших полушарий формировалась как наиболее поздний и сложно устроенный отдел головного мозга, принявший на себя управление всеми функциями организма. Морфологическая неоднородность коры позволила выделить в ее составе более 40 так называемых **цитоархитектонических полей**. Значение коры больших полушарий для млекопитающих становится ясным при операции декорткации, то есть удалении большей или меньшей части коры. Декорткация, частичная или полная, приводит к нарушениям различных функций организма - как чувствительных, так и двигательных.

Впервые опыты с использованием частичной декорткации были проведены немецким физиологом Германом Мунком в XIX веке. Удаляя у собак затылочные доли коры больших полушарий, Г.Мунк обнаружил нарушение зрительной функции. При удалении височных долей у собак нарушалась слуховая функция. Эти эксперименты легли в основу так называемой *теории строгой локализации функций* в коре больших полушарий, согласно которой каждая часть коры отвечает за определенную функцию организма. В пользу этой теории свидетельствовали и клинические наблюдения Поля-Пьера Брока, который обнаружил, что при нарушении поля №44 у человека наблюдается феномен заикания. Этот центр получил название речедвигательного центра Брока.

Вместе с тем, существовали наблюдения Карла Лешли, которые показали, что степень нарушения родительского инстинкта у крыс зависела не от того, какой участок коры был удален, а от массы удаленной коры. Чем больший процент коры удалялся (от 10% до 80%), тем сильнее нарушался родительский инстинкт. Это явление, получившее название масс-эффекта, легло в основу *теории эквипотенциальности* согласно которой разные участки коры больших полушарий в равной степени отвечают за разнообразные функции организма.

Павлов подошел к проблеме локализации функций, используя метод условных рефлексов для оценки характера нарушений, возникающих при частичной декорткации у животных. У собак вырабатывали разнообразные условные рефлексы на простые и сложные зрительные сигналы, после чего



Карта цитоархитектонических полей Бродмана
с локализационной картой Клейста –
наружная поверхность мозга (по А.Р.Дурья)

у них удаляли затылочные доли. Оказалось, что у этих животных исчезали условные рефлексы на зрительные раздражители. Павлов пришел к выводу о том, что затылочные доли осуществляют высший анализ и синтез зрительных сигналов, что обеспечивает предметное зрение.

Более поздние наблюдения канадских нейрофизиологов Уайлдера Грейвса Пенфилда и Герберта Генри Джаспера позволили уточнить роль отдельных полей в затылочных долях в реализации зрительных функций. Раздражая при хирургических операциях на коре (они проводятся под местной анестезией) поле 17 в затылочной области слабым электрическим током, они наблюдали у испытуемых появление примитивных зрительных галлюцинаций в форме пятен, мушек и пр. Если же раздражали поля 18 и 19 в затылочных долях, то пациенты сообщали о возникновении у них сложных оформленных зрительных галлюцинаций в виде картин природы, живописных полотен, человеческих образов и пр. Оказалось, что поле 17 получает информацию по зрительному нерву от рецепторов сетчатки глаза и осуществляет ее первичную обработку. Поля 18 и 19 получают информацию от поля 17 и обрабатывают ее, осуществляя высший анализ и синтез, что обеспечивает *предметное зрение*. Поэтому поле 17 получило название *первичного* зрительного поля, а поля 18 и 19 называются *вторичными* зрительными полями.

Исследуя функции *височных* долей, Павлов вырабатывал у собак условные рефлексы на простые и сложные звуковые раздражители, после чего удалял у животных височные доли коры. Оказалось, что у собаки без височных долей исчезали выработанные ранее условные рефлексы на разнообразные звуковые стимулы и не образовывались новые условные рефлексы подобного рода. Результаты этих экспериментов дали И.П.Павлову основание считать, что височные доли осуществляют высший анализ и синтез звуковых стимулов. Клинические наблюдения У.Г.Пенфилда и Г.Г.Джаспера показали, что при раздражении слабым электрическим током полей 41 и частично 42 у больных появляются примитивные слуховые галлюцинации в виде шорохов, гудков, стуков, грохота и пр. Однако, при раздражении полей 22 и частично 21 у больных возникают сложно оформленные галлюцинации в виде мелодий, речи. Оказалось, что поля 41 и 42 получают информацию по слуховому нерву от *кортиева органа*, находящегося в *улитке*. Здесь эта информация подвергается первичной обработке. Поля 22 и частично 21, принимая информацию от полей 41 и 42,

осуществляют высший анализ и синтез этой информации, обеспечивая восприятие речи и мелодий. Поля 41 и 42 получили название *первичных*, а поля 22 и 21 - *вторичных* слуховых полей.

Как затылочные, так и височные доли являются *афферентными* зонами, поскольку они получают информацию по афферентным зрительным и слуховым нервам, и, перерабатывая эту информацию, способствуют формированию субъективных зрительных и слуховых ощущений. Следует отметить, что по пути следования от сетчатки глаза и от улитки соответственно зрительный и слуховой нервы частично или полностью перекрещиваются, в результате чего левое полушарие получает информацию от правого глаза и правого уха, в то время как правое полушарие связано с левым глазом и левым ухом.

Рассмотрим локализацию в коре больших полушарий *чувствительной* функции, связанной с *рецепторами кожи*. Участки коры, занимающие постцентральную зону (поля 1,2,3 и 43), получают информацию от разнообразных рецепторов, расположенных на коже (баро-, термо-, хеморецепторы, болевые рецепторы). Афферентные нервы, несущие информацию от этих рецепторов, также перекрещиваются, в результате чего левое полушарие получает и обрабатывает информацию от кожных рецепторов правой половины тела, а правое полушарие - от кожных рецепторов левой половины тела. При раздражении постцентральной зоны у испытуемых возникают ощущения покалывания, онемения, щекотки и пр. в соответствующих участках тела. Оказалось, что рецепторы нижней половины туловища представлены в верхней части постцентральной области, а верхней части - в нижней половины. Кроме того, в соответствии с плотностью кожных рецепторов на отдельных участках тела наибольшее представительство в постцентральной зоне имеют рецепторы кожи рук и лица. Эти области характеризуются наибольшей плотностью рецепторов, и, следовательно, наибольшей чувствительностью к различного рода раздражениям.

Таким образом, важнейшие *чувствительные* функции (зрительная, слуховая, кожной чувствительности) связаны с определенными участками коры больших полушарий (затылочной, височной, постцентральной зонами).

Рассмотрим теперь представительство в коре важнейшей соматической функции - функции движения. Регуляция двигательной активности животных и человека осуществляется прецентральной зоной, куда входят поля 4

и 6. Эта зона, в отличие от предыдущих, является и *афферентной*, и *эфферентной*. Действительно, прецентральная зона получает информацию от рецепторов мышц и сухожилий (проприорецепторов), что позволяет анализировать состояние мышц на каждый данный момент времени. При этом чувствительные пути, идущие от проприорецепторов, перекрещиваются, в результате чего левое полушарие получает и анализирует информацию от мышц правой половины туловища, в то время как правое полушарие - от мышц левой половины туловища. Кроме того, мышцы нижней половины тела представлены в верхней части прецентральной зоны, тогда как мышцы верхней половины - в нижней части прецентральной зоны. Вместе с тем, прецентральная зона *управляет* мышечными движениями. Здесь находятся так называемые *гигантские пирамидные клетки Беца*, отростки которых образуют *пирамидный путь*, идущий к различным сегментам спинного мозга, через которые и осуществляется регуляция деятельности различных мышц. Эти *нисходящие* пути, как и *чувствительные восходящие* пути, перекрещиваются, в результате чего левое полушарие организует работу мышц правой половины туловища, а правое полушарие - мышц левой половины. Наибольшее представительство в коре имеют наиболее важные у человека мышцы рук и голосового аппарата. Четкое представительство в двигательной зоне коры отдельных групп мышц иллюстрирует принцип *соматотопической проекции* мышц.

8.1 Ассоциативные (внеядерные, третичные) зоны коры больших полушарий

К ним относятся *собственно лобные доли* (поля 8-12, 32, 44-47), а также *теменные области* (поля 5 и 7, 40 и 39). Долгое время лобные и теменные доли называли „немыми“ зонами, поскольку их раздражение или повреждение не сопровождалось какими-либо существенными изменениями чувствительных или двигательных функций. Вместе с тем, в процессе филогенеза удельный объем этих зон возрастал, что указывает на отношение этих зон к каким-то важным функциям организма. Для лобной и теменной долей характерно отсутствие связей с периферией - рецепторами или мышцами. Вместе с тем, нейроны этих областей имеют множество ветвящихся в гори-

зонтальной плоскости отростков, что отражает тесные функциональные связи лобной и теменных долей с затылочными, височными зонами, а также с пре- и постцентральными областями. Эти морфологические особенности лобной и теменной долей позволяют предполагать, что вся информация от указанных ядерных зон стекается в ассоциативные зоны и, подвергаясь сложной переработке, служит основанием для организации сложных целенаправленных действий.

Это предположение было подтверждено в экспериментах на собаках, которым удаляли лобные доли (операция лоботомии). Лоботомированные животные не страдали какими-либо нарушениями конкретных чувствительных или двигательных функций. Однако, наблюдение за поведением лоботомированных собак выявило существенные нарушения их целенаправленного поведения. Так, собака без лобных долей, слыша приказ хозяина приблизиться к нему, устремлялась к хозяину, но любой, самый незначительный внешний стимул (упавший листок с дерева) останавливал животное, вызывая у него ориентировочный рефлекс, который тормозил целенаправленное движение. Лоботомия сопровождалась и изменениями психического состояния животного. Оно становилось вялым, апатичным, проводя большую часть времени в состоянии сна. Вместе с тем, такое животное склонно к подражательным рефлексам. Если в комнату, где спит лоботомированная собака, ввести другое здоровое животное, которое начинает исследовать новую для него обстановку, то собака без лобных долей встает и начинает копировать все движения здоровой собаки. Когда здоровая собака покидает комнату, лоботомированная собака вновь впадает в сонное состояние.

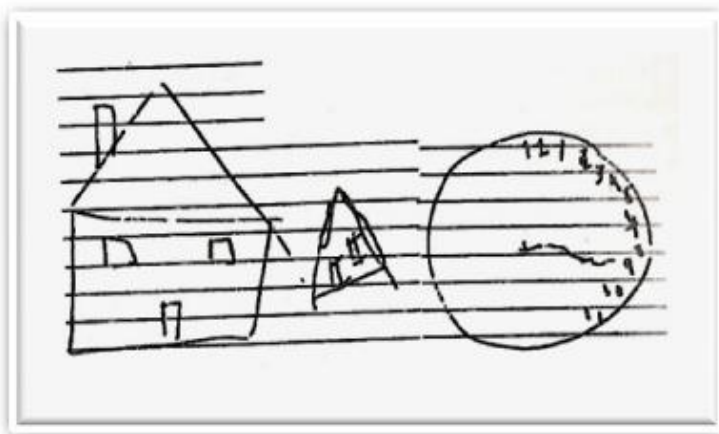
Во время Великой Отечественной войны *Лурия А.Р.* собрал большой клинический материал об изменении поведения и психики человека при ранении различной локализации, в том числе, при поражении лобных долей. У больного с поврежденными лобными долями возникает целый комплекс изменений в поведении и психике, который получил название „*лобного синдрома*“. Прежде всего, такой больной не в состоянии совершать *целенаправленные действия*, так как любое внешнее незначительное событие прерывает это действие. Так, больной, направляющийся в кабинет врача, сразу же поворачивается и идет в обратном направлении, если встречает своего знакомого, идущего ему навстречу. Естественно, что более сложные действия и поступки, направленные на достижение более сложных целей,

становятся для такого больного невозможными. Изменения в психике проявляются в форме расторможенности влечений, эйфории, некритического отношения к своим поступкам, склонностью к подражанию. Нарушается способность к абстрактному мышлению, к усвоению нового, доминирует стереотипность в поведении и высказываниях.

Таким образом, лобные доли, интегрируя информацию от ядерных зон, участвуют в организации сложных целенаправленных поведенческих актов обеспечивающих адекватные реакции человека и животных на изменяющиеся условия внешней среды. Кроме того, лобные доли вносят большой вклад в формирование определенных психологических черт личности, связанных, прежде всего с ее *волевыми* качествами.

Рисунки пациента через два дня после травмы правой теменной доли.

Слева - „образец“. Справа - дом и циферблат, нарисованный пациентом; все цифры смещены на правую сторону, что соответствует игнорированию левой части поля зрения



К ассоциативным зонам относятся, как уже указывалось, и *теменные зоны*. В филогенезе их формирование происходило на границе ядерных зон: зрительного, кожно-двигательного и слухового анализаторов, в силу чего теменные области легко получают от них информацию, перерабатывают ее, обеспечивая обобщенное восприятие действительности. Верхние теменные зоны (поля 5 и 7) имеют наиболее тесные отношения с пре- и постцентральными зонами, получая информацию от вторичных полей этих зон. Результатом переработки этой информации является формирование сложных видов ощущения, подобных ощущениям *веса* предметов, *шероховатости* или *гладкости* их поверхности. Кроме того, с верхними теменными долями связаны наши ощущения о *направлении движения* в сегментах конечностей, о взаимном расположении этих сегментов и пр.

Нижние теменные поля (39 и 40) осуществляют переработку и интеграцию кожно-двигательных, зрительных, слуховых и вестибулярных раздражений, на основе чего формируются *сложные пространственные*

представления о внешнем мире и о положении тела в трехмерном пространстве. С нарушением функций теменных долей связана потеря человеком ориентации во времени и в пространстве, что проявляется в невозможности разделять прошедшее, настоящее и будущее время, а также в неспособности находить дорогу домой, на работу и т.д.

Таким образом, лобные и теменные доли, занимая у человека большую часть коры больших полушарий, получают информацию из ядерных зон, подвергают ее сложной переработке, на основе чего осуществляются процессы *биологической и социальной адаптации человека*. Немаловажную роль в этих процессах играют определенные психические качества личности, обеспечиваемые лобными и теменными долями.

8.2 Функциональная асимметрия больших полушарий и их совместная деятельность

Левое и правое полушария головного мозга, не различаясь по своему морфологическому строению, тем не менее функционально неравнозначны, что особенно ярко проявляется в отношении речевых и двигательных функций. Так, еще в прошлом веке стало известно, что нарушение поля 44 в левом, но не в правом полушарии сопровождается нарушением речедвигательной функции (центр Брока). Поскольку у подавляющего большинства людей „ведущей“ является правая рука, управление которой также связано с левым полушарием, стали полагать, что левое полушарие является *доминантным*, обеспечивая речь и феномен праворукости, а правое полушарие является *субдоминантным*.

Однако, современные исследования показали, что правильнее говорить о *функциональной асимметрии* полушарий, то есть о функциональной неравнозначности левого и правого полушарий в отношении различных функций. Выключая временно правое или левое полушарие с помощью наркотического вещества, введенного в сонную артерию, можно наблюдать, как изменяются различные функции, в частности, речевая, реализация которой ранее целиком осуществлялась за счет левого полушария.

Итак, временное выключение правого полушария превращает человека на короткое время в „*левополушарного*“ человека, наблюдение за которым позволяет оценить тот вклад, который вносит выключенное правое полуша-

рие в речевую функцию. Оказалось, что „левополушарный“ человек становится очень разговорчивым, причем речь его более сложная за счет употребления литературных оборотов, газетных штампов, что несвойственно для этого человека в естественном состоянии. Вместе с тем, „левополушарного“ человека отличает невыразительная речь, без тех интонаций, которые обогащают ее и делают индивидуальной и неповторимой. Кроме того, при выключении правого полушария у человека затруднено различение мужских и женских голосов и других звуков, нарушается восприятие музыки. У такого человека нарушается *образная* память - человек не удивляется, увидев на рисунке лошадь с ушами спаниеля. Человек теряет остроту восприятия предметов и образов внешнего мира, в силу чего становится равнодушным к красоте пейзажа, живописных полотен и др.

У „*правополушарного*“ человека наблюдаются иные нарушения речевой функции, что проявляется, прежде всего, в расстройствах восприятия речи и произношения звуков. Кроме того, нарушается память на слова, но вместе с тем, обостряется зрительная память. Преобладает зрительное восприятие мира и *образное мышление*. Не нарушается образная память - человек правильно ориентируется во времени и пространстве. „Правополушарный“ человек становится более чувствительным к музыкальной стороне речи - он тоньше воспринимает интонации речи и ее эмоциональную окраску. Его музыкальный слух улучшается, человек легче различает близкородственные музыкальные фразы, лучше узнает мелодии.

Анализ результатов наблюдения за „правополушарными“ и „левополушарными“ людьми позволяет сделать вывод о том, что такая важная функция как речевая, обеспечивается работой обоих полушарий, каждое из которых вносит свой вклад в реализацию этой функции. Так, если левое полушарие отвечает за чисто вербальную сторону речи, то есть за произношение, восприятие и воспроизведение слов, то правое полушарие обогащает нашу речь интонациями и эмоциями, придавая ей неповторимую индивидуальность. Обеспечивая вербальную составляющую нашей речи, левое полушарие отвечает за чисто человеческую способность к *абстрактно-логическому мышлению*. Правое полушарие обеспечивает образное восприятие реальности и является субстратом *конкретно-чувственного мышления*, характерного не только для человека, но и для животных. Безусловно, у человека по сравнению даже с высшими животными конкретно-чувственное мышление значительно богаче и сложнее по форме и содержа-

нию. Правое полушарие называют „музыкальным“ в силу того, что оно имеет непосредственное отношение к различным видам искусства и творчества.

Функциональная асимметрия - одно из проявлений парной работы больших полушарий. При наличии такой асимметрии, как было показано на примере речевой функции, оба полушария работают как единое целое, что обеспечивается морфологическими связями между ними, так называемыми *комиссурами*. Важнейшей из них является *мозолистое тело*. Функциональная взаимосвязь полушарий была впервые показана в опытах Павлова. Если выработать пищевой условный рефлекс на раздражение касалкой определенных точек правой передней лапы, то оказывается, что раздражение симметричной точки на левой передней лапе сразу вызывает подобный пищевой рефлекс. Такой „*перенос опыта*“ возможен потому, что правое и левое полушария обмениваются информацией.

Наиболее яркое значение комиссур в обеспечении совместной работы полушарий проявляется в тех случаях, когда у больных производится рассечение комиссур по медицинским показаниям. После такой операции каждое полушарие начинает вести себя как самостоятельный мозг, с собственной памятью и функциями. При этом буквально „правая рука не знает, что делает левая“, поскольку невозможен обмен информацией между полушариями. В этом случае получение описанных выше результатов по „переносу опыта“ на собаке невозможно. При синдроме *разъединения полушарий* наблюдается возникновение двух независимых потоков сознания, что может сопровождаться феноменом раздвоения личности.

Таким образом, большие полушария, обладая функциональной асимметрией, работают как единое целое, обеспечивая в полном объеме реализацию важнейших психических и двигательных функций.

8.3 Современные представления о системной и динамической локализации функций

Уже на примере речевой функции можно сделать вывод о том, что в ее реализации участвует система структур левого и правого полушарий, функциональное взаимодействие которых обеспечивает индивидуальную неповторимость человеческой речи. Следует добавить, что существуют 3 центра, ответственных за вербальную сторону речевой функции. Во-первых, это уже

знакомый нам речедвигательный центр Брока, расположенный в лобных долях левого полушария (поле 44). Кроме того, за восприятие устной речи отвечают височные доли - здесь расположен центр Вернике, повреждение которого ведет к тому, что человек может произносить слова, но не понимает обращенной к нему речи. И, наконец, за восприятие письменной речи отвечают затылочные области. Здесь находится центр чтения. При его поражении человек может говорить, понимать слышимую речь, но не может читать.

На примере *зрительной* функции рассмотрим роль различных зон коры в ее обеспечении. Как уже рассматривалось выше, опытами Мунка, Павлова, наблюдениями Пенфилда и Джаспера была установлена роль затылочных областей коры больших полушарий в обеспечении предметного зрения. Однако, для того, чтобы увидеть какой-либо предмет, человек (и животное) должны сфокусировать изображение данного предмета на сетчатке, что предполагает работу разнообразных мышц, обеспечивающих поворот головы в нужном направлении, а также глазных мышц, обеспечивающих сведение или разведение зрительных осей, изменение кривизны хрусталика, ширины зрачка и др. Работа мышц, как известно, регулируется двигательной зоной коры больших полушарий. Прецентральная область не только регулирует сокращение указанных групп мышц, но и анализирует степень их сокращения на основе информации, идущей от проприорецепторов работающих мышц в прецентральную зону. Таким образом, взаимодействие затылочных и прецентральных областей за счет процессов *иррадиации* возбуждения способствует образованию *временных связей* между ними, то есть накоплению индивидуального опыта, позволяющего не только видеть предметы, но и оценивать их размеры, удаленность и расположение в пространстве.

В реализации зрительной функции большую роль играет и кожный анализатор. Известно, что изображение предметов на сетчатке глаза перевернутое. Почему взрослый человек видит предметы правильно? В основе правильного восприятия предметов внешнего мира лежит индивидуальный опыт, предполагающий совместную работу затылочных, пре- и постцентральных областей. Новорожденный человек видит мир „вверх ногами““. Однако, в ходе развития ребенка вырабатываются временные связи между зрительными полями, обеспечивающими предметное зрение, прецентральной

ной зоной, обеспечивающей усилия соответствующих мышц, а также постцентральной зоной, ответственной за кожную чувствительность. Таким образом, ребенок видит игрушку, прилагает мышечные усилия, чтобы взять ее, испытывает при этом целый комплекс кожнотактильных ощущений. Кроме того, он слышит от взрослых название игрушки. Таким образом, в зрительных, двигательных, чувствительных и слуховых зонах коры больших полушарий одновременно образуются очаги возбуждения, irradiирующего навстречу друг другу, что приводит к образованию сложной системы временных связей, составляющих основу „правильного“ видения внешнего мира. Эти связи *динамичны*, что доказывается опытами, когда взрослому человеку надевают очки, которые делают изображение на сетчатке глаза не перевернутым, а правильным. Оказывается, первое время человек видит все предметы перевернутыми. Однако, очень скоро этот дефект компенсируется за счет образования *новых временных связей* между указанными выше зонами коры, и человек приобретает новый опыт „правильного“ видения мира. Если человек снимает такие очки, то опять некоторое время он видит предметы перевернутыми. Однако, установление новых временных связей между зрительными, двигательными, чувствительными и слуховыми зонами восстанавливает нарушенную зрительную функцию.

Разобранные выше примеры и являются иллюстрацией *современной концепции системной и динамичной локализации функций*, суть которой в том, что любая функция реализуется различными структурами мозга, каждая из которых вносит свой конкретный вклад в данную функцию. Функциональное объединение различных структур обеспечивается их динамическим взаимодействием за счет процессов irradiации возбуждения и формирования временных связей.

§9 ТИПЫ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

Разнообразие человеческих типов и характеров издавна привлекало внимание ученых. Первые попытки дать классификацию человеческих темпераментов принадлежат знаменитому древнегреческому врачу Гиппократу. В его классификации присутствуют 4 типа темперамента: меланхолик, сан-

гвиник, флегматик и холерик. Каждый из этих типов был охарактеризован Гиппократом по особенностям поведения, склонности к различным заболеваниям, по характеру протекания тех или иных болезней, скорости выздоровления. Люди меланхолического темперамента, по описаниям Гиппократов, отличаются нерешительным, подчас трусливым поведением, пессимизмом, неуверенностью, склонностью к длительным затяжным болезням. Люди сангвинического темперамента характеризуются энергичностью, оптимистичностью взглядов, устойчивостью к жизненным невзгодам и болезням, высокой общительностью. Для людей флегматического темперамента свойственны спокойствие и невозмутимость, медлительность, постоянство в привычках и действиях, устойчивость к заболеваниям. И, наконец, люди холерического темперамента безудержны в проявлении своих эмоций и переживаний, что делает их поведение подчас неуправляемым и агрессивным.

Предложенная Гиппократом классификация человеческих темпераментов оказалась чрезвычайно точной и всеобъемлющей, в силу чего она и существует уже более 2000 лет. Однако, Гиппократ, описав основные темпераменты, не смог в силу объективных причин объяснить механизмы, лежащие в их основе.

Классификация типов нервной системы



Сангвиник	Флегматик	Холерик	Меланхолик
сильный	сильный	сильный	слабый
уравновешенный	уравновешенный	неуравновешенный	
подвижный	инертный		

Павлов подвел естественнонаучную основу под предложенную Гиппократом классификацию. Наблюдая за поведением животных в течение 60 лет своей научной деятельности, Павлов был поражен разнообразием в поведении животных, в их способности образовывать многочисленные условные рефлексы, вырабатывать и изменять динамические стереотипы и пр. Павлов пришел к выводу, что основу этих различий составляют индивидуальные особенности двух основных нервных процессов в коре больших по-

лушарий - возбуждения и торможения. В качестве основных свойств возбуждения и торможения он выделил: <1> *силу* нервных процессов; <2> *уравновешенность* нервных процессов; <3> *подвижность* нервных процессов. Различные комбинации этих свойств возбуждения и торможения позволили Павлову выделить 4 основных типа высшей нервной деятельности и соотнести их с типами темпераментов Гиппократ.

Всех животных можно разделить на 2 группы в зависимости от силы нервных процессов: *слабый* тип и *сильные* типы. Для представителей слабого типа характерна слабость, как процесса возбуждения, так и процесса торможения. Слабость процесса возбуждения проявляется в том, что животные не могут реагировать усилением условных реакций на усиление условных раздражителей. Это связано с низкой работоспособностью корковых клеток, в которых развивается запредельное торможение как мера биологической защиты клеток от переутомления. У представителей сильного типа увеличение или удлинение времени действия условного сигнала сопровождается усилением условнорефлекторного ответа. Представители *слабого* типа соответствуют *меланхолическому* темпераменту по классификации Гиппократ.

Животных с сильным типом делят на 3 группы в зависимости от уравновешенности и подвижности нервных процессов. Так, есть животные с *сильными, неуравновешенными* процессами, у которых возбуждение преобладает над торможением. Это, как правило, легко возбудимые, агрессивные животные. По классификации Гиппократ они относятся к *холерическому* типу. *Сильный уравновешенный* тип подразделяется на две подгруппы в зависимости от *подвижности* нервных процессов. Это свойство подразумевает скорость смены возбуждения тор-



Четыре типа реагирования на одну и ту же ситуацию в зависимости от темперамента

можением и торможения возбуждением в коре больших полушарий. *Сильный, уравновешенный, малоподвижный* (инертный) тип характеризуется сильными процессами возбуждения и торможения, их уравновешенностью и инертностью, то есть у представителей этого типа возбуждение с трудом сменяется торможением, а торможение - возбуждением. Последнее свойство проявляется в том, что у таких животных очень трудно переделать динамический стереотип. Данный тип, по классификации Гиппократ, относится к *флегматическому темпераменту*. И, наконец, четвертый тип - *сильный, уравновешенный, подвижный*. У животных такого типа, в отличие от предыдущего, возбуждение и торможение легко сменяют друг друга, что проявляется в относительной легкости переделки старых и выработки новых динамических стереотипов.

По классификации Гиппократ этот тип относится к сангвиническому темпераменту.

Таким образом, предложенная Гиппократом характеристика основных типов, получила свое естественно-научное объяснение в трудах Павлова И.П., положившего в основу классификации основные свойства нервных процессов - силу, уравновешенность и подвижность.

Надо отметить, что представители основных типов темпераментов в чистом виде встречаются крайне редко как у животных, так и у человека. Гораздо чаще наблюдаются смешанные типы, позволяющие говорить о *вариациях* основных типов - меланхолика, холерика, сангвиника и флегматика. Поведенческие особенности четырех типов темпераментов в одной и той же критической ситуации хорошо иллюстрируют рисунки датского художника Херлуфа Бидструпа.

9.1 Генотип и фенотип

Основные свойства нервных процессов - возбуждения и торможения (сила, уравновешенность, подвижность), составляющие основу четырех базисных типов и их вариаций, передаются по наследству и составляют, следовательно, *генотип* животных и человека. В ходе индивидуального развития (онтогенеза) на основе генотипа формируется *характер*, или *фенотип*. Фенотип, таким образом, является итогом воздействия на генотип

биологических и социальных факторов внешней среды. Особую роль в формировании характера человека играют социальные факторы, определяющие совокупность социально значимых черт личности, таких как чувство ответственности, чувство долга, честность, порядочность, целеустремленность, трудолюбие, отзывчивость и целый ряд других качеств. Социальная среда, представленная семьей, школой, группами по интересам, на основе одного и того же генотипа может сформировать совершенно различные по социальной значимости характеры. Примером могут служить результаты исследований типов высшей нервной деятельности у учащихся выпускных классов, проведенных сотрудниками И.П.Павлова.

Анализируя успеваемость выпускников и исследуя типы их нервной деятельности, ученые пришли к неожиданному на первый взгляд выводу: как среди отличников, так и среди неуспевающих были ученики всех типов высшей нервной деятельности. Таким образом, отношение к учебе определяется не врожденными свойствами высшей нервной деятельности (генотипом), а теми социально значимыми качествами личности, которые составляют основу характера и формируются воспитанием. Другим примером являются наблюдения за ткачихами-многостаночницами, работа которых на нескольких станках предполагает наличие сильного типа нервной системы. Однако, оказалось, что среди этих женщин представлены все типы, в том числе и слабый. Анализируя работу женщин, исследователи обнаружили, что тип нервной системы определял выбор тактики и организации рабочего дня. Женщины со слабым типом нервной системы, в отличие от женщин с сильным типом, заранее принимали все возможные меры, обеспечивающие в течение рабочего дня бесперебойную работу станков, что давало возможность работать в оптимальном для слабого типа, не приводящем к переутомлению, темпе.

9.2 „Качественная“ оценка типов высшей нервной деятельности

Павлов утверждал, что различные типы ВИД характеризуются неодинаковой устойчивостью к заболеваниям, в силу чего сангвиник и флегматик были отнесены им к „золотой середине“ человечества, в то время как меланхолик и холерик были названы „крайними“ типами, склонными, в частности, к нервно-психическим расстройствам. В современных условиях,

когда резко возросли стрессорные нагрузки, провоцирующие развитие заболеваний сердечно-сосудистой системы, онкологических, язвенных болезней, диабета, несомненным лидером по склонности к сердечно-сосудистой патологии являются люди с холерическим темпераментом. Таким образом, генотип определяет индивидуальную устойчивость к заболеваниям различного рода, что подтверждает гениальные догадки Гиппократы, высказанные им более 2000 лет назад.

Следовательно, качественная оценка типа ВНД предполагает медицинский аспект, но не социальный, поскольку социальная значимость личности определяется не генотипом, а фенотипом, то есть характером.

9.3 Специфические особенности высшей нервной деятельности человека

Наряду с общими для человека и животных типами высшей нервной деятельности, описанными выше, у человека выделяют дополнительные типы, связанные со спецификой его высшей нервной деятельности. Павлов создал учение о I и II сигнальных системах действительности. К *I сигнальной системе* относятся общие для животных и человека системы безусловных и условных рефлексов на непосредственные сигналы внешнего мира. У животных эта сигнальная система является единственной, обеспечивая в надлежащей мере процессы выживания и адаптации к изменяющимся условиям внешней среды.

У человека в силу его социальной природы, группового образа жизни и совместной трудовой деятельности сформировалась *II сигнальная система* действительности, „чрезмерная прибавка“, по выражению И.П.Павлова. К II сигнальной системе относятся *слова* - видимые, слышимые, произносимые, то есть речь как способ коммуникации людей. Появление, развитие, совершенствование второй сигнальной системы дало человеку неоспоримые преимущества даже перед его высокоорганизованными предшественниками - обезьянами. Благодаря слову, мир человека как бы удвоился, поскольку каждый реальный предмет, события получили свой *вербальный* (словесный) эквивалент. В силу этого человек имеет возможность оперировать не только реальными предметами, как животные, но также вербальными символами,

отвлекаясь от конкретной действительности. Иными словами, в отличие от животных, обладающих *конкретно-чувственным мышлением* на базе *I сигнальной системы*, человек способен к *абстрактно-логическому мышлению* на базе *II сигнальной системы*. Этот качественный скачок дал человеку огромные преимущества перед животными. Действительно, вся история цивилизации стала возможной лишь благодаря развитию второй сигнальной системы действительности, обеспечивающей развитие науки, искусства, образования.

В мире животных также есть виды, для которых характерен групповой образ жизни, предусматривающий определенные формы обмена информации между особями (муравьи, пчелы, птицы и млекопитающие, ведущий стайный, стадный образ жизни). Вся система коммуникаций у животных осуществляется на основе первой сигнальной системы, включая реакции на запахи (феромоны), жесты, позы, звуки и т.д. Эти реакции могут быть как врожденными, так и условными, но все они обеспечивают конкретное поведение на конкретные стимулы. Как известно, среди птиц есть виды, способные к звукоподражанию в такой степени, что может сложиться впечатление об осмысленном произношении слов, например, попугаями, скворцами. В действительности, речь в данном случае идет о выработке условных имитационных голосовых реакций, воспроизводимых в определенной конкретной ситуации, которая и является условным стимулом. Хорошим доказательством того факта, что животные не понимают смысла слов, на которые у них выработаны условные рефлексy, является следующее наблюдение. У собаки слово „врач“ подкреплялось едой, в результате чего выработался пищевой условный рефлекс в форме слюноотделения на слово „врач“. Если, однако, собака услышит слово „доктор“, то никакой условной реакции у нее наблюдаться не будет, так как для животного важен просто набор определенных звуков, но не смысл слов, который для них не доступен.

В отличие от животных, человек, у которого выработан определенный, например, двигательный условный рефлекс на слово „врач“, будет положительно реагировать и на слово „доктор“, то есть для человека важен смысл слов, в силу чего синонимы основного условного словесного сигнала будут вызывать те же условные рефлексy. У человека, в отличие от животного, можно наблюдать следующую закономерность. Если выработать условный рефлекс на слово „врач“ в виде нажатия, например, на определенную клавишу компьютера, то такую реакцию у человека будет вызывать предъяв-

ление на табло написанного слова „врач“ или „доктор“. Таким образом, способность животных реагировать на слова основана, на принципах образования условных рефлексов на определенный набор звуков, в то время как у человека основным свойством слов является их смысловое значение. Следовательно, животные не обладают зачатками второй сигнальной системы даже в примитивной форме. Оперирование словами, символами реальных вещей и событий, присуще только человеку, обеспечивая возможность его ориентации в прошлом, настоящем и способность прогнозировать будущее.

Первая и вторая сигнальные системы человека находятся в непрерывном *взаимодействии*, обеспечивая его адаптацию к внешнему миру. Наличие такого взаимодействия иллюстрируется следующим опытом. У человека вырабатывается условный двигательный рефлекс на гудок в виде нажатия на определенную кнопку. После выработки данного условного рефлекса произнесенное экспериментатором слово „гудок“ вызовет у испытуемого ту же условную реакцию. Звучание гудка, подкрепленное движением испытуемого, сопровождается выработкой двигательного условного рефлекса по принципу первосигнальности. Возможность произносимого экспериментатором слова „гудок“ вызывать сразу же подобную реакцию у испытуемого, свидетельствует об *иррадиации возбуждения из первой сигнальной системы во вторую сигнальную систему*.

Взаимодействие систем может выражаться и в форме подавления реакций. Так, если выработан описанный выше условный рефлекс на гудок, то при одновременном звучании гудка и слов „гудок не гудит“ условное движение тормозится. В этом случае вторая сигнальная система тормозит первую сигнальную систему.

Совместная трудовая деятельность людей явилась первотолчком для развития речи и необходимым условием ее постоянного развития и совершенствования. Есть ли элементы трудовой деятельности у животных? Безусловно, животные очень деятельны, что проявляется в форме инстинктивных действий по добыванию пищи, постройки гнезд и убежищ, ухода за потомством и др. Однако, животные не используют, в отличие от человека, орудий труда, не хранят, не совершенствуют их. Подчас животные демонстрируют „догадливость“, используя для определенных целей подсобные средства. Например, орел, взяв в клюв камень, взлетает и бросает его на панцирь черепахи, разбивая его, таким образом. Маленькие птич-

ки Дарвинские вьюрки, чтобы достать насекомых из-под коры деревьев, улетают в поисках кактуса, отламывают от него колючку и возвращаются к нужному дереву, где с помощью колючки извлекают насекомых из трещин коры. Используемые животными подсобные средства не являются орудиями труда в том смысле, в каком они являются для человека. Человек создает, совершенствует орудия труда, хранит их, передает следующим поколениям, в силу чего и возможен был прогресс в орудиях труда, отправной точкой в котором были камень и палка, а конечным продуктом на данном этапе развития общества являются компьютеры, интернет, космические корабли, атомные реакторы и пр.

9.4 Типы высшей нервной деятельности человека, основанные на взаимодействии I и II сигнальных систем действительности

Первая сигнальная система, обеспечивающая восприятие непосредственных стимулов внешнего мира, связана с *правым полушарием*, отвечающим за *конкретно-чувственное мышление*. *Вторая* сигнальная система связана в основном с *левым полушарием*, обеспечивающим в силу этих причин *абстрактно-логическое мышление*. Таким образом, взаимодействие между двумя сигнальными системами у человека определяется взаимодействием правого и левого полушарий. Если правое и левое полушария уравновешены в своих функциях, то у человека в его поведении и психике проявляется уравновешенность первой и второй сигнальных систем, то есть человек в равной степени способен к конкретно-чувственному и абстрактно-логическому мышлению. Подавляющее большинство людей относятся к такому типу, называемому *средним типом*.

У некоторых людей более активным является правое полушарие, в силу чего у них доминирует первая сигнальная система, обеспечивающая конкретно-чувственное, яркое, образное восприятие внешнего мира. Как правило, эти люди художественно одарены и способны к творческой деятельности в различных областях искусства и литературы. Это *художественный* тип, к которому относятся поэты, художники, актеры, музыканты.

Противоположный тип людей, у которых доминирует левое полушарие, получил название *мыслительного*. Люди этого типа с хорошо развитой второй сигнальной системой, способны к абстрактному мышлению, и, сле-

довательно, к занятиям научной деятельностью. И, наконец, крайне редко встречаются люди *художественно-мыслительного* типа, у которых по сравнению со средним типом гипертрофированны (функционально) и правое, и левое полушария, что обеспечивает мощное развитие и конкретно-чувственного, и абстрактно-логического мышления. Эти люди сочетают в себе способности к художественному и научному творчеству. К столь редким в истории человечества гениям относятся Леонардо да Винчи, Микеланджело Буонаротти, И.В.Гёте, М.В.Ломоносов. Как известно, творчество этих людей охватывало не только сферы искусства, но и сферы науки и познания.

ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ*

ТЕМА №1 „БЕЗУСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ. ИНСТИНКТЫ“

1. Какая из перечисленных характеристик не соответствует инстинктивной форме поведения?
 - а) закреплены наследственно;
 - б) не требуют предварительной выучки;
 - в) приспособлено к условиям жизни индивидуума;
 - г) соответствуют телесной организации животного;
 - д) выполняются одинаково у всех представителей вида.
2. Какая из перечисленных характеристик не соответствует условнорефлекторной форме поведения?
 - а) приобретается в процессе индивидуальной жизни;
 - б) требует предварительной выучки;
 - в) хотя и допускает строение органов, но не обусловлено им;
 - г) выполняется различно у особей вида, на основании предварительного опыта;
 - д) приспособлено к естественным условиям жизни целого вида.
3. Что такое инстинкт?
 - а) это сложная форма поведения, свойственная индивиду и возникающая при действии внешних или внутренних раздражителей на фоне высокой возбудимости нервных центров, контролирующих данное поведение;
 - б) это сложная форма поведения, свойственная данному виду, возникающая в ответ на внешние или внутренние раздражители и протекающая на фоне высокой возбудимости нервных центров, ответственных за выполнение этих функций;
 - в) это врожденная реакция на внешние или внутренние раздражители, протекающая на фоне высокой возбудимости нервных центров и направленная на самосохранение конкретной особи данного вида.
4. Способны ли инстинкты угасать в процессе индивидуального развития, заменяясь другими инстинктами?
 - а) да;
 - б) нет.

* Вопросы тестовых заданий подразумевают более широкое освоение материала.

5. Какова биологическая роль безусловных рефлексов?

- а) позволяют без всякого научения быстро реагировать на внешние или внутренние раздражители;
- б) на их основе образуются условные рефлексы;
- в) направлены на самосохранение вида.

6. Что называют appetentным поведением?

- а) неспецифические типичные для конкретной особи формы поведения, отличающие ее от особей своего вида;
- б) неспецифические типичные для данного вида формы поведения;
- в) ориентировочная реакция на внешние или внутренние стимулы.

7. По Крегу все поведение животных складывается из appetentного поведения, обладающего пластичностью и консервативным завершающим актом (является собственно инстинктом). В этом смысле понятия «инстинктивное поведение» и «инстинктивное движение» являются синонимами или несут разное смысловое значение?

- а) синонимы;
- б) различны.

8. Такие факторы, как изменение длины дня, влияние повышенного уровня половых гормонов и др. у самца колюшки стимулируют высший центр инстинкта размножения, что проявляется в поисках условий для постройки гнезда. При этом, сама постройка гнезда может осуществляться только в подходящих условиях среды, т.е. эта часть поведения может протекать различно в зависимости от обстоятельств. Постройка гнезда заканчивается спариванием. Что в данном примере называют appetentным поведением?

- а) постройку гнезда;
- б) спаривание;
- в) поиск условий для постройки гнезда.

9. В чем состоит принцип иерархической теории Тинбергена?

- а) инстинкты представляют собой цепь врожденных реакций, в которых окончание предыдущей реакции является началом для включения другой, что обеспечивает строгую последовательность двигательной активности животного;
- б) инстинктивное поведение обеспечивается активацией определенного центра в головном мозге, ответственного за данное поведение, который является доминантным, что обеспечивает проявление определенной двигательной активности животного;

в) инстинктивное поведение представляют собой активацию нервных центров в головном мозге, ответственных за данное поведение, активирующихся одновременно и обеспечивающих проявление определенной двигательной активности животного.

10. Что такое ключевые раздражители?

а) признаки внешней или внутренней среды, на которые животные реагируют независимо от индивидуального опыта врожденным поведением;

б) признаки внешней или внутренней среды, на которые животные реагируют в соответствии со своим личным опытом целенаправленным поведением;

в) пусковые стимулы, которые запускают комплекс действий в соответствии с индивидуальным опытом животного.

11. Известно, что когда овца подходит к ягненку у него сразу проявляется инстинктивная реакция в виде закидывания головы, сосательных движений и выделение слюны. Что в данном случае является ключевым фактором?

а) вид овцы;

б) затемнение над головой;

в) запах овцы.

12. Что представляет собой корковое представительство безусловных рефлексов?

а) выполнение безусловных рефлексов связано с активацией определенных подкорковых структур, которые в свою очередь находятся под контролирующим влиянием определенных участков коры больших полушарий;

б) выполнение безусловных рефлексов связано с активацией всей коры больших полушарий, что является следствием проявления врожденной деятельности;

в) выполнение безусловных рефлексов связано с активацией подкорковых структур, которые активируют всю кору больших полушарий.

13. Жук-могильщик зарывает трупы животных в землю, чтобы рядом с падалью отложить яйца и обеспечить питание личинок. Трупы жук закапывает, вырывая из-под них землю, и постепенно засыпая падаль. Если привязать труп за сетку нитками над землей, то жук отгрызает нитки, добиваясь возможности подкопать под падаль землю и зарыть ее. Можно ли назвать такое поведение жука индивидуальным приспособлением?

а) да;

б) нет.

14. Известно, самка пауков после спаривания поедает своего партнера. В природе существует вид пауков, где самцы до спаривания «дарят» самке аппетитную муху и пока она довольствуется трапезой самец осуществляет спаривание, после чего убегает. Можно ли назвать такую реакцию пауков условнорефлекторной?

- а) да;
- б) нет.

15. Как Вы считаете, боязнь высоты у некоторых животных (котят, обезьяны) и у человека является врожденной или приобретенной?

- а) врожденной у котят, приобретенной у человека;
- б) врожденной у человека, приобретенной у котят.

16. Как Вы считаете, появление речи у ребенка является безусловной или условной реакцией?

- а) безусловной;
- б) условной.

17. Как Вы считаете, способность птиц к пению является проявлением инстинкта или условнорефлекторной деятельности?

- а) инстинкт;
- б) условный рефлекс.

18. Как Вы считаете, любовь к поеданию свежего мяса у хищных животных является наследственной или приобретенной?

- а) наследственной;
- б) приобретенной.

19. Известно существование в природе двух близкородственных видов, которые морфологически почти не отличаются друг от друга (чайка серебристая и чайка сизая). Однако, зоологи нашли способ различать такие виды. Предложите способ различения близкородственных видов.

ТЕМА №2 „КЛАССИФИКАЦИЯ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ“

1. Известно, что в заселенных человеком местах дикие животные избегают встреч с ним. В лесу крик сороки, который она издает при виде охотника, является сигналом тревоги для многих животных. Какой вид условных рефлексов проявляется в данном случае?

-
- а) подражательный;
 - б) экстраполяционный;
 - в) инструментальный.
2. Какие из перечисленных характеристик не соответствуют инструментальным, отличающие их от классических условных рефлексов?
- а) образуются быстрее, чем классические;
 - б) животное активно;
 - в) преобладают обратные связи;
 - г) преобладают прямые связи.
3. К какому виду условных рефлексов относят речевую функцию человека, формирование спортивных профессиональных навыков?
- а) на одновременные и последовательные комплексы предметов;
 - б) подражательные;
 - в) цепные;
 - г) экстраполяционные.
4. Зависит ли способность к экстраполяции от уровня филогенетического развития животного?
- а) да;
 - б) нет.
5. У каких животных способность к выработке экстраполяционных рефлексов выражена в наибольшей степени у диких или домашних животных?
- а) дикие;
 - б) домашние.
6. Как Вы могли бы объяснить врожденную боязнь у некоторых животных (кошки, обезьяны) к падению?
- а) врожденные оборонительные реакции;
 - б) способность к экстраполяции;
 - в) индивидуальным опытом.
7. Известен факт, что если хоть раз попробовать лимон, то только при одном виде этого фрукта возникает целая цепь реакций в виде слюноотделения, сведения жевательных мышц, увеличения пульса и артериального давления. Какой вид условных рефлексов проявляется в данном случае?
- а) экстраполяционные;
 - б) интероцептивные;
 - в) проприоцептивные;
 - г) экстероцептивные.

8. Какие связи – прямые или обратные преобладают при образовании проприоцептивных условных рефлексов?

- а) прямые;
- б) обратные.

9. Как называют условные рефлексы, проявляющиеся в виде сложных двигательных реакций при действии условных символов и направленные на избежание негативного воздействия или получения положительного подкрепления в форме еды?

- а) экстраполяционные;
- б) вегетативные;
- в) инструментальные;
- г) оборонительные.

10. У белок существует врожденная реакция разгрызания орехов. Однако, методика раскалывания ореха на две равные половинки отрабатывается каждой белкой в течение всей жизни методом проб и ошибок. С помощью каких условных рефлексов у белок отрабатывается данная способность?

- а) экстраполяционные;
- б) инструментальные;
- в) вегетативные;
- г) имитационные.

11. Условный рефлекс, сформированный на базе другого условного рефлекса, называется

- а) условным рефлексом на искусственные раздражители;
- б) условным рефлексом на цепь раздражителей;
- в) условным рефлексом высшего порядка;
- г) интероцептивным условным рефлексом.

12. Интероцептивные условные рефлексы

- а) легко вырабатываются и быстро угасают;
- б) вырабатываются с трудом и долго не угасают;
- в) легко вырабатываются и долго не угасают;
- г) вырабатываются с трудом и быстро угасают.

13. Инструментальные рефлексы

- а) вырабатываются труднее классических, но являются более стойкими, характеризуются наличием выраженной обратной связи;
- б) вырабатываются быстрее классических, являются более стойкими,

характеризуются наличием выраженной обратной связи;

в) вырабатываются быстрее классических, но являются менее стойкими, сильнее выражена прямая связь;

г) вырабатываются труднее классических, являются менее стойкими, характеризуются наличием выраженной обратной связи.

14. К какому виду условных рефлексов по афферентному и эфферентному признаку относится оборонительный условный рефлекс у собаки на раздражение кожи касалкой?

а) интероцептивный, двигательный;

б) экстероцептивный, двигательный;

в) проприоцептивный, слюноотделительный;

г) интероцептивный, слюноотделительный.

15. У собаки выработан условный рефлекс оборонительный рефлекс на ноты ДО, РЕ, МИ третьей октавы, предъявляемые в виде аккорда. К какому виду относится данный рефлекс?

а) двигательный условный рефлекс на последовательный комплекс разномодальных раздражителей;

б) двигательный условный рефлекс на одновременный комплекс одномодальных раздражителей;

в) пищевой условный рефлекс на цепь раздражителей;

г) двигательный условный рефлекс на последовательный комплекс одномодальных раздражителей.

16. В чем состоит биологический смысл условных рефлексов?

а) адаптируют организм к изменяющимся условиям среды;

б) способствуют формированию сложных навыков;

в) позволяют особи выживать в пределах своего вида.

17. К каким условным рефлексам относятся сложные двигательные навыки, которыми обладают люди таких профессий, как хирурги, музыканты и др.

а) экстраполяционные;

б) имитационные;

в) инструментальные;

г) вегетативные.

18. Человек, который посещал прежде зубного врача, как правило, при следующем приеме испытывает перед кабинетом дантиста чувство страха. У него повышается пульс, артериальное давление, потеют руки. Чем Вы могли бы объяснить появление таких физиологических изменений у человека?

19. Многим людям приходится жить по определенному распорядку дня: в определенное время вставать, есть, идти на работу, ложиться спать и т.д. В этом случае, зачастую, даже находясь в отпуске такие люди встают по привычке как обычно в определенное время, после чего вновь ложатся спать. Чем можно объяснить это явление?

20. Хорошо известны факты, что у супругов в старости нередко наблюдаются отчетливо выраженные сходства с словесных выражениях, в почерке, мимике и жестикуляции. Иногда наблюдается, что ученики выдающихся людей, не только творчески следуют их мыслям, но и перенимают их мимику, жесты, словесные выражения, интонацию. Как Вы объясните данные факты?

ТЕМА №3 „ФОРМИРОВАНИЕ ВРЕМЕННЫХ СВЯЗЕЙ“

1. Что лежит в основе образования условных рефлексов?

а) формирование между центром индифферентного раздражителя и центром безусловного подкрепления системы работающих нейронов, по которым возбуждение от центра условного сигнала идут к центру безусловного подкрепления;

б) формирование между центром индифферентного раздражителя и центром безусловного подкрепления системы работающих нейронов, по которым возбуждение от центра безусловного подкрепления идут к центру условного сигнала.

2. Корковый синтез двух или нескольких безусловных рефлексов называется

а) банунг-доминанта;

б) суммационный рефлекс;

в) условный рефлекс;

г) импринтинг.

3. Укажите оптимальные условия для образования временной связи

а) условный раздражитель предшествует безусловному, условный раздражитель сильнее безусловного;

б) безусловный раздражитель предшествует условному, условный раздражитель сильнее безусловного;

- в) условный раздражитель предшествует безусловному, условный раздражитель слабее безусловного;
- г) безусловный раздражитель предшествует условному, условный раздражитель слабее безусловного.

4. Какое явление лежит в основе «проторения пути» при образовании условных рефлексов?

- а) встречная иррадиация торможения;
- б) встречная иррадиация возбуждения;
- в) формирование доминантного очага возбуждения.

5. У собаки выработали пищевой условный рефлекс. Вследствие чего возможно выделение слюны на индифферентный раздражитель — вид лампочки, не имеющей ничего общего с пищей?

- а) зрительный центр является доминантным и поэтому способен притягивать к себе возбуждение от менее раздраженного пищевого центра;
- б) пищевой центр является доминантным и поэтому способен притягивать к себе возбуждение от менее раздраженного зрительного центра;
- в) зрительный и пищевой центры возбуждаются одновременно и с одинаковой силой, поэтому одновременно осуществляется реакция на лампочку и пищу.

6. Какие связи прямые или обратные преобладают в классических и инструментальных условных рефлексах?

- а) обратные в классических, прямые в инструментальных;
- б) прямые в классических, обратные в инструментальных;
- в) прямые и обратные в инструментальных, прямые в классических.

7. Как удаление коры сказывается на проявлении безусловных рефлексов?

- а) безусловные рефлексы не проявляются;
- б) увеличивается время, необходимое для проявления безусловной реакции;
- в) снижается качество безусловных рефлексов.

8. В каких структурах головного мозга замыкается временная связь?

- а) между подкорковыми центрами индифферентного раздражителя и безусловного подкрепления;
- б) между подкорковым центром безусловного раздражителя и корковым представительством условного сигнала;
- в) между корковым представительством двух безусловных рефлексов — на индифферентный раздражитель и безусловное подкрепление.

9. Какой стадии выработки условных рефлексов – образования или упрочения временной связи соответствуют понятия кратковременной и долговременной памяти?

- а) упрочение – кратковременная память, образование – долговременная память;
- б) образование – кратковременная память, упрочение – долговременная память.

10. Если крысу подвергают электрошоковому воздействию через 30 секунд после начала процедуры выработки условного рефлекса, то страдает:

- а) этап образования временной связи, долговременная память;
- б) этап упрочения временной связи, долговременная память;
- в) этап образования временной связи, кратковременная память;
- г) этап упрочения временной связи, кратковременная память.

11. Какие процессы лежат в физиологической основе образования временных связей?

- а) процесс химического изменения в молекулах РНК;
- б) процесс актуализации синапсов;
- в) процесс формирования долговременной памяти.

12. В чем состоит суть процесса актуализации синапсов?

- а) набухание пре- и постсинаптических мембран;
- б) переориентация нервных отростков;
- в) миелинизация безмякотных волокон.

13. Почему пожилым людям с ослабленной памятью назначают препараты, содержащие раствор чистого РНК?

- а) ускоряются метаболические процессы;
- б) облегчается процесс упрочения временных связей;
- в) ускоряется процесс образования временных связей.

14. Экспериментатор пытался выработать условный пищевой рефлекс у карпа на звук метронома, но после нескольких сочетаний условный рефлекс не образовался. Объясните почему?

- а) применялись слишком сильные звуки метронома;
- б) применялись слишком слабые звуки метронома;
- в) индифферентный раздражитель не является адекватным для данного животного.

15. Желая выработать у собаки условный пищевой рефлекс, экспериментатор для установления более близкого контакта с животным подкармливал его до начала эксперимента. К его удивлению пищевой условный рефлекс у собаки на яркую вспышку лампочки не вырабатывался даже после 40 сочетаний. Объясните в чем причина неудачи? Приведите как минимум 2 причины.

ТЕМА №4 „ФИЛОГЕНЕЗ ВРЕМЕННЫХ СВЯЗЕЙ“

1. Какими характеристиками обладают условные рефлексы?
 - а) прочность;
 - б) самопроизвольное восстановление;
 - в) сигнальность;
 - г) наличие условнорефлекторной дуги.
2. Что такое суммационная реакция?
 - а) сложная форма поведения животных, одинаково проявляющаяся в пределах вида;
 - б) сложная форма безусловнорефлекторной деятельности;
 - в) сложная форма индивидуального обучения.
3. Что лежит в основе суммационной реакции?
 - а) явление встречной иррадиации возбуждения;
 - б) явление доминанты;
 - в) явление встречного торможения возбуждения.
4. Что представляет собой сенсibiliзация и фасилитация?
 - а) повышение чувствительности нервной системы к раздражителям, облегчение запуска данной реакции;
 - б) процесс переориентации отростков нейронов, актуализация синапсов;
 - в) повышение чувствительности нервной системы к раздражителям, облегчение проведения импульсов из подкорковых центров в кору.
5. Какая из характеристик не соответствует суммационной реакции?
 - а) не может сохраняться длительное время;
 - б) вызывающие суммационную реакцию раздражители не обладают сигнальным значением;
 - в) после исчезновения самопроизвольно не восстанавливается;
 - г) исчезновение суммационной реакции есть процесс торможения.

6. К какому типу реакций можно отнести следующее поведение низших животных – освоение определенного маршрута передвижения, навыки скопления в определенных местах пространства, различение съедобных продуктов от несъедобных?
 - а) безусловные рефлексы;
 - б) суммационная реакция;
 - в) условные рефлексы.
7. У каких животных впервые в эволюции появляются условные рефлексы?
 - а) насекомые;
 - б) кишечно-полостные (гидра);
 - в) черви;
 - г) рыбы.
8. Зависит ли скорость образования простых условных рефлексов от уровня филогенетического развития животных?
 - а) да;
 - б) нет.
9. Какие условные рефлексы называют натуральными?
 - а) на натуральные пищевые раздражители;
 - б) на натуральные зрительные и слуховые раздражители;
 - в) на естественные с точки зрения биологии данного вида раздражители.
10. Зависит ли скорость образования натуральных условных рефлексов от вида животного?
 - а) да;
 - б) нет.
11. Что такое импринтинг?
 - а) комплекс поведенческих адаптаций, обеспечивающих первичную связь новорожденного с родителями, направленный на его самосохранение;
 - б) комплекс двигательных реакций новорожденного, обеспечивающих быстрые оборонительные реакции, направленные на его самосохранение;
 - в) комплекс поведенческих адаптаций новорожденного, обеспечивающих запоминание места, где он родился, что направлено на его самосохранение.
12. Какие характеристики имеет импринтинг?
 - а) приурочен к определенному периоду жизни;

- б) импринтинг необратим;
- в) обучение путем импринтинга не требует подкрепления.

13. Какова роль импринтинга для социальной психологии и педагогики?

- а) поскольку образование импринтинга приурочено к критическим периодам жизни ребенка, то в эти периоды целесообразно обучать его алфавиту, арифметике, иностранным языкам;
- б) поскольку обучение путем импринтинга не требует подкрепления, то можно у взрослого человека быстро выработать условные рефлексy на натуральные раздражители;
- в) приобретенный в раннем онтогенезе опыт по механизмы импринтинга, являясь чрезвычайно прочным, может оказывать решающее влияние на дальнейшее поведение человека.

14. Известно, что гнездостроительство идет более эффективно с привычным партнером. В эксперименте было показано, что обычная реакция щуки на вид карася в аквариуме не проявляется, если они разделены стеклянной перегородкой. Объясните с чем связаны эти явления?

- а) приобретенная форма поведения находится в тесной взаимосвязи с безусловными рефлексами;
- б) приобретенная форма поведения у этих животных подавляет проявление безусловных рефлексов;
- в) появляются новые условные рефлексy, которые способствуют формированию новых навыков в сложившихся условиях.

15. В пресноводных водоемах некоторые животные являются объектом питания для многих других обитателей водоема. Вследствие этого такие животные вынуждены прятаться в темных, плохо освещенных местах водоема. Однако, эти животных предпочитают питаться простейшими водорослями, которые скапливаются в освещенных местах водоема. Для того, чтобы полакомиться любимой пищей и не попасться на глаза хищнику эти животные осваивают специальный маршрут передвижения, чтобы быть незаметными. Причем у каждой особи этот путь может быть различным. Можно ли назвать такое поведение животных условнорефлекторным?

16. В эксперименте с инфузориями в одной части аквариума свет подкрепляли едой, а в другой – электрическим током. Через несколько таких сочетаний инфузории избирательно двигались в ту часть аквариума, где на свет давали еду. Можно ли считать данное приспособление инфузорий условным рефлексом?

17. Известно, что дельфины, обитающие в морских просторах, обладая более высокоорганизованной ЦНС, по сравнению с карпом, заселяющим пресноводные водоемы, способны к более сложной индивидуальной деятельности, к формированию более сложных навыков. Можно ли утверждать, что дельфины лучше приспособлены к среде обитания, чем карпы?

18. Выработка условных рефлексов зависит от степени созревания нервной системы. Так, у зрелорождающихся детенышей с хорошо развитой на момент рождения системой органов чувств условные рефлексы вырабатываются быстрее, чем у незрелорождающихся. Однако, было замечено, что образование пищевых условных рефлексов на вид или запах матери идет одинаково быстро и у котят и у гусят. Не противоречат ли эти наблюдения данному выше утверждению?

19. Лососевые рыбы, в молодом возрасте, покидая родные места, отправляются вниз по рекам в моря и по истечении нескольких лет возвращаются в эти нерестилища, чтобы дать жизнь потомству. Механизмы миграции лососевых, преодолевающих тысячи километров, очень сложны и не до конца изучены. Однако, известно, что в этом процессе ведущую роль играют органы химического чувства. Предположите возможные механизмы миграции лососевых.

20. Известны случаи, когда птенец, будучи воспитан среди птиц другого вида, при достижении половой зрелости будет предпочитать самку именно того вида, где он вырос. При этом, такой самец не сможет, естественно, оставить потомства. Объясните причину такого нецелесообразного поведения самца.

ТЕМА №5 „ВИДЫ ТОРМОЖЕНИЯ“

1. Что лежит в основе процесса внешнего безусловного торможения?

- а) явление наведения отрицательной индукции от центра ориентировочного рефлекса к центру условного рефлекса;
- б) явление наведения отрицательной индукции от любого безусловного центра к условному;
- в) явление отрицательной индукции от условного центра к безусловному.

-
2. Наведение возбуждения вокруг очага торможения называется
- а) одновременной отрицательной индукцией;
 - б) одновременной положительной индукцией;
 - в) последовательной отрицательной индукцией;
 - г) иррадиацией возбуждения.
3. В основе какого вида торможения, по мнению И.П. Павлова, лежит явление одновременной отрицательной индукции?
- а) в основе угасательного торможения;
 - б) в основе дифференцировочного торможения;
 - в) в основе внешнего торможения;
 - г) в основе запредельного торможения.
4. Торможение, возникающее при действии стимулов, возбуждающих соответствующие корковые структуры выше присущего им предела работоспособности, - это:
- а) угасательное торможение,
 - б) запредельное торможение;
 - в) индукционное торможение;
 - г) запаздывающее торможение.
5. К какому виду торможения относится сонное торможение?
- а) запаздывающее;
 - б) индукционное;
 - в) запредельное.
6. Как Вы считаете, что лежит в основе такого явления как «животный гипноз», проявляющейся в обездвиживании животного при резком его повороте на спину?
- а) запредельное торможение;
 - б) индукционное торможение;
 - в) запаздывающее торможение.
7. Каково биологическое значение условного тормоза?
- а) способствует проявлению биологически значимых реакций;
 - б) человек или животное могут выделять из окружающей среды благоприятные, неблагоприятные и бесполезные сигналы, различать их и соответствующим образом на них реагировать;
 - в) предохраняет организм от избыточной траты энергии.
8. Зависит ли способность нервной системы к сохранению следов раздражений при образовании условного тормоза от уровня ее филогенеза?

- а) да;
 - б) нет;
9. Какой вид торможения способствует специализации условных рефлексов, т.е. правильному и точному реагированию на раздражители?
- а) запаздывающее;
 - б) дифференцировочное;
 - в) запредельное.
10. Где развиваются процессы торможения?
- а) в центре безусловного рефлекса;
 - б) в центре условного рефлекса;
 - в) во временной связи между центрами условного и безусловного раздражителей;
 - г) во всех вышеназванных элементах (а+б+в).
11. Какова биологическая роль внешнего (индукционного) торможения?
- а) способствует осуществлению биологически наиболее значимой реакции;
 - б) способствует осуществлению оборонительных реакций, направленных на самосохранение организма;
 - в) предохраняет организм от повреждения.
12. Угасательное торможение является разновидностью
- а) внешнего торможения;
 - б) условного торможения;
 - в) превентивного торможения;
 - г) безусловного торможения.
13. При каких условиях развивается запредельное торможение?
- а) при действии внезапных раздражителей;
 - б) при отмене условного раздражителя;
 - в) при действии долго повторяющихся раздражителей.
14. Какова биологическая роль запаздывающего торможения?
- а) способствует осуществлению оборонительных реакций, направленных на самосохранение организма;
 - б) предохраняет нервные клетки от разрушения;
 - в) предохраняет организм от преждевременной траты энергии.
15. Какие из перечисленных условных рефлексов будут угасать труднее всего?

- а) пищевые;
- б) оборонительные;
- в) двигательные.

16. Человек, живя в своей квартире, привык складывать свои вещи в определенные места. С течением времени человек настолько привыкает к месту их расположения, что находит нужные ему вещи автоматически. Переехав в другую квартиру, человек, естественно, складывает свои вещи уже в другие места. При этом какое-то время пытается найти их, как и прежде, в аналогичных местах новой квартиры. Позже человек забывает прежние места расположения его вещей и уже не ошибается. Объясните, почему человек не сразу правильно ориентируется в новом расположении своих вещей и что лежит в основе «забывания» прежних мест их расположения?

17. Уголев проделывал эксперимент с кошкой. Он протягивал ей кусочек мяса и наблюдал процесс слюноотделения лишь тогда, когда кусочек мяса оказывался на расстоянии вытянутой руки, т.е. когда реально кошка могла его достать. Объясните, почему у кошки слюна не выделяется сразу при виде мяса?

18. Известно, что некоторые люди при столкновении с внезапными жизненными трудными обстоятельствами, испытывая сильное волнение, находятся в заторможенном состоянии. Объясните механизм появления такого состояния у человека.

19. Вследствие тяжелого ранения человек потерял много крови. При этом он испытывает сильные болевые ощущения. Через некоторое время он потерял сознание. Как с позиции физиологии высшей нервной деятельности объяснить потерю сознания при сильных болевых ощущениях?

20. Человек занят умственной работой. Он настолько поглощен своей деятельностью, что не слышит как звонят в дверь и что на кухне уже давно кипит чайник. Как Вы могли бы объяснить такую невнимательность к посторонним раздражителям у этого человека?

21. Вы входите в Вашу квартиру и по привычке протягиваете руку к выключателю, чтобы включить свет. В этот момент в коридоре кошка роняет трубку с телефона. Вы поворачиваетесь в сторону звукового раздражителя и свет, поэтому не включаете, поскольку все Ваше внимание поглощено посторонними звуками, доносящимися с коридора. Объясните, почему Вы не включили сразу свет, как собирались?

ТЕМА №6 „ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СИСТЕМА АНОХИНА“

1. Функциональные системы лежат в основе реализации:
 - а) безусловных двигательных рефлексов;
 - б) условных двигательных рефлексов;
 - в) безусловных и условных двигательных рефлексов;
 - г) безусловных и условных двигательных и вегетативных рефлексов.
2. Что представляет собой функциональная система Анохина?
 - а) временное объединение нескольких пространственно удаленных нервных центров в головном мозге с целью получения полезного приспособительного действия;
 - б) временное объединение всех нервных центров в головном мозге с целью получения полезного приспособительного действия;
 - в) временное объединение двигательных нервных центров в головном мозге с целью получения полезного приспособительного действия.
3. На основе обратной афферентации происходит:
 - а) запуск рефлекса, сопоставление результатов действия с акцептором результатов;
 - б) постановка цели, сопоставление результатов действия с акцептором результатов;
 - в) афферентный синтез, коррекция действия;
 - г) сопоставление результатов действия с акцептором результатов, коррекция действия.
4. В чем состоит физиологический смысл обратной афферентации?
 - а) обеспечивает взаимосвязь между центром условного рефлекса с безусловным;
 - б) обеспечивает возможность быстрого перехода с одного вида деятельности на другую;
 - в) обеспечивает возможность компенсации функций в случае их нарушения.
5. Отметьте, какие факторы, согласно функциональной системе Анохина играют роль в запуске реакции организма на какие-либо раздражители?
 - а) пусковой стимул, обстановка;
 - б) пусковой стимул, обстановка, мотивация, память;
 - в) пусковой стимул, мотивация.

6. Какие из перечисленных факторов, участвующих в запуске реакции организма на раздражители в функциональной системе Анохина являются внешними, а какие внутренними?

а) внешние — пусковой сигнал, мотивация,

внутренние — обстановка, память;

б) внешние — обстановка, мотивация,

внутренние — пусковой сигнал, память;

в) внешние — пусковой сигнал, обстановка,

внутренние — мотивация, память.

7. Что представляет собой стадия афферентного синтеза?

а) первая стадия любого поведенческого акта, в которой запуск реакции организма осуществляется за счет работы внешних и внутренних сигналов;

б) первая стадия любого поведенческого акта, в которой для запуска реакции огромную роль играют пусковой сигнал и обстановка;

в) стадия синтеза возбуждения всех нервных центров, к которым приходят импульсы по афферентным волокнам с целью формирования целенаправленного поведения.

8. Чем заканчивается стадия афферентного синтеза?

а) проявлением реакции;

б) формированием акцептора результатов действия;

в) стадией принятия решения.

9. Что представляет собой в функциональной системе Анохина акцептор результатов действия?

а) формирование модели предстоящего действия;

б) сличение результатов действия с программой действия;

в) формирование целенаправленного поведения.

10. Когда в развитии целенаправленного поведения возникают ведущие эмоции?

а) после завершения полезного приспособительного действия;

б) при выполнении целенаправленных действий;

в) при возникновении потребностей.

11. Когда в развитии целенаправленного поведения возникают ситуативные эмоции?

а) после завершения полезного приспособительного действия;

- б) при выполнении целенаправленных действий;
 - в) при возникновении потребностей.
12. Какова биологическая роль ведущих эмоций?
- а) участвуют в формировании функциональной системы, определяя постановку цели и формирование акцептора результатов действия;
 - б) позволяют корректировать поведение и достигать поставленной цели;
 - в) участвуют в формировании обратной афферентации.
13. В чем физиологический смысл формирования ситуативных эмоций?
- а) участвуют в формировании функциональной системы, определяя постановку цели и формирование акцептора результатов действия;
 - б) позволяют корректировать поведение и достигать поставленной цели;
 - в) участвуют в формировании мотиваций.
14. Как Вы считаете, когда идет речь об отрицательных эмоциях, сопровождающих чувство голода хищника и о положительных эмоциях предвкушения пойманной добычи, то в формировании данных переживаний животного играют роль ведущие или ситуативные эмоции?
- а) ведущие эмоции;
 - б) ситуативные эмоции.
15. Где формируется акцептор результатов действия в случае проявления врожденной безусловнорефлекторной деятельности?
- а) в коре больших полушарий;
 - б) в подкорковых центрах;
 - в) на уровне продолговатого и среднего отделов мозга.
16. Каковы преимущества функциональной системы Анохина перед рефлекторной теорией Павлова?
- а) установлены причинно-следственные связи между стимулом и действием;
 - б) делается акцент на активном характере целенаправленных действий;
 - в) установлена роль в формировании целенаправленного поведения акцептора результатов действия и обратной афферентации.
17. Известно, что одни и те же раздражители может проявиться совершенно разная реакция. Например, если хочется пить, то в зависимости от того жарко нам или холодно мы будем утолять жажду разными способами – либо согреем чай, либо достанем холодный сок из холодильника. На один и тот же раздражитель – вид самки самец колюшки в зависимости от уровня

половых гормонов принимает ее либо как объект нападения, либо как объект ухаживания. Как с позиции функциональной системы Анохина можно объяснить совершенно разные реакции на одни и те же пусковые стимулы?

18. Известно, что у каждого вида, занимающего свою экологическую нишу, существуют свои объекты питания. Так, только что вылупившиеся мальки некоторых видов рыб предпочитают питаться исключительно одноклеточными водорослями. Если попытаться изменить естественный ход событий и вместо привычного корма мальков предложить им те же самые водоросли, но выращенные на специальных химических средах, изменяющих их вкусовые качества, то оказывается, что мальки отказываются поедать такие водоросли. Объясните подобное поведение мальков.

19. Известно, что уровень артериального давления в организме является константной величиной, которая в спокойном состоянии равна 120/80 мм рт. ст. В организме существует целый ряд механизмов, направленных на коррекцию малейших сдвигов в артериальном давлении. Так, в стенке сосудов есть барорецепторы, которые раздражаются при растяжении гладкомышечной стенки сосудов при увеличении артериального давления. Импульсы от барорецепторов поступают в сосудодвигательный центр продолговатого мозга, где располагается X пара черепно-мозговых нервов, от которых берет свое начало *p.vagus*. Активация вагуса сопровождается замедлением ритма сердечных сокращений, что снижает нагрузку на кровяное русло и за счет чего нормализуется артериальное давление. Укажите, что в данном примере является акцептором результатов действия.

ТЕМА №7 „ЛОКАЛИЗАЦИЯ ФУНКЦИЙ В КОРЕ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ“

1. Что доказывают опыты Мунка по частичной декорткации коры?
 - а) кора больших полушарий разделена на поля;
 - б) существует строгая локализация функций в коре больших полушарий;
 - в) височные доли коры больших полушарий контролируют слух, а затылочные - зрение.
2. В чем выражается теория эквипотенциальности?
 - а) определенное поле коры регулирует конкретную функцию;

- б) различные участки коры в равной степени участвуют в регуляции всех функций в организме;
 - в) существуют первичные поля коры, которые получают информацию непосредственно от органов чувств и вторичные, которые получают информацию от первичных полей.
3. Что доказывают опыты Джаспера и Пенфилда?
- а) наличие первичных и вторичных полей в коре больших полушарий;
 - б) височная доля контролирует слуховую функцию;
 - в) затылочная доля контролирует зрительную функцию.
4. В чем заключается функция вторичных полей коры больших полушарий?
- а) первичный подкорковый анализ сенсорной информации;
 - б) первичный подкорковый анализ двигательной информации;
 - в) обработка информации, поступающей от первичных полей коры.
5. Какими по характеру воспринимаемой информации являются височные, затылочные доли коры больших полушарий?
- а) афферентными;
 - б) эфферентными и афферентными;
 - в) эфферентными.
6. Какой по характеру воспринимаемой информации является прецентральная зона коры больших полушарий?
- а) афферентной;
 - б) афферентной и эфферентной;
 - в) эфферентной.
7. В какой области коры локализована чувствительная функция кожи и как представлены в ней передние и задние конечности?
- а) постцентральная зона коры, в верхней части представлены верхние конечности, а в нижней - нижние;
 - б) прецентральная зона коры, в верхней части представлены задние конечности, а в нижней - нижние;
 - в) постцентральная зона коры, в верхней части представлены задние конечности, а в нижней - нижние.
8. В какой области коры локализована двигательная функция конечностей?
- а) лобная доля;
 - б) прецентральная извилина;

в) постцентральная извилина.

9. Какие части тела будут иметь наибольшее представительство в постцентральной зоне коры?

а) стопы ног, живот, шея;

б) кисти рук, язык, губы;

в) спина, ноги, плечи.

10. Какие поля коры являются ассоциативными?

а) височные и затылочные;

б) прецентральная и постцентральная зоны коры;

в) лобная и теменная.

11. В чем состоит особенности в функционировании ассоциативных долей коры?

а) не получают сенсорную информацию от органов чувств и внутренних органов, но получают информацию от двигательной зоны коры;

б) отсутствуют связи с периферией и контакты с другими зонами коры;

в) не получают сенсорную информацию от органов чувств и внутренних органов, но получают информацию от вторичных полей коры.

12. В чем сущность лобного синдрома (лоботомии)?

а) нарушаются целенаправленные действия, способность к абстрактному мышлению;

б) нарушается речь, способность к выработке условных рефлексов;

в) нарушается зрение, способность к логическому мышлению.

13. В чем проявляется явление функциональной асимметрии мозга?

а) это парная работа больших полушарий, где левое полушарие отвечает за образное мышления, а правое — за речь;

б) это парная работа больших полушарий, где левое полушарие отвечает за левую половину тела, а правое - за правую;

в) это парная работа больших полушарий, где левое полушарие отвечает за речедвигательную функцию, а правое за конкретно-чувственное мышление.

14. С помощью каких структур связаны между собой правое и левое полушария?

а) полосатым телом;

б) мозолистым телом;

в) в синапсами.

15. После травмы головы больной перестал ощущать руками горячие пред-

меты. Какая часть мозга повреждена у такого больного?

16. У психически больного наблюдается раздвоение личности. Объясните повреждение каких структур мозга может быть причиной такого психического расстройства?

17. После тяжелой травмы лицевой части черепа в результате автокатастрофы у больного нарушено целенаправленное поведение, абстрактное мышление, способность к логическому заключению. Он стал забывать о событиях нескольких дней давности. Его речь стала монотонной. Он стал часто повторять одни и те же фразы. Какая часть мозга повреждена у больного?

18. После травмы головы у больного стали проявляться следующие симптомы — его речь стала монотонной и однообразной, богата газетными штампами, он стал говорить быстро и неэмоционально, больной перестал видеть яркие сны. Какая часть мозга скорее всего повреждена у такого больного?

19. После травмы головы у больного стали проявляться следующие симптомы — появились галлюцинации с яркими зрительными и слуховыми образами, больной стал замкнут, молчалив, больному стало трудно делать логические умозаключения и заметно снизилась способность к абстрактному мышлению. Какая часть мозга скорее всего повреждена у такого больного?

ОТВЕТЫ НА ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

ТЕМА №1 „БЕЗУСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ. ИНСТИНКТЫ“

1 - в	6 - б	11 - б	16 - б
2 - д	7 - б	12 - а	17 - а
3 - б	8 - а, в	13 - б	18 - б
4 - а	9 - б	14 - б	19 - по поведению
5 - а, б, в	10 - а	15 - а	

ТЕМА №2 „КЛАССИФИКАЦИЯ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ“

1 - а	6 - б	11 - б	16 - а, б, в
2 - г	7 - г	12 - г	17 - в
3 - б	8 - а	13 - б	18 - вегетативные условные рефлексy
4 - б	9 - а	14 - б	19 - условный рефлекс на время
5 - а	10 - б	15 - б	20 - имитационный (подражательный) рефлекс

ТЕМА №3 „ФОРМИРОВАНИЕ ВРЕМЕННЫХ СВЯЗЕЙ“

1 - б	6 - б	11 - б	
2 - в	7 - в	12 - а, б, в	
3 - в	8 - в	13 - б	
4 - б	9 - б	14 - в	
5 - б	10 - г	15 - нет сильно выраженной мотивации на безусловное подкрепление, сила индифферентного раздражителя превышает силу безусловного подкрепления	

ТЕМА №4 „ФИЛОГЕНЕЗ ВРЕМЕННЫХ СВЯЗЕЙ“

1 - а,б,в,г	8 - б	15 - нет, нельзя. Это суммационный рефлекс
2 - в	9 - а	16 - нет. Это приспособительные реакции
3 - б	10 - б	17 - Нет
4 - а	11 - а	18 - Нет, т.к. натуральные условные рефлексы вырабатываются одинаково быстро у всех детенышей
5 - г	12 - а,б,в	19 - обонятельный импринтинг
6 - б	13 - а,в	20 - зрительный импринтинг
7 - в	14 - а	

ТЕМА №5 „ВИДЫ ТОРМОЖЕНИЯ“

1 - а	8 - а	15 - б
2 - а	9 - б	16 - динамический стереотип, развитие угасательного торможения
3 - в	10 - в	17 - развитие запаздывающего торможения
4 - б	11 - а	18 - развитие запредельного торможения
5 - в	12 - б	19 - развитие запредельного торможения
6 - а	13 - в	20 - индуцирование торможения вокруг доминантного очага возбуждения (одновременная отрицательная индукция)
7 - б	14 - в	21 - развитие внешнего торможения

ТЕМА №6 „ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СИСТЕМА АНОХИНА“

1	- г	8	- в	15	- в
2	- а	9	- а	16	- а, б, в
3	- г	10	- в	17	- половая мотивация
4	- в	11	- б	18	- врожденный АД
5	- б	12	- а	19	- АД = 120/80 мм рт.ст.
6	- в	13	- б		
7	- а, в	14	- а, б		

ТЕМА №7 „ЛОКАЛИЗАЦИЯ ФУНКЦИЙ В КОРЕ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ“

1	- а, б, в	8	- б	15	- нижняя часть постцентральной области
2	- б	9	- б	16	- повреждение мозолистого тела
3	- а, б, в	10	- в	17	- лобная часть
4	- в	11	- в	18	- правое полушарие
5	- а	12	- а	19	- левое полушарие: височные и затылочные области
6	- б	13	- в		
7	- в	14	- б		



















Литература:

1. Анохин П.К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968.
2. Анохин П.К. Очерки по физиологии функциональных систем. М., 1975.
3. Анохин П.К. Узловые вопросы теории функциональной системы. М., 1980.
4. Асратян Э.А. Рефлекторная теория высшей нервной деятельности: избранные труды. М., 1983.
5. Батуев А.С. Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем: учебник для ВУЗов. - 3-е изд. - СПб.: „Питер“, 2006.
6. Воронин Л.Г. Курс лекций по высшей нервной деятельности. М., 1984.
7. Данилова Н.Н., Крылова А.А. Физиология высшей нервной деятельности. Ростов-на-Дону: „Феникс“, 2002.
8. Дмитриев А.С. Физиология высшей нервной деятельности. М., 1974.
9. Коган А.Б. Основы физиологии высшей нервной деятельности. М.: Изд-во „Высшая школа“, 1988.
10. Лурия А.Р. Основы нейропсихологии. М., 1973.
11. Павлов И.П. Лекции о работе больших полушарий головного мозга. Полн. собр. соч. Том 4. М.: Изд-во АН СССР, 1951.
12. Психофизиология / Под ред. Ю.И.Александрова. - СПб.: „Питер“, 2004.
13. Сеченов И.М. Рефлексы головного мозга. М., 1961.
14. Фабри К.Э. Орудийные действия животных. М., 1980.
15. Физиология высшей нервной деятельности. Ч. II. Условные рефлексы и адаптивное поведение. В серии „Руководство по физиологии“. М., 1971.









Рекомендуемая литература:

1. Бизюк А.П. Основы нейропсихологии: Учеб. пособие. - СПб.: „Речь“, 2005.
2. Воронин Л.Г. Физиология высшей нервной деятельности. - М.: „Высшая школа“, 1979.
3. Основы сенсорной физиологии: Пер. с англ./Под ред. Р.Шмидта. - М.: „Мир“, 1984.
4. Слоним А.Д. Инстинкт. Загадки врождённого поведения организмов. — Л.: Издательство „Наука“, 1967.
5. Смирнов В.М., Будылина С.М. Физиология сенсорных систем и высшая нервная деятельность. - М.: Издательский центр „Академия“, 2003.
6. Физиология человека: в 3-х томах. Т.1. Пер. с англ./Под ред. Р.Шмидта и Г.Тевса. — М.: „Мир“, 1996
7. Шульговский В.В. Физиология высшей нервной деятельности с основами нейробиологии. - М.: Издательский центр „Академия“, 2003.

Именной указатель

	Стр.		Стр.
			
Анохин Пётр Кузьмич (Россия, СССР) 26.XII.1898 - 5.III.1974 гг.	67	Гёте Иоган Вольфганг фон (Германия) 28.VIII.1749 - 22.III.1832 гг.	98
			
Аристотель (Древняя Греция) 384 г. до н.э. - 322 г. до н.э.	7	Гиппократ (Древняя Греция) 460 г. до н.э. - 377 г. до н.э.	89
			
Асратян Эзрас Асратович (Россия, СССР) 31.V.1903 - 24.IV.1981 гг.	30	Дарвин Чарльз Роберт (Англия) 12.II.1809 - 19.IV.1882 гг.	15
			
Бец Владимир Алексеевич (Россия) 14.IV.1834 - 1894 гг.	82	Декарт Рене (Франция) 31.III.1596 - 11.II.1650 гг.	3
			
Бидstrup Херлуф (Дания) 10.IX.1912 - 26.XII.1988 гг.	92	Джаспер Герберт Генри (Канада) 27.VII.1906 - 11.III.1999 гг.	80
			
Бродман Корбиниан (Германия) 1868 - 1918 гг.	79	Кабанис Пьер Жан Жорж (Франция) 5.VI.1757 - 5.V.1808 гг.	7
			
Брока Поль Пьер (Франция) 28.VI.1824 - 9.VII.1880 гг.	78	Келлер Вольфганг (Россия, Германия) 21.I.1887 - 6.II.1967 гг.	27
			
Вернике Карл (Германия) 1848 - 1905 гг.	87	Клейст Карл (Германия) 31.I.1879 - 26.XII.1960 гг.	79
			
Воронин Леонид Григорьевич (СССР) 4.VIII.1908 - 8.II.1983 гг.	40	Корсаков Сергей Сергеевич (Россия) 3.II.1854 - 14.V.1900 гг.	33

	Стр.		Стр.		
	Крушинский Леонид Викто- рович (СССР) 16.VI.1911 - 25.V.1984 гг.	24		Мессинг Вольф Григорьевич (Россия, СССР) 10.IX.1899 - 8.XI.1974 гг.	10
	Купалов Петр Степанович (СССР) 13.X.1888 – 17.III.1964 гг.	57		Метальников Сергей Иванович (Россия, Франция) 23.IV.1870 - 27.IX.1946 гг.	37
	Ламетри Жюльен Офре (Франция) 25.XII.1709 - 11.XI.1751 гг.	7		Микеланджело Буонаротти (Италия) 6.III.1475 - 18.II.1564 гг.	98
	Леонардо да Винчи (Франция, Италия) 15.IV.1452 - 2.V.1519 гг.	98		Мунк Герман (Германия) 1839 - 1912 гг.	78
	Лешли Карл Спенсер (США) 7.IX.1890 – 7.VIII.1958 гг.	78		Орбели Леон Абгарович (СССР) 7.VII.1882 - 9.XII.1958 гг.	23
	Ломоносов Михайло Василь- евич (Россия) 19.XI.1711 - 15.IV.1765 гг.	98		Павлов Иван Петрович (Россия, СССР) 26.IX.1849 - 27.II.1936 гг.	11
	Лоренц Конрад Захариас (Австрия) 7.XI.1903 - 27.II.1989 гг.	43		Пенфилд Уайлдер Грейвс (США, Канада) 26.I.1891 - 5.IV.1976 гг.	80
	Лурия Александр Романович (Россия, СССР) 16.VII.1902 - 14.VIII.1977 гг.	83		Промптов Александр Никола- вич (Россия, СССР) 27.VI.1898 - 11.X.1948 гг.	46
	Мак-Коннел Джеймс Вернон (США) 26.X.1925 - 9.IV.1990 гг.	35		Сеченов Иван Михайлович (Россия) 13.VIII.1829 - 15.XI.1905 гг.	8

	Стр.		Стр.
 Слоним Абрам Донович (СССР) 2.IX.1903 - 29.VI.1986 гг.	15	 Фабр Жан Анри (Франция) 22.XII.1823 - 11.X.1915 гг.	16
 Темброк Гюнтер (Германия) 7.VII.1918 г.	15	 Хиден Хольгер (Швеция) 1917 - 2000 гг.	36
 Тинберген Николас (Нидерланды, Англия) 15.IV.1907 - 21.XII.1988 гг.	15	 Шеврёль Мишель Эжен (Франция) 31.VIII.1786 - 9.IV.1889 гг.	9
 Торндайк Эдуард Ли (США) 31.VIII.1874 - 9.VIII.1949 гг.	26	 Шеррингтон Чарльз Скотт (Англия) 27.XI.1857 - 4.III.1952 гг.	5

Оглавление

	Стр.
Введение	3
§1 История, предмет и методы исследования физиологии высшей нервной деятельности	5
§2 Безусловные и условные рефлексы	14
2.1 Классификация безусловных рефлексов	15
2.2 Классификация условных рефлексов	18
§3 Механизм образования условного рефлекса. Физиологические основы памяти	28
3.1 Локализация временных связей	30
§4 Филогенез временных связей	37
§5 Процессы торможения в коре больших полушарий головного мозга	47
5.1 Условное торможение	50
§6 Анализ и синтез в высшей нервной деятельности	57
§7 Структура поведенческого акта. Теория функциональных систем П.К.Анохина	67
§8 Локализация функций в коре больших полушарий у высших позвоночных	78
8.1 Ассоциативные (внеядерные, третичные) зоны коры больших полушарий	82
8.2 Функциональная асимметрия больших полушарий и их совместная деятельность	85
8.3 Современные представления о системной и динамической локализации функций	87
§9 Типы высшей нервной деятельности животных и человека	89
9.1 Генотип и фенотип	92
9.2 „Качественная“ оценка типов высшей нервной деятельности	93
9.3 Специфические особенности высшей нервной деятельности человека	94
9.4 Типы высшей нервной деятельности человека, основанные на взаимодействии I и II сигнальных систем действительности	97
Тестовые задания	99
Ответы на тестовые задания	123
Литература	126
Именной указатель	127

Учебное издание

Т.Г. Анищенко О.В. Семячкина-Глушковская
Л.Н. Шорина Н.Б.Игошева И.А. Семячкин-Глушковский

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Учебное пособие

Формат 60×84 1/16. Бумага офсетная. Подписано в печать 23.09.2008

Гарнитура School. Печать Riso.

Усл. печ. л. 8,00. Тираж 300 экз. Заказ 0794

Издательство ГосУНЦ „Колледж“
410600, г. Саратов, ул. Пугачёвская, д.117

Отпечатано с готового оригинал-макета
410005, г. Саратов, ул. Пугачёвская, 161, офис 320. (27-26-93