

Л.В. КРУШИНСКИЙ

ФОРМИРОВАНИЕ
ПОВЕДЕНИЯ
ЖИВОТНЫХ
В НОРМЕ
И ПАТОЛОГИИ

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1960

Л. В. КРУШИНСКИЙ

ФОРМИРОВАНИЕ
ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ
В
НОРМЕ И ПАТОЛОГИИ

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

1960

ПЕЧАТАЕТСЯ ПО ПОСТАНОВЛЕНИЮ
РЕДАКЦИОННО-ИЗДАТЕЛЬСКОГО СОВЕТА
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

Ответственный редактор Д. А. ФЛЁСС

Леонид Викторович Крушинский
ФОРМИРОВАНИЕ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ В НОРМЕ
И ПАТОЛОГИИ

Редактор *О. Т. Помаленькая*
Технический редактор *Г. И. Георгиева*

Сдано в набор 1. IX. 1959. Подписано к печати 11. III 1960
Л=90179 Формат 60×92¹/₁₆ Печ. л. 16,5 Уч.-изд. л. 16,91
Изд. № 1175. Заказ 3645. Тираж 4500 экз. Цена 12 р. 85 к.

Издательство Московского университета
Москва, Ленинские горы

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	5
<i>Глава I.</i> Взаимоотношение врожденных и индивидуальноприобретенных компонентов в формировании поведения животных	8
<i>Глава II.</i> Формирование поведения в зависимости от основных свойств нервной системы	60
<i>Глава III.</i> Формирование поведения животного в зависимости от некоторых эндокринных факторов	97
<i>Глава IV.</i> Значение функционального состояния нервной системы в проявлении патологических реакций организма	116
<i>Глава V.</i> Экспериментальное изучение зачатков рассудочной деятельности у животных (экстраполяционные рефлексy)	184
Заключение	237
Литература	247

*Матери моей,
Крушинской Анне Александровне,
посвящаю эту книгу*

ПРЕДИСЛОВИЕ

Основной задачей книги является анализ некоторых сторон сложной проблемы формирования поведения животных как в норме, так и в патологии. Несомненно, что поведение формируется в результате интеграции весьма многих компонентов. Учесть всех их, конечно, невозможно. Однако на современном этапе развития физиологии высшей нервной деятельности можно выделить важнейшие компоненты и изучить их взаимодействие при формировании поведения животных в норме и патологии.

В первой главе книги рассматривается взаимодействие врожденных и индивидуальноприобретенных рефлексов в формировании различных уровней поведения животных. В связи с этим рассматривается проблема инстинктивной деятельности.

Вторая глава книги посвящена изучению роли возбудимости и силы нервной системы в формировании некоторых актов поведения. Приведенный в этой главе материал иллюстрирует важную сторону учения И. П. Павлова о роли индивидуальных особенностей нервной системы в поведении животных.

Влиянию желез внутренней секреции (щитовидной и половой) на степень возбудимости и силы нервной системы и тем самым на проявление и выражение некоторых актов поведения животных посвящена третья глава.

В четвертой главе рассматривается роль перевозбужденного состояния нейронов мозга в возникновении различных патологий (судорожного припадка, двигательного невроза, шокового геморрагического состояния, нарушения кровообращения мозга, каталептоидного состояния), показаны некоторые физиологические механизмы, которые использует нервная система для борьбы с перевозбужденным состоянием. Приведенный в этой главе материал расширяет, как мы полагаем, представления отечественной физиологической школы (главным образом Н. Е. Введенского и И. П. Павлова) о значении различного функциональ-

ного состояния нервной системы в развитии патологических явлений.

Пятая глава посвящена одному из наиболее трудных вопросов поведения. В ней сделана попытка выделить и изучить группу рефлексов, названных нами экстраполяционными, в основе которых лежат очень быстро формирующиеся ассоциации, дающие возможность некоторым видам животных улавливать элементарные причинно-следственные отношения между явлениями внешнего мира. Экстраполяционные рефлексы, как мы полагаем, — один из тех видов рефлекторной деятельности мозга, которая может быть охарактеризована как элементарная рассудочная.

Выделение новой группы относительно элементарных рефлексов из сложного поведения животных может в то же время представлять интерес для математического описания функционирования нервной системы, в связи с успехами кибернетики, изучающей строение и функционирование управляющих систем разнообразной природы. Одной из наиболее совершенных управляющих систем, имеющих в природе, являются высшие отделы мозга. Поэтому отчетливое знание как элементарных, так и сложных проявлений его деятельности необходимо для изучения закономерностей управляющих систем.

В основу изложенного в книге материала положены результаты экспериментальных исследований автора и его сотрудников. Этот материал собран не только в лабораторных условиях привычными для физиологов методами исследования. Автор в течение многих лет принимал непосредственное участие в использовании поведения собак в практических целях. Это позволило изучить особенности поведения большого количества животных в более сложных условиях, чем те, в которых оказывается собака в эксперименте, и применить статистический метод обработки материала. Наблюдения автора за поведением различных животных в естественных условиях их обитания расширили представление о сложных формах поведения животных и привели к постановке новых экспериментов.

Выполнением настоящего исследования автор обязан в первую очередь Московскому университету, в котором он работал со студенческой скамьи. Коллективу лаборатории: Л. Н. Молодкиной, Д. А. Флессу, Л. П. Доброхотовой, А. П. Стешенко, Ю. И. Шар и Г. П. Парфенову, с которыми в течение последних 10 лет я провожу свои исследования, — приношу самую глубокую благодарность.

Заведующему кафедрой физиологии высшей нервной деятельности Л. Г. Воронину приношу свою большую благодарность за внимательное отношение и те условия, которые созданы для проведения научной работы в руководимой мною лаборатории.

Благодарю коллектив Физиологического института им. И. П. Павлова в Колтушах, давшего мне возможность собрать ценный материал для своей работы.

С чувством благодарности обращаюсь к памяти М. М. Завадовского, Л. А. Орбели, М. Я. Серейского, В. Я. Покровского и В. Г. Голубева.

Г. П. Медведеву и В. В. Рылову, в подведомственных учреждениях которых автор проводил часть своих исследований, выражаю свою глубокую благодарность.

За ценные советы при решении и обсуждении ряда научных вопросов приношу свою сердечную благодарность А. А. Ляпунову, Г. И. Полякову и Я. Я. Рогинскому.

Т. А. Бедняковой выражаю свою сердечную благодарность за ценную помощь в работе в военные годы и за статистическую обработку материала.

Выражаю большую благодарность А. А. Семиохиной и М. М. Каримовой за помощь, которую они оказали при оформлении настоящей книги.

Искренне благодарю редактора книги О. Т. Помаленькую.

ГЛАВА I

ВЗАИМООТНОШЕНИЕ ВРОЖДЕННЫХ И ИНДИВИДУАЛЬНОПРИОБРЕТЕННЫХ КОМПОНЕНТОВ В ФОРМИРОВАНИИ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

Рефлекторный принцип деятельности нервной системы, открытый Декартом, возрожденный Прохазкой и блестяще примененный И. М. Сеченовым и И. П. Павловым при объяснении сложных форм поведения животных и человека, имеет универсальное значение.

Поведение животных и человека, включая сложнейшие его формы, детерминировано теми воздействиями, которым подвергается организм в течение жизни.

Основной акцент в исследованиях И. П. Павлова, разработавшего новую главу физиологии, сделан, однако, не на изучении закономерностей самого поведения, а на изучении механизмов рефлекторной деятельности, лежащей в его основе.

Изучение закономерностей высшей нервной деятельности с ее элементарной единицей — рефлексом — требовало специальных условий эксперимента. Основное требование такого эксперимента — создание условий, в которых наиболее четко выступал бы рефлекторный ответ нервной системы. Это привело к необходимости выключения всего многообразия поведения животного, что достигалось помещением животного в условия, в которых на него действовало минимальное количество внешних раздражителей и все многообразие его поведения угасало. Основным функциональным индикатором деятельности нервной системы являлся слюнный рефлекс. Открытые закономерности высшей нервной деятельности блестяще проиллюстрировали эффективность павловского метода.

Установив основные закономерности высшей нервной деятельности, Павлов показал, что в основе двигательных актов поведения животных лежат те же закономерности, которые были

обнаружены при изучении слюнного рефлекса. Этим было показано, что открытые и изученные при помощи «слюнной» методики закономерности высшей нервной деятельности являются универсальным механизмом нервной деятельности, лежащим в основе поведения.

Согласно схеме И. П. Павлова, поведение животных складывается из безусловных рефлексов (сочетание которых дает сложное безусловнорефлекторное поведение) и условных. При этом безусловнорефлекторная деятельность определялась как врожденная, а условнорефлекторная — как индивидуально-приобретенная. Без такого строгого разделения рефлекторной деятельности на врожденную и индивидуальноприобретенную невозможно было дальнейшее изучение высшей нервной деятельности. Пищевой, половой, оборонительный, ориентировочный, материнский и некоторые другие, более специальные, рефлекс являются, согласно положению павловской школы, той врожденной основой, на которой строится все дальнейшее поведение.

Однако при переходе от изучения закономерностей рефлекторной деятельности к изучению закономерностей самого поведения невозможно проводить такого строгого разделения на условные и безусловные рефлекс. Акты поведения в большинстве случаев оказываются результатом сложной интеграции условных и безусловных рефлекс, которые переплетаются в единые целостные акты поведения. Последнее становится очевидным, как только исследователь переходит от изучения животного в камере и станке к более естественным для животного условиям эксперимента.

Когда собака, стоящая в станке, отдергивает лапу при ударе индукционным током — это акт, в основе которого лежит безусловный оборонительный рефлекс. Когда собака отдергивает лапу при вспыхивании лампочки, сочетавшемся ранее с ударом электрического тока, — это акт поведения, в основе которого лежит условный оборонительный рефлекс. Однако когда собака начинает проявлять пассивнооборонительную реакцию (трусость) по отношению к незнакомому человеку: убегает, прячется или распластывается на земле — перед нами более сложное поведение, чем вышеописанные акты деятельности, в основе которых лежат условные или безусловные рефлекс. Мы не можем их отнести к «условным» или «безусловным» рефлексам.

Основное затруднение сводится к следующему. Изучая различные акты поведения животных, мы находим, что сходное по своему конечному выражению поведение может обуславливаться различными причинами.

Так, например, пассивнооборонительное поведение собак может, с одной стороны, формироваться в результате индивидуального опыта животного при его воспитании в изолированных

условиях (Выржиковский и Майоров, 1933). Такое воспитание приводит к развитию трусости. С другой стороны, такое же поведение закономерно от поколения к поколению проявляется в определенных семействах собак, несмотря на свободные условия их воспитания (Крушинский, 1938). Однако в подавляющем большинстве случаев данное поведение формируется при столь тесном взаимодействии как наследственных факторов, так и влияния тех условий, в которых воспитывалась собака, что его невозможно отнести ни к врожденному, ни к индивидуально-приобретенному поведению (Крушинский, 1944, 1946).

Таким образом, одни и те же акты поведения могут формироваться в одних случаях в результате сочетания главным образом безусловных рефлексов, в других — возникать под ведущим влиянием условнорефлекторных компонентов поведения. Между этими крайними способами формирования актов поведения существует непрерывный ряд градаций, различных количественных сочетаний врожденных и индивидуальноприобретенных компонентов. Наличие их указывает на невозможность резкого разделения на врожденные и индивидуальноприобретенные акты в более сложном поведении, чем то, в основе которого лежит простой рефлекс.

Если высказанное положение верно, то при изучении поведения сразу же возникает затруднение при определении того, какие же перед нами акты поведения: безусловнорефлекторные или условнорефлекторные. Поведение по своему внешнему выражению одно и то же; пути, лежащие в основе его формирования, различны. Акты поведения, которые могут формироваться при различном сочетании условных и безусловных рефлексов, имеющие в то же время сходное внешнее выражение, не могут быть названы ни сложнобезусловными, ни условнорефлекторными. Мы называем такие акты поведения у н и т а р н ы м и р е а к ц и я м и п о в е д е н и я ¹ (Крушинский, 1947, 1948).

Вводя это понятие, мы подчеркиваем, что унитарные реакции поведения представляют собой е д и н ы е, ц е л о с т н ы е акты поведения, в которых о б ъ е д и н е н ы, и н т е г р и р о в а н ы условные и безусловные рефлексы. При этом вся гамма сходных в своем выражении актов деятельности животных, каждый из которых формируется при различном сочетании условных и безусловных рефлексов, определяется общим термином. Этим самым, как мы думаем, устраняется затруднение в определении того уровня поведения, который терминами «условный» или «безусловный» рефлекс не может быть полностью охарактеризован.

Таким образом, первой характерной чертой выделенной нами

¹ Унитарный — от латинского слова unitus — объединяющий, единый.

единицы поведения является то, что, образуясь из сочетания условных и безусловных рефлексов, она в разных случаях может формироваться при совершенно различных соотношениях тех и других, сохраняя в то же время сходство внешнего выражения.

Следующей характерной чертой унитарной реакции является ее направленность к выполнению определенного акта поведения, имеющего разные пути осуществления и в то же время определенный шаблон конечного исполнения.

Собака, обладающая «пассивнооборонительной» реакцией, скрывающаяся от человека, хотя и выполняет данное действие по-разному, в зависимости от условий, в которых она находится (она может убежать, уплыть, забиться в угол и т. д.), тем не менее для ее поведения характерно конечное исполнение данной реакции — стремление скрыться от испугавшего ее объекта.

Собака, обладающая «активнооборонительной» реакцией, бросающаяся на незнакомого человека, выполняет данное действие различно, также в зависимости от многих причин (степени выраженности самой реакции; тех условий, в которых она выполняется, поведения объекта нападения и т. д.), но ее поведение имеет определенный шаблон конечного исполнения — попытку укусить объект нападения.

Собака, приносящая подноску или убитую дичь своему хозяину, хотя и выполняет данный акт поведения различно в зависимости от ряда условий, тем не менее и в этом случае ее поведение имеет конечный шаблон: собака подносит предмет хозяину.

Во всех указанных случаях перед нами единое, целостное поведение животного, направленное к достижению определенного приспособительного результата.

Возникает вопрос, почему унитарные реакции поведения, формируясь на основе различного, не строго детерминированного соотношения условных и безусловных рефлексов, могут иметь сходное внешнее выражение и, варьируя в зависимости от условий, в которых они протекают, тем не менее приводят к достижению одного и того же приспособительного результата. Причину этого мы видим в естественном отборе, который привел к формированию данных актов поведения.

Нам кажется бесспорным положение, согласно которому в борьбе за существование имеет значение не то, как выполняется тот или другой акт поведения, а то, что он дает в конечном счете для выживания особи. Это является основной причиной того, что в эволюции в качестве элементов поведения сформировались реакции, направленные на исполнение определенных биологически полезных актов.

Являлись бы эти акты биологически полезными, если бы они имели строго определенный, твердо наследственно уста-

новленный шаблон своего выполнения от начала до конца? Безусловно, являлись бы. С такими реакциями поведения мы часто встречаемся, особенно у низших представителей животного царства.

Однако в многообразных условиях внешней среды, очевидно, более полезны такие акты поведения, которые, имея сходный конечный шаблон своего исполнения, протекают тем не менее не по строго определенному пути, а «с учетом» обстановки, в которой находится животное. Последнее достигается объединением в единую реакцию безусловных и условных рефлексов.

Безусловнорефлекторный компонент этой реакции отражает результат видового приспособления предшествующих поколений к тем условиям, в которых обитает данный вид; условнорефлекторный — придает этим реакциям «жизненную гибкость», благодаря которой животное может приспосабливаться к конкретным условиям существования.

Теснейшее переплетение влияния внешних факторов и наследственных свойств организма, происходящее при формировании унитарных реакций поведения в результате интеграции условных и безусловных рефлексов, обуславливает то, что эти реакции оказываются высоко адаптированными единицами поведения, отвечающими как требованиям внешней среды, в которой живет животное, так и «историческому опыту» предшествующих поколений.

Заканчивая характеристику унитарных реакций поведения, отметим их основные отличия от рефлексов (как условных, так и безусловных). Эти отличия, согласно нашему мнению, заключаются в следующем.

1. Рефлекс — простейшая интегрированная единица деятельности нервной системы. Унитарная реакция — простейшая интегрированная единица поведения.

2. Условный рефлекс — временная нервная связь, а безусловный — постоянная. Унитарная реакция — объединение временных и постоянных связей в единый акт поведения.

3. Рефлекс выполняется шаблонно от начала до конца своего действия. Унитарная реакция поведения характеризуется только конечным шаблоном своего исполнения.

4. Рефлексы (безусловные) могут осуществляться без участия высших отделов нервной системы; унитарная реакция, благодаря включению условнорефлекторных компонентов, осуществляется только при их участии.

Таким образом, унитарную реакцию можно определить как целостный акт поведения, формирующийся в результате интеграции условных и безусловных рефлексов, соотношение которых не строго

фиксировано. Этот акт поведения направлен на выполнение одиночного приспособительного действия, которое при различных способах своего осуществления имеет определенный шаблон конечного исполнения.

Определив унитарную реакцию как элементарную единицу поведения, в которой происходит интеграция условных и безусловных рефлексов, естественно допустить и следующую ступень интеграции. Мы считаем, что унитарные реакции интегрируются в категории поведения, которые можно обозначить как биологические формы поведения. Под последними мы понимаем поведение, которое, будучи построено из отдельных унитарных реакций, обеспечивает основные жизненные отправления организма.

Соответственно с этим мы выделяем следующие, наиболее общие биологические формы поведения животных: 1) пищевую, 2) оборонительную, 3) половую, 4) форму поведения, связанную с заботой о потомстве (родительская), 5) форму поведения потомства по отношению к родителям. Данные биологические формы поведения являются наиболее общими. Первые четыре присущи всем позвоночным животным и, очевидно, многим беспозвоночным; пятая форма распространена меньше.

Каждая биологическая форма поведения включает в себя ряд унитарных реакций. Так, например, оборонительная форма поведения строится из активно- и пассивнооборонительных реакций. Хотя каждая из этих реакций является самостоятельным актом поведения, комбинируясь, они образуют целостную, в своем выражении, оборонительную форму поведения (Крушинский, 1945).

У представителей различных систематических групп, помимо вышеперечисленных наиболее общих форм поведения, встречаются еще другие специфические биологические формы поведения. У многих позвоночных животных имеется целый комплекс унитарных реакций, составляющих игровую форму поведения. У многих видов птиц существует совершенно специфическая форма поведения, построенная из целого комплекса разнообразных реакций и связанная с перелетом. У бобров наблюдается сложный комплекс реакций; его можно рассматривать как строительную форму поведения. У собак встречаются различные формы охотничьего поведения, которые настолько специализированы, что их нельзя рассматривать как пищевую форму поведения, с которой они связаны своим происхождением.

Формы поведения могут строиться из сочетания различных унитарных реакций. Например, биологическая форма поведения, связанная с заботой о потомстве, конструируется из унитарных

реакций, направленных не только на непосредственную заботу о нем, но и связанных с его защитой, строительством гнезд или рытьем нор и т. д.

Перелетная (миграционная) форма поведения птиц конструируется из огромного комплекса разнообразных унитарных реакций. Сюда входят реакции поведения, направленные на соединение отдельных особей в стаи; миграция в определенном направлении и по определенным путям; расположение во время полета в специфическом порядке по отношению друг к другу; «охрана» отдельными особями всей стаи и т. д.

Почти во все формы поведения в качестве неперемного компонента входит ориентировочная реакция.

Таким образом, различные биологические формы поведения могут иметь общие унитарные реакции, которые проявляются на фоне совершенно различного поведения животного. Для того чтобы отграничить биологические формы поведения от унитарных реакций, укажем на основные черты их отличия.

1. Унитарная реакция — результат интеграции отдельных рефлексов. Биологическая форма поведения — результат интеграции отдельных унитарных реакций.

2. Унитарная реакция является одноактным поведением, направленным на выполнение определенного шаблонного приспособительного действия. Биологическая форма поведения — многоактное поведение, нередко связанное с длительными фазами жизненного цикла животного.

Таким образом, биологическая форма поведения может быть определена как многоактное поведение, построенное из отдельных унитарных реакций, связанное с обеспечением основных биологических потребностей организма.

Цель настоящей главы — показать пути формирования унитарных реакций и биологических форм поведения.

Из всех свойств организма, несомненно, наиболее изменчиво его поведение. Физиологические механизмы, лежащие в основе поведения, сформировались в результате длительной эволюции, приспособлявая животное к многообразным изменениям внешней среды. Однако несмотря на огромное значение внешних факторов в формировании поведения все же врожденный, безусловнорефлекторный фонд поведения является той базой, на которой под влиянием внешних воздействий формируется поведение животного. Поэтому при рассмотрении соотношения врожденных и индивидуальноприобретенных компонентов поведения (несомненно, одного из важнейших вопросов физиологии высшей нервной деятельности) большое значение имеет изучение степени врожденности тех или других актов поведения. Только изучив

степень наследственной обусловленности определенных актов поведения, можно перейти к изучению их изменчивости под влиянием определенных внешних воздействий. Это и побудило И. П. Павлова организовать в Колтушах первую в мире лабораторию по изучению роли наследственности в формировании высшей нервной деятельности.

Имеется ряд работ по изучению роли наследственности в формировании поведения, однако они не имеют характера систематического изучения данного вопроса. Интересно, что эти работы почти не используют в большинстве сводок и монографий по поведению. С нашей точки зрения, это объясняется тем, что вопросами наследования поведения занимаются в основном исследователи, не изучающие непосредственно проблем поведения, поэтому они не связывали материал по наследованию свойств поведения с проблемами поведения, ограничиваясь лишь констатацией самого факта наследования.

Существующий фактический материал по изучению наследования поведения можно разделить на две основные группы: 1) материал по наследованию специфических актов поведения; 2) по наследованию общих свойств нервной деятельности, определяющих особенности выработки индивидуальноприобретенных навыков.

Рассмотрим роль наследственности в формировании актов поведения, относящихся к первой группе, и прежде всего — оборонительных актов поведения у крыс и мышей, на которых начались работы по изучению генетики поведения.

Иеркс (R. Yerkes, 1913) изучал наследование комплекса злобности, дикости и пугливости у крыс. Автор приходит к выводу, что этот комплекс, свойственный диким крысам, является наследственным признаком.

Кобурн (C. Coburn, 1922) исследовал наследование пугливости и дикости у мышей, скрещивая диких мышей с лабораторными. Располагая большим материалом (1300 особей), он пришел к выводу о закономерном наследовании дикости и пугливости у этих животных. Автор считает, что указанные свойства мышей определяются не одним, а несколькими наследственными факторами.

Даусен (W. Dawson, 1932) также изучал наследование дикости у мышей. На большом материале (3376 животных), применяя точную, объективную методику определения быстроты убегания при испуге, он показал, что пугливость наследуется у мышей как доминантный признак.

Бауер (F. J. Bauer, 1956) изучил реакцию агрессии двух линий инбридированных мышей (C57BL/10 и BALB/c). Оказалось, что обе линии существенно отличаются друг от друга по количеству драк, которые возникают между самцами. Изолированные

условия воспитания не оказывали существенного влияния на число возникающих драк. Однако самцы обеих линий проявляли большую агрессию по отношению к самцам тех линий, с которыми они не содержались вместе.

К этой же категории исследований могут быть отнесены работы М. П. Садовниковой-Кольцовой (1925, 1928, 1931). Поставив задачу исследовать наследование свойств поведения, автор проводил селекцию крыс по обучаемости в лабиринте (Хамптон Курт). Инбридинг на большую и меньшую быстроту обучаемости позволил вывести две линии крыс. Разница индексов быстроты обучаемости (логарифм времени, затраченного на 10 опытов) обеих линий статистически оказалась вполне достоверной. Эти данные указывают на генотипически обусловленное различие в обучаемости обеих линий крыс. Однако, анализируя причину длительного обучения линии медленно обучающихся крыс, автор предположил, что это можно объяснить значительной пугливостью особей данного семейства, а не медленностью выработки у них условных рефлексов.

Для ответа на поставленный вопрос была проведена работа по обучению представителей обоих семейств в стоновском аппарате. Характерной особенностью этого аппарата является то, что по мере прохождения пути животное подгоняется захлопыванием за ним ряда дверей. Подсчитывалось число делаемых крысой ошибок за каждые 10 опытов. Таким образом, обучение крыс в указанном аппарате производилось на основе двух рефлексов: пищевого и оборонительного. Оказалось, что кривая обучения в стоновском аппарате для обеих линий крыс тождественна. На основании этих данных автор приходит к выводу, что причиной различия в скорости обучения двух отобранных линий крыс является не различие в способности к выработке условных рефлексов, а различие в оборонительном рефлексе.

Таким образом, описанные работы впервые совершенно ясно показали, что в формировании таких свойств поведения, как оборонительные реакции, наследственные факторы играют весьма большую роль.

Работы, проведенные на других животных, подтвердили данные, полученные на мышах и крысах. Причем констатируя роль наследственности, большинство авторов указывает, что изучаемые свойства поведения в своем проявлении и выражении зависят от условий жизни животного.

Хемфри и Уорнер (E. Humphrey and L. Worner, 1934) приходят к выводу, что оборонительное поведение у собак — наследственный признак. Боязнь сильных тактильных раздражителей и боязнь сильных резких звуков — самостоятельные наследственные признаки. Однако в своем проявлении и выражении они зависят от условий предшествующей жизни собаки.

Уитней (L. Whitney, 1947) указывает, что разные породы собак чрезвычайно различно реагируют на стандартное болевое раздражение. Автор на большом материале исследовал реакцию щенят различных пород на стандартную инъекцию противочумной сыворотки. Оказалось, что щенки одних пород (например, бульдогов) очень слабо реагируют на производимую инъекцию; щенки других пород (коккер-спаниели) бурно реагируют пассивнооборонительной реакцией на производимую инъекцию.

Интересные данные получены на гибридах волков с собаками Стефаниц (M. Stephanitz, 1932) указывает, что метисы между собаками и волками, как правило, оказываются трусливыми. Шмид (D. Schmid, 1940), также описавший поведение гибридов волков с собаками, указывает на проявление у этих животных пугливости и боязни новых предметов. Во втором поколении произошло ясное расщепление по указанным признакам поведения. Хемфри и Уорнер сообщают о попытке дрессировать гибридов волков с собаками. Дрессировка продвигалась успешно до тех пор, пока животные находились на привязи, но как только они попадали на свободу, их невозможно было заставить повиноваться. Адамец (1930) указывает, что склонность к одичанию, которую можно поставить в известную связь с пассивнооборонительной реакцией, наиболее характерна, по наблюдениям овцеводов Патагонии, для гибридов овчарок с волками.

Уитней (Whitney, 1929, 1947) исследовал наследование гона (trail barking) у гончих собак. В результате скрещивания гончих собак, всегда гоняющих зверя с лаем, с породами собак, не лающих на следу зверя, в первом поколении рождались лающие на следу зверя собаки. Во втором поколении наблюдалось расщепление на лающих и не лающих на следу зверя собак.

В то время как все блюдгаунды, как правило, лают на следу зверя, только редкие особи подают голос на следу человека. Уитней допускает возможность наследования этой редкой особенности как доминантного признака. Так, автором от блюдгаунда, лающего на следу человека, был получен помет, в котором из 7 собак 3 лаяли на следу человека, а 4 не лаяли.

Несмотря на доминантное наследование способности подавать голос на следу зверя, интонация голоса, характерная для гончих (обычно низкий, чистый и мелодичный голос), не наследуется гибридами, происшедшими от скрещивания гончих собак с негончими. Уитней указывает, что происходящее во втором поколении расщепление не говорит о простом наследовании данного свойства.

Мархлевский (J. Marchlewsky, 1930) и Уитней (L. Whitney, 1932, 1947) указывают, что манера разыскивать дичь с поднятой вверх головой (так называемым верхним чутьем) является доминантным (по Мархлевскому) или неполностью доминантным (по

Уитнею) свойством. Гибриды, получаемые от скрещивания гончих собак, разыскивающих зверя по следу (и потому с головой, опущенной вниз), с подружейными (разыскивающими дичь при помощи запахов, распространяющихся по воздуху, а поэтому державших голову вверх), держат в основном голову вверх, однако для разыскания дичи используют иногда и запах следа.

Манера молодых немецких легавых преследовать добычу с подлаиванием, наподобие гончих, по данным Мархлевского, является рецессивной по отношению к «молчаливому» способу охоты, который характерен для пойнтеров.

По данным Уитнея, инстинкт охоты на птицу у легавых собак доминирует над его отсутствием у гончих и других пород. На склонность легавых собак делать стойку, т. е. останавливаться перед дичью, обратил внимание еще Дарвин. Говоря о возникновении этой особенности поведения, он указал, что если появились собаки, останавливающиеся на некоторый момент перед броском на добычу, то систематический отбор и соответствующее обучение могут усилить это свойство.

Мархлевский, изучая наследование данного свойства, пришел к выводу, что резко выраженная способность к стойке пойнтеров частично доминирует над менее длительной и твердой стойкой немецких легавых. Этот автор указывает, что так называемое «секундирование» (backing), выражающееся в том, что собака делает стойку не только по запаху дичи, но и при виде другой собаки, стоящей на стойке, по-разному выражено в разных линиях охотничьих собак.

Известно, что различные породы собак по-разному относятся к воде. Такие породы собак, как ньюфаундленды, спаниели, известны своим стремлением залезать в воду и плавать. По данным Уитнея (Whitney, 1947), эта особенность поведения доминирует при скрещивании спаниелей и ньюфаундлендов с породами собак, не имеющих выраженной склонности к воде.

Уитней собрал также большой материал по наследованию своеобразной особенности собак выражать свое ощущение «радости». Некоторые собаки при ласке их человеком своеобразно оскаливают зубы, высоко поднимая губы. Автор указывает, что эта особенность поведения выражается только по отношению к людям и он никогда не наблюдал ее проявления у собак по отношению к собакам. Уитней проследил наследование указанной особенности поведения и пришел к выводу, что она наследуется в качестве доминантного признака, однако автор указывает, что выражение данной реакции зависит и от индивидуального опыта собаки.

Килер и Тримбле (C. Keeler a. H. Trimble, 1940) исследовали случай наследования весьма своеобразного свойства поведения далматских собак. Более чем в течение столетия в английских

поместьях далматские или «экипажные» собаки селекционировались на легкую обучаемость бежать под экипажем. В результате селекции современные далматские собаки чрезвычайно легко обучаются бежать под экипажем. Однако существует индивидуальное различие в положении, занимаемом собакой под экипажем: одни собаки бегут у передних колес экипажа, почти около задних ног лошадей; другие — около задних колес. Авторы приходят к выводу, что занимаемое собакой положение в какой-то степени также обуславливается наследственностью.

Работы, проведенные на других животных, в частности на птицах, подтвердили ведущую роль наследственности в формировании некоторых свойств поведения, например оборонительных реакций.

Филиппс (L. Phillips, 1912), скрещивая различные породы уток, пришел к выводу, что пугливость у них обуславливается генотипом, хотя значительное влияние оказывают также условия содержания.

Леопольд (S. Leopold, 1944) поставил перед собой задачу изучить наследственное различие между дикими и домашними индейками. Он исследовал диких, домашних индеек и гибридные популяции. Последние представляют собой свободно живущую в районах Миссури популяцию, полученную в результате скрещивания диких индюков с домашними индейками. Проведенные работы показали, что в поведении между дикой и гибридной популяциями имеется ряд различий. Дикие индейки образуют более мелкие стаи, чем гибриды, дикие индюки, как правило, отделяются от самок и молодых; в гибридной популяции такого разделения не наблюдается. Существуют также явные различия и в сроках токования. Характерной особенностью диких индеек является их способность обнаруживать опасность. Обнаружив на большом расстоянии приближающегося врага, особи дикой популяции сейчас же улетают; особи гибридной популяции подпускают близко к себе пришельца и отлетают от него на небольшое расстояние. Поведение выводков диких и гибридных индеек весьма различно. У птенцов диких индеек резко выражена тенденция к «затаиванию», у гибридов и домашних индеек эта реакция заметно ослаблена. Автор определяет «дикость» как наследственное свойство, позволяющее как отдельным особям, так и всей популяции адаптироваться к естественным условиям существования.

Р. А. Мазинг (1943) проводила на дрозофиле работу по изучению наследования фотореакции. Исследование показало, что нормальные мухи обладают положительной фотореакцией. У линии белоглазых мух фотореакция понижена; данная особенность поведения является рецессивной по отношению к реакции красноглазых мух. Мухи с редуцированными глазами обладают положительной, хотя и несколько замедленной, реакцией. Поло-

жительная фотореакция отсутствовала у мух с редуцированными крыльями (vestigial, dumpy), что является рецессивным свойством по отношению к положительной реакции нормальных мух.

В других работах Мазинг (1945, 1946) показала, что избирательная способность мух к яйцекладке на определенной питательной среде обуславливается в какой-то степени наследственными факторами. Отбором удалось выделить линии мух, откладывающих яйца по преимуществу или на сахарной, или на несахарной среде.

Рассмотренная группа наследственно обусловленных особенностей поведения и склонностей к обучению определенным актам поведения представляет значительный интерес. Приведенные данные иллюстрируют возможность относительно простой наследственной обусловленности сложных в своем выражении актов поведения животных.

Оборонительные реакции собак весьма удобны для исследования роли наследственности в формировании поведения. Эти реакции поведения, часто встречающиеся у собак некоторых пород, имеют достаточно четкую и постоянную картину своего выражения и доступны количественному учету.

Оборонительное поведение животных выражается в двух формах: пассивно- и активнооборонительной.

Пассивнооборонительная реакция проявляется в боязни различных раздражителей и особенно, как указывал И. П. Павлов, в боязни новых раздражителей. Особенно большую и постоянную боязнь проявляют собаки по отношению к незнакомому для них человеку. Многие собаки, как показали наши наблюдения, не проявляющие пассивнооборонительной реакции по отношению к таким сильным раздражителям, как стрельба и взрывы, проявляют достаточно ясно выраженную пассивнооборонительную реакцию по отношению к незнакомым людям.

Активнооборонительная реакция, или, как ее называл И. П. Павлов, сторожевой рефлекс, наиболее ярко проявляется также по отношению к незнакомым для собаки людям.

Исходя из этого, мы оценивали наличие и степень выражения как пассивно-, так и активнооборонительных реакций только по отношению к новому для собаки человеку. Была разработана методика количественной оценки каждой из оборонительных реакций (Крушинский, 1944, 1947). Согласно этой методике, пассивнооборонительная реакция оценивалась по семибалльной шкале: T^0 — полное отсутствие пассивнооборонительной реакции, T^1 — T^6 — возрастающие степени выражения этой реакции.

У собаки пассивнооборонительная реакция в наиболее выраженном виде проявляется нередко в годовалом возрасте, а иногда даже и позднее. У взрослой собаки оборонительное поведение является константным, сохраняя в течение ряда лет (при одина-

ковых условиях содержания) сходную форму выражения. Коэффициент корреляции между двумя определениями, сделанными с промежутками в 1—2 года, оказался равным $+0,87 \pm 0,04$.

Активнооборонительная реакция у собак выражается в двух формах. Одна проявляется в виде облаивания незнакомого человека, однако без попыток укусить его; другая — с попыткой укусить. И, наконец, у собаки может полностью отсутствовать активнооборонительная реакция поведения по отношению к человеку.

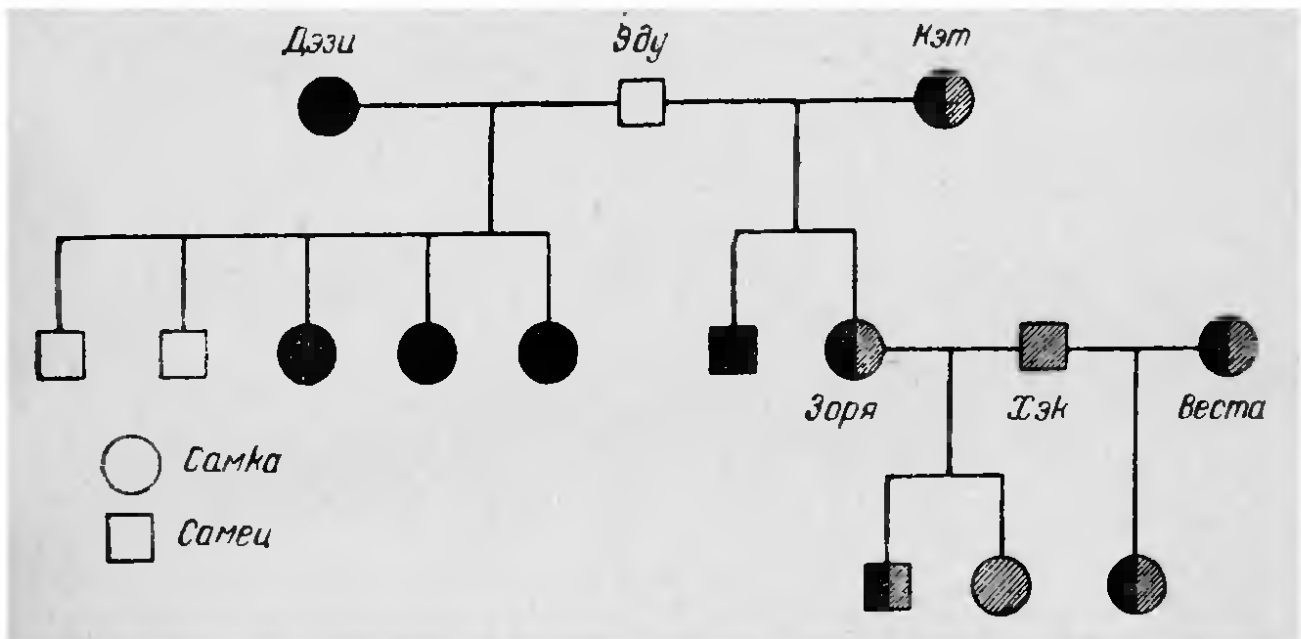


Рис. 1. Наследование пассивнооборонительной реакции у собак. Черным обозначено наличие пассивнооборонительной реакции; штрихом — активнооборонительной; черным и штрихом — одновременное наличие активно- и пассивнооборонительной реакций; белым — отсутствие активно- и пассивнооборонительных реакций

Поэтому все собаки по их активнооборонительной реакции должны быть разделены на три группы:

1. Собаки без активнооборонительной реакции вообще (обозначаемые ЗО — злобность отсутствует).
2. Собаки, облаивающие незнакомого человека, но без хватки (ЗЛ — злобные — лающие).
3. Собаки с хваткой (ЗХ — злобные с хваткой).

Две последние группы по степени выражения данного признака делятся на три подгруппы: ЗЛ^{1, 2, 3}; ЗХ^{1, 2, 3}.

Последующее определение степени выражения активнооборонительной реакции в течение ряда лет показало хорошее совпадение результатов отдельных оценок. Коэффициент корреляции равен $+0,79 \pm 0,04$.

В тех случаях, когда нужно было зафиксировать картину проявления активнооборонительной реакции, мы производили запись на кимограмме сокращений при лае резинового баллона, помещаемого под нижнюю челюсть собаки.

С целью выяснения роли наследственности в формировании

пассивнооборонительной реакции нами была проведена работа на двух группах собак (Крушинский, 1938, 1947).

В первую группу вошли 224 собаки, главным образом немецкие (восточноевропейские) овчарки и эрдельтерьеры, полученные от различных скрещиваний. Собаки этой группы воспитывались в разнообразных условиях — у частных лиц и в различных ведомственных питомниках.

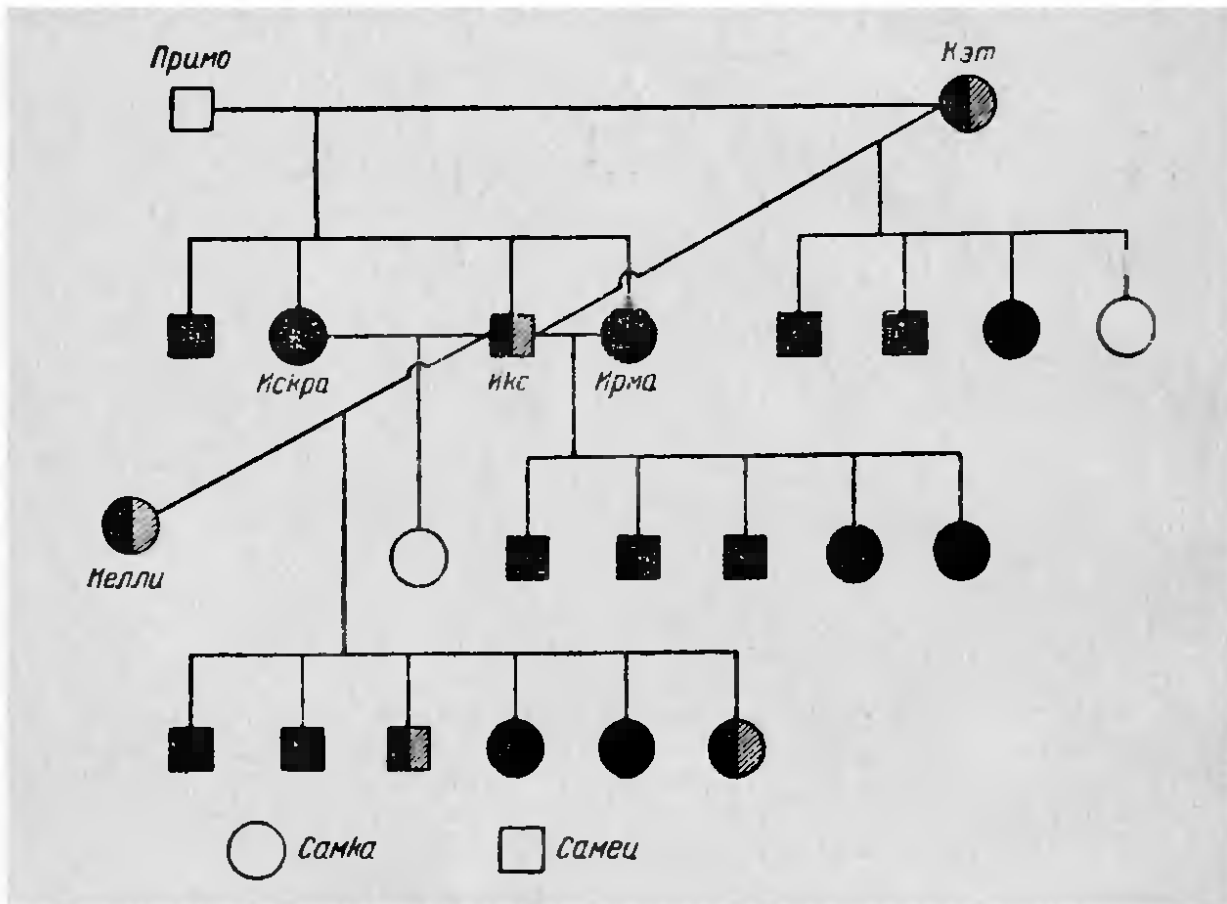


Рис. 2. Наследование пассивнооборонительной реакции у собак. (Обозначение см. к рис. 1)

Вторая группа состояла из 89 собак (в основном беспородные), полученных от скрещивания собак питомника Института физиологии. Все собаки этой группы были воспитаны в одних и тех же условиях в питомнике Института в Колтушах.

При обработке материала все собаки были разделены условно на две альтернативные группы: с наличием и отсутствием пассивнооборонительной реакции.

Данные о пассивнооборонительной реакции, приведенные в родословных, представлены для собак I группы по такому же принципу альтернативного разделения, как и в таблицах, т. е. все собаки были разделены на особей с пассивно- и без пассивнооборонительной реакции. Данные о пассивнооборонительной реакции собак II группы приведены в родословных таблицах с количественной оценкой степени ее выражения у каждой особи.

Фактический материал по наследованию пассивнооборонительной реакции у собак I группы приведен в табл. 1 и родословных (рис. 1,2).

Таблица 1

Наследование пассивнооборонительной реакции у собак I группы

Поведение родителей	Число потомков		
	с пассивнооборонительной реакцией	без пассивнооборонительной реакции	всего
Оба с пассивнооборонительной реакцией	45	4	49
Один из родителей с пассивнооборонительной реакцией, другой без нее . . .	61	53	114
Оба без пассивнооборонительной реакции	9	52	61

Данные по наследованию пассивнооборонительной реакции во II группе исследованных нами собак сведены в табл. 2 и родословные (рис. 3, 4).

Таблица 2

Наследование пассивнооборонительной реакции у собак II группы (собаки питомника Ин-та физиологии им. акад. И. П. Павлова)

Поведение родителей	Число потомков		
	с пассивнооборонительной реакцией	без пассивнооборонительной реакции	всего
Оба с пассивнооборонительной реакцией	29	1	30
Один из родителей с пассивнооборонительной реакцией, другой без нее . . .	34	6	40
Оба без пассивнооборонительной реакции	5	14	19

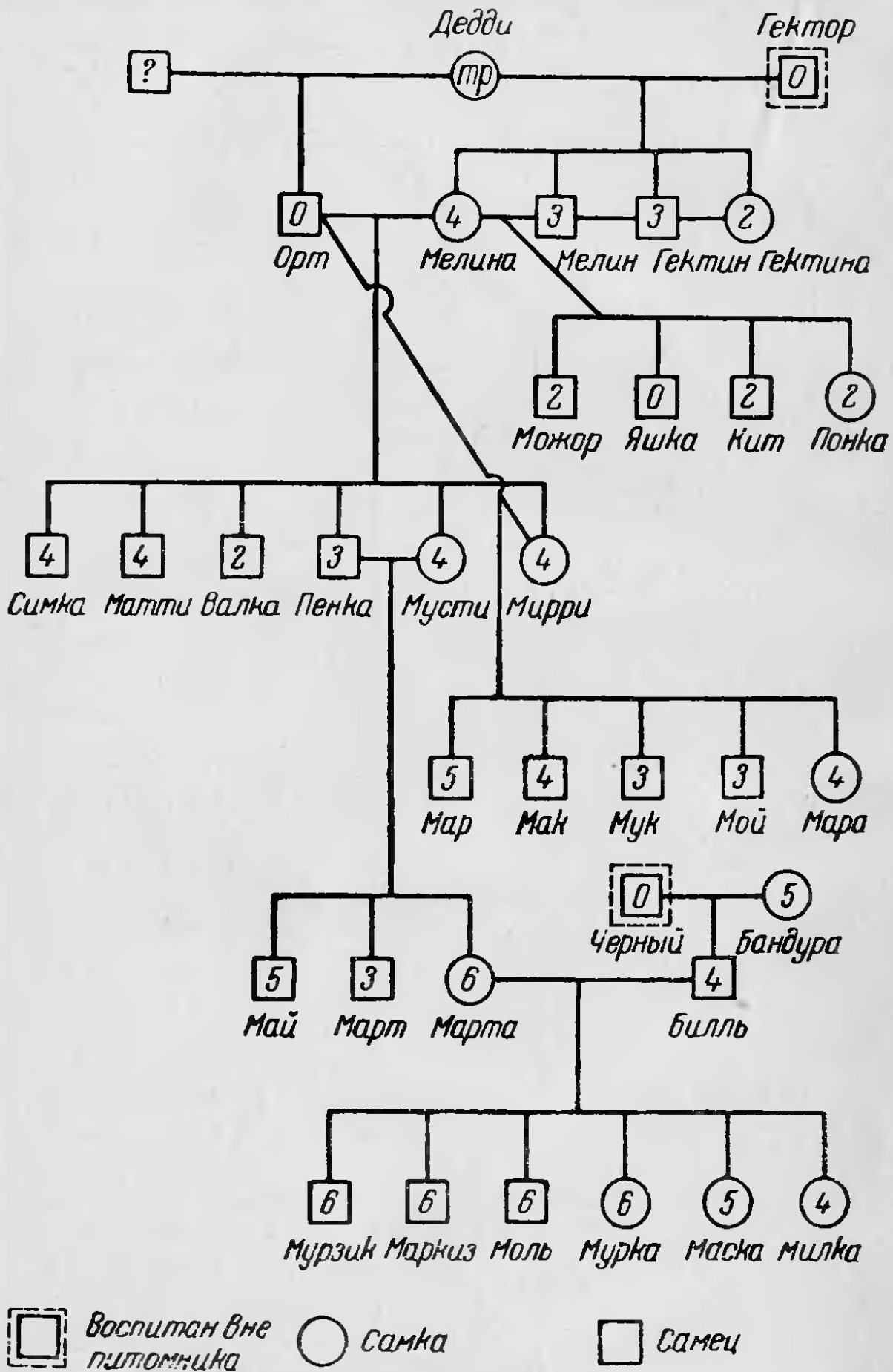


Рис. 3. Наследование пассивнооборонительной реакции у собак (сем. № 2), воспитанных в питомнике Института физиологии им. И. П. Павлова. Цифры обозначают проявление и степень выражения пассивнооборонительной реакции: 0 — отсутствие реакции; 1—6 — возрастающая степень выражения пассивнооборонительной реакции; пассивнооборонительная реакция Дедди и Гектора не были оценены самим автором

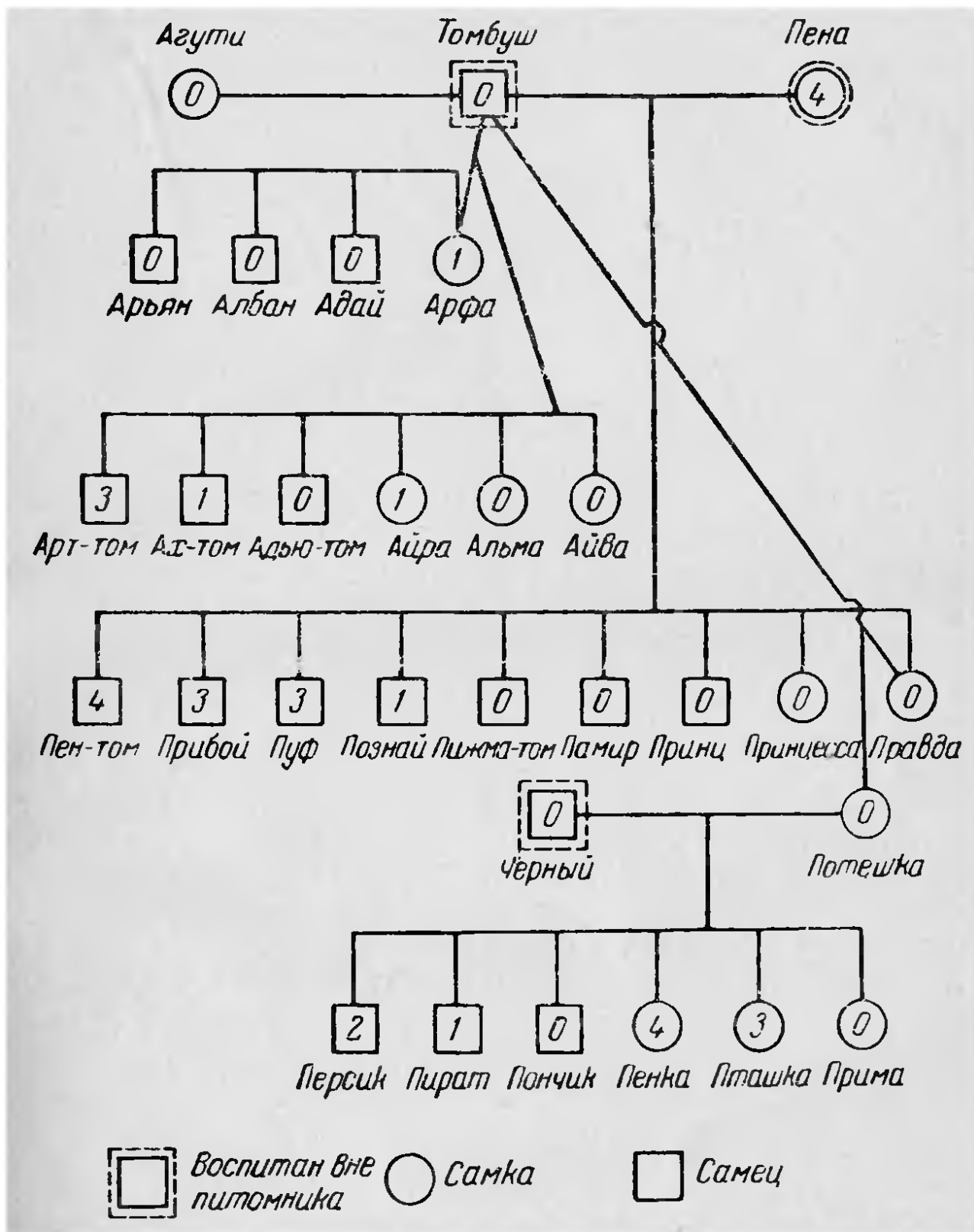


Рис. 4. Наследование пассивнооборонительной реакции у собак (сем. № 1), воспитанных в питомнике Института физиологии им. И. П. Павлова. (Обозначения см. к рис. 3)

Данные таблиц и родословных указывают на значение генотипа в формировании пассивнооборонительной реакции у собак обеих групп. Подавляющее большинство потомков с пассивнооборонительной реакцией было получено в тех случаях, когда оба родителя обладали пассивнооборонительной реакцией. И, наоборот, большинство нетрусливых потомков было получено

от скрещивания собак, не обладающих данной реакцией поведения.

При сравнении пассивнооборонительной реакции собак I и II групп видно, что во II группе во всех комбинациях скрещиваний обнаружено больше трусливых потомков, чем в соответствующих скрещиваниях в I группе. Последнее объясняется тем, что все собаки II группы были воспитаны в условиях относительной изоляции (питомник), в то время как значительное количество особей в I группе воспитано в условиях свободы (у частных лиц).

Однако несмотря на изолированное воспитание собак II группы в отдельных семействах собак этой группы, например семейство № 1, большинство особей не обладало пассивнооборонительной реакцией или она была очень слабо выражена.

Подводя итог приведенным материалам по наследованию пассивнооборонительной реакции у собак, можно сделать вывод, что врожденные компоненты, безусловно, играют существенную роль в формировании данной реакции поведения. Однако разная частота и степень проявления пассивнооборонительной реакции у собак, воспитанных в разных условиях, указывает и на роль условий воспитания в формировании пассивнооборонительной реакции собак.

В 1944 г. была напечатана работа Торна (F. Thorne, 1944), указавшая также на значение генотипа в формировании пассивнооборонительной реакции. Генетический анализ, проведенный на группе из 178 собак, показал, что из 82 трусливых особей 43 были потомки очень трусливой суки французской гончей (бассет). Автор приходит к выводу, что трусость у собак наследуется как доминантный признак, не меняющийся в результате

Т а б л и ц а 3

Наследование активнооборонительной реакции у собак

Поведение родителей	Число потомков		
	с активнооборонительной реакцией	без активнооборонительной реакции	всего
Оба с активнооборонительной реакцией .	21	2	23
Одни с активнооборонительной реакцией, другой без нее . .	42	28	70
Оба без активнооборонительной реакции	0	28	28

индивидуального опыта собаки. Ниже будет приведен материал, который иллюстрирует ошибочность взгляда Торна, отрицающего роль среды в формировании данного акта поведения.

Наш материал показывает, что пассивнооборонительная реакция, несмотря на свою обусловленность генотипическими факторами, в чрезвычайно большой степени зависит от условий воспитания собаки.

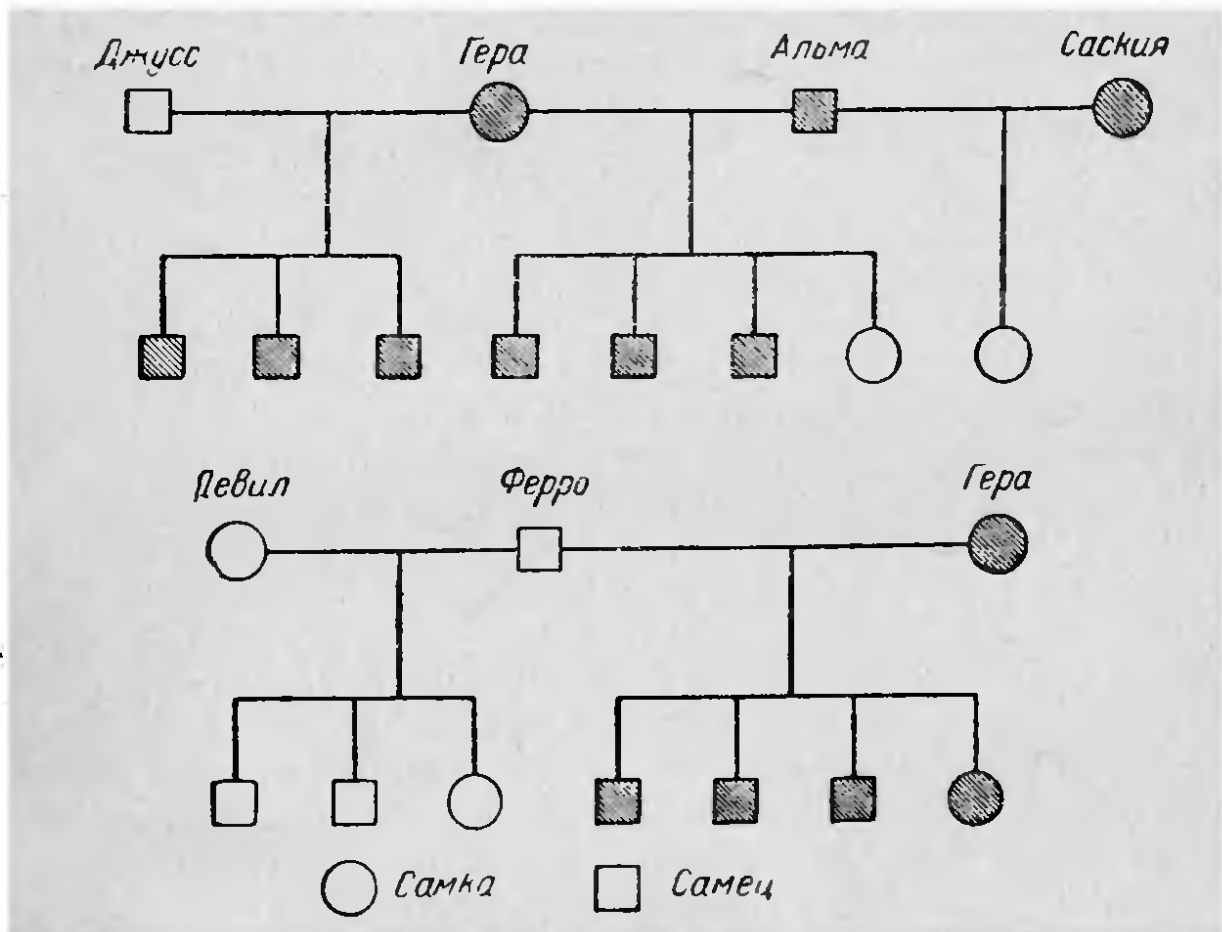


Рис. 5. Наследование активнооборонительной реакции у собак. Штрихом обозначено наличие активнооборонительной реакции; белым — отсутствие

Наследование активнооборонительной реакции изучено нами (Крушинский, 1938) на 121 потомке, полученном от различных скрещиваний собак, принадлежащих частным лицам и ведомственным питомникам (главным образом немецкие овчарки и эрдельтерьеры). Показателем активнооборонительной реакции служило наличие или отсутствие у собаки «хватки», т. е. попытки укусить незнакомого человека. В приводимом ниже генетическом материале активнооборонительными обозначаются собаки с наличием хватки.

В табл. 3 и на рис. 5 приведены полученные нами данные по наследованию активнооборонительной реакции.

Как видно из табл. 3, при скрещивании злобных собак подавляющее большинство потомков (21 из 23) обладали так же, как

и их родители, активнооборонительной реакцией. Потомки, полученные от скрещиваний, в которых один из родителей обладал активнооборонительной реакцией, а у другого она отсутствовала, оказались как с активнооборонительной реакцией, так и без нее. Все потомство, полученное от скрещивания родителей, не обладавших активнооборонительной реакцией, не проявляло этой реакции.

Из приведенного материала видно, что в формировании активнооборонительной реакции значительную роль играют врожденные компоненты поведения. Резюмируя весь вышеприведенный литературный и экспериментальный материал, можно сделать вывод, что врожденные компоненты играют существенную роль в формировании различных актов поведения животных. В одних случаях они играют ведущую роль, в других — создают лишь определенную «наклонность» к чрезвычайно легкому формированию специфических актов поведения под ведущим влиянием индивидуального опыта. Врожденные компоненты поведения, несомненно, также обуславливают индивидуальные различия в ходе выработки условных рефлексов. Все это указывает на значительную роль наследственности в формировании как специфических, так и общих черт поведения животных.

Однако несмотря на значительную роль врожденных компонентов в формировании поведения животных, последнее, несомненно, в огромной степени определяется индивидуальноприобретенным опытом, всей той многообразной обстановкой, в которой живет и воспитывается животное. Таким образом, в актах поведения животного тесно переплетаются, взаимодействуют врожденные и индивидуальноприобретенные компоненты.

Как указывал И. П. Павлов (1938), «образ поведения человека и животного обусловлен не только прирожденными свойствами нервной системы, но и теми влияниями, которые падали и постоянно падают на организм во время его индивидуального существования, т. е. зависит от постоянного воспитания или обучения в самом широком смысле этих слов»¹. Далее Павлов указывал на необходимость тщательного изучения влияния на животное всех тех многообразных условий, в которых оно воспитывается и живет. Такое изучение даст возможность выявить как замаскированные врожденные черты поведения, так и индивидуальноприобретенные. Поэтому по инициативе Павлова, его сотрудниками — С. Н. Выржиковским и Ф. П. Майоровым (1933) было предпринято изучение влияния различных условий воспитания на поведение собак.

Указанной работе предшествовало исследование И. С. Розенталя (1930), который, наблюдая за развитием щенков, установил,

¹ И. П. П а в л о в. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. Бномедгиз, М.—Л., 1938, стр. 653.

что при первом их соприкосновении с новыми раздражителями проявляется пассивнооборонительная реакция. Однако по мере знакомства с новой обстановкой эта реакция постепенно затормаживается.

Исходя из наблюдений Розенталя, Выржиковский и Майоров провели специальную работу по изолированному воспитанию щенков. Щенки двух пометов были разделены на две группы. Одну группу выращивали в изолированных от окружающего мира условиях, другую — на свободе. В результате такого воспитания поведение собак обеих групп резко различалось. Собаки, воспитывавшиеся на свободе, не проявляли пассивнооборонительной реакции, и, наоборот, собаки, воспитывавшиеся в изолированных условиях, проявляли ее в резко выраженной степени.

Проведенная работа явилась яркой иллюстрацией той огромной роли, какую играют условия воспитания в формировании поведения животного.

Работа Выржиковского и Майорова осветила важную сторону проблемы о взаимоотношении врожденного и индивидуально-приобретенного компонента в формировании поведения. Частью этой общей проблемы является вопрос об изменяемости инстинктивной деятельности животных под влиянием индивидуально-приобретенного опыта. Хотя этот вопрос поднят уже давно, он не разрешен и до настоящего времени, причем разные авторы высказывают диаметрально противоположные мнения.

Согласно взглядам одних авторов, врожденное, инстинктивное поведение под влиянием индивидуального опыта не изменяется.

Четкое высказывание по этому вопросу мы встречаем у В. Вагнера (1913, 1925). «Из приведенных фактов, — пишет он, — а их число можно было бы увеличить по желанию, само собой следует, что инстинкты путем индивидуального приспособления к новым условиям жизни не изменяются» (Вагнер, 1913). Изменения же в инстинктивном поведении, наблюдаемые у диких животных в неволе, он рассматривает как патологические случаи, уподобляя их изменениям, происходящим в поведении, например, после кастрации.

За последние десятилетия за рубежом развилось так называемое этологическое¹ направление в изучении поведения животных, представители которого отрицают изменяемость инстинктов под влиянием индивидуального опыта животного:

Это направление берет свое начало от Вайтмана (Whitman, 1898), рассматривавшего инстинкты как врожденные реакции, которые настолько константны и характерны для каждого вида, что подобно морфологическим структурам (органам) могут иметь таксономическое значение.

¹ От греческого слова *ethos* — характер.

К сходному взгляду приходит Хайнрот (O. Heinroth, 1918, 1938). Воспитывая только что вылупившихся птенцов многочисленных видов птиц в изоляции от взрослых особей того же вида, он показал, что такие инстинктивные движения, как чистка перьев, отряхивание, почесывание, птенцы выполняют без предварительного опыта, по стереотипу, специфическому для данного вида. Если же какой-либо врожденный инстинктивный акт поведения не характерен для птицы данного вида, то она не может ему научиться. Например, говоря о схватывании лапой пищи, Хейнрот утверждает, что виды, которым такая хватка не свойственна с самого рождения, не могут ей научиться.

Лоренц (K. Lorenz, 1935, 1937, 1937a, 1939, 1950, 1956) широко развил начатое Вайтманом и Хейнротом направление в изучении поведения. Он также говорит о чрезвычайной константности инстинктов, называет их «наследственными координациями, или эндогенными движениями». Лоренц указывает, что у некоторых таксономических групп животных наиболее характерными видовыми признаками являются определенные инстинктивные движения. Так, например, ни один морфологический признак не характеризует так ярко семейство голубей, как «сосущие» движения во время питья.

Наиболее характерными свойствами инстинктивных актов Лоренц считает следующие. Во-первых, их изменяемость чрезвычайно мала, значительно меньше, чем таковая морфологических структур организма. Во-вторых, те инстинктивные акты, которые обнаруживают большое постоянство в филогенезе, формируются в онтогенезе независимо от индивидуального опыта животного. В-третьих, инстинктивные движения имеют тенденцию к спонтанному проявлению даже в отсутствии специфических внешних раздражителей. Это проявление инстинктивных движений «вхолостую» (*leerlaufreaktion*) происходит в результате накопления в нервных центрах специфической энергии действия (*action specific energy*), которая дренажирует по эфферентным путям и приводит к проявлению определенных инстинктивных движений. Однако для проявления инстинктивных актов, по мнению Лоренца, в большинстве случаев необходимо действие определенных строго специфических внешних раздражителей.

Зависимость проявления врожденных реакций от строго специфических раздражителей привела Лоренца к заключению о существовании системы специальных врожденных освобождающих нервных механизмов (*das angeborene auslösende schema*), которые ответственны за проявление реакции в ответ на определенные строго специфические внешние раздражители.

Рассматривая инстинктивные акты в качестве константных «органоподобных» признаков, Лоренц перенес понятия экспериментальной эмбриологии в область изучения закономерностей фор-

мирования инстинктивных актов. Подобно тому, как при развитии морфологических закладок имеются определенные чувствительные периоды, в течение которых закладка одного органа может индуцировать образование другого, имеются и определенные чувствительные периоды при формировании актов поведения, когда они еще не детерминированы и могут быть изменены под влиянием внешних воздействий. В этот определенный для формирования каждого инстинктивного акта период происходит его детерминирование, после чего он уже не изменяется в течение жизни. Лоренц ограничивает возможность влияния внешних условий на формирование нервных механизмов, лежащих в основе инстинктивных актов, лишь определенными, порой весьма короткими, периодами в жизни особи.

Тинберген (N. Tinbergen, 1950; 1955), проводя исследования по изучению поведения в близком с Лоренцом направлении, расширил представления о нервном механизме, лежащем в основе инстинктивного поведения. Он считает, что в осуществлении инстинктов ведущую роль играет функциональная активность различных нервных центров, находящихся в определенном иерархическом соподчинении. Внешние раздражители, вызывающие проявление инстинктивного поведения, оказывают влияние не по рефлекторному принципу (хотя рефлекторные ответы и могут быть вовлечены в этот процесс), а лишь открывают «блоки», препятствующие свободному прохождению импульсов от нервных центров, находящихся в состоянии готовности к разрядке.

Таким образом, взгляды Лоренца и Тинбергена переносят проблему взаимоотношения внешнего и внутреннего в вопросе формирования инстинктивного поведения за пределы рефлекторного принципа деятельности нервной системы. Ведущее значение в осуществлении этой формы поведения признается за внутренней врожденной функциональной активностью нервных центров. Внешним же факторам отводится второстепенное место в осуществлении инстинктов, которые могут проявляться и без специфического внешнего раздражителя.

В другой форме вопрос об изменяемости инстинктов под влиянием индивидуального опыта был поставлен Ллойдом Морганом (1899) в его книге «Привычка и инстинкт». Тщательно отграничивая все унаследованное, инстинктивное от индивидуальноприобретенного, он в то же время указывал на постоянное переплетение того и другого в жизни животного. Инстинктивные действия в результате индивидуального опыта могут видоизменяться, образуя комплексы поведения, которые им названы инстинктивными привычками».

Разбирая, например, изменение поведения соколов, дрессирующихся для охоты, Морган приходит к выводу, что индивидуальноприобретенный опыт животного тесно связан с врожден-

ным инстинктивным поведением. Согласно его мнению, наследуются не только инстинкты, но и способность к усвоению определенного индивидуальноприобретенного опыта. Указывая на то, что скандинавских кречетов трудно хорошо выдрессировать, а кобчиков вообще не удастся, Морган заключает: «Они не наследуют способности усваивать дрессировку. Поэтому не только то, что мы называем «унаследованным», зависит от наследственности, но и то, что считается «приобретенным», во всяком случае ограничивается наследственностью» (стр. 20). Таким образом, Л. Морган допускает влияние индивидуального опыта на врожденное инстинктивное поведение и признает наличие непрерывных переходов от инстинктов к привычкам.

В. М. Бехтерев (1928) также указывал на изменяемость инстинктов под влиянием индивидуального опыта. По его мнению, инстинкты являются как бы средним звеном между условными (сочетательными) и безусловными рефлексам.

Ю. А. Васильев (1941), подчеркивая роль гуморальных факторов в проявлении инстинктов, указывал на то, что чисто инстинктивный акт поведения может быть получен только в первый раз в жизни, а затем в него неизбежно включается целый ряд условнорефлекторных компонентов.

А. Н. Промптов (1937, 1938, 1940, 1945, 1946, 1947, 1956) четко поставил вопрос о необходимости изучения взаимодействия врожденных и индивидуальноприобретенных компонентов при формировании поведения. Произведя многочисленные эксперименты и наблюдения над формированием поведения птиц, он установил, что многие видовые стереотипные акты поведения птиц формируются в результате теснейшего переплетения врожденных и индивидуальноприобретенных компонентов. В то время как в развитии одних повадок (характера полета, передвижения по земле или ветвям, способа преследования добычи, выражения испуга и т. п.) ведущую роль играет врожденная, видовая основа, в развитии других актов поведения (характер пения многих певчих птиц, строительство гнезда) наблюдается сложнейшее сочетание прирожденных и индивидуальноприобретенных компонентов поведения.

Разбирая вопрос о формировании врожденных актов поведения, Промптов (1956) пишет: «Многие так называемые инстинктивные акты, проявляясь у птенца впервые в жизни в виде определенной двигательной координации, имеют вначале «рудиментарное» выражение как по интенсивности, так и по своей биологической неполноценности (а иногда и бессмысленности). Так, например, трех-, четырехнедельный птенец-слеток (мухоловки, синицы, горихвостки и др.) при виде купающихся в воде птиц подлетает к ним и на с у х о м м е с т е, т. е. около чашки с водой, начинает проделывать движения купания: приседает, «оку-

нается» головой и встряхивает крыльями. Так как все это продельвается на земле, то птенец имеет довольно нелепый вид, движения его неловки и биологически бессмысленны. Но вскоре он попадает в воду, и тогда можно видеть несомненное влияние тренировки: первый раз в жизни птенец купается не так уверенно и энергично, как в десятый. Из этого примера явствует, как появляющаяся (и созревающая!) врожденная координация корректируется в определенных биологических условиях, т. е. уже индивидуально связывается с совершенно конкретными ситуационными раздражителями».

Очень показательны исследования А. Н. Промптова и Е. В. Лукиной (Лукина, 1957), показавшие роль врожденных и индивидуальноприобретенных компонентов в формировании характера пения у птиц. Исследования показали, что птенцы различных видов птиц, выращенные в изоляции, по-разному формируют песню, характерную для своего вида. Одни виды (полевой жаворонок, большая синица, пеночка-трещотка и др.) способны сформировать свою видоспецифическую песню. Другие (зяблик, щегол, чиж) при изолированных условиях воспитания формировали песню, хотя и имеющую характерные черты песни своего вида, но в целом очень отличную от нее. Третьи виды (скворец, сорокопут жулан) оказались неспособными сформировать при изолированных условиях воспитания свою видоспецифическую песню.

При выращивании птенцов одних видов птиц с поющими птицами других видов оказалось, что выкормыши в той или другой степени имитируют песню своего «учителя». Например, полевой жаворонок скопировал песню большой синицы и канарейки. Однако, если выкормыши помещались в обществе птиц, среди которых были особи и их вида, они всегда копировали песню самцов своего вида. Даже, больше того, если у выкормышей уже сформировалась песня, скопированная с песни чужого вида, то они перестраиваются на песню своего вида.

Это направление исследований, интенсивно проводящееся также многими зарубежными авторами (W. Thorpe, 1958; Hinde, 1958 и др.), очень наглядно показывает сложное переплетение врожденных и индивидуальноприобретенных компонентов в формировании характера песни у птиц.

Промптов пришел к выводу, что «инстинктивное поведение у птиц есть равнодействующее сложнейшего сочетания прирощенных и условнорефлекторных реакций».

Американские зоопсихологи в лице Лешли (K. Lashely, 1938), Бича (F. Beach, 1937, 1939) и школы бихевиористов ограничивают значение врожденных инстинктивных компонентов в поведении.

Крайнюю точку зрения по вопросу о роли индивидуального опыта в формировании инстинктивного поведения высказал Куо (Z. Kuo, 1922, 1932, 1932а, 1932б, 1932в, 1936). Изучая фор-

мирование отдельных рефлекторных реакций у молодых животных и эмбрионов, этот исследователь приходит к выводу, что еще в эмбриональном периоде происходит обучение отдельным рефлекторным актам.

Наблюдая за эмбрионом цыпленка через отверстие, сделанное в скорлупе, Куо обнаружил у него появление трех основных рефлексов, из которых состоит эта реакция: движения головы, открывания или закрывания клюва и глотания. Им установлено, что после 8-го дня инкубации у эмбриона появляются активные движения головы, сопровождающиеся открыванием и закрыванием клюва, во время которых амниотическая жидкость попадает в рот и эмбрион заглатывает ее. На основании своих исследований Куо приходит к отрицанию существования врожденных, наследственно обусловленных реакций поведения, считая, что они формируются в результате лишь индивидуального опыта. Этот опыт может начинаться даже во время эмбрионального периода.

Однако детально проведенные исследования А. А. Волохова (1951) хотя и показали некоторые черты сходства в общих закономерностях формирования безусловных двигательных рефлексов эмбрионов с условными рефлексами взрослых животных (явление генерализации и специализации), тем не менее доказали наличие специфических закономерностей формирования рефлекторной деятельности эмбрионов разных классов животных.

Вышеприведенные мнения различных исследователей иллюстрируют чрезвычайно большое расхождение в вопросе о роли и взаимодействии врожденного и индивидуальноприобретенного в формировании актов поведения животных. Одну из основных причин существующего разногласия мы видим в том, что различные авторы изучали разные комплексы актов поведения, которые формируются при весьма различном удельном весе врожденных и индивидуальноприобретенных компонентов. Поэтому, определяя эти интегрированные комплексы поведения как инстинкты, авторы и приходят к противоречивым выводам о значении индивидуальноприобретенного опыта в их формировании.

Наше исследование показало, что не только различные акты поведения, но и одни и те же реакции поведения могут формироваться различными путями. В одних случаях ведущими в их формировании оказывались врожденные факторы, в других — индивидуальноприобретенные.

Разберем этот вопрос на конкретных примерах.

Как было показано выше, в формировании пассивнооборонительной реакции собак существенную роль могут играть врожденные компоненты поведения. Однако она может развиваться и под влиянием неблагоприятных, изолированных условий воспитания (Выржиковский и Майоров).

Возникает вопрос о значении врожденных и индивидуально-

приобретенных компонентов в формировании данной реакции поведения. С целью выяснения этого вопроса мы изучили пассивнооборонительную реакцию у собак, отличающихся по своему генотипу и по условиям их воспитания.

Материалом для этого послужили немецкие овчарки и эрдельтерьеры. Особи как той, так и другой породы воспитывались в разных условиях: одна группа собак воспитывалась у частных лиц, где они имели возможность соприкасаться со всем многообразием внешнего мира; другая — в питомниках, где животные находились в значительной изоляции от внешнего мира.

В табл. 4 приведены данные по проявлению и выражению пассивнооборонительной реакции у этих собак.

Таблица 4

Проявление и выражение пассивнооборонительной реакции у собак разных пород, воспитанных в различных условиях

Степень выражения пассивнооборонительной реакции	Эрдельтерьеры				Немецкие овчарки			
	в условиях свободы (у частных лиц)		в условиях изоляции (питомники)		в условиях свободы (у частных лиц)		в условиях изоляции (питомники)	
	кол-во	%	кол-во	%	кол-во	%	кол-во	%
Отсутствует (T ⁰)	34	83,0	65	58,5	32	51,5	7	17,5
Очень слабо выражена (T ¹)	3	7,5	21	19,0	6	10,0	1	2,0
Слабо (T ²)	4	9,5	16	14,5	14	22,5	11	19,0
Ясно (T ³)	—	—	6	5,5	7	11,5	10	17,0
(T ⁴)	—	—	3	2,5	1	1,5	10	17,0
Резко (T ⁵)	—	—	—	—	2	3,0	11	19,0
(T ⁶)	—	—	—	—	—	—	8	14,0
Всего	41	100	111	100	62	100	58	100

Из табл. 4 видно, что, во-первых, у немецких овчарок и эрдельтерьеров, воспитанных в условиях свободы, пассивнооборонительная реакция выражена по-разному. Среди немецких овчарок, воспитанных на свободе, процент особей, имеющих эту реакцию, значительно больше, чем у эрдельтерьеров, причем пассивнооборонительная реакция у них более сильно выражена, чем у эрдельтерьеров. Это отражает врожденную обусловленность данной реакции поведения собак.

Во-вторых, условия изолированного содержания увеличивают как процент проявления, так и степень выражения пас-

сивнооборонительной реакции у обеих исследованных пород собак. Разница как для немецких овчарок, так и для эрдельтерьеров статистически достоверна.

В-третьих, у немецких овчарок при изолированных условиях содержания проявление и выражение пассивнооборонительной реакции усиливается значительно более резко, чем у эрдельтерьеров. На это указывает также то, что вычисленная разница в степени выражения пассивнооборонительной реакции этих пород в условиях изоляции оказалась большей, чем в условиях свободы (и статистически достоверной).

Приведенный факт указывает на то, что изолированные условия воспитания влияют на проявление и выражение пассивнооборонительной реакции в зависимости от генотипа животного.

В целях дальнейшего изучения этого вопроса мы воспитали помет доберман-пинчеров¹ в условиях строгой изоляции. Щенков (5 особей), отнятых от матери, поместили в вольер, забитый доверху досками. Ухаживал за ними только один человек. Такие условия воспитания чрезвычайно благоприятны для формирования пассивнооборонительной реакции. Однако указанная реакция этих щенков, когда они выросли, проявилась в незначительной степени. Она оказалась у них менее резко выраженной, чем у собак других пород, воспитанных в условиях гораздо меньшей изоляции, и по степени выражения приближалась к пассивнооборонительной реакции немецких овчарок, воспитанных в условиях свободы.

Приведенные опыты показывают, что для проявления значительно выраженной пассивнооборонительной реакции необходимо не только строгоизолированное воспитание собаки, но и соответствующая врожденная предрасположенность к формированию данной реакции поведения.

Подводя итог вышеизложенному, можно сказать следующее. Формирование пассивнооборонительной реакции происходит по «взаимодействующей» между влиянием генотипа и внешних условий. При этом врожденные и индивидуальноприобретенные компоненты поведения тесно переплетаются между собой. В одних случаях можно говорить, что данная реакция поведения возникает под ведущим влиянием внешних факторов, в других — врожденных. Однако об этом можно говорить весьма условно и только в самых крайних случаях. На самом же деле исследованный акт поведения возникает как результат теснейшего переплетения

¹ Порода собак, у которых пассивнооборонительная реакция почти не встречается. Среди исследованных 16 доберман-пинчеров, воспитанных в условиях свободы, у 14 совсем не обнаружена пассивнооборонительная реакция, и только 2 собаки проявляли минимальные симптомы этой реакции (Т¹). В то же время среди немецких овчарок, воспитанных таким же образом, 48,5% особей обладали этой реакцией.

врожденных и приобретенных компонентов, интегрированных в единую целостную реакцию.

Выше нами было показано, что активнооборонительная реакция собак имеет врожденную основу. Какова же роль внешних факторов в формировании данного акта поведения?

И. П. Павлов и М. Н. Петрова (1916) указывали на те внешние условия, при которых эта реакция проявляется: «Первое — это ограниченное, а еще лучше уединенное пространство, где находится собака со своим экспериментатором — хозяином». «Второе условие — это ограничение свободы движения, привязь всякого рода». «Наконец, третье условие — это властные, смелые и разнообразные как положительного, так и отрицательного характера движения, действия хозяина по отношению к собаке в указанной обстановке». Данные условия необходимы для проявления уже имеющейся у собаки активнооборонительной реакции.

Возникает вопрос, оказывают ли ограниченные условия, необходимые для проявления активнооборонительной реакции, влияние и на формирование данного акта поведения во время индивидуального развития собаки. С целью выяснения этого вопроса нами был собран материал по влиянию изолированных условий воспитания на формирование активнооборонительной реакции собак различных пород — немецких овчарок и эрдельтерьеров. Сравнивались активнооборонительные реакции собак, воспитанных в условиях свободы (частные лица) и частичной изоляции (питомники). Всего изучено 242 собаки.

Проведенное исследование показало, что при изолированных условиях воспитания у собак уменьшается число случаев проявления и ослабляется выражение активнооборонительной реакции. Как немецкие овчарки, так и эрдельтерьеры, воспитанные в условиях частичной изоляции, оказываются менее злобными, чем особи тех же пород, воспитанные на свободе. Среди обеих пород собак, воспитанных в питомниках, значительный процент особей (40—53%) не обладал активнооборонительной реакцией; и, наоборот, среди тех же пород собак, воспитанных у частных лиц, не обладало активнооборонительной реакцией только 8—16%. Эти данные указывают на то, что для формирования активнооборонительной реакции существенное значение имеет общение собаки с многообразием внешнего мира.

По данным Бере (В. Baege, 1933), наличие «ярости» (wut) может быть обнаружено у щенков уже с первого дня их рождения. Однако активнооборонительная реакция в той форме, в какой она проявляется у взрослой собаки, обнаружена у щенков с 52-го дня.

Согласно исследованиям Менцеля (К. Menzel, 1937), на 19-м дне жизни щенка при внезапном пробуждении его удается наблюдать интенсивную реакцию злобы. Начиная с 5-й недели

щенки во время игр проявляли ясно выраженную активнооборонительную реакцию по отношению друг к другу. Настоящая реакция агрессии по отношению к человеку проявлялась в конце 3-го месяца. Таким образом, эти данные говорят о раннем проявлении у собак данного акта поведения.

Для того чтобы указанная реакция проявилась в полной мере, необходим индивидуальный опыт животного. Щенки, воспитанные в питомнике, где за ними ухаживают одни и те же люди, имеют гораздо меньше возможности проявлять активнооборонительную реакцию, чем щенки, воспитывающиеся у частных лиц.

Изолированное воспитание, являясь неблагоприятным условием для формирования этой реакции поведения, оказывается в то же время важным, а нередко и необходимым условием для проявления уже сформировавшейся активнооборонительной реакции, как на это указывали И. П. Павлов и М. К. Петрова.

Таким образом, окончательное формирование активнооборонительного акта поведения происходит в результате взаимодействия врожденных компонентов поведения, индивидуального опыта и той обстановки, в которой находится в данный момент собака.

Согласно исследованиям Скотта (J. Scott, 1942, 1945), сходная картина проявления активнооборонительного (агрессивного) поведения наблюдается у мышей. Указанный автор установил, что мыши различных линий обладают различной агрессивностью по отношению друг к другу. Это различие обусловлено наследственностью. Однако данный акт поведения в значительной степени может быть изменен под влиянием условий содержания. Если мышь из малоагрессивной линии содержится вместе с агрессивной мышью и подвергается с ее стороны непрерывному нападению, то она тоже начинает проявлять агрессивность и нападает на особей из неагрессивной линии. Эти данные находятся в полном соответствии с тем, что мы нашли у собак; они иллюстрируют значительное влияние индивидуального опыта на проявление активнооборонительного поведения.

Подводя итог результатам изучения врожденных компонентов и внешних условий в формировании пассивно- и активнооборонительных реакций у собак, можно сделать вывод, что как та, так и другая реакция являются результатом тесного взаимодействия врожденных свойств организма и влияния условий, в которых живет и воспитывается собака. Однако в этом отношении между ними наблюдаются значительные отличия. В то время как общение собаки с многообразием внешнего мира приводит к ослаблению пассивнооборонительной реакции, оно же приводит, наоборот, к усилению активнооборонительной реакции. Образно говоря, когда собака при воспитании сталкивается с многообразной обстановкой внешнего мира, она «научается»

быть менее трусливой и более злобной. В этом, так же как и в отношении влияния изолированного воспитания, активно- и пассивнооборонительные реакции оказываются диаметрально противоположными.

Эти данные имеют существенное практическое значение. Они позволяют наметить основные пути, по которым должна проводиться работа по воспитанию служебных собак в питомниках.

Нами (Крушинский, 1952) было указано, что для получения полноценной по поведению служебной собаки необходима, во-первых, строжайшая селекция производителей по их оборонительным реакциям поведения и, во-вторых, соответствующая система воспитания щенков. Для того чтобы не допустить развития пассивнооборонительной реакции и создать условия для формирования активнооборонительной, необходимо максимальное знакомство щенков со всем многообразием внешнего мира.

Рассмотрим взаимоотношение врожденных и индивидуально-приобретенных компонентов поведения на примере формирования аппортировочной реакции у собак.

При соответствующем обучении у собаки может быть выработан навык схватывать и подносить хозяину брошенный или где-либо спрятанный им предмет. Эта реакция широко используется у охотничьих собак для подноса (и особенно выноса из воды) дичи. Она используется и у розыскных собак для подноса проводнику найденных на следу вещей, стреляных гильз и т. д. На этом рефлексе строится прием, при помощи которого санитарные собаки, обнаружив раненых, оповещают об этом своих проводников. Их приучают ложиться около раненых, брать в рот висящий на шее бринзель и, не выпуская его изо рта, бежать к проводнику, оповещая этим о том, что обнаружен раненый.

Мы произвели анализ роли врожденных и индивидуально-приобретенных компонентов в формировании данного акта поведения (Крушинский, 1944).

Первое, что было обнаружено — это чрезвычайно большая изменчивость в быстроте выработки указанного навыка у разных собак. Мы исследовали группу из 15 немецких овчарок, дрессированных на аппортировочному навыку.

Дрессировка производилась по этапам, во время которых собаки обучались: 1) подносить брошенные предметы, 2) брать в зубы висящий на шее бринзель, 3) бежать на определенное место и по команде брать в зубы бринзель, 4) бежать на определенное место и без команды схватывать бринзель.

Таким образом, перед собаками ставились последовательно все более и более сложные задачи, являющиеся модификациями основного приема, связанного с аппортировкой.

В качестве безусловнорефлекторного подкрепления использовали мясо.

В процессе дрессировки выявилась большая изменчивость в быстроте выработки данного навыка. Для одних собак закрепление навыка потребовало от 1—2 (на первом этапе) до 10—15 (на четвертом этапе) занятий. Других 6 собак удалось обучить подносить брошенные предметы (первый этап) после 5—30 занятий, а приемам четвертого этапа эти собаки или вообще не обучились, или обучились после большого (20—50) числа занятий.



Рис. 6. Проявление аппортировочного рефлекса у собаки Анго

Чем объяснить столь большую изменчивость в дрессируемости этому навыку? Можно предположить, что собак (предшествующая жизнь которых нам была неизвестна) уже раньше обучали аппортировке. Однако предшествующим опытом можно объяснить только различие в обучаемости на первом этапе. Приемы трех последующих этапов настолько специальные, что никакой любитель-собаковод не мог обучить им свою собаку. Однако наличие параллелизма в быстроте обучаемости всем четырем этапам дрессировки отрицает значение предшествующего обучения этих собак аппортировке. Следует допустить наличие врожденных особенностей нервной деятельности собак, обуславливающее различие в обучаемости.

На основании многолетнего наблюдения над большим количеством собак мы убедились в том, что встречаются особи, имею-

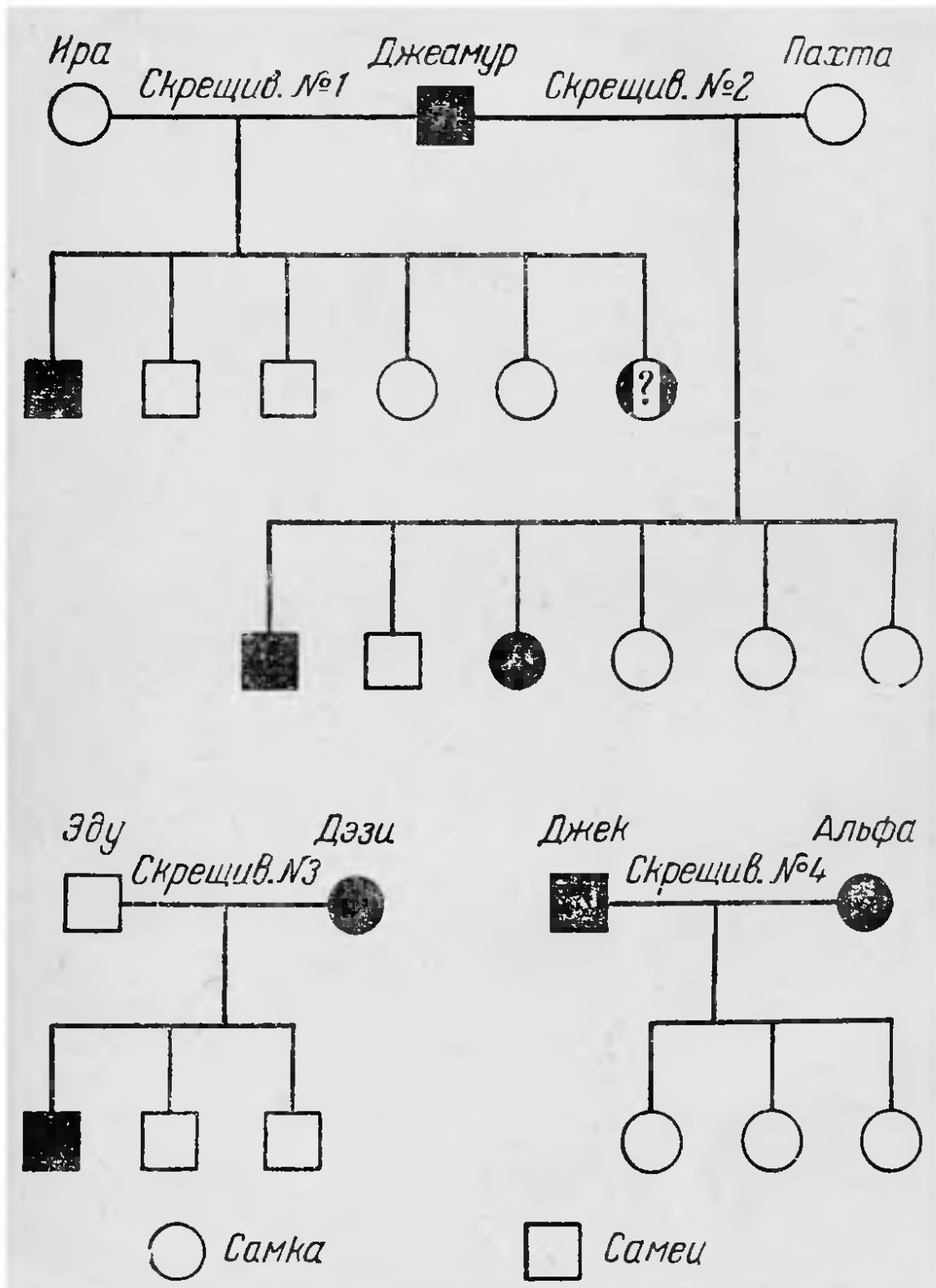


Рис. 7. Наследование апортировочного поведения.
 Черным обозначено наличие апортировочного поведения, белым —
 отсутствие; знаком вопроса (?) — щенок, погибший в возрасте 4 мес.,
 у которого начало проявляться апортировочное поведение

щие стремление постоянно держать во рту различные предметы. Мы обнаружили 13 таких собак. Поведение их весьма характерно. Некоторые особи, схватив предмет и продержав его во рту несколько минут, роняют, затем через несколько минут снова схватывают его. Некоторые же собаки почти постоянно держат во рту какой-либо предмет (рис. 6). Если у такой собаки отнять предмет, который она держит в зубах, она тотчас же находит и схватывает другой.

Необходимо отметить индивидуальные особенности в выражении данного свойства у каждой собаки. Одни держали во рту мелкие предметы (соломинки, стружки, небольшие щепки), другие — крупные деревянные чурки или железные бачки.

Обусловлена ли аппортировочная реакция наследственностью или она является результатом индивидуальноприобретенного опыта, сделавшегося под влиянием тех или других внешних причин стойким (типа навязчивого движения) поведением? Для выяснения этого вопроса мы провели несколько скрещиваний.

Как видно из приведенных родословных (рис. 7), в 3 скрещиваниях из 4 появились потомки с ясно выраженным аппортировочным поведением.

Как ни мал приведенный материал, все же он говорит об очевидной роли врожденных компонентов в формировании этого свойства поведения. Среди многих сотен собак, находящихся в различных питомниках, в которых мы производили свои исследования, это свойство было обнаружено всего у 13 особей. Из них 4 собаки принадлежали к одному и тому же семейству и 2 к другому. При столь редком распространении этого акта поведения вряд ли можно считать случайностью проявление у потомков такого же поведения, какое было у их родителей. Возможность подражания данному акту поведения в пометах, происходящих от Джеамура, совершенно исключается, так как его потомки никогда ни в какое общение с ним не вступали, и тем не менее у 3 особей проявилось ясно выраженное аппортировочное поведение.

Тот факт, что в помете от Альфы II и Джека (собак, которые обладают аппортировочным поведением) ни у одного из 3 потомков не проявилось это свойство, конечно, не может отрицать наследственной обусловленности данного свойства поведения. Он указывает, вероятно, лишь на то, что наследование и наследственное осуществление его не являются достаточно простыми.

Таким образом, приведенный нами материал говорит об очевидной роли врожденных компонентов в формировании данного акта поведения.

В соответствии с этим находятся хорошо известные факты о разной дрессируемости аппортировке различных охотничьих собак. Известно, что пойнтеры гораздо хуже дрессируются ап-

портировке, чем континентальные легавые и спаниели. Среди охотничьих собак имеется даже специально выведенная для аппортировки убитой дичи порода — ретриверы. Собаки этой породы очень легко обучаются аппортировке и обладают еще свойством совершенно не мять подносимую дичь. Ретривер был выведен путем скрещиваний некоторых пород охотничьих собак с лабрадорами¹.

На бóльшую легкость дрессировки ретриверов аппортировке по сравнению с другими породами собак (например, терьеров) указывал Ч. Дарвин, который называл это свойство «естественным навыком приносить обратно своему хозяину тот или иной предмет».

Возникает вопрос, способствует ли врожденно обусловленная склонность к аппортировке выработке у собаки, в процессе ее дрессировки, аппортировочного навыка?

Три собаки, обладавшие этим свойством (Чанг, Альфа, Джульбарс), были дрессированы аппортировке. Две из них (Джульбарс и Чанг) уже с первого дня занятий начали подносить предметы. Третья собака (Альфа) схватывала бросаемые и положенные предметы с первого дня обучения, однако подносить их по команде начала со второго занятия. На дальнейших этапах обучения дрессировались только две собаки (Альфа, Джульбарс). Обе собаки очень легко выдрессировались приемам всех четырех этапов. Альфе для этого понадобилось всего 10, а Джульбарсу — 15 занятий.

Приведенный пример указывает на то, что собаки, имеющие стремление постоянно держать во рту предметы, обучаются самой аппортировке и всему, что с ней связано, чрезвычайно легко.

Является ли легкая обучаемость собак аппортировке проявлением каких-либо общих свойств высшей нервной деятельности, обуславливающих быструю выработку условных рефлексов вообще, или она связана со специальной особенностью нервной системы — безусловным рефлексом схватывания предметов?

Для выяснения этого вопроса мы изучили, насколько быстро вырабатываются условные рефлексы, не связанные с аппортировкой, у собак, имеющих склонность постоянно носить во рту предметы. Быстрота выработки условных рефлексов исследована нами у Джеамура, обладавшего стремлением постоянно носить во рту предметы, в камере для изучения условнорефлекторной деятельности по обычной слюносекреторной методике.

Проведенные опыты показали, что у Джеамура условные рефлексы вырабатывались со средней скоростью. Так, например,

¹ Лабрадор — порода собак, ввезенная в Англию в начале XIX столетия и известная охотникам в качестве очень хороших аппортировщиков.

первый условный рефлекс на метроном 120 ударов в минуту (отставление 30") начал вырабатываться на 6-м опыте (25—30 сочетаний) и значительной прочности достиг на 10-м опыте (58—64 сочетания). Второй условный рефлекс на звонок (совпадающий) выработался после 20 сочетаний. Дифференцировка оказалась хорошей. По типу нервной деятельности собака может быть отнесена к сангвиникам с довольно хорошим тонусом коры головного мозга. Никаких специфических особенностей в условно-рефлекторной деятельности у собаки не обнаружено.

У второй собаки (Чанг), обладавшей стремлением носить предметы и начавшей почти без всякого обучения аппортировать, вырабатывался двигательный условный рефлекс садиться по команде: «сидеть». Одновременно этот рефлекс вырабатывался у другой собаки такого же возраста, воспитанной в тех же условиях, но не обладавшей стремлением к ношению предметов. В качестве безусловных раздражителей применялись нажим рукой на крестец и пищевая подкормка при выполнении команды. Условный рефлекс у обеих собак выработался после (25—29 сочетаний).

Таким образом, у собак, обладающих стремлением к аппортировке, условные рефлексы, не связанные с ней, вырабатываются в пределах обычной нормы. Условные же рефлексы, связанные с аппортировкой, вырабатываются у них исключительно легко.

Следовательно, эта особенность собак имеет врожденную, безусловнорефлекторную природу, а не является проявлением общих типологических свойств высшей нервной деятельности, определяющих быстроту выработки любых условных рефлексов.

Таким образом, аппортировочный акт поведения, которому может быть обучена собака, имеет у некоторых особей безусловнорефлекторные предпосылки к исключительной легкости формирования. При резком выражении этого безусловного рефлекса он проявляется у собак в ответ на действие определенных раздражителей без предварительного обучения. Однако нередко встречаются собаки, которые дрессируются аппортировочному поведению с большим трудом, но и их можно этому обучить. В указанных случаях дрессировка обычно строится не на безусловнорефлекторной реакции схватывания предмета, а на безусловнорефлекторном болевом раздражителе: собаке наносят какое-нибудь болевое раздражение и через несколько секунд вкладывают в рот предмет. Вкладывание в рот предмета сочетается с прекращением действия болевого раздражителя. Через некоторое число сочетаний собака сначала при действии болевого раздражителя, а затем соответствующей команды начинает схватывать в рот подносимый ей предмет.

Таким путем после длительной работы практически у любой собаки может быть выработан условный рефлекс схватывания,

а затем и подноса предметов. Однако пути формирования одного и того же акта поведения в обоих случаях будут совершенно различны. В одном случае он формируется под ведущим влиянием врожденного, безусловнорефлекторного стремления к схватыванию предметов, в другом — индивидуального опыта собаки.

Только в этих крайних случаях можно говорить условно, в одном случае об индивидуальноприобретенном аппортировочном поведении, в другом — о безусловнорефлекторном. У большинства же особей данное поведение формируется при теснейшем взаимодействии тех и других компонентов поведения.

* * *

Приведенный нами экспериментальный материал по формированию оборонительного и аппортировочного поведения показал, что каждый из данных актов поведения может обуславливаться различным сочетанием врожденных и индивидуальноприобретенных компонентов поведения.

С одной стороны, каждый из них может формироваться под ведущим влиянием индивидуальноприобретенного опыта. Это ясно из факта возникновения пассивнооборонительной реакции у животного при неблагоприятных условиях его воспитания или из возможности выработки аппортировочного поведения у дрессируемой этому приему собаки.

С другой стороны, совершенно сходное поведение может сформироваться под ведущим влиянием безусловнорефлекторных компонентов, как это видно на примере проявления пассивнооборонительной реакции у собак, воспитывающихся в условиях свободы, однако имеющих врожденную предпосылку для данного поведения, или проявления ярко выраженной врожденной склонности к аппортировке в определенных семействах собак.

Таким образом, пути формирования актов поведения слагаются при совершенно различных соотношениях индивидуальноприобретенных и врожденных компонентов.

Говоря о большем или меньшем удельном весе врожденных, безусловнорефлекторных компонентов унитарной реакции поведения, мы считаем, что это обуславливается различными пороговыми возбудимости тех нервных центров, которые ответственны за осуществление этих рефлексов. При низкой возбудимости центров безусловных рефлексов животному для формирования соответствующей унитарной реакции требуется длительный индивидуальный опыт. При высокой их возбудимости данная унитарная реакция поведения формируется даже при относительно не-

большом индивидуальном опыте. И, наконец, при очень высокой возбудимости нервных центров, когда создаются условия для формирования в них доминантных очагов возбуждения, определенная реакция поведения будет осуществляться не только в ответ на специфические безусловнорефлекторные раздражители, но и на неспецифические «индифферентные» раздражители.

«Готовность» к определенной реакции в ответ не только на специфические, но и на индифферентные раздражители при наличии доминанты была показана А. А. Ухтомским в его учении о доминанте.

Таким образом, мы считаем, что соотношение между степенью возбудимости безусловнорефлекторных центров и образующихся на их основе временных связей определяет пути формирования унитарных реакций поведения. Наблюдая за поведением животного, мы не можем, строго говоря, ответить на вопрос, является ли оно условно- или безусловнорефлекторным. Только в крайних случаях, когда известно, что его формирование идет под ведущим влиянием врожденных или индивидуальноприобретенных компонентов, можно говорить об условно- или безусловнорефлекторном поведении. В большинстве же случаев трудно определить, какие из компонентов оказались ведущими.

Все это указывает на то, что между актами поведения, формирующимися под ведущим влиянием врожденных или индивидуальноприобретенных компонентов, находится непрерывный ряд переходных ступеней с различным соотношением как тех, так и других, что в ряде случаев не позволяет провести четкую границу между условно- и безусловнорефлекторным поведением.

Подводя итог, можно сказать следующее. Соотношение основных единиц высшей нервной деятельности (условных и безусловных рефлексов) не оказывается строго детерминированным при формировании актов поведения животных. Последние могут формироваться при различном соотношении врожденных и индивидуальноприобретенных рефлексов.

Акты поведения, которые могут формироваться при различном соотношении условных и безусловных рефлексов и имеющие в то же время сходное внешнее выражение, должны быть обозначены специальным термином. Мы называем их унитарными реакциями поведения.

Вводя понятие унитарной реакции, мы даем общую схему взаимоотношения между врожденными и индивидуальноприобретенными компонентами поведения животных (конечно, только для уровня рассматриваемого нами поведения). Наследуются, согласно этой схеме, не те или другие акты поведения животных, а лишь те безусловные рефлексы, на базе которых, при взаимодействии с индивидуальноприобретенными рефлексами, происходит их формирование.

Акты поведения не могут быть ни врожденными, ни индивидуальноприобретенными, они формируются в течение индивидуальной жизни животного в результате теснейшего переплетения врожденных и индивидуальноприобретенных рефлексов. Чем больше удельный вес безусловнорефлекторных компонентов в формировании того или другого акта поведения, тем более четкой должна быть картина его наследования.

Введение понятия унитарной реакции поведения может устранить некоторые из существующих противоречий в вопросе изменчивости инстинктивного поведения под влиянием индивидуальноприобретенного опыта. Одну из причин существующего разногласия по этому вопросу мы видим в том, что различные авторы изучали разные комплексы унитарных реакций поведения, формирующихся при весьма различном удельном весе врожденных и индивидуальноприобретенных компонентов. Называя их инстинктами, они, естественно, приходили к различным выводам о значении индивидуальноприобретенного опыта в их формировании.

Перейдем к вопросу об интеграции унитарных реакций в биологические формы поведения.

Если рассматривать сложные формы поведения (названные нами биологическими формами поведения), при помощи которых животные приспособляются к многообразным условиям существования, то в ряде случаев удается наблюдать, как это многоактное поведение распадается на отдельные компоненты — унитарные реакции. При этом нередко приспособительный характер всего поведения животного оказывается нарушенным.

Так, Бич (F. Beach, 1937), производя небольшие повреждения коры мозга у крыс, установил, что хотя в результате операции весь комплекс «материнского» поведения у них не уничтожается, однако он распадается на отдельные автономные, не связанные друг с другом реакции поведения. Сохраняются и реакции ношения выпавших из гнезда крысят, и чистка крысят, и поднос строительного материала к гнезду. Однако все эти реакции, существуя в отдельности, не обеспечивали целостного адаптационного материнского поведения; такие крысы не могли выращивать свое потомство. Материнская форма поведения оказалась дезинтегрированной, распавшейся на отдельные акты — унитарные реакции поведения.

Сходное явление наблюдал А. Н. Промптов (1946) в гнездо-строительном поведении некоторых птиц, воспитанных в изолированных условиях. У самки зяблика, воспитанной в изоляции, имеются все отдельные реакции гнездостроения, но последовательность проявления их оказывается совершенно нарушенной.

Все это поведение производит впечатление какой-то диссоциации актов, которые у нормальных самок стройно связаны в опреде-

ленную цепь последовательных действий, приобретающих важное биологическое значение в природе» (Промптов, 1946).

Изменение индивидуальноприобретенных компонентов в нормальном поведении животного, происшедшее в одном случае в результате травматизации коры головного мозга, в другом — в результате изолированного воспитания, привело к нарушению целостной биологической формы поведения и ее диссоциации на отдельные акты — унитарные реакции поведения.

Распад целостного поведения с выпадением отдельных унитарных реакций наблюдается и в половой форме поведения у гибридных птиц. Лоренц (K. Lorenz, 1935) описывает случай такого выпадения отдельных реакций у одних особей и проявление их у других.

Так, например, кряковую утку, спарившуюся с метисным селезнем (кряковый × домашняя утка), в период гнездового поиска этот селезень не сопровождал, ибо у него данная реакция отсутствовала. Его заменял кряковый селезень, оказавшийся без утки. Однако каждый раз, совершив поисковый полет, утка возвращалась и ходила со своим метисным селезнем. В данном случае половая форма поведения у метиса оказалась нарушенной (выпала реакция поискового полета). В то же время поисковый полет одиночной утки вызвал соответствующую реакцию у оставшегося без самки крякового селезня, половое поведение которого по отношению к утке выражалось только в виде одной реакции полета с ней во время ее поискового облета.

Сходный пример Лоренц приводит также в отношении гусей. Серая гусыня спарилась с американским гусаком. Однако во время насиживания около нее стоял «на страже» серый гусь, оказавшийся без самки. У американского гусака эта реакция отсутствовала. После вывода гусят гусыня ходила сначала с американским гусаком, а затем, после исчезновения у последнего реакции заботы о потомстве, его опять заменил серый гусак, который стал «заботиться» о гусятах, как о своих собственных. В данном случае в половой форме поведения американского гусака выпали отдельные реакции, свойственные серым гусям. Однако самка, находящаяся без самца, вызывала у гусака своего вида реакции, недостающие у американского гусака.

Половую форму поведения самца кролика удается расчленить на более простые компоненты поведения (Крушинский, 1947). Проведенные нами исследования показали, что при экстирпации всей эрегирующей ткани: пениса и уретры (мочевой пузырь подшивали прямо к коже живота), — или их анестезии (при помощи инъекции новокаина), в поведении самца выпадает рефлекторный акт, приводящий непосредственно к спариванию. Такие самцы гоняются за самкой и делают на нее садку. Однако, впрыгнув на самку, не делают флюктуирующих движений, при-

водящих у нормальных самцов к спариванию. Реагирование на самку в виде акта поведения, направленного к тому, чтобы сделать на нее садку, сохранилось; рефлексорный акт, ведущий к самому спариванию, для которого необходимы, очевидно, периферические импульсы, посылаемые эрегирующей тканью пениса и уретры, выпал. Половая форма поведения оказалась расчлененной на более простые компоненты.

Несомненно, что флюктуирующие движения должны иметь довольно простую безусловнорефлексорную природу. Что же касается до садки на самку, то здесь, видимо, большую роль играет условнорефлексорный компонент поведения. Последнее было ясно показано на быках В. К. Миловановым и П. В. Смирновым-Угрюмовым (1940).

Эти примеры показывают, что в половой форме поведения одни реакции могут выпадать, другие могут быть вызваны, независимо от проявления всей формы полового поведения в целом.

В проведенном выше анализе путей формирования активно- и пассивнооборонительных реакций у собак мы исследовали каждую из данных реакций в качестве самостоятельного акта поведения. Однако среди собак часто встречаются так называемые «злобнотрусливые» собаки, у которых одновременно проявляются и пассивнооборонительная и активнооборонительная реакции поведения.

Поведение злобнотрусливой собаки весьма характерно. При приближении к ней незнакомого человека она издали лает на него, но когда человек подходит на близкое расстояние, собака убегает, а отбежав, продолжает лаять. После этого обычно начинается смена одной фазы оборонительного поведения другой. При резких движениях, дразнении собака бежит к незнакомому человеку, пытаясь его укусить, но, как правило, не добежав, поджимает хвост и убегает. При попытке уйти собака бросается на незнакомца, пытаясь укусить его. Если остановиться и сделать на нее наступательное движение, она сейчас же, поджав хвост, убегает.

Можно по-разному объяснить те физиологические механизмы, которые лежат в основе этого своеобразного поведения собак. Во-первых, можно допустить, что имеется единая оборонительная реакция с двумя фазами своего проявления: одной, направленной на нападение, когда раздражитель не чрезвычайно силен (находящийся на далеком расстоянии человек); другой, направленной на убегание, когда раздражитель чрезмерно силен (человек, находящийся на близком расстоянии). Во-вторых, можно предположить, что поведение злобнотрусливых собак складывается из двух автономнопротекающих унитарных реакций: активно- и пассивнооборонительных, интегрированных в более сложное

многоактное оборонительное поведение, т. е. в биологическую форму поведения. Проведенное нами исследование показало правильность второго объяснения. Оборонительное поведение этих собак удается расчленить на отдельные унитарные реакции поведения (Крушинский, 1945).

Прежде всего мы установили, что пассивно- и активнооборонительная реакции наследуются независимо друг от друга. Возникновение злобно-трусливого поведения у собак происходит в результате случайной комбинации активно- и пассивнооборонительных реакций. Злобно-трусливые особи появляются при скрещивании собак, имеющих активнооборонительную реакцию, с собаками, проявляющими пассивнооборонительное поведение.

При скрещивании злобно-трусливых собак с особями различного оборонительного поведения (активнооборонительного, пассивнооборонительного, злобно-трусливого, без оборонительного поведения) комплекс их характерного оборонительного поведения не наследовался как нечто целое. В каждом помете, полученном от таких скрещиваний, встречались особи с различным оборонительным поведением (рис. 1 и 2). Все это говорит о возможности независимого наследования компонентов, определяющих формирование активно- и пассивнооборонительной реакции.

Кроме генетического анализа, нам удалось найти метод, при помощи которого в физиологическом эксперименте оборонительное поведение злобно-трусливых собак может быть расчленено на отдельные компоненты. Предварительные опыты показали, что инъекция небольших доз морфия (*morphinip muriaticum*—

Т а б л и ц а 5

Действия морфия на собак с различными оборонительными реакциями поведения

Число собак	До инъекции морфия		После инъекции морфия	
	оборонительные реакции	средние показатели шагомера за 1 час	оборонительные реакции	средние показатели шагомера за 1 час
11	отсутствуют пассивнооборонительная	676	отсутствуют без изменения; у 1 собаки — усиление	262
9		2137		987
12	активнооборонительная	1463	у 2 собак исчезновение; у 10 — ослабление	232

0,008—0,04 г) у злобных собак приводит к значительному подавлению активнооборонительной реакции, однако не ослабляет пассивнооборонительную реакцию у трусливых собак. Эффект действия морфия на оборонительные реакции поведения собак проявляется через 20—30 минут и продолжается в течение нескольких часов. При этом снижается общая двигательная активность собак.

Для учета двигательной активности собак был использован механический счетчик движений — шагомер. За 1 час до инъекции на шею собаки укрепляли шагомер, который регистрировал каждое ее движение, затем делали инъекцию морфия и через 20—30 минут снова вешали на 1 час шагомер и производили запись поведения собаки. (Собаки находились в том вольере, в котором они обычно живут.) Результаты опытов сведены в табл. 5.

Из табл. 5 видно, что морфий оказал влияние в основном на собак, обладающих активнооборонительной реакцией. У остальных собак произошло только уменьшение двигательной активности.

Если правильно предположение о том, что в основе обеих оборонительных реакций лежат различные физиологические процессы, то инъекция морфия должна у злоботрусливых собак приводить к ослаблению или даже полному подавлению их активнооборонительной реакции, не изменяя при этом выражения пассивнооборонительной. Результаты опытов по введению мор-

Таблица 6

Результаты инъекции морфия злоботрусливым собакам

Кличка	Показания шагомера за 1 час		Поведение	
	до инъекции	после инъекции	активнооборонительные реакции	пассивнооборонительные реакции
Грей	950	300	ослабление	без изменения
Альма	4000	700	»	»
Рокс	1000	300	»	»
Джек	500	100	»	»
Нелли	1300	500	исчезла	усиление
Аму	1250	300	ослабление	без изменения
Аллюр	2000	2000	»	»
Асхари	700	600	исчезла	»
Леди	500	50	ослабление	усиление
Джилда	1500	50	»	без изменения
Сильва	1000	300	»	»

фия злобнотрусливым собакам (немецкие овчарки) приведены в табл. 6.

Данные табл. 6 свидетельствуют о том, что инъекция морфия расчленяет поведение злобнотрусливой собаки на отдельные компоненты. Она приводит к ослаблению и даже полному устранению активнооборонительной реакции, не ослабляя, а иногда даже усиливая при этом выражении пассивнооборонительной. Представляет интерес описание поведения злобнотрусливой собаки до и после инъекции ей морфия.

Аллюр — немецкая овчарка, самец.

Поведение до инъекции морфия. При моем приближении к вольеру Аллюр (в то время, когда я нахожусь на расстоянии 35—40 шагов от него) начинает лаять, стоя около решетки. Подхожу к самому вольеру, собака стоит около решетки (на расстоянии одного шага от меня) и лает; через 5 сек. отходит с лаем в задний конец вольера, стоит и лает там. Ударяю три раза рукой о сетку, собака подбегает с лаем к переднему концу вольера, но, добежав до решетки, поворачивается и уходит в кабину (закрытое помещение, соединенное с вольером). Стоит, высунув голову из дверцы, и рычит. Отхожу от клетки, собака с лаем выскакивает вслед за мной.

Поведение после инъекции морфия (0,015 г). При моем приближении изда- лека к вольеру Аллюр молча стоит у решетки. При приближении к самому вольеру собака, опустив хвост, молча уходит в глубь вольера; простояв там несколько секунд, уходит в кабину. Ударяю три раза рукой о сетку, собака лает один-два раза и прячется в глубь кабины. Отхожу от вольера, собака не выходит.

Описанные опыты говорят о том, что морфий оказывает различный эффект на оба компонента кажущегося единым оборонительного поведения злобнотрусливых собак.

Все приведенные факты свидетельствуют о том, что поведение злобнотрусливых собак обусловливается наличием двух оборонительных реакций, которые одновременно проявляются в их поведении. Один и тот же раздражитель (незнакомый человек) вызывает одновременно два противоположных акта поведения: стремление к бегству и к нападению. Поведение злобнотрусливой собаки происходит по «взаимодействующей» между двумя этими унитарными реакциями.

Таким образом, вышеприведенные материалы показали возможность расчленения биологической формы поведения на отдельные унитарные реакции. В случае оборонительного поведения собак их поведение конструируется лишь из двух унитарных реакций. Однако более сложные биологические формы поведения, которые встречаются у животных, живущих в естественных условиях, несомненно, конструируются из значительного числа унитарных реакций.

Представления о наличии сложных биологических реакций поведения высказывают некоторые исследователи. Н. А. Рожанский (1946, 1947) приходит к выводу о существовании ряда «биологических рефлексов», представляющих комплексы более про-

стых рефлексов. В отличие от биологических форм поведения они специфически связаны с подкорковостволовой частью мозга, т. е. являются сложными комплексами безусловных рефлексов. Биологические же формы поведения, в нашем понимании, включают в себя наряду с безусловными рефлексами комплексы индивидуальноприобретенных компонентов, которые входят в построение унитарных реакций поведения — тех элементов, из которых в свою очередь строятся биологические формы поведения.

А. Н. Промптов (1948, 1956) говорит о «биокомплексах активности» птиц (например, о пищевом биокомплексе активности), являющихся единой системой движений, адаптивная целостность которой не исчерпывается рефлекторным механизмом составляющих ее частей. При этом врожденные и индивидуальноприобретенные рефлексы оказываются объединенными в единые координированные цепи актов поведения.

Мы полагаем, что между нашими «биологическими формами поведения» и «биокомплексами активности» Промптова принципиальной разницы нет. На основании разного материала и метода анализа мы пришли с ним к сходному представлению об этом этапе интеграции поведения животных. Термин «биологические формы поведения» нам представляется более подходящим, чем термин «биокомплексы активности», так как ряд унитарных реакций, формирующих эти категории поведения, характеризуется не активностью, а, наоборот, полной пассивностью животных.

Например, важнейшим компонентом, входящим в материнскую форму поведения птиц, является реакция, связанная с насиживанием яиц и характеризующаяся полной пассивностью животного. Различные унитарные реакции, проявляющиеся в виде затаивания (при виде врага, при подкарауливании добычи), формирующие соответствующие биологические формы поведения, также характеризуются пассивностью и т. д.

Термин «биокомплекс активности» подчеркивает необходимость определенной активности животного, и такие акты поведения, как выше названные, как будто выпадают из характеризуемого этим термином круга явлений.

Тинберген (N. Tinbergen, 1950, 1955) в своей системе построения различных уровней организации инстинктивного поведения исходил из выдвинутого Крэггом, а затем расширенного Лоренцом представления о наличии у животных ненаправленного импульсивного поискового поведения (*appetitive behaviour*). Импульсивное поведение заканчивается завершающим (*consumatory*) поведением, т. е. реакцией на определенный раздражитель.

Согласно представлению Тинбергена, нервный центр, который ответствен за импульсивное поведение в возбужденное состояние

приходит под влиянием ряда интероцептивных или экстероцептивных раздражений и индуцируется при возбуждении других центров нервной системы (пищевого, полового и др.). При действии на животное специфического раздражителя активируется система «врожденного освобождающего механизма» (Innate Releasing Mechanism), до этого блокирующая возможность дренажа возбуждения от центра, и начинается ненаправленное импульсивное поведение. Когда животное, проявляющее это поведение, встречается со специфическим раздражителем, снимается блок от центров более низкого уровня, пока вся цепь не закончится завершающим поведением (хищник ловит свою жертву; самец колюшки после миграции в район нереста, выбора места для гнезда, его постройки и «зазывания» туда самки оплодотворяет икру).

Вся интегрированная совокупность описываемых Тинбергенем актов поведения животных относится, согласно нашему представлению, к той категории, которую мы определяем как биологическую форму поведения. Отдельные элементы этой цепи являются унитарными реакциями поведения. Все они проявляются на фоне определенного доминантного очага возбуждения в центральной нервной системе. Мы считаем, что едва ли есть физиологические основания для разделения отдельных реакций на импульсивные и завершающие. Единственное различие между этими реакциями — последовательность их наступления. Конечно, реакция излавливания жертвы не может предшествовать поисковой реакции. Как те, так и другие наступают в ответ на определенные внешние раздражения. Реакция миграции колюшки из глубоких водоемов в мелкие и поиск места для постройки гнезда, которые определяются Тинбергенем как «импульсивное поведение», осуществляется в результате действия определенных внешних раздражителей, а также удлинения светового дня и повышения температуры воды. Поэтому мы не видим оснований рассматривать те акты поведения, которые определяются вышеуказанными авторами как «импульсивное поведение», в качестве принципиально отличных реакций от других реакций поведения и тем более считать, что в основе их осуществления лежит возбуждение каких-то особых высших центров.

Мы полагаем, что все эти реакции, формирующиеся при различном удельном весе врожденных и индивидуально-приобретенных компонентов, интегрированы в биологические формы поведения, отвечающие различным биологическим фазам жизни организма.

Согласно нашему представлению, биологическое значение того, что сложные формы поведения животных конструируются из отдельных унитарных реакций, заключается в следующем. Ж и в о т н ы е п р и с п о с а б л и в а ю т с я к о в с е

му¹ многообразию конкретных условий не при помощи биологических форм поведения в целом, а посредством отдельных унитарных реакций. При этом достигается возможность в случае изменений условий существования переорганизовать не всю биологическую форму поведения, а только те реакции, которые необходимы для адаптации к новым условиям жизни. Однако биологическая форма поведения, конструируясь в результате интеграции отдельных унитарных реакций, не является простой суммой последних. Это видно из того, что проявление той или иной унитарной реакции зависит от биологической формы поведения, которая доминирует в данный момент в поведении животного.

Брюль (Brüll, 1937), исследуя поведение хищных птиц (соколов, ястребов), показал, что их реакции поведения изменяются в зависимости от той территории, на которой в данный момент находится птица. Поведение птицы на «территории гнезда» (район вокруг гнезда) резко отличается от ее поведения на «территории добычи» (район, где производится охота). В районе гнезда они не охотятся. Около гнезда ястребов кормятся и гнездятся птицы, за которыми эти же хищники охотятся вне района гнезда.

Согласно нашему представлению, в районе гнезда у птицы доминирует материнская форма поведения, и поэтому раздражители, обычно вызывающие реакцию, связанную с пищевой формой поведения, затормаживаются (в результате отрицательной индукции).

На появление «врага» (например, человека) ястреб также реагирует совершенно различно в зависимости от того, на какой территории он находится. Если «враг» оказывается на «территории добычи», ястреб от него улетает, если он появляется на «территории гнезда» в период выкармливания птенцов, птица летает вокруг «врага» с «предостерегающим» криком, а в некоторых случаях даже нападает на него. В данном случае один и тот же раздражитель вызывает у птицы пассивно- или активнооборонительную реакцию в зависимости от того, на фоне какой биологической формы поведения он действует. При доминировании материнской формы поведения, которая проявляется в поведении птицы вблизи гнезда с птенцами, те раздражители, которые обычно вызывают пассивнооборонительную реакцию, приводят к проявлению активнооборонительной.

Приведенные примеры иллюстрируют высказанное положение о том, что биологическая форма поведения, конструируясь как результат интеграции целого ряда унитарных реакций, обуславливает проявление или торможение последних.

Мы полагаем, что проявление биологической формы поведе-

ния связано с возникновением в центральной нервной системе определенного очага стойкого повышения возбудимости — доминанты, в том смысле, как ее понимал А. А. Ухтомский (1923).

Рассматривая значение принципа доминанты, Ухтомский (1945) подчеркивал, что накапливающаяся длительная стационарная активность центров нервной системы, приводящая к снижению порогов возбудимости одних реакций и торможению других, является механизмом, обеспечивающим стабильность поведения животного соответственно основным биологическим фазам его жизни.

Биологическая форма поведения является, как мы полагаем, внешним проявлением наличия стойкого очага повышенной возбудимости в центральных отделах нервной системы, который приводит к возможности наиболее легкого возникновения одних унитарных реакций поведения и торможения других. Те унитарные реакции поведения, которые проявляются на фоне такого очага повышенной возбудимости, конструируют соответствующую ему биологическую форму поведения. Однако сам очаг возбудимости, возникающий под влиянием как внешних, так и внутренних раздражителей, обуславливает то, какие унитарные реакции могут проявляться в данный момент в поведении животного.

Рассматривая причины, лежащие в основе возникновения того или другого очага стойкого повышения возбудимости в центральной нервной системе, приводящего к проявлению определенной биологической формы поведения, необходимо указать на роль гуморальных факторов.

Так, половая форма поведения с совокупностью составляющих ее унитарных реакций проявляется на фоне повышенного содержания в крови половых гормонов (Завадовский М. М., 1922; Бич, 1948; Rosenblatt a. Aronson, 1958 и др.); пищевая форма поведения возникает в результате гуморальных сдвигов в крови («голодной крови»), создающих очаг стойкого повышения возбудимости в определенных отделах центральной нервной системы. Материнская форма поведения (как у птиц, так и у млекопитающих) со всей совокупностью конструирующих ее унитарных реакций также находится в зависимости от гормональных факторов (Ceni, 1927, 1929; Erhardt, 1929; Wiesner and Sheard, 1933; Riddle, 1931, 1935 и др.). Видимо, гормоны играют существенное значение и в формировании птенцового поведения. Как показали исследования Ю. А. Васильева (Васильев, 1941), экстирпация щитовидной железы приводит к длительному сохранению птенцового поведения.

Приведенные факты указывают на то, что формирование биологических форм поведения осуществляется при теснейшем участии гормональных факторов. В то же время едва ли возможно, чтобы отдельные унитарные реакции формировались

при участии специфических гормонов. Только на фоне проявления биологических форм поведения гуморальные факторы оказывают влияние и на отдельные унитарные реакции поведения.

Таким образом, при конструировании биологических форм поведения из отдельных унитарных реакций происходит сложное взаимодействие части и целого. Отдельные унитарные реакции, формируя биологическую форму поведения, сами в своем проявлении зависят от последней. Все это дает нам право рассматривать биологические формы поведения не как суммы отдельных унитарных реакций, а как целостные, сложные уровни интеграции поведения.

В заключении настоящей главы остановимся на рассмотрении, под углом зрения развиваемых нами положений, тех физиологических механизмов, которые положены представителями этологического направления Лоренцом и Тинбергенем в основу инстинктивного поведения.

Основным в концепции этих авторов является допущение наличия системы «врожденных освобождающих механизмов» («блоков»), препятствующих дренажу импульсов из возбужденного центра и спонтанной его разрядке, приводящей к осуществлению реакции «вхолостую».

Несомненно, что под влиянием интероцептивных и экстероцептивных раздражений и гуморальных факторов может повыситься возбудимость тех или иных центров нервной системы. Однако трудно допустить, чтобы специфический раздражитель (например, пища) вызывал бы поток импульсов по эфферентным путям от возбужденного центра (пищевого) в результате устранения «блока», препятствующего этому.

Как было показано А. А. Ухтомским, если в определенной центральной группе общего нервного пути успевают сложиться стационарное возбуждение, которое обеспечивает снижение порогов возбудимости в отношении текущих импульсов, происходит облегчение для разрядов возбуждения в соответствующие эффекторы. Поэтому при наличии доминанты в определенном центре (например, в половом) должно происходить снижение порогов для импульсов, которые идут от рецепторов, воспринимающих специфические раздражители (признаки особей другого пола).

Однако в некоторых случаях эти специфические раздражители оказываются, видимо, недостаточными. Тогда реакция осуществляется лишь при наличии дополнительных неспецифических раздражителей, как на это указал Армстронг (E. Armstrong, 1950), критически разобравший представления Лоренца. Например, речные чайки, содержащиеся в неволе, спариваются между собой только при появлении какого-либо необычного объекта. Подобные факты трудно объяснить с позиции Лоренца и

Тинбергена о действии раздражителя по принципу «ключа к замку». Какой раздражитель явился здесь «ключом», устранившим блок для дренажа возбуждения из полового центра?

Однако это явление полностью отвечает учению о доминанте. Очевидно, неспецифический раздражитель оказал действие в результате суммирования возбуждения от неспецифического раздражителя с возбуждением доминантного центра, порог возбудимости которого без этого суммирования был недостаточно низок для осуществления реакции в ответ на специфический раздражитель.

С другой стороны, если возбудимость доминантного центра чрезвычайно высока, его «готовность» к рефлекторному ответу определяет возможность реакции на неспецифический раздражитель. «Эта «готовность» к определенной реакции, или «тенденция» к реакции, разрешающаяся по поводу действия индифферентных раздражений, и есть выражение доминанты, перенесенной в данный момент на определенные центры» (Ухтомский, 1926). Описанная Лоренцом реакция «вхолостую» и есть, очевидно, ответ на какой-нибудь подчас незамеченный наблюдателем неспецифический раздражитель, возбуждение от которого протекает по эфферентному пути того центра, где в данный момент образовалась доминанта.

На значение «индифферентных» раздражений в проявлении реакции «вхолостую» при чрезвычайно низком пороге раздражения указывает в одной из своих последних работ и сам Лоренц (1956б).

Таким образом, мы считаем, что описанные представителями этологического направления факты можно объяснить уже известными физиологическими закономерностями деятельности нервной системы; они не нуждаются в гипотетическом допущении системы блокирующих механизмов и спонтанного оттока возбуждения через прорванные блоки, обуславливающего проявление реакции «вхолостую».

На основании развиваемого нами представления об унитарных реакциях и биологических формах поведения можно дать иное объяснение вопросу об изменяемости инстинктивных актов под влиянием индивидуального опыта, чем то, которое дают представители этологического направления.

Поскольку в основе различных унитарных реакций и биологических форм поведения, которые могут быть отождествлены с инстинктивными актами поведения, лежит различное соотношение условно- и безусловнорефлекторных компонентов поведения, то вопрос об изменяемости инстинктов под влиянием индивидуального опыта должен быть решен положительно.

В тех случаях, когда осуществление определенного акта поведения (например, питья воды у голубей) протекает, видимо, в

основном при участии безусловнорефлекторных компонентов, роль индивидуального опыта незначительна. Рассмотрение таких актов поведения может привести к представлению о независимости формирования инстинктивных актов поведения от индивидуального опыта.

С другой стороны, если рассматривать изменяемость актов поведения, формирующихся при большом удельном весе индивидуальноприобретенных компонентов поведения (например, при формировании песни у самцов некоторых видов птиц-имитаторов), можно сделать вывод о чрезвычайно большой изменяемости инстинктов под влиянием индивидуального опыта и даже прийти к заключению о том, что врожденные компоненты вообще не играют никакой роли в формировании инстинктивных актов поведения.

Однако, исходя из того положения (Крушинский, 1947, 1948), что поведение всегда формируется из взаимодействия врожденных и индивидуальноприобретенных компонентов, оба эти заключения едва ли можно считать правильными.

Мы полагаем, что развиваемое нами представление об унитарных реакциях и биологических формах поведения позволяет облегчить понимание взаимоотношения врожденных и индивидуальноприобретенных компонентов в формировании инстинктов и навыков.

ГЛАВА II

ФОРМИРОВАНИЕ ПОВЕДЕНИЯ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ОСНОВНЫХ СВОЙСТВ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

И. П. Павлов показал, что несмотря на все многообразие поведения животных можно выделить определенные типы нервной деятельности. «Но так как наше и высших животных поведение определяется, управляется нервной системой, то есть вероятность свести указанное разнообразие на более или менее ограниченное число основных свойств этой системы с их комбинациями и градациями. Таким образом получится возможность различать типы нервной деятельности, т. е. те или другие комплексы основных свойств нервной системы»¹.

Исследования, проведенные в павловских лабораториях, показали, что различие в свойствах нервной системы лежит в основе различных типов условнорефлекторной деятельности животных. Однако зависимость между всем многообразием особенностей поведения животных и типологическими свойствами изучена пока очень слабо. В то же время разработка этого вопроса должна иметь большое значение для установления закономерности формирования поведения животных, потому что один из возможных путей регуляции поведения (как в норме, так и в патологических случаях), несомненно, может осуществляться посредством воздействий на основные свойства нервной системы, определяющие тип нервной деятельности животного.

Мы изучали формирование актов поведения в зависимости только от двух основных свойств нервной системы: ее силы и степени возбудимости. Хотя указанные свойства нервной системы не охватывают других функциональных особенностей, которые характеризуют ее деятельность (равновесие и подвижность процессов возбуждения и торможения), мы тем не менее сознательно

¹ И. П. Павлов. Двадцатилетний опыт..., стр. 651.

ограничили себя изучением только этих свойств. Причины, побудившие нас изучать формирование поведения в зависимости от основных свойств нервной системы, а не от типа нервной деятельности, следующие.

Во-первых, нам казалось правильнее начать изучение зависимости формирования поведения не от заведомо комплексного свойства высшей нервной деятельности — типа, а от более простых особенностей нервной системы животного.

Во-вторых, используя генетический метод для комбинирования различных особенностей нервной деятельности, мы старались выделить те свойства нервной системы, которые могут наследоваться наиболее просто. Тип же нервной системы не может наследоваться просто.

В-третьих, оценка типа нервной деятельности каждой собаки по тем тестам, которые используются в павловской школе, требует чрезвычайно длительного времени, исчисляемого месяцами. Отдельные же свойства нервной системы могут быть изучены гораздо быстрее.

Среди собак наблюдается значительное различие в степени их подвижности, активности. «Одни из них в высшей степени реактивны, подвижны и общительны, т. е. как бы чрезвычайно возбудимы и скоры. Другие совершенно наоборот: мало реактивны, мало подвижны, мало общительны, т. е. вообще как бы мало возбудимы и медлительны»¹. Это описание внешнего поведения, данное Павловым для собак, может быть применено и по отношению к другим животным. Исследователи, изучающие поведение, применяют всевозможные методы для регистрации подвижности животных. Широко используют вращающиеся колеса, снабженные счетчиками, учитывающими двигательную активность крыс; сконструированы специальные клетки с подвижным дном, регистрирующие двигательную активность собак, и т. д.

Большинство исследователей, изучающих двигательную активность животных, для характеристики этого свойства употребляет термин «активность», или «спонтанная активность». Хотя это понятие характеризует лишь поведение животного, оно тем не менее отражает проявление общих свойств нервной системы, поэтому мы сочли возможным различие в двигательной активности животных свести к разной степени общей возбудимости нервной системы. Животные, обладающие высокой возбудимостью нервной системы и соответственно с этим низким порогом раздражения, должны реагировать на гораздо большее число тех многообразных раздражителей, которым постоянно подвергается нервная система, чем животные, обладающие малой возбудимостью

¹ И. П. Павлов Двдцатилетний опыт..., стр. 657—658.

и соответственно более высоким порогом раздражения. Отсюда и то различие в двигательной активности, которое наблюдается между отдельными особями.

С одной стороны, мы имеем крайне возбудимых животных, характеризующихся повышенной двигательной активностью, которые бурно реагируют на все внешние раздражители; с другой — маловозбудимых, характеризующихся малой двигательной активностью. Между этими крайними вариантами имеется непрерывный ряд чисто количественных переходов.

На наличие количественных различий в степени возбудимости четко указывает Л. А. Орбели (1945). «Можно себе представить животное, у которого слабый и сильный раздражители вызывают слабое возбуждение; можно себе представить животное, у которого раздражение всегда принимает значительную силу, и можно себе представить животное с средней силой возбудительного процесса»¹.

Соответственно со всем вышесказанным под различной степенью возбудимости мы понимаем различное количественное выражение функционального уровня нервной системы, определяющего активность животного в ответ на всю сумму внешних и внутренних раздражений, которым подвергается организм в каждый момент своего существования.

Рассматривая формирование поведения в зависимости от общей возбудимости нервной системы, оцениваемой по сумме движений, делаемых животным за определенный отрезок времени, мы вполне сознаем, что одна двигательная активность не может полностью отразить степень возбудимости нервной системы изучаемого животного. Она может проявляться и по другим эфферентным путям. Тем не менее мы считаем, что двигательная активность наиболее приемлема для характеристики степени общей возбудимости нервной системы. Это подтверждается и тем, что в условнорефлекторном поведении двигательный компонент, по сравнению с секреторным, является более устойчивым.

К этому же выводу приходит П. К. Анохин, применяя метод активного выбора у собак (Анохин, 1932). В другой его работе (Анохин и Стреж, 1933) указывается, что «двигательный компонент общей пищевой реакции как наиболее подвижный и с наиболее низким порогом возбуждения может наличествовать там, где все остальные, по преимуществу вегетативные проявления, уже отсутствуют».

¹ Л. А. Орбели. Лекции по вопросам высшей нервной деятельности. М.—Л., 1945, стр. 96.

Различия в двигательной активности животных в значительной степени обуславливаются врожденными функциональными свойствами нервной системы. Утсурикава (W. Utsurikawa, 1917) изучал различие в поведении крыс инбридированной и аутбридированной линий. Регистрация двигательной активности показала, что крысы аутбридированной линии были более активны, менее дики и менее реактивны по отношению к звуковым раздражителям. Рундквист (E. Rundquist, 1933), Броди (E. Brody, 1943, 1950) показали, что можно с успехом применять селекцию для выведения линий крыс, отличающихся по своей двигательной активности.

В работах М. П. Садовниковой-Кольцовой (1934, 1938¹) показано, что дикие крысы обладают более высокой активностью, чем лабораторные. Гибриды первого поколения, полученные от скрещивания диких и лабораторных крыс, по своей активности оказались промежуточными между обеими родительскими формами.

Сходные результаты получены и на собаках. Л. Адамец (1930) указывает, что в Моравии чрезвычайно возбудимых английских пойнтеров, очень быстро «работающих» во время охоты и поэтому скоро утомляющихся, скрещивают с менее возбудимыми немецкими легавыми. Гибриды оказываются менее возбудимыми, чем пойнтеры, но более возбудимыми, чем легавые.

Андерсон (O. Anderson, 1939, 1941), используя методику учета возбудимости собак при помощи шагомера, указывает, что суточная активность различных пород весьма различна. По этому свойству были выделены три группы собак. К наиболее возбудимой, активной группе принадлежат немецкие овчарки, арабские борзые и спаниели; к группе со средней активностью — английские бульдоги, таксы и пекинские собаки; к малоактивной группе — французские гончие.

Были получены гибриды между различными породами собак. По возбудимости гибриды первого поколения оказались промежуточными между крайними родительскими формами. Большинство гибридов второго поколения приближалось по этому свойству к гибридам первого поколения, однако встречались особи и с очень высокой и, наоборот, очень низкой двигательной активностью. Это указывает на происшедшее расщепление.

Приведенные данные о наследовании у крыс и собак различной степени активности, в основе которой лежит различная возбудимость нервной системы, показывают несомненную роль врожденных факторов в возникновении индивидуальных различий в данном функциональном свойстве организма. Вероятно, повышен-

¹ См. литературу М. П. Кольцова, 1938.

ная возбудимость частично доминирует над малой возбудимостью.

Значение степени возбудимости нервной системы в поведении животных может быть выяснено двумя методами: 1) искусственным изменением степени возбудимости нервной системы с последующим изучением изменения поведения; 2) сравнением поведения животных, обладающих различной возбудимостью.

Большинство авторов рассматриваемый вопрос изучали путем установления зависимости между степенью возбудимости животных и ходом выработки индивидуальноприобретенных навыков.

В школе И. П. Павлова широко применяют фармакологические препараты, изменяющие возбудимость нервной системы. В этом отношении наиболее хорошо изучен кофеин.

Изучение влияния кофеина на высшую нервную деятельность началось с исследования П. М. Никифоровского (1910, 1911), который показал, что применение указанного препарата в небольших дозах приводит к повышению возбудимости. Согласно мнению автора, тормозные процессы при этом не меняются. Результатом усиления процесса возбуждения является увеличение интенсивности условнорефлекторных ответов и растормаживание дифференцировок.

В дальнейшем было выяснено, что кофеин усиливает процесс возбуждения (Зимкин, 1928; Линдберг, 1935), причем степень усиления зависит как от дозы применяемого вещества, так и от состояния нервной системы животного. Во-первых, оказалось, что слишком большие дозы кофеина, резко увеличивая процесс возбуждения, вызывают запредельное торможение (Линдберг, 1935; Клещов, 1938; Зевальд, 1938). В результате происходит уже не увеличение условных рефлексов, а, наоборот, их угнетение.

Во-вторых, было показано, что действие кофеина на процесс возбуждения находится в большой зависимости от типологических свойств нервной системы. У животных слабого типа нервной системы к увеличению условных рефлексов приводит применение только небольших доз этого вещества; большие же дозы уменьшают условнорефлекторную деятельность (Клещов, 1938). Точно так же при ослаблении нервной системы в результате непосильной нервной работы, кастрации (Петрова, 1936) или старения (Павлова А. М., 1938) только небольшое повышение возбудимости, полученное при применении малых или средних доз кофеина, приводит к увеличению условных рефлексов. Введение больших доз угнетает их.

Изучение других веществ, повышающих возбудимость нервной системы: стрихнина (Никифоровский, 1910; Журавлев, 1938; Пышкина, 1939) и кокаина (Журавлев, 1938) — показало,

что эти вещества увеличивают как условные, так и безусловные рефлексы.

Исследования, посвященные изучению влияния эндокринных факторов на ход выработки условных рефлексов, дали сходные результаты. Работы, проведенные в павловской школе А. Вальковым (1925), М. К. Петровой (1936), Л. О. Зевальдом (1947) и другими, а также опыты, предпринятые по инициативе Стокарда (Stockard, 1941) и выполненные Андерсоном (1941), показали, что экстирпация гипофиза, щитовидных и паращитовидных желез, надпочечников приводит к значительному снижению величины условных рефлексов. Инъекция же гормонов передней доли гипофиза, паращитовидных и щитовидной желез и адреналина приводит к увеличению условных рефлексов. Разбирая вопрос о механизме действия этих гормонов на условнорефлекторную деятельность, некоторые авторы (например, Андерсон) прямо указывают, что гормоны действуют через изменение возбудимости нервной системы животного.

Таким образом, работы, в которых применялись вещества, изменяющие возбудимость нервной системы, показали, что условно- и безусловнорефлекторная деятельность животного зависит от степени возбудимости нервной системы. Повышение возбудимости в пределах, не вызывающих запредельного торможения, приводит к усилению как условно-, так и безусловнорефлекторной деятельности.

Изучение зависимости между степенью возбудимости нервной системы (оценивавшейся по двигательной активности животного) и успехом выработки индивидуальноприобретенных навыков дало сходные результаты. Исследования Ширли (M. Shyrley, 1928); Лигона (Ligon, 1929), Тутле и Дайксхорна (цит. по Anderson and Smith, 1932) показали довольно высокие коэффициенты корреляции (+0,40—+0,63) между величиной двигательной активности и быстротой выработки условных рефлексов пробежки лабиринта. Рундквист и Херон (E. Rundquist a. W. Heron, 1935), исследуя 17-е поколение определенной линии крыс, отбираемое по признаку высокой двигательной активности, приходят к выводу, что возбудимые, активные животные обучаются в лабиринте лучше, чем маловозбудимые.

Хемфри и Уорнер (E. Humphrey a. L. Worner, 1934), исследуя дрессируемость большого количества собак в питомниках служебного собаководства Швейцарии, нашли, что наиболее хорошо дрессирующиеся особи оказались высоковозбудимыми. Из 254 хорошо дрессированных собак 70% оказались повышенно-возбудимыми, а из 96 наиболее плохо поддающихся дрессировке собак только 33% оказались повышенно-возбудимыми. Коэффициент корреляции между возбудимостью и дрессируемостью оказался равным $+0,40 \pm 0,03$.

Проведенные нами исследования на 271 собаке также показали ясную корреляцию между степенью возбудимости и успехом выработки двигательного условного рефлекса. Возбудимость собак измерялась при помощи шагомера. Исследования проводились на голодных собаках (в часы их вечерней кормежки).

Собаку привязывали на 1,5-метровый поводок к вбитому в землю приколу. На шею ей вешали шагомер. Хозяин (постоянно ухаживающий за собакой человек), держа в руках бачок с кормом, давал собаке лизнуть его, затем, подзывая собаку, отбегал от нее на 10—15 м и в течение 2 мин., показывая корм, подзывал к себе собаку. Все собаки в большей или меньшей степени приходили в возбужденное состояние: они метались, рвались к хозяину, большинство из них возбужденно лаяло. Эти движения суммарно учитывались шагомером. Наблюдалась огромная вариация в интенсивности двигательного возбуждения собак; она колебалась от 10 до 360 движений, делаемых собакой за 2 мин.

Исследуемые собаки дрессировались во время войны по противотанковой или связной службе. У собак противотанковой службы вырабатывался условный рефлекс, по команде бежать к идущему танку. Собаки службы ПТ1 пролезали между гусеницами танка; собаки службы ПТ2, добежав до танка, обегали его с одной из сторон. Оценку результата выработки условных рефлексов давали на основе учета всего периода обучения собаки. Качество работы собак оценивалось по 4-балльной системе (отлично, хорошо, посредственно и плохо).

В табл. 7 приведены коэффициенты корреляции между степенью возбудимости (измеряемой при помощи шагомера) и качеством работы собаки.

Т а б л и ц а 7

Корреляция между степенью возбудимости собак и успехом выработки двигательных условных рефлексов

№ группы	<i>n</i>	Коэффициент корреляции $r \pm m_r$	Достоверность корреляции r/m_r
1 (связные)	56	+0,43 ± 0,10	4,30
2 (ПТ1) . .	100	+0,33 ± 0,09	3,67
3 (ПТ1) . .	54	+0,52 ± 0,10	5,20
4 (ПТ2) . .	61	+0,58 ± 0,08	7,25

Из табл. 7 видно наличие положительной зависимости между степенью возбудимости собак и успехом выработки индивидуальноприобретенного навыка. Повышенновозбудимые собаки вырабатывают индивидуальноприобретенные навыки лучше, чем маловозбудимые. Это особенно ясно видно при сравнении успе-

ха дрессировки высоковозбудимых и мало возбудимых собак (табл. 8).

Таблица 8

Успех выработки индивидуальноприобретенных навыков у повышенно- и мало возбудимых собак

Оценка успеха выработки навыка	Резко возбудимые собаки (дающие больше 300 ударов шагомера за 2 мин.)						Мало возбудимые собаки (дающие меньше 60 ударов шагомера за 2 мин.)					
	гр. № 1 связанные	гр. № 2 ПТ1	гр. № 3 ПТ1	гр. № 4 ПТ2	всего	%	гр. № 1 связанные	гр. № 2 ПТ1	гр. № 3 ПТ1	гр. № 4 ПТ2	всего	%
Отлично	2	3	2	6	13	34,5	0	0	0	0	0	0
Хорошо	6	8	0	4	18	47,5	0	2	0	0	2	9,0
Посредственно	0	5	0	0	5	13,0	1	2	3	0	6	27,0
Плохо	1	1	0	0	2	5,0	2	6	4	2	14	64,0

Таблица 9

Влияние искусственного повышения возбудимости на дрессируемость собак службы ПТ1

№ п/п	Кличка собаки	Балловая оценка работы собак до начала дачи препарата	Ежедневная доза препарата (в г)	Продолжительность опыта (в днях)	Кол-во препарата, полученного за время опыта	Балловая оценка работы к концу опыта
1	Тобо	3	тиреоидин 5—10 кофеин 0,5	5	тиреоидин 30 кофеин 2,5	5
2	Орел	2	тиреоидин 5 кофеин 1	8	тиреоидин 40 кофеин 8	5
3	Марта	2	тиреоидин 5 кофеин 0,5	4	тиреоидин 10 кофеин 2	2
4	Тинта	2	тиреоидин 5—15,0	7	тиреоидин 60	2
5	Дайк	2	» 5	6	» 30	5
6	Рем	2	» 5—10	17	» 80	2+
7	Трильби	2+	» 5	11	» 55	3+
8	Эма	2	» 5—30 кофеин 1—1,5	31	» 355 кофеин 11	5

Данные табл. 8 иллюстрируют различие в формировании индивидуальноприобретенного поведения у повышенно- и мало-возбудимых собак. Среди повышенно-возбудимых собак большой процент особей работало хорошо и отлично, и, наоборот, среди мало-возбудимых животных подавляющее большинство особей работало плохо. Из 22 мало-возбудимых собак ни одна не получила оценку «отлично», и только 2 собаки имели оценку «хорошо».

При оценке качества работы дрессированных собак значение имеет, помимо соотношения между правильными исполнениями и отказами, также темп и четкость выполнения навыка. Четкость выполнения приема особенно важна при противотанковой службе ПТ1, когда собака, добежав до двигающегося танка, должна без всякой задержки проскочить между его гусеницами. Чтобы без задержки пролезть под танком, собака должна затормозить естественную боязнь такого сверхсильного раздражителя, какдвигающийся на нее с большой скоростью танк.

Можно было ожидать, что оцениваемая нами при помощи шагомера степень возбудимости собак в основном определяет различный темп выполнения приема. Однако проведенный анализ показал, что не только темп пробежки собаки, но и четкость реакции пролезания под танком (обусловленная легкостью, с которой собака затормаживает боязнь танка) находятся в ясной корреляции со степенью ее возбудимости (коэффициенты корреляции соответственно равны $+0,55 \pm 0,10$ и $+0,57 \pm 0,09$).

Обнаружив, что повышенная возбудимость находится в положительной зависимости с хорошей дрессируемостью противотанковых собак, мы поставили опыты для выяснения возможности улучшения дрессируемости плохо обучающихся собак, искусственно повышая возбудимость их нервной системы. Для этого были использованы кофеин (бензойнонатриевая соль) и тиреоидин. Опыты были поставлены на 8 плохо дрессированных противотанковой (ПТ1) службе собаках, с низким темпом работы, часто отказывавшихся пролезать под танком (табл. 9).

Как видно из табл. 9, применение тиреоидина и кофеина в ряде случаев значительно улучшило выполнение выработанного индивидуальноприобретенного навыка. Однако эффект наблюдался не всегда. В некоторых случаях (собаки №1, 2, 5) «работа» собаки улучшалась очень скоро. Уже на 5—6-й день введения тиреоидина и кофеина собаки четко, с большой «заинтересованностью» начинали выполнять требующийся от них прием. В других случаях (собака №8) эффект наступал медленно. Отсутствие эффекта в некоторых случаях (собаки №3, 4), вероятно, объясняется малой продолжительностью опыта (собаки выбывали по случайным причинам).

Для более наглядной иллюстрации влияния применявшихся

препаратов на выполнение вырабатываемого навыка приведем более подробное описание опыта с одной из собак.

Эма — немецкая овчарка, возраст — 5—6 лет. До начала нашего опыта собаку дрессировали по протivotанковой службе в течение 2 месяцев. Темп работы собаки был чрезвычайно медленный: она шагом подходила к танку и в большинстве случаев отказывалась без принуждения пролезать под ним; подлежала выбраковке.

Уже через 9 дней после дачи тиреоидина у собаки во время работы можно было отметить признаки повышения возбудимости. Она начала лаять, визжать и рваться по направлению к танку. Последующее одновременное применение тиреоидина и кофеина еще больше улучшило работу собаки, однако «отличная» (5) оценка ее работы была дана только на 21-й день применения препаратов. Последующее применение препаратов привело к четкой, безотказной работе в быстром темпе. Собаку передали в часть. Через 8 месяцев (без применения препаратов) собака еще четко выполняла выработанный навык, хотя темп работы уже значительно снизился и работа ее была оценена на «хорошо» (4).

Таким образом, проведенные исследования показали, что повышенная возбудимость нервной системы является благоприятным условием при выработке у собак таких индивидуально-приобретенных навыков, в выполнении которых имеет значение как темп самого выполнения, так и торможение боязни раздражителя, на который вырабатывается данный условный рефлекс. Однако у собак повышенная возбудимость имеет положительное значение не при всех видах выработки сложных двигательных условных рефлексов.

Нами совместно с Д. А. Флессом были проведены исследования по выяснению значения степени возбудимости для розыскных собак. Основным навыком, которому дрессируются розыскные собаки, является «следовая работа».

Собака обучается по команде отыскивать по следу того человека, запах которого она восприняла при обнюхивании в месте ухода человека его следа или оставленного им предмета. При этом животное должно дифференцировать его запах от запаха следов других людей, пересекающих след искомого человека¹.

Возбудимость собак определялась при помощи шагомера, по вышеописанной методике. Исследования были проведены на 102 собаках, дрессированных по розыскной службе.

Оказалось, что между степенью двигательной возбудимости и успехом обучения собак следовой работе нет ясной зависимости.

Маловозбудимые собаки в ряде случаев показывали прекрасные результаты при работе по следу. Так, маловозбудимая собака «Рекс» (показания шагомера 35) ходила по следу в медлен-

¹ Методика дрессировки описана в книге «Служебная собака». Сельхозгиз, 1952.

ном темпе, однако тщательно принохивалась к следу и четко «прорабатывала» углы и повороты следа. Кроме того, она обладала отличным чутьем¹. Рекс был одной из лучших следовых собак в группе.

Повышенновозбудимые собаки, работающие по следу обычно очень «заинтересованно» и в быстром темпе, нередко проскакивают углы и повороты следа или «переключаются» на другие следы. Так, например, очень возбудимая собака «Рейд» (показания шагомера 273), обладавшая отличным чутьем, чрезвычайно возбуждалась на следу и поэтому пробегала углы следа, что приводило к частой потере следа.

Повышенновозбудимые собаки при дрессировке по следовой работе являются «трудными» собаками, но в руках опытных дрессировщиков и они могут давать отличные результаты.

Поскольку дрессировка противотанковых собак и собак службы связи строилась на базе пищевого безусловного рефлекса, а следовая работа — активнооборонительного, можно было предположить, что двигательная возбудимость, учитываемая нами при помощи шагомера при возбуждении собак показом корма, отражает в основном пищевую возбудимость собак, от которой зависит успех дрессировки противотанковых и связных собак. Так как следовая работа строится не на базе пищевого рефлекса, такой зависимости и не удалось установить. Поэтому у одной из групп розыскных собак двигательная возбудимость была определена не только при помощи возбуждения собак пищей, но и при возбуждении собаки незнакомым человеком. В этом случае собаку с надетым на шею шагомером, привязанную к приколу, в течение 10 сек. дразнил незнакомый человек, который перед мордой собаки делал угрожающие движения, а затем отходил на 20—25 шагов (находясь на виду у собаки) и стоял неподвижно в течение 1 мин. Затем хозяин собаки снимал шагомер. Помимо регистрации количества делаемых собакой за 1 мин. 10 сек. движений экспериментатор отмечал время, в течение которого у животного продолжалось двигательное возбуждение (после прекращения дразнения).

Сопоставление результатов определения двигательной возбудимости собак, выявляемой при помощи возбуждения кормом и незнакомым человеком (т. е. «пищевой» и «активнооборонительной» возбудимости), показало явное совпадение количеств делаемых собакой движений при возбуждении ее различными способами (табл. 10).

Из табл. 10 видно совпадение показателей двигательного возбуждения у собак, выявляемого различными методами. Собаки

¹ Чутье определяли по разработанной нами объективной методике (Крушинский, Чуваев и Волкинд, 1946).

**«Пищевая» и «активнооборонительная» двигательная возбудимость
у крайних представителей исследованных собак**

Кличка собаки	«Пищевая» возбудимость (среднее из 3 показаний шагомера за 2 мин.)	«Активнооборонительная» возбудимость		Примечание
		среднее из 3 показаний шагомера за 1 мин. 10 сек.	длительность двигательного возбуждения (в сек.)*	
Джек	281	163	свыше 60	собаки с наиболее высокими показателями шагомера при определении «пищевой» возбудимости
Джувльбарс	278	177	» 60	
Рейд	273	166	» 60	
Рекс I	45	55	3	собаки с наименее высокими показателями шагомера при определении «пищевой» возбудимости
Рекс II	35	33	1	
Альба	19	9	0	

с высокой «пищевой» возбудимостью обладают также и высокой «активнооборонительной» возбудимостью. Это указывает на то, что различие в двигательной активности, которое выявляется при возбуждении собак пищей, не результат только их различной пищевой возбудимости; оно отражает более общее функциональное свойство нервной системы.

Зависимости между успехом дрессировки собак по следовой работе и степенью их двигательной возбудимости, выявляемой во время проявления активнооборонительной реакции, установить не удалось. Собаки с разной «активнооборонительной» возбудимостью дрессировались следовой работе с одинаковым успехом.

Итак, хотя следовая работа строится на базе активнооборонительного рефлекса, различная степень проявления двигательного компонента этой реакции не играет существенного значения.

Следовательно, образование различных двигательных навыков у собак находится в разной зависимости от степени возбудимости их нервной системы. Такие навыки, как дрессировка по службе связи и противотанковой, где основной успех работы собаки зависит от выработки определенного положительного условного рефлекса (пробежка между хозяином и помощником у связных собак и пробежка к танку у противотанковых), находятся в ясной положительной зависимости от степени возбудимо-

сти собак: у повышенновозбудимых особей эти условные рефлекс-ы образуются лучше.

Такие же навыки, как следовая работа, при которых большое значение имеет тонкая дифференцировка раздражителей, не находятся в ясной положительной зависимости от степени возбудимости собаки. У повышенновозбудимых собак за счет нарушения дифференцировки ухудшается и качество их следовой работы. Этим, несомненно, и обуславливается то, что при дрессировке указанному приему не удается обнаружить положительной зависимости от степени возбудимости нервной системы.

Значение общей возбудимости для проявления и выражения унитарных реакций поведения ясно выступило в наших исследованиях по изучению формирования пассивнооборонительной реакции у собак (Крушинский, 1938).

Поводом для начала этой работы послужил следующий факт. Три самца гиляцких лаек, не обладающие пассивнооборонительной реакцией, были скрещены с немецкими овчарками, также не имеющими данной реакции поведения. В результате скрещивания было получено потомство (25 особей), которое обладало чрезвычайно резко выраженной пассивнооборонительной реакцией (рис. 8).

Объяснить наличие данной реакции поведения только воспитанием гибридов в изолированных условиях (в питомнике) трудно, так как ряд собак других пород и немецких овчарок, в частности, воспитанных в том же питомнике, или совсем не обладал пассивнооборонительной реакцией или она была выражена в менее резкой степени.

Подобное же проявление резко выраженной пассивнооборонительной реакции мы наблюдали у гибридов волка с собакой, находившихся в Московском зоопарке и описанных Н. А. Ильиным (1934), отметившим наличие у них сильновыраженной пассивнооборонительной реакции. Гибриды были гораздо более трусливы, чем волки.

Наличие в обоих случаях у гибридов резко выраженной пассивнооборонительной реакции наводило на мысль, что мы имели дело с явлением одного и того же порядка. В случае гибридов волков с собаками были все основания предполагать, что пассивнооборонительная реакция унаследована ими от волков (так как волки обладают ею) и усиливается в результате гибридизации.

При сопоставлении обоих типов скрещиваний следует отметить малую двигательную возбудимость как волков¹, так и гиляцких лаек, в особенности по сравнению с многими породами собак. В случае скрещивания волков с собаками резкое выражение у гибридов пассивнооборонительной реакции мы объясняем тем, что они на-

¹ У волков, как правило, отсутствует та хаотическая двигательная возбудимость, которая характерна для многих пород собак.

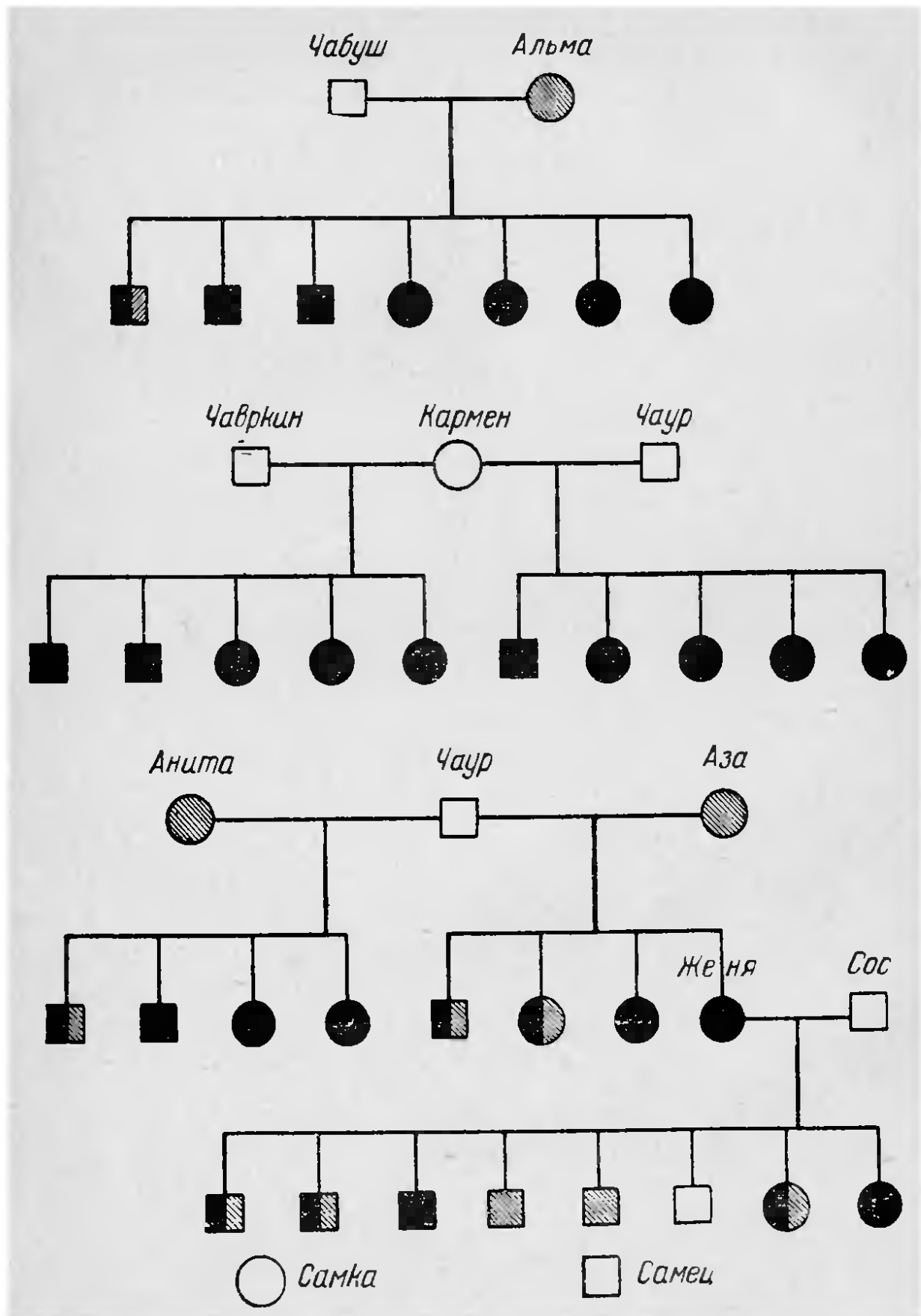


Рис. 8. Проявление пассивнооборонительной реакции при скрещивании немецких овчарок (Альма, Кармен, Анита, Аза) с гиляцкими лайками (Чабуш, Чаур, Чавркин).

Черным обозначено наличие пассивнооборонительной реакции; штрихом — активнооборонительной

следуют от волков рефлекторную основу для проявления пассивнооборонительной реакции, а от собак — повышенную возбудимость нервной системы. При этой комбинации происходит усиление выражения пассивнооборонительной реакции, что и является очевидной причиной ее более резкого выражения у гибридов по сравнению с волками.

Использование этой схемы при объяснении возникновения резко выраженной пассивнооборонительной реакции у гибридов (гиляцкие лайки с немецкими овчарками) встречает затруднение, так как собаки и той и другой породы данную реакцию не проявляли. Мы предположили, что у гиляцких лаек имеется врожденная безусловнорефлекторная основа для формирования пассивнооборонительной реакции, но она не проявляется у них вследствие слишком малой возбудимости их нервной системы. При скрещивании же гиляцких лаек с повышенновозбудимыми овчарками возникает такая же комбинация, как в случае скрещивания волков с собаками: сочетание безусловнорефлекторной основы для формирования пассивнооборонительной реакции с повышенной возбудимостью, что приводит к резкому выражению трусости у гибридов.

Обозначим генотипическую основу пассивнооборонительной реакции через T , отсутствие ее через t , повышенную возбудимость через V и малую возбудимость через v . Мы будем иметь в случае скрещивания:

Волков с собаками		Гиляцких лаек с овчарками	
Волк × собака		гиляцкая лайка × овчарка	
$vv TT \times BB tt$		$vv T T \times V B tt$	
Малая возбудимость,	повышенная возбудимость,	малая возбудимость,	повышенная возбудимость.
Незначительная трусость,	отсутствие трусости,	отсутствие трусости,	отсутствие трусости.
Гибриды:		гибриды	
$V v T t$,		$V v T t$.	
Повышенная возбудимость,	Резко выраженная трусость,	повышенная возбудимость,	резко выраженная трусость.

Основное допущение, сделанное в данной схеме, это предположение, что пассивнооборонительная реакция при своем формировании зависит от степени возбудимости нервной системы; в случае малой ее возбудимости она может совершенно не проявиться.

Проверка указанной рабочей гипотезы встретила ряд затруднений. Наибольшее затруднение — определение возбудимости

у гибридов по сравнению с их отцами — гиляцкими лайками. Пассивнооборонительная реакция у гибридов была настолько резко выражена, что какие-либо лабораторные опыты с ними практически исключались. И присутствие незнакомого человека, и новая обстановка вызывали у собаки проявление резко выраженной пассивнооборонительной реакции (животное забивалось в угол и не реагировало ни на какие раздражители). Однако в привычной обстановке (в вольерах, где жили гибриды) и в присутствии постоянно ухаживающего за ними лица собаки проявляли все признаки повышенной возбудимости: находились в состоянии постоянного двигательного возбуждения, чрезвычайно бурно реагировали на приход своего «хозяина» и т. д.

Запись при помощи шагомера (в течение 11 ночных часов) двигательной активности одного из гибридов и гиляцкой лайки показала ясное отличие между ними (табл. 11). (Шагомеры вешали на собак в течение 5 дней; обе собаки находились в соседних вольерах, так что внешние раздражители, которые могли приводить собак в возбужденное состояние, были одни и те же.)

Т а б л и ц а 11

Регистрация двигательной активности при помощи шагомера

Кличка	Порода	1-й день	2-й день	3-й день	4-й день	5-й день	Средняя
Чавркин	гиляцкая лайка . . .	2 929	1904	3100	2 534	1 328	2 359
Женя	гибрид гиляцкой лайки и овчарки . . .	13 500	8934	7693	15 376	14 500	12 000

Данные табл. 11 иллюстрируют различие в двигательной возбудимости гибрида по сравнению с гиляцкой лайкой (первый делал в 5 раз больше движений, чем последний)¹. Это подтверждало первое предположение выдвинутой нами рабочей гипотезы о большей возбудимости гибридов по сравнению с гиляцкими лайками как возможной причине проявления их пассивнооборонительной реакции.

Для доказательства предположения, что гиляцкие лайки обладают безусловнорефлекторной основой для проявления пассивнооборонительной реакции, которая не проявляется у них вследствие малой их возбудимости, мы поставили опыты по повышению их возбудимости.

В качестве возбуждающего средства был применен кокаин.

¹ Подробные данные с характеристикой всех гибридов (оказавшихся более возбудительными, чем гиляцкие лайки) приведены в нашей работе «Исследование по феногенетике признаков поведения у собак». Биол. журн., т. VII, 1938, № 4.

Его вводили под кожу в дозе 2,5 мг на 1 кг веса собаки. Изменение в поведении собаки обычно начиналось через 20—30 мин. после инъекции и продолжалось около 1—1,5 часа.

Вначале для проверки возбуждающего действия кокаина были взяты повышеновозбудимые и средневозбудимые собаки, не обладающие оборонительными реакциями.

Кокаин ввели 12 собакам. Сравнивали их двигательную активность в течение часа до и после инъекции. опыты показали, что кокаин в применявшихся дозах значительно повысил возбудимость подопытных собак (средний показатель шагомера увеличился с 480 до 2800). Пассивнооборонительная реакция не проявилась ни в одном случае.

После описанных предварительных опытов мы приступили к опытам с гиляцкими лайками. К сожалению, к этому времени из 3 гиляцких лаек, использовавшихся для гибридизации, в живых осталась только одна — самец Чавркин. В питомнике находилась еще самка — гиляцкая лайка Чангуш, привезенная из тех же районов р. Амура, и ее потомок — самец Ингуш. По своему поведению они были столь же мало возбудимы и совершенно не проявляли пассивнооборонительную реакцию. Однако после инъекции кокаина наряду с повышением общей возбудимости у всех трех собак проявилась ярко выраженная пассивнооборонительная реакция. После прекращения действия кокаина эта реакция исчезла параллельно с ослаблением возбужденного состояния собаки.

Приведем выписку из протокола опыта.

«При моем подходе к вольеру собака (самец Чавркин) сидит около самой решетки. Подхожу вплотную к решетке; продолжает сидеть, затем медленно встает, отходит от решетки и ложится в тень. Ударяю несколько раз о сетку рукой; собака встает, переходит на другое место и ложится опять. Захожу в вольер, собака лежит на том месте, где лежала. Подхожу к собаке, она дает себя погладить.

14 час. Инъекция 62,5 мг кокаина.

14 час, 45 мин. При моем подходе к вольеру собака сидит около решетки. Подхожу к самому вольеру, собака ложится, при стуке вздрагивает, прижимает уши, но продолжает лежать. Захожу в вольер, она встает и с поджатым хвостом уходит в конец вольера, несколько присев на согнутых лапах.

15 час. При моем подходе к вольеру Чавркин уходит в конец вольера. Захожу в вольер и подзываю его. Собака направляется ко мне, но, не дойдя 2—3 шагов останавливается, присев на согнутых лапах и прижав уши. Иду к ней, она убегает в конец вольера. Подхожу к собаке; она приседает, мочится. На другой день пассивнооборонительная реакция у Чавркина исчезла».

Проявление пассивнооборонительной реакции после инъекции кокаина у этих трех собак (а у Чавркина в особенности) полностью совпало с ожидаемым результатом. Инъекция кокаина, приведя к повышению возбудимости, дала возможность проявиться генотипически обусловленной пассивнооборонитель-

ной реакции, порог которой при нормальном состоянии собаки был так высок, что данная реакция не проявлялась.

Дальнейшие исследования показали, что не только проявление, но и степень выражения уже имеющейся у собаки пассивнооборонительной реакции зависит от возбудимости животного. В результате инъекции кокаина 7 собакам (лайкам), в поведении которых проявлялась пассивнооборонительная реакция, у 6 из них эта реакция оказалась более резко выраженной и только у одной осталась без изменения.

Таким образом, повышение возбудимости при помощи инъекции кокаина не только вызывает проявление пассивнооборонительной реакции, но и усиливает выражение ее.

В школе Павлова считалось, что наличие пассивнооборонительной реакции характеризует слабый тип нервной системы. И. С. Розенталь (1936) указывал, что собаки с этим типом нервной системы не могут изжить «детский» рефлекс осторожности и на всю жизнь остаются трусливыми. У собак слабого типа нервной системы кофеин в определенных дозах не повышает возбудимость, как это наблюдается у собак сильного типа, а, наоборот, понижает ее, «заводя за предел работоспособности клетки» (Павлов, 1935).

На основании приведенных данных можно было бы предположить, что кокаин, как и кофеин, у собак со слабым типом нервной деятельности (у которых и без того проявляется пассивнооборонительная реакция) вызывает не возбуждение, а торможение. Оно выражается в усилении пассивнооборонительной реакции. Говоря другими словами, возможно, не повышение возбудимости нервной системы приводит к усилению пассивнооборонительной реакции, а, наоборот, запредельное торможение нервной системы, развивающееся при этом, выражается в усилении пассивнооборонительной реакции.

Для выяснения этого вопроса нами были проведены исследования по выяснению состояния возбудимости у собак с пассивнооборонительной реакцией после инъекции им кокаина.

Опыты проводились следующим образом. Сначала описывали оборонительное поведение собаки. Затем на 1 час на нее вешали шагомер, после чего производили инъекцию кокаина. Через 20—30 мин. регистрировали изменения в поведении собаки и вновь на 1 час вешали шагомер. Сравнение показаний шагомера до и после инъекции характеризует изменения возбудимости собак¹.

Прежде чем проводить основной опыт, необходимо было выяснить, как отражается на оборонительном поведении и общей возбудимости собаки привод ее в лабораторию для инъекции и

¹ Собаки до и после инъекции находились в вольерах, в которых жили.

сама инъекция. С этой целью были поставлены опыты с инъекцией собакам физиологического раствора, которые показали, что эта процедура не отражается на поведении собак; показания шагомера также практически не изменились.

Инъекция кокаина 20 собакам с наличием пассивнооборонительной реакции привела у 18 животных к усилению этой реакции; у 16 из них увеличилась и двигательная активность. Из 20 собак только у 4 после инъекции кокаина произошло ослабление двигательной активности.

Таким образом, проведенные исследования показали следующее. Хотя кокаин в инъецируемой дозе приводит к усилению пассивнооборонительной реакции, одновременно он повышает и общую возбудимость нервной системы собак. Это говорит о том, что усиление после инъекции кокаина пассивнооборонительной реакции не есть следствие наступившего запредельного торможения нервной системы, а является результатом увеличения степени ее возбудимости.

Подводя итог нашим опытам по изучению зависимости проявления и выражения пассивнооборонительной реакции от степени общей возбудимости, необходимо подчеркнуть, что работа, проведенная совершенно различными методами (при помощи гибридологического анализа и с применением фармакологических воздействий, повышающих возбудимость), показала сходные результаты. На основании полученных данных можно утверждать, что проявление и выражение пассивнооборонительной реакции зависит от общей возбудимости животного: чем выше общая возбудимость, тем сильнее выражение этой реакции, и, наоборот, при малой возбудимости врожденная пассивнооборонительная реакция может совершенно не проявиться в поведении собаки.

Полученные нами данные еще раз подтверждают правильность положений Павлова, высказанных им в последние годы жизни (он отказался от противопоставления трусливых собак возбудимым). Приведенные опыты не только указывают на то, что трусость нельзя противопоставлять возбудимости; но они свидетельствуют о том, что повышение возбудимости приводит к усилению пассивнооборонительной реакции.

Значение степени возбудимости нервной системы для выражения активнооборонительной реакции было исследовано нами в опытах, сходных с теми, которые проводились при изучении пассивнооборонительной реакции.

Девяти собакам, обладающим активнооборонительной реакцией, инъецировался кокаин (в дозе 2,5 мг на 1 кг веса животного) с последующей регистрацией изменений в выражении оборонительной реакции. Оказалось, что у всех собак повышение возбудимости, наступившее в результате инъекции кокаина,

привело к усилению выражения активнооборонительной реакции.

Усиление активнооборонительной реакции после инъекции кокаина ясно видно также при сравнении кимограмм записи лая собаки на раздражитель, вызывающий эту реакцию, до инъекции и после инъекции (рис. 9).

Таким образом, полученные данные показывают, что выражение и этой унитарной реакции поведения находится в положительной зависимости от возбудимости нервной системы.

Рассмотрим взаимоотношение активно- и пассивнооборонительной реакций в зависимости от общей возбудимости.

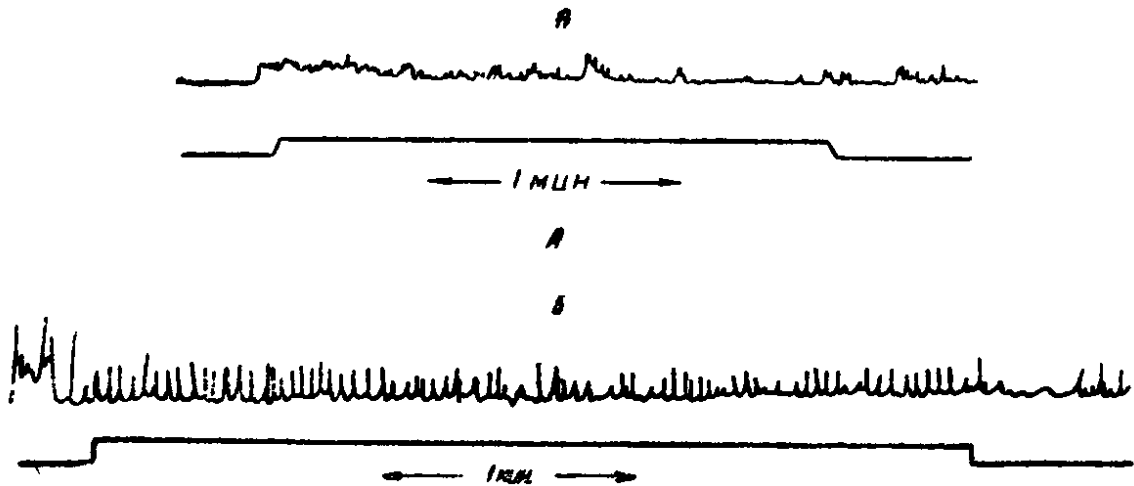


Рис. 9. Активнооборонительная реакция до введения (А) и после введения кокаина (Б). (Запись лая)

В I главе показано, что оборонительную форму поведения «злобнотрусливых» собак удастся расчленить на отдельные унитарные реакции: активно- и пассивнооборонительную. В предыдущих разделах этой главы показано, что степень выражения каждой из этих реакций зависит от общей возбудимости собаки. Возникает вопрос, зависит ли от общей возбудимости взаимоотношение отдельных унитарных реакций, конструирующих ту или иную биологическую форму поведения животных.

Мы изучали взаимоотношение между активно- и пассивнооборонительными реакциями. Опыты были проведены на злобнотрусливых собаках, у которых повышалась возбудимость инъекцией кокаина (2,5 мг на 1 кг веса животного) и изучались изменения в выражении их оборонительных реакций поведения (табл. 12).

Из табл. 12 видно, что повышение возбудимости, наступающее вследствие инъекции кокаина, у разных собак привело к различному эффекту. У одной группы собак (№1—7) усилилось выражение как активно-, так и пассивнооборонительных реакций, у другой — происходило усиление пассивнооборони-

Результаты инъекции кокаина злобноотрусливым собакам

№ п/п	Кличка	Пассивнооборонительная реакция	Активнооборонительная реакция
1	Рустан	усиление	усиление
2	Нора	»	»
3	Нарфа	»	»
4	Джилда	»	»
5	Рекс	»	»
6	Крак	»	»
7	Джек	»	»
8	Дина	»	незначительное усиление
9	Аллюр	»	без изменения
10	Нелли I	»	ослабление
11	Ефрат	»	»
12	Жар	»	совершенно не проявляется
13	Ком	»	» » »
14	Герта	»	» » »
15	Асхари	ослабление	усиление
16	Тильда	»	»
17	Тайко	»	»
18	Грей	почти полное исчезновение	»
19	Альма	без изменения	без изменения
20	Нелли II	» »	» »

тельной реакции, которое сопровождалось или ослаблением выражения активнооборонительной реакции (№ 10, 11), или совершенным ее исчезновением (№ 12, 13, 14). У третьей группы собак наблюдалось обратное явление: усиление выражения активнооборонительной реакции сопровождалось ослаблением выражения пассивнооборонительной реакции и даже почти полным ее исчезновением (№ 15, 16, 17, 18).

Результат опытов показывает, что при повышении возбудимости нервной системы две одновременно проявляющиеся у собаки унитарные реакции ведут себя иначе, чем в том случае, когда в поведении животного проявляется только одна из них. При наличии только одной унитарной реакции происходит ее усиление. Если в поведении животного появляются две унитарные реакции, то наблюдается не только их одновременное усиление, но может произойти усиление выражения одной при одновременном торможении другой. Последнее явление мы рассматриваем как следствие индукционного торможения одной реакции другой.

Случай торможения одной реакцией другой описан также в работе И. П. Павлова и М. К. Петровой (1916). Возбуждая (усиливая) то «сторожевой рефлекс» (активнооборонительный), то пищевой, авторам удалось наблюдать подавление одной реак-

цией другой. «Два рефлекса представляют собой буквально как бы две чашки весов. Стоит увеличить количество раздражителей для одного рефлекса, т. е. как бы прибавить несколько веса на одну чашку, как она начинает перевешивать, данный рефлекс подавляет другой. И наоборот. Прибавляя раздражителей к этому другому, мы видим, как он берет верх над тем, т. е. теперь ему соответствующая чашка перевешивает»¹.

Хотя наш случай и случай, описанный Павловым и Петровой, явление одного и того же порядка, между ними есть разница. Павлов и Петрова усиливали одну из реакций и наблюдали торможение другой. При инъекции же кокаина вследствие повышения общей возбудимости усиливаются обе реакции. Однако поскольку активно- и пассивнооборонительные реакции являются диаметрально противоположными по своему проявлению (одна направлена к бегству, другая к нападению), то усиление их выражения должно вести к усилению существующих между ними отрицательноиндукционных отношений.

В тех случаях, когда одна из оборонительных реакций злобно-трусливых собак является более «слабой» по сравнению с другой, усиление выражения их обеих (после инъекции кокаина) проявляется также и в относительном усилении одной из реакций (более «сильной»). Это и приводит к торможению более «слабой» реакции. В тех же случаях когда обе реакции равны по «силе», повышение возбудимости, усиливая выражение обеих реакций, уже не нарушает их равновесия.

Таким образом, опыты с инъекцией кокаина злобно-трусливым собакам указывают на очевидность существования отрицательно-индукционных отношений между активно- и пассивнооборонительными реакциями и на возможность полного торможения одной оборонительной реакции другой, в результате повышения общей возбудимости.

На возможность полного торможения пассивнооборонительной реакции активнооборонительной с большой убедительностью указывает ряд случаев.

У нас под опытом находилась собака под кличкой Джерри, в поведении которой были значительно выражены оба компонента оборонительного поведения. Приведем описание оборонительного поведения этой собаки.

Джерри — немецкая овчарка, самец (возраст 3 года) 15. VII. «При моем приближении к вольеру, в котором сидит Джерри, он стоит у решетки и вяло лает. Когда я приближаюсь (нахожусь на расстоянии 5 шагов от клетки), собака отбегает на 1—2 шага от решетки, но затем с лаем возвращается. Подхожу еще ближе (нахожусь на расстоянии 2—3 шагов от вольера), собака стоит около решетки и лает, по временам убегает в кабину (закрытое помещение), а затем снова с лаем подбегает к решетке. Подхожу вплотную к решетке; соба-

¹ И. П. Павлов. Двадцатилетний опыт..., стр. 323.

ка убегает в кабину и лает оттуда; один раз выскочила с лаем, но, не добежав до решетки убежала обратно в кабину. Спокойно, без движений, стою около решетки, через 2 мин. лай почти прекратился, только изредка собака слегка «потягивает», выглядывая из кабинки. Отхожу от вольера, собака сейчас же выскакивает вслед за мной со злобным лаем и рычанием. Вхожу в вольер, в котором сидит собака, Джерри убегает и забивается в угол кабины; я подзываю его — не выходит, молча стоит в углу кабины с опущенным хвостом и прижатыми ушами. Выхожу из вольера и начинаю отходить, собака с лаем бросается за мной».

Затем у Джерри начали развивать (дрессировкой) активно-оборонительный компонент его оборонительной формы поведения. Поведения собаки резко изменилось. Совершенно исчезли всякие следы пассивнооборонительной реакции, Джерри стал одной из самых злобных собак питомника.

8. XI «При моем приближении к вольеру Джерри с лаем вертится около решетки. По мере приближения лай усиливается, собака вертится около решетки, прыгает на нее. Подхожу к самому вольеру, собака лает, прыгает на решетку. Спокойно стою около вольера — собака яростно лает. Через 3 мин. 30 сек. небольшой перерыв в лае (на 2—3 сек.), через 4 мин. 15 сек. перерыв в лае — на 10 сек. Стою в течение 6 мин., стараясь не делать никаких движений, — собака лает, но лает с перерывом в 10—12 сек. При малейшем моем движении лай усиливается, собака прыгает на решетку, пытаюсь схватить меня. Приоткрываю немного дверь вольера, собака бросается на дверь, так что приходится ее сейчас же захлопнуть. Отхожу от вольера, Джерри продолжает лаять, вертеться около решетки».

Из приведенного протокола видно, что у собаки полностью отсутствует пассивнооборонительная реакция и резко выражена злобность. Возникает вопрос, что же произошло с пассивнооборонительной реакцией, почему она исчезла. Совершенно естественно предположение, что резкое выражение активнооборонительной реакции полностью затормозило пассивнооборонительную. Если это объяснение верно, то ослабление выражения активнооборонительной реакции должно было привести к проявлению пассивнооборонительной, поэтому можно было бы ожидать, что инъекция собаке морфия, который ослабляет выражение активнооборонительного компонента оборонительной формы поведения, должна привести к проявлению заторможенной пассивнооборонительной реакции.

11. II «12 час. 55 мин.— на собаке укреплен шагомер. 1 час. 55 мин.— шагомер снят, его показатель 650. 2 час. 30 мин.— инъекция морфия (0,03 г). 3 час. 15 мин. на собаке укреплен шагомер. 4 час. 15 мин.— шагомер снят, его показатель 300. 4 час. 20 мин.— при моем приближении к вольеру Джерри стоит около решетки. Когда я находился на расстоянии 20—30 шагов от него, он залаял, но вяло. Подхожу вплотную к вольеру, собака отбежит на несколько шагов. Стоит посреди вольера, лает несколько раз и, опустив хвост, уходит в кабинку. Стоит несколько секунд, выглядывая из нее, затем прячется вглубь. Ударяю рукой о решетку, Джерри с лаем выскакивает из кабинки, но, не добежав до решетки, около которой я стою, убегает обратно в кабинку. Отхожу от вольера, собака с лаем выскакивает из кабинки. Подхожу снова к вольеру собака убегает в кабинку. Отхожу — собака опять с лаем выскакивает за мной».

На другой день поведение Джерри стало таким, каким было до инъекции морфия: собака снова начала проявлять только одну активнооборонительную реакцию. Описанное поведение Джерри, после инъекции морфия, поразительно напоминает поведение, которое наблюдалось у него до того, как начали развивать активнооборонительную реакцию.

Рассмотрим обратный случай — торможение резко выраженной пассивнооборонительной реакцией активнооборонительного компонента поведения. Такой случай прослежен нами на гибридах гиляцких лаек и овчарок (см. стр. 72—73). Небольшая часть гибридов наряду с пассивнооборонительной реакцией проявляла и активнооборонительную, унаследованную ими от их матерей, овчарок. Те гибриды, у которых проявлялась активнооборонительная реакция, обладали менее резко выраженной пассивнооборонительной реакцией. Повышение возбудимости у этих собак инъекцией кокаина, приведя к усилению пассивнооборонительной реакции, ослабило активнооборонительную реакцию (табл. 12, Ефрат) или даже полностью затормозило ее проявление (табл. 12, Жар). Это наводило на мысль, что у гибридов с резко выраженной пассивнооборонительной реакцией активнооборонительная реакция в поведении собак не проявляется, так как тормозится пассивнооборонительной реакцией.

Для проверки этого гибрид Женя, обладавшая резко выраженной пассивнооборонительной реакцией и не проявлявшая активнооборонительную, была скрещена с зырянской лайкой Сосом, в поведении которого отсутствовали оборонительные реакции. От скрещивания был получен помет из 8 щенков. Если мы предположим, что активнооборонительная реакция в поведении Жени не проявилась по той причине, что была резко выражена пассивнооборонительная реакция, то можно было бы ожидать рождение в этом помете (в результате происшедшего расщепления) собак злобных, злоботрусливых, трусливых и собак без оборонительных реакций¹.

Как видно из рис. 8, в помете Жени и Соса при одних и тех же условиях воспитания были получены потомки со всеми возможными комбинациями активно- и пассивнооборонительного поведения.

¹ Сбозначив пассивнооборонительную реакцию чере *T*, ее отсутствие, — *t*, активнооборонительную — *A*; ее отсутствие — *a*; мы можем представить данное скрещивание и его результат следующей схемой:

Женя × Сос			
<i>TmAa</i>		<i>Tmaa</i> <i>ttAa</i>	
<i>TmAa</i>	<i>Tmaa</i>	<i>ttAa</i>	<i>ttaa</i>
Злоботрусливые или трусливые	Трусливые	Злобные	Отсутствие оборонительного поведения

Появление в помете особей с активнооборонительными реакциями подтвердило наше предположение о том, что эта реакция у многих гибридов гильяцких лаек и немецких овчарок (и в том числе у Жени) не проявлялась по той причине, что у них резко выражена пассивнооборонительная реакция. Безусловно, активнооборонительная реакция унаследована пометом Жени и Соса от Жени (мать которой была злобна), так как ни у Соса, ни у его потомков, полученных от других самок, не было даже следов этой реакции.

Одному из злоботрусливых потомков Жени и Соса была сделана инъекция кокаина, которая, приведя к повышению возбудимости, полностью затормозила его активнооборонительную реакцию. При этом значительно усилилась пассивнооборонительная реакция. Собака стала такой же трусливой, как и ее мать.

Таким образом, исследование этого помета, проведенное параллельно генетическим методом и путем применения фармакологического воздействия, дало сходные результаты. Значительно выраженная пассивнооборонительная реакция может полностью затормозить, в результате отрицательных индукционных отношений, проявление активнооборонительной.

На основании вышеизложенного можно сделать следующий вывод. При одновременном проявлении в поведении животного двух унитарных реакций, например активно- и пассивнооборонительной, повышение возбудимости нервной системы, приводя к усилению выражения каждой из них, усиливает также и существующие между ними отрицательноиндукционные отношения (если они имеются), что может привести к полному торможению одной реакции (более «слабой») другой (более «сильной»).

Приведенные данные иллюстрируют важную зависимость, существующую между проявлением и выражением различных актов поведения животных и функциональным состоянием их нервной системы.

Проявление и выражение различных актов поведения в значительной степени зависит от общего состояния возбудимости нервной системы. На фоне повышенновозбудимой нервной системы происходит наиболее резкое выражение различных актов поведения животных. И, наоборот, на фоне маловозбудимой нервной системы акты поведения, предпосылки для проявления которых обусловлены генотипически или соответствующими условиями воспитания, могут вообще не проявиться в поведении животного.

Таким образом, индивидуальные различия в степени возбудимости нервной системы могут обусловить значительные индивидуальные различия в поведении животных. Эти различия проявляются в актах поведения, формирование которых идет

под ведущим влиянием индивидуального опыта или врожденных компонентов.

Рассмотрим формирование поведения в зависимости от силы нервной системы животного.

И. П. Павлов (1935) предложил специальные приемы для определения силы нервной системы. Все эти приемы направлены на то, чтобы, повысив напряжение раздражительного и тормозного процессов, выявить тем самым предел работоспособности нервной системы.

«Значение силы нервных процессов ясно из того, что в окружающей среде оказываются (более или менее часто) необычные, чрезвычайные события, раздражения большой силы, причем, естественно, нередко возникает надобность подавлять, задерживать эффекты этих раздражений по требованию других таких же, или еще более могучих внешних условий»¹.

У животных со слабой нервной системой уже незначительное увеличение напряжения обоих процессов приводит к нарушению нормальной условнорефлекторной деятельности. У животных с сильной нервной системой даже при значительном напряжении обоих процессов условнорефлекторная деятельность не только не ухудшается, но и, наоборот, улучшается. Кроме указанных крайних случаев, имеется непрерывный ряд количественных градаций. Таким образом, под силой нервной системы следует понимать (согласно взглядам Павлова) способность ее выносить значительное напряжение раздражительного и тормозного процессов и сохранять при этом нормальную работоспособность.

По инициативе Павлова на биологической станции в Колтушах в начале 30-х гг. были начаты работы по изучению генетики высшей нервной деятельности собак. Самому Павлову не пришлось довести эти исследования до конца. После его смерти работы продолжает коллектив Института физиологии им. Павлова.

М. С. Колесников (1947) изучал линию собак, характеризующуюся значительной слабостью нервной системы. Все представители этой линии собак (полученные от самки с очень слабой нервной системой) обладали слабостью нервной системы, передающейся из поколения в поколение. В. К. Красуский (1953) на основании сходства четырех потомков с их матерью, характеризующегося инертностью и неуравновешенностью нервных процессов, приходит к выводу о наследовании этих свойств нервной системы у собак.

Нами (Крушинский, 1947а) произведена обработка данных по наследованию силы нервной системы у собак из питомника

¹ И. П. П а в л о в. Двадцатилетний опыт..., стр. 652.

Института физиологии им. Павлова в Колтушах. Полученные данные приведены в табл. 13.

Таблица 13

Наследование силы нервной системы у собак

Сила нервной системы у родителей	Число пометов	Число потомков	
		сильного типа	слабого типа
Сильная × сильная	6	16	4
Сильная × слабая	3	7	5
Слабая × слабая	1	0	6

Результаты скрещиваний, а также коэффициент корреляции между силой нервной системы братьев и сестер, равный $+0,34 + 0,10$ в отдельных пометах, иллюстрируют генотипическую обусловленность различной силы нервной системы у собак. Может даже создаться впечатление, что слабый тип нервной системы наследуется как рецессивный признак. Однако делать такой вывод едва ли возможно (хотя бы по причине недостаточности материала). В то же время приведенный материал, несомненно, показывает, что сила нервной системы является свойством, формирование которого, как и предполагал И. П. Павлов, в значительной степени обусловлено генотипом животного.

Исследования, проведенные зарубежными авторами, подтверждают эти данные. Хемфри и Уорнер (1934) показали, что селекция улучшила дрессируемость той популяции собак, с которой проводилась работа.

Даусон и Кац (W. Dawson, P. Katz, 1940) обнаружили, что имеется большое различие в скорости выработки рефлексов как между отдельными собаками, так и между породами. Направленная селекция увеличила средние показатели скорости выработки условных рефлексов у ее потомков, по сравнению со средними показателями для всей популяции.

Павловский и Скотт (A. Pawlowski and I. Scott, 1956) нашли значительное различие среди разных пород собак в степени «подчинения» одними особями других при совместном содержании, что объясняется авторами генотипическими различиями нервной деятельности. Несомненно, что сила нервной системы должна играть существенную роль в явлении «доминирования поведения» одних особей над другими.

Исследования, проведенные на других животных, подтвердили роль наследственности в определении индивидуальных особенностей нервной деятельности.

Йеркс (A. Jerkes, 1916) изучала обучаемость двух линий крыс: одной неинбридированной, другой, разводившейся в течение длительного периода в тесном инбридинге. Крыс обучали в круговом лабиринте и дифференцировочной камере Йеркса. Оказалось, что неинбридированные крысы обучались быстрее, чем инбридированные.

Багг (H. Bagg, 1916) изучал быстроту обучаемости двух линий мышей в простом лабиринте. Скрещивали линию белых и желтых мышей. Оказалось, что средняя быстрота обучаемости линии белых мышей за последние 15 опытов равна $27,5 \pm 2$ сек. с 9 ошибками за опыт; желтых $83,0 \pm 7,0$ сек. с 2 ошибками за урок.

Обе работы указывают на роль наследственных факторов в обучаемости мышей в лабиринте.

Тольман (E. Tolman, 1924) показал, что у крыс путем селекции можно изменить среднюю способность к выработке условных рефлексов.

Викари (E. Vikary, 1929) провела работу по изучению роли наследственности в скорости выработки условных рефлексов при обучении мышей различных линий в лабиринте. Оказалось, что отдельные линии мышей имеют характерные кривые хода выработки условного рефлекса пробежки лабиринта. Скрещивания между линиями мышей, быстро и медленно вырабатывающих условные рефлексы, показали, что гибриды первого поколения по этому свойству приближаются к линии мышей, быстро вырабатывающих условные рефлексы. Во втором поколении наблюдалось расщепление. Значительный материал (900 особей), на которых было проведено исследование, детальный анализ и обработка полученных данных указывают на роль наследственности в скорости выработки условнорефлекторной пробежки мышей в лабиринте.

Таким образом, проведенные работы показали, что индивидуальные вариации в общих свойствах нервной системы в значительной степени определяются генотипом животного.

И. П. Павлов ярко описал поведение собак различных типов нервной деятельности. Говоря о собаках слабого типа, он указывал: «Мы должны признать тип слабых животных, характеризующихся явной слабостью как раздражительного, так и тормозного процессов, никогда вполне не приспособляющихся к жизни и легко ломающихся, делающихся скоро и часто больными, невротиками, под влиянием трудных жизненных положений или, что то же, при наших трудных нервных задачах. А что всего важнее: этот тип, как правило, не может быть улучшен в очень значительной степени воспитанием, дисциплинированием и делается годным только при некоторых особенно благоприятных, нарочных условиях или, как мы обычно выра-

жаемся, в оранжерейной обстановке»¹. Из этой цитаты ясно видно значение силы нервной системы в жизни животного.

Иллюстрацией к только что приведенным словам Павлова может служить собранный нами материал по связи между качеством дрессируемости собак определенным двигательным навыкам и степенью силы их нервной системы.

В школе Павлова для обнаружения предела работоспособности нервных клеток пользовались одним индикатором — условнорефлекторной деятельностью. Однако для обнаружения этого общего свойства нервной системы может быть использована и безусловнорефлекторная деятельность.

Хотя в настоящее время первоначальный стандарт определения силы нервных процессов изменился (Колесников и Трошихин, 1951; Майоров и Трошихин, 1952; Колесников, 1958), основной принцип определения остался тот же (сформулированный Павловым) — установление предела работоспособности нервной системы при помощи ее возбуждения действием сильных раздражителей.

Для выявления силы нервной системы мы использовали сильные звуковые раздражители. Способность животного выдерживать звуки различной силы, с одной стороны, и быстрота, с которой затормаживается пассивнооборонительная реакция по отношению к этому раздражителю, с другой, служили показателями силы нервной системы.

В качестве раздражителей были использованы звуки трещотки и автомобильной сирены, применяемые во время поедания собакой пищи (Крушинский, 1946).

Собаки по их реакции на данные раздражители были разделены на 4 группы. 1) Собаки, не выдерживающие оба раздражителя; мы определяли их как животных со слабой нервной системой. 2) Собаки, с трудом выдерживающие оба раздражителя (подходят к корму после последовательного выключения и вновь включения раздражителя). Таких животных мы относили к сильному варианту слабого типа. 3) Собаки, выдерживающие один раздражитель и с трудом — другой. Это — слабый вариант сильного типа. 4) Собаки, выдерживающие оба раздражителя. Их мы относили к сильному типу.

Коэффициент корреляции между реакциями собак на оба применяемых нами раздражителя оказался равным $+0,58 \pm 0,09$.

Мы вполне сознавали, что на основании реакции собаки на сильные звуковые раздражители нельзя дать исчерпывающей характеристики силы ее нервной системы. Однако, несомненно, что различия в реакции собак на стандартные звуковые раздражители обусловлены в основном типологическими особенностями

¹ И. П. Павлов. Двадцатилетний опыт..., стр. 675.

ми нервной системы. Собаки со слабой нервной системой хуже выдерживают сильные звуковые раздражители, чем особи с сильной нервной системой.

Изучение зависимости между силой нервной системы и успехом выработки индивидуальноприобретенных навыков было проведено нами на 4 группах собак, дрессированных по противотанковой и связной службам в военные годы. Условия, в которых проводилось обучение собак, были различны.

Наибольшая нагрузка во время дрессировки была на собаках 2 группы; они дрессировались противотанковой службе в тяжелое время июля — августа 1941 г., когда необходимо было срочно мобилизовать все возможные противотанковые средства. Занятия с этой группой собак проходили 2 раза в день. Собаки интенсивно приучались к действию сверхсильных звуковых раздражителей. Все это, несомненно, требовало очень большого напряжения нервной системы собак для того, чтобы выработать условный рефлекс пролезания между гусеницами движущегося танка, в непосредственной близости от которого действовали сверхсильные звуковые раздражители.

Группы 1-ю и 4-ю дрессировали в несколько более поздний период, когда занятия не носили столь напряженного характера. Приучение к стрельбе также проводилось менее интенсивно. И, наконец, группа 3-я дрессировалась в еще более поздний период войны. Сроки обучения собак были увеличены, приучение к стрельбе производилось постепенно.

Таким образом, по степени трудности условия, в которых происходило обучение животных, должны быть распределены следующим образом: в наиболее трудных условиях дрессировалась группа 2-я, в наиболее легких — 3-я, группы 1-я и 4-я дрессировались в условиях средней трудности.

В табл. 14 приведены коэффициенты корреляции между степенью силы нервной системы и качеством «работы» собак при дрессировке для каждой группы.

Таблица 14

Коэффициенты корреляции между качеством выработки индивидуальноприобретенного навыка и силой нервной системы у собак

№ групп	Условия дрессировки	<i>n</i>	Коэффициент корреляции $r + m_r$	Достоверность корреляции r/m_r
3 (ПТ1)	легкие	54	$+0,06 \pm 0,14$	0,43
1 (связь)	средние	54	$+0,27 \pm 0,13$	2,08
4 (ПТ2)	»	61	$+0,29 \pm 0,12$	2,42
2 (ПТ1)	трудные	100	$+0,33 \pm 0,09$	3,67

Приведенные данные указывают, что небольшая корреляция между силой нервной системы и выработкой данных индивидуальноприобретенных навыков наблюдается только в относительно трудных условиях обучения собаки. В легких условиях дрессировки ее не удалось обнаружить.

Дальнейшее изучение зависимости выработки индивидуальноприобретенных навыков от силы нервной системы проводилось нами совместно с Д. А. Флессом на собаках розыскной службы. Силу нервной системы определяли двумя методами: 1) действием сверхсильных раздражителей (трещотка и звукогенератор) и 2) применением больших доз кофеина.

Последний метод заключался в следующем. У собак при помощи шагомера определяли степень «пищевой» и «активнооборонительной» возбудимости. Затем эти испытания повторяли после введения животным различных доз кофеина (0,3 и 0,8 г). Уменьшение показателей степени двигательной возбудимости указывало на превышение предела работоспособности нервных клеток. Величина дозы кофеина, при которой еще не снижалась возбудимость, характеризовала силу нервной системы собаки.

Полученные результаты были сопоставлены с показателями дрессируемости как приемам «общей дрессировки»¹, так и специальному приему розыскной службы— работе по следу человека. Сопоставлялись качества дрессируемости собак, «выдерживающих» и «не выдерживающих» действие сильных раздражителей, приемам общей дрессировки и следовой работы.

Такое же сопоставление было проведено с показателями силы нервной системы, полученными в результате испытания действия кофеина.

Полученные данные говорят о положительной зависимости успеха выработки указанных индивидуальноприобретенных навыков от степени силы нервной системы. При этом выработка более трудного навыка (следовой работы) находится в большей зависимости от силы нервной системы, чем выработка менее трудных навыков «общей дрессировки» (Флесс, 1952).

На основании приведенных материалов можно сделать следующий вывод. Если в легких условиях выработка индивидуальноприобретенных двигательных навыков почти не зависит от силы нервной системы, то по мере увеличения трудности условий или сложности самого навыка сила нервной системы приобретает все большее значение для успеха выработки навыков.

Рассмотрим зависимость между унитарными реакциями поведения (пассивно- и активнооборонительной) и степенью силы нервной системы.

¹ При общей дрессировке у собак вырабатывается ряд условных рефлексов: подход при подзыве к хозяину, посадка, укладка и т. д.

Изучение пассивнооборонительной реакции в павловской школе производилось в связи с изучением типов нервной деятельности у собак. Пассивнооборонительная реакция впервые описана Ю. П. Фроловым (1925). В дальнейшем ее исследовал ряд авторов (Рикман, 1928; Сперанский, 1926, 1928; Выржиковский, 1928). Они рассматривали эту реакцию как проявление слабости, заторможенности корковых клеток. И. П. Павлов (1927) считал, что в основе «нормальной боязливости, трусости, а особенно болезненных фобий, лежит простое преобладание физиологического процесса торможения как выражение слабости корковых клеток».

Однако в дальнейшем А. Г. Иванов-Смоленский (1932), поставив специальную работу на трусливой собаке, показал, что несмотря на наличие у нее резко выраженной пассивнооборонительной реакции, животное нельзя было отнести к слабому типу нервной системы. Эта работа впервые показала, что трусливые собаки не обязательно должны обладать слабой нервной системой.

Изолированное воспитание щенков (Выржиковский и Майоров, 1933; Выржиковский, 1937) показало, что такие условия воспитания обуславливают проявление у собаки пассивнооборонительной реакции, которая долгое время сохраняется в индивидуальной жизни животного (Зевальд, 1938).

Розенталь (1936), поставив специальные опыты на собаке с пассивнооборонительной реакцией, которую в течение ряда лет относили к слабому типу, показал, что эту собаку следует относить к сильному типу. Исследователь предположил, что у собаки не изжит «детский рефлекс боязни». Не считая, что пассивнооборонительная реакция обязательно должна быть связана со слабым типом нервной системы, Розенталь полагал, что щенки сильного типа с возрастом могут изжить «детскую» реакцию осторожности, в то время как у щенков слабого типа эта реакция частично остается на всю жизнь, как и у собак сильного нервного типа, но при особенно неблагоприятных условиях воспитания.

На основании этих фактов И. П. Павлов в последние годы жизни отказался от первоначального отождествления трусости и слабости нервной системы: «Все казавшиеся нам трусливыми, т. е. медленно привыкавшие к нашей экспериментальной обстановке собаки, которые также с трудом вырабатывали условные рефлексы (а вся их условнорефлекторная деятельность легко нарушалась от малозначительных новых внешних влияний), огульно относились нами к слабому типу нервной системы¹. Таким образом, Павлов считал трусость таким поведением, которое постоянно маскирует истинную силу нервной системы.

¹ И. П. Павлов. Двадцатилетний опыт., стр. 655.

Вопрос о зависимости формирования пассивнооборонительной реакции от силы нервной системы был исследован нами на двух группах собак.

1. Беспородные собаки (51 особь), почти все эти собаки воспитывались в питомнике Физиологического института им. Павлова, т. е. в условиях довольно значительной изоляции.

Сила нервной системы у этих собак определялась по методике, разработанной еще при жизни И. П. Павлова¹. В основе этой методики лежали четыре показателя (Тимофеева, 1941); 1) скорость выработки первого положительного условного рефлекса; 2) влияние однодневного голодания на величину условного рефлекса; 3) влияние различных доз кофеина на условнорефлекторную деятельность; 4) испытание условнорефлекторной деятельности собаки сверхсильным раздражителем — трещоткой.

2. Собаки (229 особей), принадлежащие различным ведомственным питомникам. В подавляющем большинстве это были немецкие овчарки. Сила нервной системы собак определялась по их реакции на сильные звуковые раздражения и сопоставлялась с выражением их пассивнооборонительной реакции. Все собаки поступили в питомники от частных лиц, т. е. были воспитаны в условиях относительной свободы.

Коэффициент корреляции между силой нервной системы и отсутствием пассивнооборонительной реакции у собак Колтушского питомника оказался равным $+0,34 \pm 0,22^*$. В табл. 15 приведены данные, показывающие частоту сочетания пассивнооборонительной реакции со слабым и сильным типами нервной системы.

¹ Типы нервной системы собак были определены сотрудниками института Т. А. Тимофеевой, В. А. Трошихиным, З. В. Трошихиной, Л. О. Зевальдом, М. С. Колесниковым, В. К. Красуским, К. Н. Болоховским, В. Ф. Плешковым и др.

* Так как собаки этой популяции принадлежали к нескольким семействам, коэффициент корреляции должен вычисляться иначе, чем для свободно скрещивающейся популяции. Вычисление ошибки произведено по формуле, предложенной М. В. Игнатьевым, за что считаю своим долгом выразить ему свою благодарность.

$$m_r = \frac{1 - r^2}{\sqrt{\frac{n}{K}}};$$

величина K вычислялась по формуле:

$$K = 1 + \frac{1}{4} \left[\frac{n'(n'-1) + n''(n''-1) + \dots - 2L}{N} \right],$$

где n' — число особей в первом семействе;

n'' — число особей во втором семействе и т. д.;

L — число семей;

N — количество изучаемых особей.

Как видно из табл. 15, пассивнооборонительная реакция свободно комбинируется как с сильным, так и со слабым типами нервной системы, однако подавляющее большинство собак без пассивнооборонительной реакции оказалось особями сильного типа.

Таблица 15

Сочетание пассивнооборонительной реакции со слабым и сильным типами нервной системы собак

Оборонительные реакции	Слабого типа	Сильного типа
С пассивнооборонительной реакцией	16	19
Без пассивнооборонительной реакции	1	15

Сходная картина зависимости между пассивнооборонительной реакцией и степенью силы нервной системы наблюдается и среди собак 2-й группы. Коэффициент корреляции между сильной нервной системой и отсутствием пассивнооборонительной реакцией равен $+0,33 \pm 0,06$.

В табл. 16 приведены данные, показывающие частоту встречи пассивнооборонительной реакции у собак, выдерживающих и не выдерживающих сильное звуковое раздражение.

Таблица 16

Сочетание пассивнооборонительной реакции с различной реакцией собак на звуковое раздражение

Группа собак	Не выдерживают звуковое раздражение (слабая нервная система)	Выдерживают звуковое раздражение (сильная нервная система)
С пассивнооборонительной реакцией	25	34
Без пассивнооборонительной реакции	21	149

Данные табл. 16 свидетельствуют о том, что пассивнооборонительная реакция у собак этой группы свободно сочетается как со слабой, так и с сильной нервной системой. Однако нетрусливые собаки в подавляющем большинстве случаев обладали сильной нервной системой.

Таким образом, приведенные данные показали наличие сход-

ной зависимости между пассивнооборонительной реакцией и сильной нервной системой в обеих группах собак. Это указывает на то, что в основе обнаруженной нами зависимости должны лежать определенные закономерности. Мы считаем, что можно сделать два вывода.

Во-первых, свободное сочетание пассивнооборонительной реакции как с сильной, так и со слабой нервной системой говорит о том, что сила или слабость нервной системы сами по себе не являются факторами, ответственными за формирование пассивнооборонительной реакции.

Во-вторых, значительное преобладание собак без пассивнооборонительной реакции среди особей с сильной нервной системой указывает на то, что сильная нервная система является благоприятным условием для формирования поведения, в котором отсутствует пассивнооборонительная реакция.

Очевидно, слабая нервная система животного сама по себе не является причиной возникновения пассивнооборонительной реакции. Для возникновения последней необходимы специфические факторы: наличие врожденной предрасположенности или неблагоприятных условий воспитания. Однако «изжить», затормозить пассивнооборонительную реакцию в течение жизни более легко могут собаки, обладающие сильной нервной системой. При неблагоприятных (изолированных) условиях воспитания, когда трудно изживается щенячья пассивнооборонительная реакция, наличие сильной нервной системы особенно важно для того, чтобы собака смогла стать нетрусливой.

Действительно, как видно из табл. 15, среди нетрусливых собак Колтушинского питомника (воспитанных в условиях частичной изоляции) преобладает количество собак с сильным типом нервной системы над числом особей со слабой нервной системой (15 : 1).

Подводя итог вышеизложенному, мы можем сказать, что полученные нами данные указывают не столько на наличие связи между слабой нервной системой и пассивнооборонительной реакцией, сколько на наличие зависимости между сильной нервной системой и отсутствием пассивнооборонительной реакции. Сила нервной системы является условием, способствующим торможению пассивнооборонительной реакции в период формирования поведения собаки.

Активнооборонительную реакцию в павловской школе изучали меньше, чем пассивнооборонительную. И. П. Павлов (1927) указывал, что собаки возбудимого типа нервной системы (сильные, неуравновешенные) являются агрессивными. После этого высказывания активнооборонительную реакцию в павловской школе считали показателем силы нервной системы.

Так, например в книге, вышедшей под редакцией ученика

Павлова Л. А. Андреева (1939), активнооборонительная реакция связывалась с сильным возбудимым типом нервной системы. В. В. Яковлева (1940), описывая активнооборонительное поведение своей подопытной собаки, приходит к следующему заключению: «Такое агрессивное поведение собаки свидетельствовало нам о достаточно сильном типе ее нервной системы».

Таким образом, хотя конкретных экспериментальных работ по выяснению зависимости между сильным типом нервной системы и активнооборонительной реакцией нет, тем не менее высказывались мнения о наличии такой зависимости.

В нашем исследовании материалом для установления зависимости между активнооборонительной реакцией и силой нервной деятельности (определявшейся по реакции собаки на сильное звуковое раздражение) послужили три группы овчарок (242 особи), воспитанных у частных лиц и поступивших затем в питомники (табл. 17).

Таблица 17

Коэффициенты корреляции между активнооборонительной реакцией и силой нервной системы

№ групп	Кол-во особей <i>n</i>	Коэффициенты корреляции $r \pm m_r$	Достоверность корреляции r/m_r
1	53	$+0,25 \pm 0,05$	5,0
2	109	$+0,12 \pm 0,09$	1,3
3	80	$+0,19 \pm 0,10$	1,9

Приведенные данные свидетельствуют об очень небольшой корреляционной связи между активнооборонительной реакцией и силой нервной системы. Собаки с более сильной нервной системой имеют несколько большую вероятность обладать более резко выраженной активнооборонительной реакцией, чем собаки с менее сильной нервной системой.

В предыдущей главе мы показали, что для проявления и выражения активнооборонительной реакции нужен индивидуальный опыт животного. Собаки, воспитанные в условиях изоляции, проявляют менее резко выраженную активнооборонительную реакцию, чем собаки, воспитанные в условиях свободы.

Между сильной нервной системой и выработкой индивидуальноприобретенных навыков существует положительная корреляция. Можно предположить, что у собак, обладающих более сильной нервной системой, легче развивается активнооборонительная реакция под влиянием индивидуального опыта, чем у собак с более слабой нервной системой. Сильная нервная система тор-

мозит проявление пассивнооборонительной реакции и, наоборот, усиливает выражение активнооборонительной.

Эти данные находятся в полном соответствии с вышеприведенными исследованиями, показавшими, что свободные условия воспитания, создавая возможности для тренировки активнооборонительной реакции, приводят к ее усилению. Однако эти же условия способствуют и изживанию трусости. Особи с сильной нервной системой, более легко вырабатывающие индивидуальноприобретенные навыки, легче развивают злобность и легче тормозят трусость, чем собаки со слабой нервной системой. Этим, видимо, и объясняется та различная зависимость, которая наблюдается между силой нервной системы и обеими оборонительными реакциями поведения.

Приведенные в этой главе материалы иллюстрируют, как мы полагаем, важную сторону учения И. П. Павлова о роли степени возбудимости и силы нервной системы при формировании поведения. Индивидуальные различия этих важнейших свойств нервной системы определяют те пути, по которым пойдет формирование различных актов поведения животного.

Г Л А В А III

ФОРМИРОВАНИЕ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНОГО В ЗАВИСИМОСТИ ОТ НЕКОТОРЫХ ЭНДОКРИННЫХ ФАКТОРОВ

Показанная в предыдущей главе зависимость формирования поведения от основных функциональных свойств нервной системы — ее силы и возбудимости, указывает на то, что все те факторы (внешние и внутренние), которые изменяют степень возбудимости и силы нервной системы, должны оказывать тем самым влияние и на поведение животного.

Особенно большое влияние на основные функциональные свойства нервной системы оказывают железы внутренней секреции. Поэтому можно думать, что эндокринные факторы через изменение функционального состояния нервной системы должны оказывать закономерное влияние и на формирование поведения животных.

Как показали многочисленные исследования, особенно большое влияние на возбудимость нервной системы оказывает щитовидная железа. Большие дозы сушеной щитовидной железы вызывают у собак в течение первых дней «срыв» нервной деятельности, сменяющейся периодом повышенной возбудимости (Завадовский и Зак, 1928; Завадовский, Азимов и Захаров, 1929; Завадовский, Захаров и Золотов, 1929); малые дозы тиреоидина приводят лишь к повышению возбудимости.

Последующие работы в общем подтвердили эти положения. Крислер, Бухер, ван Лиер и Холл (I. Crisler, W. Booher, E. van Liege and Hall, 1933) показали усиление возбудимости и условнорефлекторного слюноотделения у собак после дачи препарата щитовидной железы.

Клейтман и Тейтельбаум (N. Kleitmann and S. Titelbaum, 1936) показали, что легкая гипертиреоидизация приводит к улучшению дифференцировки и увеличению условных рефлексов.

А. В. Тонких (1939) обнаружила увеличение возбудимости, тахикардию, расширение зрачков при значительной гиперплазии щитовидной железы, наступающей в результате введения экстракта из гипофиза.

Андерсон (O. Anderson, 1941) наблюдал резкое усиление пассивнооборонительной реакции и повышение возбудимости у собаки, получавшей тиреоидный экстракт.

Большой интерес представляют исследования М. К. Петровой (1945), изучавшей влияние гипертиреозидизации на собак различного типа нервной деятельности. Ее опыты показали, что гипертиреозидизация приводила у всех собак сильного типа к усилению раздражительного процесса и рассеиванию гипнотического состояния. У собак же слабого типа введение тиреоидина угнетало условнорефлекторную деятельность, заводя нервную систему за предел работоспособности. В результате гипертиреозидизации у одной из собак проявилась исчезнувшая ранее фобия.

Сходные данные были получены Л. А. Конге (1956), который установил, что введение тиреоидина в небольших дозах (0,006—0,027 г на 1 кг веса) усиливает и концентрирует процессы возбуждения и торможения в коре больших полушарий головного мозга. Однако у некоторых собак дозы тиреоидина в 0,018 г на 1 кг вызывали уменьшение величины условных рефлексов. На этом основании автор также приходит к выводу, что изменение нервных процессов в коре больших полушарий под влиянием тиреоидина зависит от типа нервной деятельности собаки.

В опытах В. Г. Баранова, Е. Н. Сперанской, Д. С. Тендлера, М. И. Митюшова (Баранов, Сперанская, Тендлер, 1954; Сперанская, Баранов, Беловинцев, Митюшов, 1955) введение малых доз тиреоидина (0,002 г на 1 кг веса тела собаки) вызывало понижение суммарной величины эффектов положительных условных рефлексов, растормаживание дифференцировок, фазовые состояния и другие нарушения высшей нервной деятельности, характеризующие ослабление раздражительного и тормозного процессов.

Согласно данным А. Г. Пугачева (1953, 1954), тиреоидин в дозах 0,05 г оказывает возбуждающее действие на голубей возбудимого типа нервной системы; у голубей со слабым типом нервной системы условнорефлекторная деятельность полностью угнетается. Большие дозы тиреоидина (0,4—0,8 г) у возбудимых голубей вызывали двухфазное изменение условнорефлекторной деятельности: понижение, сменяющееся повышением возбудимости. У голубей тормозного типа большие разовые дозы тиреоидина вызывали развитие запредельного торможения с фазовыми явлениями.

Таким образом, приведенные исследования показывают, что гипертиреоз приводит к повышению возбудимости нервной системы, что выражается в усилении двигательной активности собак, в изменении их условнорефлекторной деятельности (это изменение зависит от типологических особенностей), в усилении выражения таких актов поведения, как пассивнооборонительная реакция, и в проявлении фобии.

Первые исследования по изучению влияния результатов удаления щитовидных желез на высшую нервную деятельность и поведение животных выполнены в лаборатории И. П. Павлова. А. Вальков (1925) наблюдал нарушение условнорефлекторной деятельности у собаки с удаленной щитовидной железой. Все условные рефлексы оперированной собаки не достигали обычной прочности, так что их приходилось вырабатывать как бы заново. Павлов говорит о собаке, тиреоидэктомированной Вальковым, как о животном с очень низкой возбудимостью коры головного мозга. К сходным результатам пришли и последующие авторы (Азимов, 1927; Завадовский и Зотов, 1929; O. Anderson, 1941), показавшие, что удаление щитовидных желез приводит к значительному падению возбудимости коры мозга. Андерсон отмечал ослабление активнооборонительной реакции у одной из своих подопытных собак после тиреоидэктомии.

Работы, проведенные на других животных, дали сходные результаты. Лиддел (H. Liddel, 1925), экстирпируя щитовидные железы у овец, показал, что в их поведении происходят закономерные изменения. В то время как у нормальных животных резкие звуки (например, выстрел) вызывают испуг, тиреоидэктомированные животные почти не реагируют на эти раздражители. Указанные изменения поведения происходят на фоне значительного понижения двигательной возбудимости животного, наступающего после тиреоидэктомии (Liddel and Simpson, 1925). Значительные нарушения условнорефлекторной деятельности овец после тиреоидэктомии проявляются при выработке у них навыка проходить через простейший лабиринт. Дача тиреоидэктомированным животным небольших доз щитовидной железы восстанавливала их нормальную нервную деятельность (Лиддел, 1925).

Исследования, проведенные Кунде и Невиле (M. Kunde and M. Neville, 1930) на кроликах, показали, что исчезающий после тиреоидэктомии рефлекс движения кожи в ответ на тактильное раздражение вновь восстанавливается после кормления животного препаратом щитовидной железы.

Четкие изменения обнаружены в поведении кур в зависимости от количества даваемой им щитовидной железы. Б. Завадовский и М. Л. Рохлина (1927) показали, что гипертиреонидизация вызывает у кур значительное изменение как в условно-, так и безус-

ловнорефлекторной деятельности. В то время как большие дозы тиреоидина приводят к срыву нервной деятельности, небольшие дозы вызывают легкое повышение возбудимости, приводят к более четкой условнорефлекторной деятельности.

Исследования, проведенные А. С. Либерфарбом (1928), показали, что безусловнорефлекторные движения зоба у кур резко угнетаются после тиреоидэктомии. Дача препарата щитовидной железы восстанавливает утраченные движения зоба.

Интересные наблюдения сделаны В. Ф. Ларионовым. Как указывают Ларионов и Бердышев (1933), линька, наступающая вслед за прекращением яйцекладки, сопровождается значительным повышением возбудимости. При этом наблюдается также и усиление пугливости (личное сообщение Ларионова). Исследования Ларионова и Бердышева (1933) показали, что в период линьки у кур происходит повышение функционирования щитовидной железы. Очевидно, гиперфункция щитовидной железы, вызывая повышение возбудимости нервной системы, приводит и к увеличению пугливости.

Исследования по выяснению роли щитовидной железы в онтогенезе поведения птиц проведены Ю. А. Васильевым (1941). Удаление щитовидной железы у птенцов (главным образом из семейства врановых) привело к задержке формирования их поведения на птенцовой стадии развития.

При гипофункции щитовидных желез, вызванной введением метилтиоурацила, как показали наши исследования (Крушинский и Кабак, 1947), наблюдалось понижение двигательной активности у крыс, которая восстанавливалась после прекращения дачи этого препарата. Тироксин, вводимый крысам, у которых в результате дачи метилтиоурацила снизилась двигательная возбудимость, восстанавливал их возбудимость, несмотря на продолжающееся введение метилтиоурацила. В. И. Гунин (1952) после применения антитиреоидных препаратов наблюдал сонное состояние у собак. Д. С. Тендлер (1952), В. П. Комиссаренко, С. М. Буйко, Ф. А. Глузман, Е. О. Теплицкая (1957) после введения животным метилтиоурацила отмечали ослабление возбудительного и тормозного процессов с появлением парабитических фаз.

Приведенные работы свидетельствуют о том, что гипертиреозидизация вызывает повышение возбудимости нервной системы и усиление выражения рефлекторных реакций. Экстирпация щитовидной железы или блокирование ее функции, наоборот, приводит к снижению возбудимости нервной системы.

Нами на собаках были проведены исследования (Крушинский, 1938 а) с целью выяснения действия гормона щитовидной железы на проявление унитарных реакций поведения и степень возбудимости нервной системы.

Опыты с влиянием гипертиреозидизации и тиреоидэктомии на проявление и выражение унитарных реакций поведения проведены на 10 собаках. До начала экспериментального воздействия за животными велись наблюдения в течение 2—3 месяцев. В те-

Таблица 18

Влияние тиреоидина на двигательную активность и оборонительное поведение собак

Кличка собаки, время дачи и доза тиреоидина	До гипертиреозидизации		После гипертиреозидизации	
	среднее из 5 показаний шагомера	оборонительное поведение	среднее из 5 показаний шагомера	оборонительное поведение
Ада С 28.III по 6.V получила 96 г тиреоидина	4800 (2500—8000)	слабо выражен- ная пассивно- оборонитель- ная реакция	19400 (9700—25000)	усиление пас- сивнооборони- тельной реак- ции
Байкал С 2.VI по 25.VII получил 336,5 г тиреои- дина	3100 (1400—4500)	слабо выражен- ная активно- оборонительная реакция на фоне пассивно- оборонитель- ного поведения	18900 (6000— 25000)	усиление выра- жения активно- оборонительно- го компонента (сохранялось 1,5 мес).
Люмб С 29.III по 9.VII получил 508,5 г тиреои- дина	3500 (3000—4300)	незначительная активно- оборонитель- ная реакция	5400 (3600— 75000)	некоторое усиление актив- нооборонитель- ной реакции
Лиза С 12.VIII по 15.X получила 675 г тиреои- дина	3260 (1500—6000)	нерезко выра- женная актив- нооборонитель- ная реакция	33000 (28000— 38000)	резкое усиле- ние активно- оборонительной реакции
Ярок С 11.VIII по 19.VIII полу- чила 105 г	—	резко выражен- ная активно- оборонитель- ная реакция	—	значительное усиление актив- нооборонитель- ной реакции
Альт С 28.XI по 2.I получил 787,5 г тирео- дина	3040 (1400—4400)	активнооборо- нительная реакция (толь- ко в виде щелкания зу- бов) (рис. 10А)	5930 (4400—7500)	усиление ак- тивнооборони- тельной реак- ции (появился лай) (рис. 10Б)

чение этого времени все подопытные собаки, кроме одной, отличались весьма константным поведением. Возбудимость их измеряли при помощи шагомера, который вешали на собак на 12 ночных часов (с 7 час. вечера до 7 час. утра). Поведение каждой

собаки после гипертиреозидизации или тиреоидэктомии сравнивали с ее нормальным поведением.

В табл. 18 и рис. 10 приведены результаты опытов по влиянию тиреоидизации на двигательную активность и оборонительное поведение собак.

Как видно из табл. 18, гипертиреозидизация собак, приводя к повышению возбудимости, усилила и выражение их оборонительных реакций поведения.

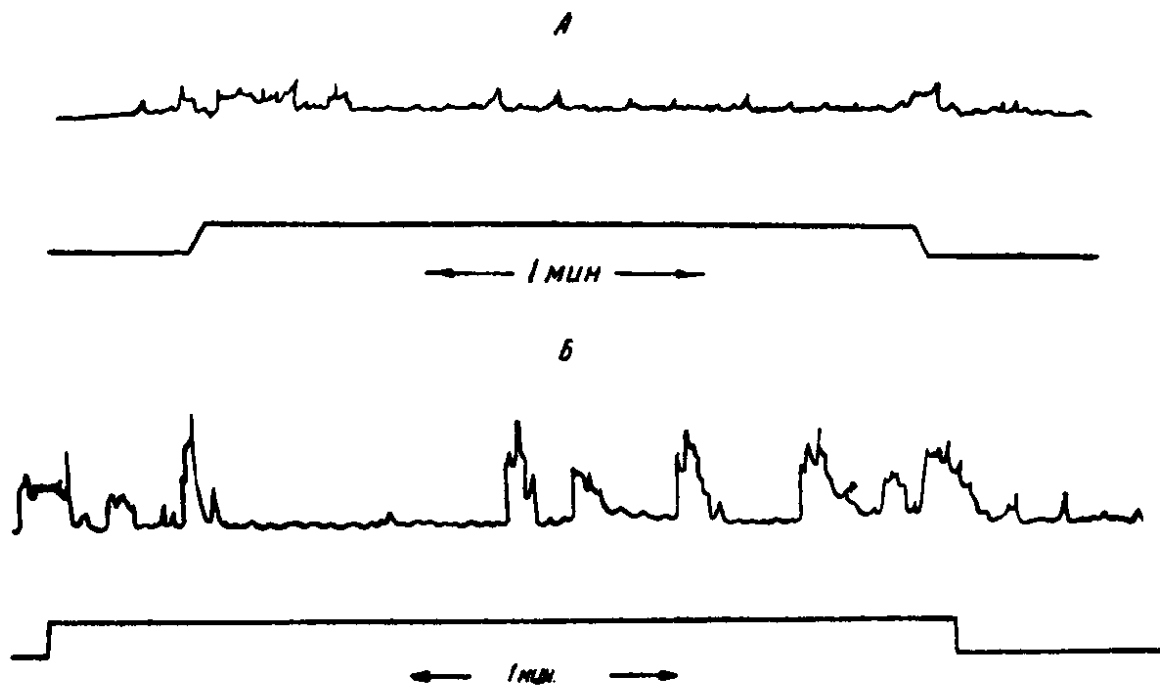


Рис. 10. Активнооборонительная реакция до введения (А) и после введения тиреоидина (Б). (Запись лая)

В табл. 19 приведены данные по влиянию тиреоидэктомии на двигательную активность и оборонительное поведение собак.

Данные табл. 19 показывают, что тиреоидэктомия приводит к снижению возбудимости (у 3 особей из 5) и ослаблению оборонительного поведения. И хотя дача тиреоидина привела к более заметному изменению поведения собак, чем удаление щитовидных желез, все же проведенная работа указывает на влияние функционального состояния щитовидной железы, на возбудимость и оборонительное поведение собак.

Литературные данные и наши исследования показали, что щитовидная железа оказывает влияние на поведение животных, которое осуществляется через изменение возбудимости нервной системы. Гипертиреозидное состояние приводит к повышению возбудимости и тем самым к усилению выражения унитарных реакций поведения. И, наоборот, гипотиреозидное состояние, сопровождающееся понижением возбудимости нервной системы, приводит к ослаблению выражения унитарных реакций поведения.

Изученная связь между щитовидной железой и оборонительными реакциями поведения выявляет только один из многих

**Влияние тиреоидэктомии на двигательную активность
и оборонительное поведение собак**

Кличка собаки	До тиреоидэктомии		После тиреоидэктомии*	
	среднее из 5 показателей шагомера	оборонительное поведение	среднее из 5 показателей шагомера	оборонительное поведение
Ада	19400 (9700—25000)	пассивнооборонительная реакция	7380 (4000—10000)	ослабление пассивнооборонительной реакции
Леди	1980 (1200—2700)	активнооборонительная реакция	2300 (1250—2700) (через 2,5 месяца после операции)	почти полное исчезновение активнооборонительной реакции
Верный	4540 (2500—9000)	То же	1700 (1100—2700) (через 11 месяцев после операции)	активнооборонительная реакция восстановилась
Сильва	3700 (2700—5000)	активно- и пассивнооборонительные реакции	4100 (3000—5500)	активнооборонительная реакция без изменения
Аста	6500 (5000—8600)	То же	1600 (1000—2200)	значительных изменений в оборонительном поведении не произошло
			1800 (1250—3000)	значительное ослабление активно- и пассивнооборонительных реакций

* У одной собаки (Ада) щитовидная железа была удалена через 2 дня после прекращения гипертиреоза.

факторов, оказывающих влияние на возбудимость, а через нее и на поведение животного. Различная активность щитовидной железы, в свою очередь, зависит от многих условий и процессов, протекающих в организме, которые через изменение ее функционального состояния должны оказывать влияние на формирование поведения животного.

Другой железой внутренней секреции, влияющей на функциональное состояние нервной системы и поведение животных, является половая.

подавляющее большинство работ по изучению половых различий в степени возбудимости (отражением которой являлась двигательная активность, измеряемая во вращающихся колесах) проведено на крысах.

Слонекер (J. Slonaker, 1912) в одной из своих ранних работ показал, что самки крыс более активны, чем самцы. Эти данные затем были подтверждены Хичкокк (F. Hitchcock, 1925) и др. Позднее Ванг (N. Wang, 1923) и Слонекер (Slonaker, 1925) нашли, что самки крыс в период течки проявляют повышенную спонтанную активность. Кастрация самок приводит к значительному падению двигательной активности (Wang, 1925; Slonaker, 1930) и самцов (Hoskins, 1925, 1925a; Gaps, 1927; Lee and Buskirk, 1928; Slonaker, 1930; Heller, 1932).

В противоречии с этими данными находится работа Тутле и Дайксхорна (W. Tuttle and S. Dyskshorn, 1928), в которой авторы приходят к выводу, что кастрация самцов и самок крыс не отражается на их «спонтанной» активности. Хотя в большинстве работ получены данные об уменьшении двигательной активности кастрированных самцов при ее измерении во вращающихся колесах, однако оказалось, что, если двигательная активность измеряется другими методами, результаты этих измерений расходятся с теми, которые получаются при использовании вращающихся колес (B. Campbell and F. Sheffield, 1953; J. Eayrs, 1954).

По-видимому, имеет значение возраст, в котором производится кастрация. Рихтер (C. Richter, 1933) нашел, что самцы, кастрированные в возрасте 3—4 дней, хотя и оказывались менее активными, чем контрольные животные, однако они были более активны, чем крысы, кастрированные в более позднем возрасте. Ванг, Рихтер и Гутмахер (G. Wang, C. Richter and A. Guttmacher, 1925) показали, что при трансплантации яичников кастрированным самцам происходит повышение их двигательной активности. В этой же работе ясно показано, что у самок в период течки происходит повышение их двигательной активности. Инъекция фолликулина кастрированным самкам, вызывая течку, приводит к повышению двигательной активности (Bugbee and Simond, 1926). Рихтер и Вислоки (Richter and Wislocki, 1928) показали, что снизившаяся после кастрации двигательная активность крыс обоих полов вновь восстанавливается после трансплантации гонад. Трансплантация семенников оказывает меньший эффект на двигательную активность, чем трансплантация яичников. Сходные результаты были получены Слонекером (Slonaker, 1927) на старых менопаузных крысах с пониженной двигательной активностью; инъекция фолликулина приводила к повышению их активности.

В некотором противоречии с результатами вышеприведенных исследований находится работа Хеллера (R. Heller, 1932). Ему

не удалось обнаружить значительного изменения в двигательной активности самцов крыс при инъекции им мужского полового гормона.

Приведенные работы показывают, что двигательная активность крыс связана с половыми гормонами; особенно большое влияние на нее оказывает женский половой гормон. Для нормальной двигательной активности самцов необходим, очевидно, определенный уровень мужского полового гормона в организме.

Исследования, проведенные на свиньях, показали, что спонтанная активность этих животных повышается у самок во время течки (Altmann, 1939). Максимальная активность отмечается в конце эструса. Перед течкой наблюдается период заметного угнетения возбудимости животного.

Хемфри и Уорнер (E. Humphrey a. L. Wogner, 1934) провели сравнение возбудимости самцов и самок на служебных собаках (174 самца и 172 самки). Эти авторы обнаружили, что у самок возбудимость в среднем несколько более высокая, чем у самцов.

Наши исследования по измерению возбудимости у собак разного пола были поставлены на 6 группах немецких овчарок общей численностью 390 особей (табл. 20).

Т а б л и ц а 20

Различие в степени возбудимости у самцов и самок собак*

№ групп	♂ ♂		♀ ♀		Разница	Разница в пользу
	n	возбудимость	n	возбудимость	M (diff)	
5	37	5,35±0,18	32	5,06±0,19	0,29±0,26	♀♀
2	63	5,29±0,16	36	5,44±0,19	0,15±0,26	«
3	23	5,57±0,15	31	5,39±0,15	0,18±0,20	♂♂
4	35	5,80±0,14	26	5,42±0,24	0,38±0,28	«
1	21	5,24±0,25	35	5,43±0,19	0,19±0,32	♀♀
6	26	5,92±0,14	25	5,80±0,21	0,12±0,25	♂♂

* При биометрической обработке всех собак (по показаниям шагомера) разбили на 7 классов. Обработку материала проводили не по показаниям шагомера, а по классам.

Как видно из табл. 20, существенной разницы в возбудимости у самцов и самок установить не удалось.

Позднее определение степени возбудимости производилось (совместно с Д. А. Флессом) еще у двух групп немецких овчарок. В обеих группах (всего 128 особей) самцы по возбудимости несколько превосходили самок, но разница была незначительной.

На основании приведенных данных едва ли можно говорить о существенном различии в возбудимости у собак разного пола.

В ряде работ изучалось влияние половых гормонов на условно-рефлекторную деятельность.

В исследованиях, проведенных на крысах, не удалось установить ясного влияния половых гормонов на ход выработки индивидуальноприобретенных навыков.

Тсаи (L. Tsai, 1930) пришел к выводу, что полностью кастрированные самцы крыс делают больше ошибок и затрачивают больше времени на пробежку в лабиринте, чем самцы, у которых удален только один семенник. Последние обучаются хуже, чем нормальные особи.

Данные Тсаи не были подтверждены Комминсом (W. Commins, 1932), который не нашел никакого различия в обучаемости нормальных и кастрированных самцов крыс. Боллу (L. Boll, 1923) также не удалось установить существенного различия в обучаемости крыс в период течки и в период полового покоя.

Бич (F. Beach, 1956) обнаружил ясные различия между нормальными и кастрированными самцами в образовании двигательного навыка пробежки из одного помещения в другое, где были самки в течке. Нормальные самцы производили пробежку в среднем более чем в 4 раза быстрее, чем кастрированные. Инъекция мужского полового гормона полностью восстанавливала быстроту пробежки кастрированных самцов. Полученные различия в выработке навыков между нормальными и кастрированными самцами, несомненно, объяснялись специфичностью применяемого подкрепления (самки в течке).

Гораздо более ясные результаты получены на собаках.

В. М. Архангельский (1931, 1937) показал, что удаление мужской половой железы значительно отражается на условно-рефлекторной деятельности собак. Кастрация приводит к крайнему ослаблению функциональной деятельности коры, выражающейся в быстрой ее истощаемости, в явлениях ослабления силы нервной системы, понижении работоспособности и в затрудненности образования условных рефлексов. После кастрации ослабляется как процесс возбуждения, так и процесс торможения. Особенно сильно действует кастрация в молодом возрасте, вызывая значительные расстройства в условно-рефлекторной деятельности. Через значительное время после кастрации наблюдалось некоторое восстановление условно-рефлекторной деятельности подопытных собак, однако она никогда не достигала дооперационного состояния.

М. К. Петрова (1936, 1937) изучала на собаках влияние удаления мужской половой железы на условно-рефлекторную деятельность. Сделанные ею выводы согласуются с результатами,

полученными Архангельским: кастрация приводила к ослаблению деятельности коры головного мозга.

В работе Петровой ярко выступает значение типа нервной системы животного. У особей с сильной нервной системой сила нервных процессов после операции более или менее восстанавливается. Животные со слабой нервной системой первое время после кастрации при стереотипных условиях начинают «работать» даже несколько лучше, однако позже наступает глубокая депрессия с полным отказом от работы. Кастрация щенка привела к значительному ослаблению в первую очередь тормозного процесса: при его столкновении с процессом возбуждения развился тяжелый продолжительный невроз.

Таким образом, работы по кастрации показали, что отсутствие мужского полового гормона приводит к ослаблению деятельности коры головного мозга.

Имплантация семенников (Архангельский, 1927, 1937) взрослым самцам приводила к характерным изменениям в условно-рефлекторном поведении. После имплантации нарушаются нормальные соотношения между процессами возбуждения и торможения; первые начинают преобладать над вторыми. Автор объясняет это явление не увеличением раздражительного процесса, а ослаблением тормозного. После пересадки семенников кастрированным самцам работоспособность их коры головного мозга приблизилась к работоспособности коры неоперированных животных, однако полностью не восстановилась.

В ряде работ изучалась роль гормонов женских половых желез. В. М. Архангельский (1937) приводит результаты опытов Э. И. Геккера по кастрации самок собак и на основании их приходит к выводу, что условные рефлексы под влиянием кастрации не изменяются. Сходные результаты были получены и при имплантации самкам яичников (Геккер, 1931). Основываясь на этих материалах, Архангельский считает, что у самок нервная деятельность, по-видимому, мало зависит от гормонов яичников.

Однако ряд исследователей (Артемьев, 1939; Усиевич, Артемьев, Алексеева и Степанов, 1938) пришел к выводу, что кастрация самок приводит примерно к тем же последствиям, которые наблюдаются и после кастрации самцов: к ослаблению раздражительного и тормозного процессов, причем обычно больше изменяется тот процесс, который был относительно более слаб у данного животного. Таким образом, работы этих авторов противоречат взглядам Архангельского и Геккера об отсутствии зависимости высшей нервной деятельности от функции яичников у собак.

Просматривая фактический материал, на основании которого Усиевич и Артемьев делают выводы о влиянии яичников на высшую нервную деятельность, можно сказать, что если у самок

после кастрации и происходят отклонения в условнорефлекторном поведении, то эти изменения не очень велики и значительно менее рельефны, чем изменения в поведении, наблюдаемые после кастрации у самцов. Незначительная зависимость высшей нервной деятельности собак от женской половой железы, по сравнению с зависимостью от мужской, очевидно, и привела Архангельского и Геккера к мнению о почти полном отсутствии влияния инкретов яичника на кору мозга у самок.

Необходимо также указать, что результаты опытов, в которых производятся имплантации половых желез, без последующего гистологического контроля имплантантов (чего не было сделано в вышеприведенных работах), не могут являться достаточно убедительными.

К выводу о наличии влияния как мужской, так и женской половых желез на условнорефлекторную деятельность собак приходит также Андерсон (O. Anderson, 1941). Этим автором было кастрировано 3 собаки (2 самца и 1 самка). Эффект во всех случаях был сходен: величина условных рефлексов несколько снизилась.

Исследования Е. М. Крепса (1924) указывают на влияние усиленной продукции женского полового гормона на условнорефлекторную деятельность. Во время течки наблюдались характерные волны повышения возбуждения и ослабления тормозного процесса, сменявшиеся состоянием депрессии.

Итак, приведенные работы показали, что половые гормоны имеют, видимо, неодинаковое значение у разных животных. В то время как у крыс они не оказывают достаточно сильного влияния на условнорефлекторную деятельность, у собак это влияние несомненно. Наличие половых гормонов у них необходимо для поддержания силы нервной системы на нормальном уровне, причем мужская половая железа на силу нервной системы оказывает, видимо, более значительное влияние, чем женская.

Половой диморфизм в выработке индивидуально-приобретенных навыков впервые исследовался на крысах. Ульрих (J. Ullrich, 1915) нашел, что при обучении крыс в «проблемном» ящике и лабиринте самцы усваивают навык быстрее и пробегают лабиринт с большей скоростью, чем самки. У молодых (возраст 25 дней) и старых (возраст 300 дней) крыс половое различие выявлено недостаточно ясно.

Н. Е. Акимов (1928, 1930), изучая половое различие в обучаемости крыс, приходит к выводу, что самцы легче, чем самки, усваивают навыки, связанные с экстерорецепцией; самки же быстрее, чем самцы, усваивают навыки, связанные с проприорецепцией. Более поздние исследования, проведенные Трионом (R. Tryon, 1931), Мак-Немером и Стоном (Mc Nemar and Stone,

1932), показали, что при обучении крыс в разного типа лабиринтах самцы обучаются быстрее, чем самки, и количество делаемых ошибок у самок несколько выше, чем у самцов. Все эти работы указывают на то, что самцы обучаются лучше, чем самки.

Этим данным противоречит работа Корея (S. Cokey, 1930), который на основании проведенных исследований приходит к выводу, что самки крыс обучаются быстрее и делают меньше ошибок, чем самцы. Чем объясняется такое расхождение с данными других авторов, сказать трудно.

Как было указано, большинство работ свидетельствует о несколько лучшей обучаемости самцов по сравнению с самками. Однако в ряде случаев имеет значение, видимо, какой анализатор играет ведущую роль в выработке навыка. Можно думать, что у самок более развиты, чем у самцов, анализаторы, связанные с проприорецепцией.

Нами были проведены исследования по изучению различий между самцами и самками собак в выработке индивидуально-приобретенных навыков и силе нервной системы.

Начнем с рассмотрения половых различий в дрессируемости собак (подготавливавшихся во время войны по противотанковой и связной службам). В табл. 21 приведены показатели дрессируемости самцов и самок по этим видам службы.

Т а б л и ц а 21

Выработка индивидуальноприобретенного навыка у самцов и самок

№ групп	Средние величины показателей у успеха дрессировки (в баллах)		Разница <i>M (diff)</i>	Разница в пользу
	♂♂	♀♀		
1 (связь)	3,43±0,24	3,69±0,19	0,26±0,32	♀♀
2 (ПТ1)	3,52±0,14	3,22±0,17	0,30±0,22	♂♂
3 (ПТ1)	3,39±0,26	3,94±0,18	0,55±0,32	♀♀
4 (ПТ2)	4,09±0,13	3,62±0,17	0,47±0,22	♂♂

Из данных табл. 21 видно, что закономерного различия в дрессируемости между самцами и самками уловить на первый взгляд не удастся. Во 2 и 4-й группах самцы дрессировались несколько лучше, чем самки, в 1 и 3-й, наоборот, лучшие показатели имели самки, причем все наблюдающиеся различия невелики и лежат в пределах вероятных ошибок. Однако более детальный анализ дает возможность установить половые различия в выработке индивидуальноприобретенных навыков.

Как указывалось во 2-й главе, условия, при которых производилась дрессировка четырех исследованных групп собак,

были различными по степени их трудности. По физической силе применявшихся раздражителей, напряженности (в отношении сроков обучения) эти условия должны быть признаны трудными для группы 2-й, средними для групп 1 и 4-й и легкими для группы 3-й. Поскольку собаки групп № 2 и 3 дрессировались по одному и тому же виду службы (ПТ1), возможно сравнение дрессируемости собак обоих полов в легких и трудных условиях. В табл. 22 приведены результаты такого сравнения.

Таблица 22

Выработка навыка у самцов и самок в легких и трудных условиях

Пол	Средняя балловая оценка		Разница $Md \pm md$	Достоверность разницы $\frac{Md}{md}$
	гр. № 3 легкие условия	гр. № 2 трудные условия		
Самцы	$3,39 \pm 0,26$	$3,52 \pm 0,14$	$0,13 \pm 0,30$	0,43
Самки	$3,94 \pm 0,18$	$3,22 \pm 0,17$	$0,72 \pm 0,25$	2,88

Как видно из табл. 22, различие в успехе выработки индивидуальноприобренного навыка между самцами в обеих группах практически отсутствует; в то же время различие между самками является значительным, статистически достоверным. Самки в трудных условиях обучения вырабатывают навык хуже, чем в легких.

В трудных условиях выработки индивидуальноприобренного навыка, когда от нервной системы животного требуется большое напряжение для того, чтобы противостоять сильно действующим внешним факторам, у самцов наблюдается бóльшая стабильность вырабатываемого навыка. У самок трудные условия ухудшают ход выработки индивидуальноприобренного навыка, что указывает на бóльшую слабость нервной системы самок по сравнению с нервной системой самцов.

Результат проведенной нами (Крушинский, 1946) обработки материала по силе нервной системы самцов и самок собак, находившихся в питомнике Института физиологии им. И. П. Павлова в Колтушах, подтвердил вывод о большей силе нервной системы самцов по сравнению с самками (табл. 23).

Вычисление критерия соответствий (χ^2), равного 10,29, показывает, что различие между самцами и самками по силе их нервной системы (на основании вероятности соответствия p/χ^2 , оказавшегося меньше, чем 0,05) достаточно существенно. Самцы обладают в среднем более сильной нервной системой, чем самки.

Помимо вышеприведенного материала, полученного на основании данных по выработке индивидуальноприобренного

Характеристика силы нервной системы собак различного пола *

Сила нервной системы	♀♀	♂♂	Σ
Очень сильная	0	5	5
Сильная	7	16	23
Слабый вариант сильного типа . .	3	4	7
Сильный вариант слабого типа . .	5	1	6
Слабая	7	5	12

* Тип нервной системы сравниваемых собак был определен сотрудниками Института физиологии по принятому стандарту (Тимофеева, 1941).

навыка, мы сопоставили результаты определения реакции самцов и самок немецких овчарок (356 собак), при действии сильного звукового раздражителя (трещотки). Результаты оказались следующими: для самцов $M=6,25 \pm 0,19$; для самок $M=6,14 \pm 0,19$ (восьмибалльная шкала выдерживания собакой звука трещотки). Разница (Md) равна $0,11 \pm 0,28$ в пользу самцов. Достоверность разницы $\left(\frac{Md}{md}\right)$ равна 0,39. Это показывает, что для исследованной группы овчарок статистически достоверную разницу между самцами и самками в отношении их «устойчивости» к звуку трещотки установить не удалось.

Мы полагаем, что в этой группе обнаружить различия в силе нервной системы нам не удалось потому, что сила применявшегося раздражителя (трещотки) была недостаточной. Как было показано выше, при дрессировке собак в легких условиях такого различия тоже уловить не удастся. Однако в трудных условиях, в которых нервная система собак подвергалась чрезмерному напряжению, различие выступило достаточно ясно.

Это подтвердили результаты исследования, проведенного нами совместно с Д. А. Флессом, на розыскных собаках (63 особи), где использовалась более сильная трещотка и, кроме того, звукогенератор. Действие этих раздражителей выдержало среди самцов 81—83% особей, а среди самок — только 35—40%. В то же время испытание на тех же собаках больших доз кофеина не выявило полового различия в силе нервной системы, по-видимому, вследствие недостаточности применяемой дозы (0,8 г бензойнонатриевой соли кофеина).

На основании приведенного материала мы приходим к выводу о большей силе нервной системы самцов по сравнению с самками. Однако это различие выступает только в тех случаях, когда на нервную систему действуют достаточно сильные раздражители.

Перейдем к рассмотрению половых различий в проявлении и выражении унитарных реакций поведения.

Не останавливаясь на описании проявления таких форм поведения, которые специфически связаны с половыми железами и, несомненно, могут рассматриваться как вторичнополовые признаки (например, пение, токование самцов различных видов птиц и другие виды брачного поведения; реакции, направленные к спариванию и т. д.), рассмотрим зависимость формирования унитарных реакций на примере оборонительного поведения.

Хотя эти унитарные реакции в ряде случаев зависят от функционального состояния половых желез, их нельзя всегда относить к вторичнополовым признакам. Важно также, по отношению к какому раздражителю проявляется оборонительная реакция животного. Активнооборонительная реакция самцов по отношению друг к другу, несомненно, зависит от функционального состояния половых желез.

Кастрация петухов резко ослабляет их драчливость (М. М. Завадовский, 1922). Ульрих (J. Ulrich, 1938) показал, что кастрация ослабляет драчливость некоторых самцов крыс. Большое значение имеет время кастрации. Кастрация, произведенная до наступления полового созревания, почти совершенно устраняет драчливость; кастрация же половозрелых животных не устраняет ее. Ослабленная кастрацией драчливость самцов крыс и мышей восстанавливается после инъекции мужского полового гормона (Riege, цит. по J. Seward, 1945; Veeman, 1946). Ж. Г. Севард (цит. по J. Seward, 1945) обнаружил ясное половое различие в выражении активнооборонительной реакции у самцов и самок крыс. У первых она была значительно более резко выражена. Инъекция препарата мужского полового гормона (андрогена) приводила к усилению агрессивности; инъекция женского полового гормона (эстрогена) не оказывала заметного влияния.

Интересный пример, иллюстрирующий роль функционального состояния половых желез в формировании активнооборонительного поведения собак, приводит Тинберген (G. Tinbergen, 1955). Его наблюдения показали, что у эскимосских собак существует ясно выраженная территориальность в пределах эскимосских поселков. Все собаки поселка разделяются на несколько небольших колоний или стай, каждая из которых живет в определенной части поселка. Появление собаки из другой стаи на «чужой» территории сейчас же вызывает у особей всей колонии проявление по отношению к ней активнооборонительной реакции, и они выгоняют «чужую» собаку со «своей» территории. Молодые собаки не примыкают ни к одной из таких колоний и бродят, несмотря на преследование, по всему поселку. Однако после первого спаривания поведение собаки изменяется. Она

сразу примыкает к той или другой стае, прекращает появляться на «чужой» территории и прогоняет со «своей» территории собак «чужой» колонии. На этом примере видно, как функциональное состояние половых желез формирует активнооборонительную реакцию поведения собак, играющую в свою очередь важную роль в формировании стаи.

В гораздо менее ясной зависимости от функционального состояния половых желез находится пассивнооборонительная реакция. Пугливость самок крыс, как было установлено Андерсоном (E. Anderson, 1940 а), ослабляется в период течки. Инъекция женского полового гормона ослабила пугливость у нормальных и кастрированных самок (E. Anderson а. S. Anderson, 1940 б). Однако кастрация как самцов, так и самок не приводит к изменению их пассивнооборонительной реакции (E. Anderson, 1940 в). Андерсон на основании своих опытов приходит к выводу, что увеличенное количество женского полового гормона в организме ослабляет пугливость; однако отсутствие полового гормона не приводит к ее усилению.

Итак, из приведенных литературных данных следует, что мужской половой гормон оказывает существенное влияние на проявление и выражение активнооборонительной реакции у самцов разных животных. Ясной зависимости пассивнооборонительной реакции от женских половых гормонов установить не удалось, хотя имеются данные, что он ослабляет эту реакцию.

Собранные нами данные по проявлению и выражению оборонительных реакций у собак (по отношению к человеку) хотя и устанавливают наличие небольших различий в выражении этих реакций у разных полов, тем не менее они показывают, что эти различия не могут рассматриваться как четкие вторичнополовые признаки.

Материалом для нашего исследования по половому различию пассивнооборонительной реакции собак послужили 582 собаки (284 самца и 298 самки). В связи с различием в породах и условиях воспитания все собаки были разделены на 6 групп (табл. 24).

Из табл. 24 видно, что во всех 6 группах пассивнооборонительная реакция выражена у самок несколько более сильно, чем у самцов (хотя в 3 группах различие статистически недостоверно).

Более поздние исследования, проведенные на немецких овчарках розыскной службы, дали сходные результаты. В изученной группе собак (61 особь) среди самок пассивнооборонительной реакцией обладало 31,6%, а среди самцов — только 7,1%.

Исследование полового различия в проявлении активнооборонительной реакции было проведено на 421 собаке (табл. 25).

Из табл. 25 видно, что во всех группах исследованных собак самцы обладают несколько более резко выраженной активнооборонительной реакцией, чем самки. Хотя разница эта очень

Пассивнооборонительная реакция самцов и самок

Группа собак	n	Средние показатели пассивнооборонительной реакции (в баллах)		Разница $Mdif \pm md$	Разница в пользу	Достоверность разницы $Mdif/md$
		♂♂	♀♀			
Беспородные (питомник Института физиологии им. И. П. Павлова)	72	$2,17 \pm 0,29$	$2,39 \pm 0,32$	$0,22 \pm 0,42$	♀♀	0,52
Немецкие овчарки частных лиц	62	$0,62 \pm 0,23$	$1,55 \pm 0,16$	$0,93 \pm 0,26$	»	3,5
Немецкие овчарки питомников	58	$3,13 \pm 0,38$	$3,48 \pm 0,31$	$0,35 \pm 0,44$	»	0,8
Эрдельтерьеры частных лиц	41	$0,18 \pm 0,15$	$0,33 \pm 0,16$	$0,15 \pm 0,22$	»	0,7
Эрдельтерьеры питомников	111	$0,50 \pm 0,12$	$1,0 \pm 0,18$	$0,50 \pm 0,21$	»	2,3
Немецкие овчарки ведомственной школы	238	$1,38 \pm 0,06$	$1,58 \pm 0,08$	$0,20 \pm 0,10$	»	2,0

Таблица 25

Активнооборонительная реакция самцов и самок

Группа собак	n	Средние показатели активнооборонительной реакции (в баллах)		Разница $Mdif \pm md$	Разница в пользу	Достоверность разницы $Mdif/md$
		♂♂	♀♀			
Немецкие овчарки частных лиц	62	$2,61 \pm 0,10$	$2,47 \pm 0,11$	$0,14 \pm 0,14$	♂♂	1,0
Немецкие овчарки питомников	47	$2,05 \pm 0,18$	$1,96 \pm 0,18$	$0,09 \pm 0,18$	»	0,5
Эрдельтерьеры частных лиц	37	$2,53 \pm 0,14$	$2,36 \pm 0,17$	$0,17 \pm 0,22$	»	0,8
Эрдельтерьеры питомников	96	$1,79 \pm 0,13$	$1,67 \pm 0,12$	$0,12 \pm 0,17$	»	0,7
Немецкие овчарки ведомственной школы	42	$2,06 \pm 0,22$	$2,00 \pm 0,21$	$0,06 \pm 0,30$	»	0,2
»	86	$2,39 \pm 0,13$	$2,27 \pm 0,19$	$0,12 \pm 0,22$	»	0,5
»	51	$2,41 \pm 0,15$	$1,74 \pm 0,23$	$0,67 \pm 0,26$	»	2,6

невелика и во всех случаях статистически недостоверна (только в одной группе она приближается к требованиям статистической

достоверности), тем не менее мы расцениваем ее не как случайное явление.

Среди изученных в дальнейшем розыскных собак (61 особь) процент собак с активнооборонительной реакцией и степень ее выражения также оказались выше у самцов, чем у самок.

Итак, приведенный в настоящем разделе материал указывает на существование различий в основных свойствах нервной деятельности и поведении у самцов и самок. У разных животных половой диморфизм в нервной деятельности проявляется по-разному.

У собак между поведением самцов и самок наблюдаются закономерные различия: самцы обладают более сильной нервной системой, что способствует более успешной выработке ими индивидуальноприобретенных навыков в трудных «срывных» ситуациях; у самцов менее резко выражена пассивнооборонительная реакция и, возможно, более резко — активнооборонительная. Различий в степени возбудимости между собаками обоего пола установить не удалось.

Мы полагаем, что в основе различия в поведении собак разного пола лежит разница в силе нервной системы. Остальные различия в поведении являются его следствием. Половые различия в выражении унитарных реакций (пассивно- и активнооборонительной) незначительны потому, что они лишь опосредованно отражают разницу в степени силы нервной системы самцов и самок.

Приведенный в настоящей главе материал иллюстрирует некоторые пути, по которым осуществляется влияние эндокринных факторов на формирование поведения животных. Щитовидная железа, видимо, влияет в основном через изменение порога возбудимости нервной системы. Один из путей действия половых желез — изменение силы основных нервных процессов и как следствие этого — влияние на формирование поведения животных.

ГЛАВА IV

ЗНАЧЕНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ В ПРОЯВЛЕНИИ ПАТОЛОГИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ ОРГАНИЗМА

И. М. Сеченов в книге «Рефлексы головного мозга» (1863) впервые четко указал на то, что активное возбужденное состояние мозга поддерживается всей суммой раздражений, воспринимаемой органами чувств¹.

Эта мысль Сеченова впоследствии была доказана в лабораториях И. П. Павлова. Было бы показано, что для поддержания нормального тонуса мозга необходим постоянный приток импульсов от рецепторного аппарата.

Новое представление о проведении возбуждения в анализаторе указывает на огромное значение афферентных импульсов, поддерживающих возбужденное состояние коры мозга, передающихся не только по специфическим, но и по неспецифическим путям. Имеется большое число доказательств, что поток афферентных импульсов поступает из специфических путей проведения в ретикулярную формацию ствола мозга и таламуса, откуда по восходящим неспецифическим путям оказывает активирующее влияние на кору мозга (см. Lorente de Nó R. 1951; Брейзье, 1955; Соколов, 1958). При различных функциональных заболеваниях мозга, когда основным симптомом болезни является возбужденное его состояние, одним из терапевтических приемов является обеспечение полного покоя для нервной системы путем уменьшения количества и силы раздражителей в окружающей обстановке. Поэтому важное значение имеет детальное изучение действия на нервную систему сильных внешних раздражителей, тех функциональных сдвигов, которые в ней происходят, и той системы «обороны», которую она при этом использует.

¹ И. М. Сеченов. Избранные труды. Изд-во ВИЭМ, М., 1935, стр. 235.

В течение жизни организм нередко подвергается действию сильных, а порой и сверхсильных раздражителей, вызывающих глубокие сдвиги в его функциональном состоянии.

Для успешного изучения закономерностей возникновения любой патологии человека и разработки методов борьбы с нею важно иметь экспериментальную модель этого заболевания.

Павлов считал, что «экспериментальное изучение на животных патологических изменений основных процессов нервной деятельности дает возможность физиологически понять механизм массы невротических и психотических симптомов как существующих в отдельности, так и входящих в состав определенных болезненных форм»¹.

Классические исследования Павлова и его школы показали исключительную плодотворность изучения экспериментальных неврозов у собак для познания физиологических механизмов как патологической, так и нормальной нервной деятельности. Павлов указывал, что «норма нервной деятельности есть равновесие всех описанных процессов, участвующих в этой деятельности. Нарушение этого равновесия есть патологическое состояние, болезнь, причем часто в самой так называемой норме, следовательно, точнее говоря, в относительной норме имеется уже известное неравновесие»². Создание на различных лабораторных животных экспериментальных моделей разных заболеваний нервной системы человека должно расширить исследования Павлова и его школы в этом направлении.

Весьма удобной моделью для экспериментального изучения ряда патологических нарушений нервной деятельности является резкое возбуждение, которое развивается у крыс и мышей в результате действия сильного звукового раздражителя. Это возбуждение нередко заканчивается рядом глубоких патологических состояний: судорожным припадком, кататонией, смертью от шоково-геморрагических состояний, развитием хронического двигательного невроза и т. д.

Впервые резкое возбуждение и судороги у мышей в ответ на действие звука звонка были получены в лаборатории И. П. Павлова Студенцовым (см. Васильев, 1924) и Е. Н. Ганике (личное сообщение В. К. Федорова). Дональдсон (H. Donaldson, 1924) также упоминает о развитии резкого возбуждения и судорожных припадков у крыс при действии звука бряцания ключей.

Ценность этой модели заключается в том, что, не вводя животному никаких фармакологических препаратов, не используя таких сильных раздражений, как электрический ток, и не нарушая целостности нервной системы, можно получить на звук

¹ И. П. Павлов, Двадцатилетний опыт..., стр. 734.

² Там же, стр. 723.

обычного электрического звонка судорожный, эпилептиформный припадок.

С 1938 г. припадки экспериментальной эпилепсии (мы называем ее «рефлекторной эпилепсией», — Крушинский, 1949) в ответ на звуковое раздражение начали интенсивно изучаться главным образом зарубежными авторами. В этих исследованиях была изучена роль пола, возраста, желез внутренней секреции, различных кормовых рационов, влияние фармакологических веществ, ионизирующих излучений и других факторов на проявление судорожных припадков (см. Крушинский, 1949, 1954).

Однако эти исследования не вскрыли физиологических механизмов, лежащих в основе данной патологии. Фингер (F. Finger, 1947) в своей сводке, посвященной исследованиям судорожных припадков крыс, в заключении пишет: «Очень интересная область исследования поведения животных, связанная с изучением судорожных припадков, настолько сложна и комплексна, что в настоящее время не может быть дано физиологическое объяснение этому явлению».

Мы в наших исследованиях с самого начала пытались изучить те физиологические механизмы, которые лежат в основе реакции возбуждения крыс в ответ на действие сильного звукового раздражителя (Крушинский, 1949, 1954; Крушинский, Флэсс и Молодкина, 1950), исходя из закономерностей физиологии нервной деятельности, установленных И. М. Сеченовым, Н. Е. Введенским и И. П. Павловым.

Наши исследования, относящиеся, как казалось вначале, к частному вопросу патологии, вышли далеко за рамки изучения рефлекторной эпилепсии грызунов. Они касаются центральной проблемы высшей нервной деятельности — взаимоотношения процесса возбуждения и торможения и тех физиологических «мер защиты», которые использует организм против резкого возбуждения мозга, являющегося причиной ряда тяжелых патологических состояний, заканчивающихся в ряде случаев смертельным исходом.

По пути физиологического анализа этой реакции пошли также чешские физиологи (Буреш, 1953, 1953а, 1953б; Сервит, 1952, 1955).

Возбуждение у крыс мы вызываем при помощи действия звука сильного звонка (около 112 децибел). Животное помещается в камеру размером 42×26×50 см (рис. 11). В камере имеется электрический звонок. Меняя при помощи трансформатора напряжение тока (в пределах от 130 до 20 вольт), можно изменять громкость звука от 112 до 70 децибел. Условно силу звука звонка мы выражаем не в децибелах, а в вольтах электрического тока, питающего звонок.

Исследования, проведенные в нашей лаборатории А. Ф. Се-

миохиной и Г. Каган, показали, что наибольшая чувствительность к звуковому раздражителю той линии крыс, с которой мы проводили исследования, лежала в пределах относительно высоких частот: свыше 14—16 кгц, т. е. на границе слышимости человеческого уха. Более низкие частоты (3—4 кгц) вызывают реакцию возбуждения у очень незначительного числа крыс.

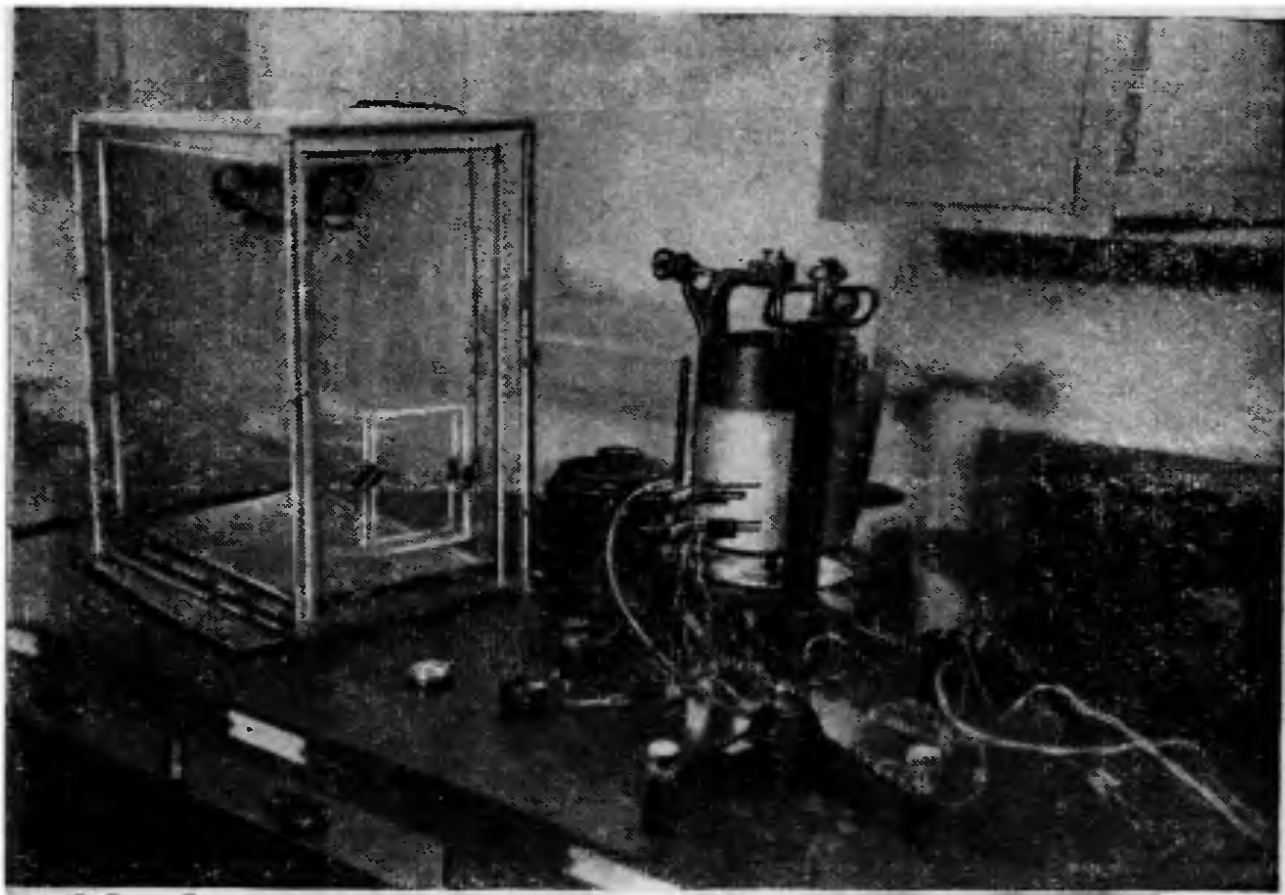


Рис. 11. Установка для звуковой экспозиции крыс

Данные нашей лаборатории соответствуют результатам, полученным другими авторами. Так, в опытах Голда и Моргана (Gould a. Morgan, 1941) эффективность звука повышалась с увеличением частоты его до 40 кгц. Фрингс и Фрингс (M. Frings a. H. Frings, 1952) также нашли, что наибольший процент припадков отмечается при действии ультразвука.

Двигательная реакция крыс регистрируется на кимографе, при помощи воздушной передачи колебаний подвижного дна камеры. Одновременно производится протокольная запись характера ответной реакции по разработанной нами шкале балловой оценки (Крушинский, 1949; Крушинский, Флэсс и Молодкина, 1950).

0 — отсутствие двигательного возбуждения в течение 1,5—2-минутного действия звукового раздражителя;

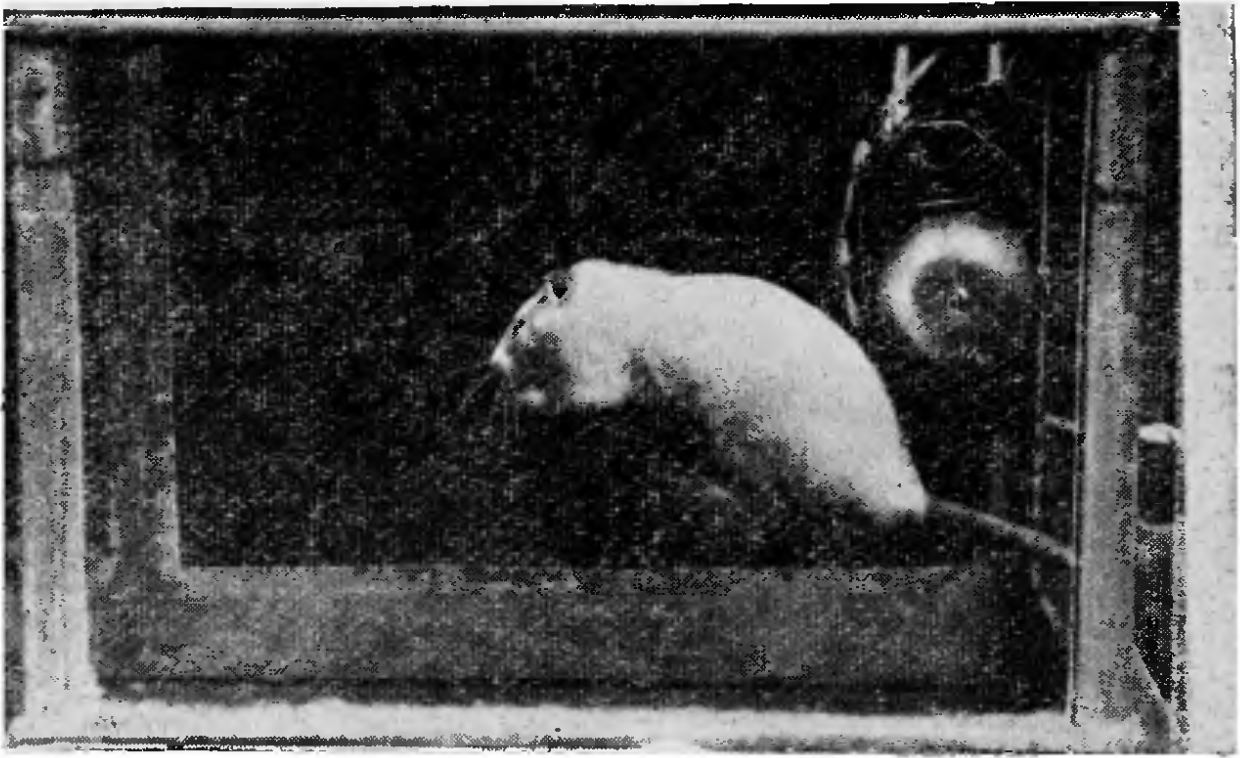


Рис. 12. Двигательное возбуждение крысы при действии звукового раздражения (.1°)

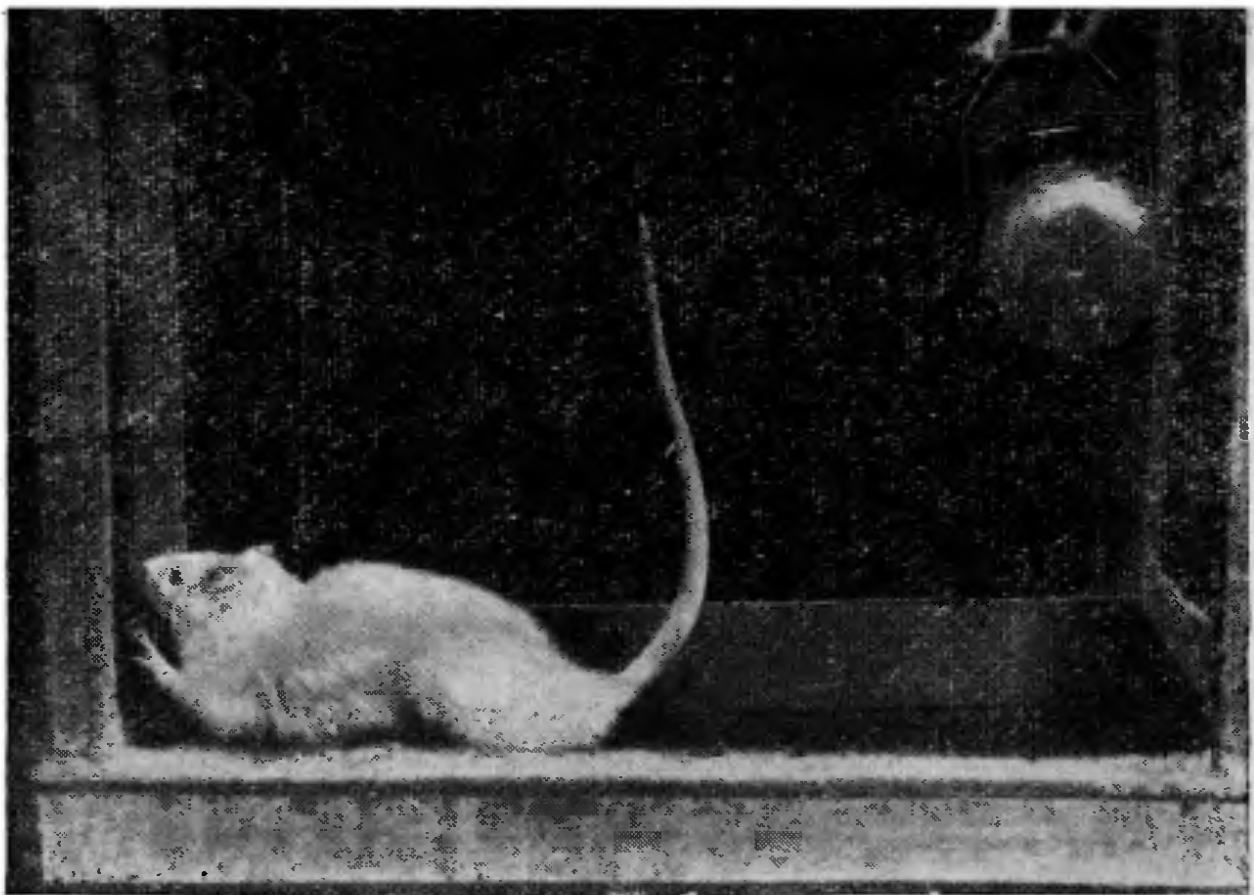


Рис. 13. Судорожный припадок с падением крысы на брюшко (.2°)

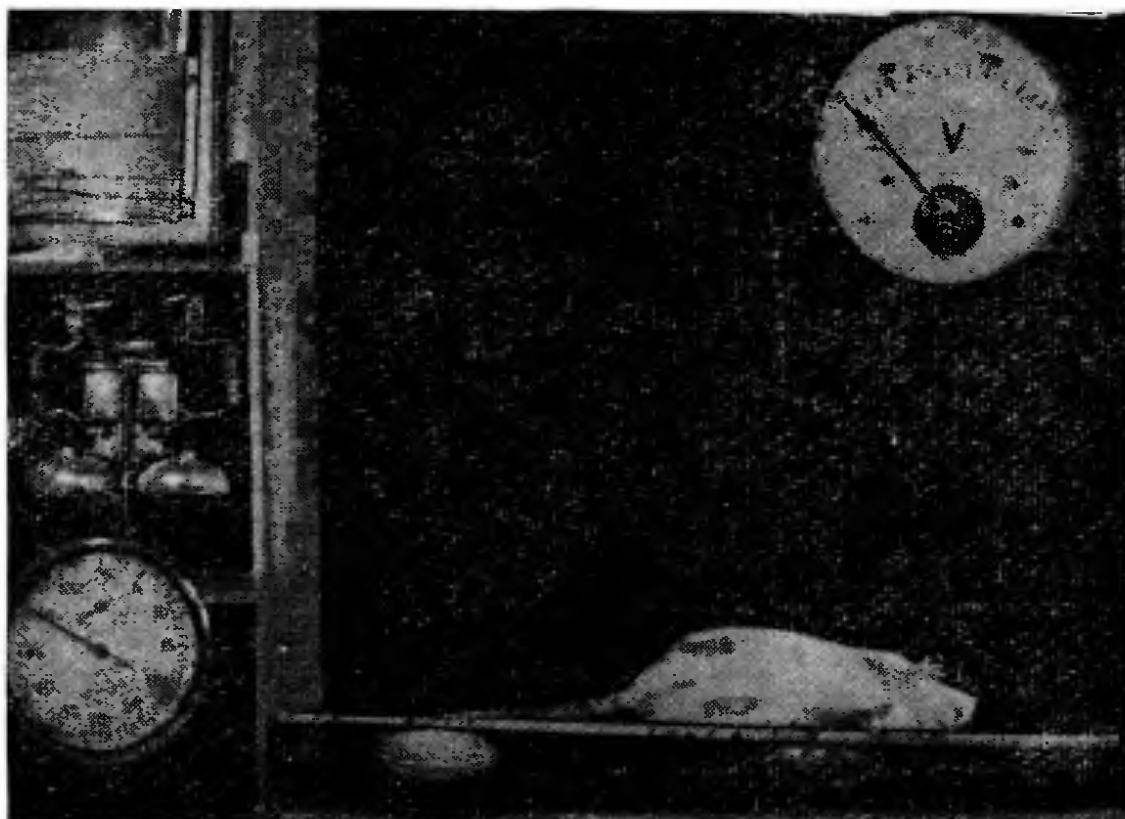


Рис. 14. Судорожный припадок с падением крысы на бок. Клиническая фаза („3“)

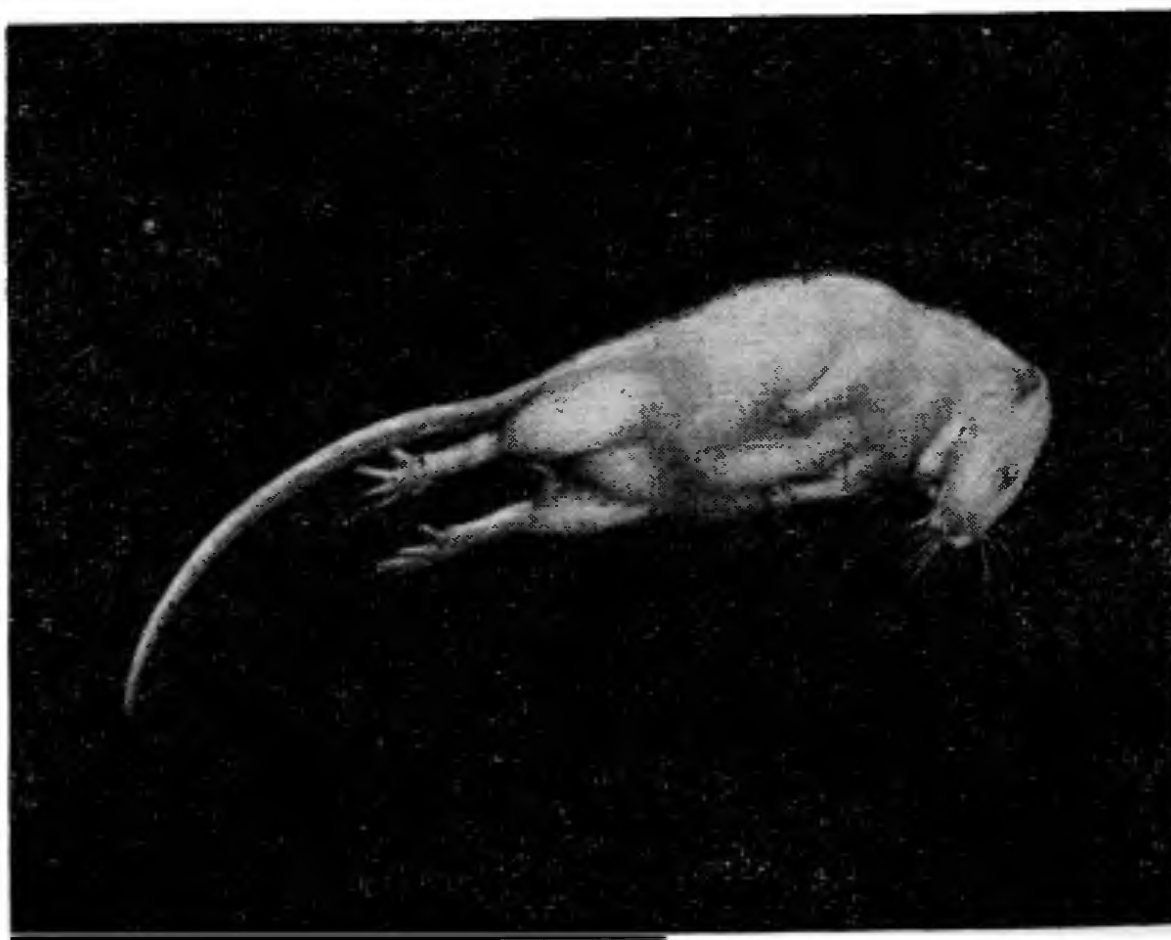


Рис. 15. Судорожный припадок. Тоническая фаза („4“)

- 1 — двигательное возбуждение в ответ на действие звукового раздражителя (беспорядочные прыжки, бег), не заканчивающееся судорожным припадком (рис. 12);
- 2 — двигательное возбуждение, заканчивающееся внезапным ступорозным состоянием животного с падением на брюшко (обычно с последующими клоническими судорогами) (рис. 13);
- 3 — двигательное возбуждение, заканчивающееся падением животного на бок с клоническими судорогами (обычно передних конечностей) (рис. 14);
- 4 — двигательное возбуждение, заканчивающееся падением животного на бок с тоническим напряжением всей мускулатуры и остановкой дыхания на несколько секунд (рис. 15)¹.

Возбуждение в ответ на действие звукового раздражителя, как показали наши исследования, протекает в основном в виде одной или двух волн двигательной активности.

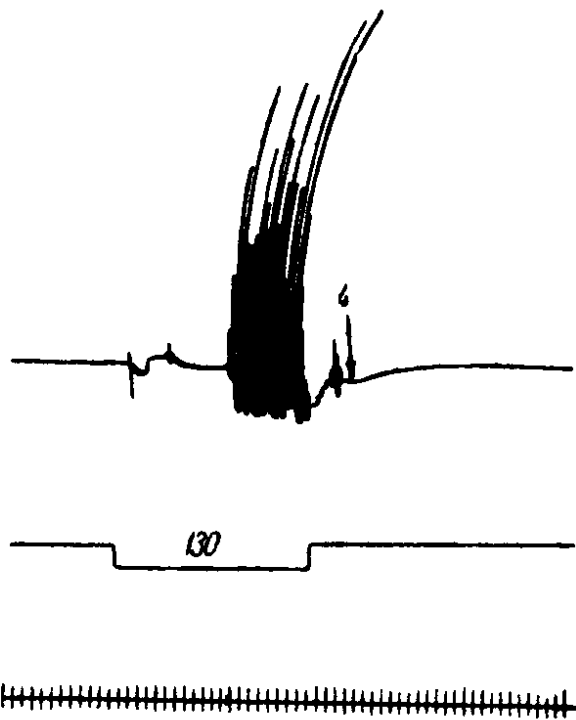


Рис. 16. Двигательное возбуждение, проявляющееся в виде одной волны. Цифра (4) стоит на месте судорожного припадка (тоническая фаза)

Одноволновое возбуждение. При включении звукового раздражителя, обычно через 3—5 сек., начинается интенсивное двигательное возбуждение. В большинстве случаев в момент максимального возбуждения развивается судорожный припадок. Таким образом, от начала возбуждения и до судорожного припадка или до момента выключения звукового раздражителя крыса все время находится в состоянии непрерывного возбуждения (рис. 16).

Двухволновое возбуждение. Через 5—15 сек. после включения звукового раздражителя у крысы начинается возбуждение, которое через 5—10 сек. внезапно обрывается, наступает период торможения, в течение которого животное неподвижно застывает на месте. Через 10—20 сек. начинается вторая волна двигательного возбуждения, которая заканчивается судорожным при-

¹ Количественные вариации в ту или другую сторону от этих основных типов патологических реакций оцениваются нами знаками плюс (+) и минус (—).

падком или продолжается до конца действия звукового раздражителя (рис. 17).

После судорожных припадков у крыс часто наблюдается состояние «агрессии». Издавая характерный писк, животное мечется по камере. Если крысу в таком состоянии взять в руки, она кусается. Состояние агрессии никогда не появляется, если у крысы было только одно двигательное возбуждение без судорожного припадка. После очень интенсивного тонического припадка

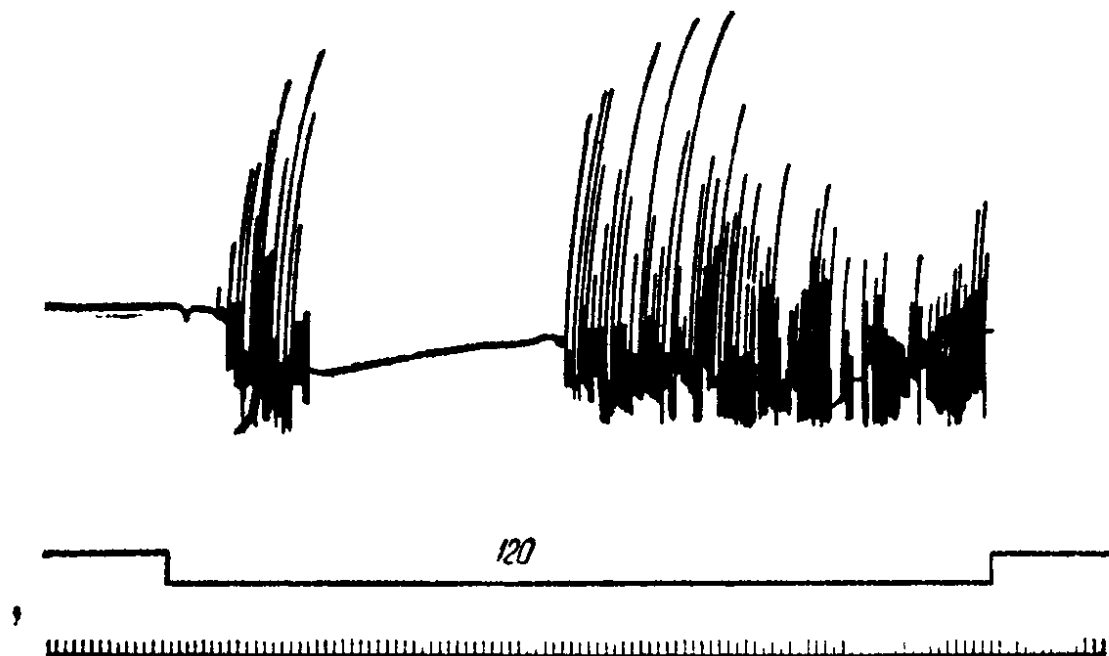


Рис. 17. Двигательное возбуждение, проявляющееся в виде двух воли

агрессия также, как правило, не наблюдается. Как после одного возбуждения, так и после судорожного припадка любой степени у животных наблюдается каталептоидное состояние, во время которого ему можно придавать различные вычурные позы.

В тех случаях, когда звуковой раздражитель в течение двухминутного воздействия не вызывает двигательного возбуждения, у крысы тем не менее нередко наблюдаются некоторые симптомы возбуждения: экзофтальм, вибрация вибрисс, отдельные кругообразные повороты или полуобороты; усиленное «умывание» или облизывание шерсти. Последний симптом, очевидно, — своеобразная сублимация патологического возбуждения. Его появление является довольно надежным критерием того, что двигательное возбуждение в ответ на применяемое раздражение не разовьется.

С первых шагов нашей работы мы столкнулись с большими трудностями: для опытов приходилось выбирать чувствительных к звуковому раздражителю крыс из случайных популяций. Отобранные животные в подавляющем большинстве случаев проявляли весьма непостоянную реакцию в ответ на звуковой

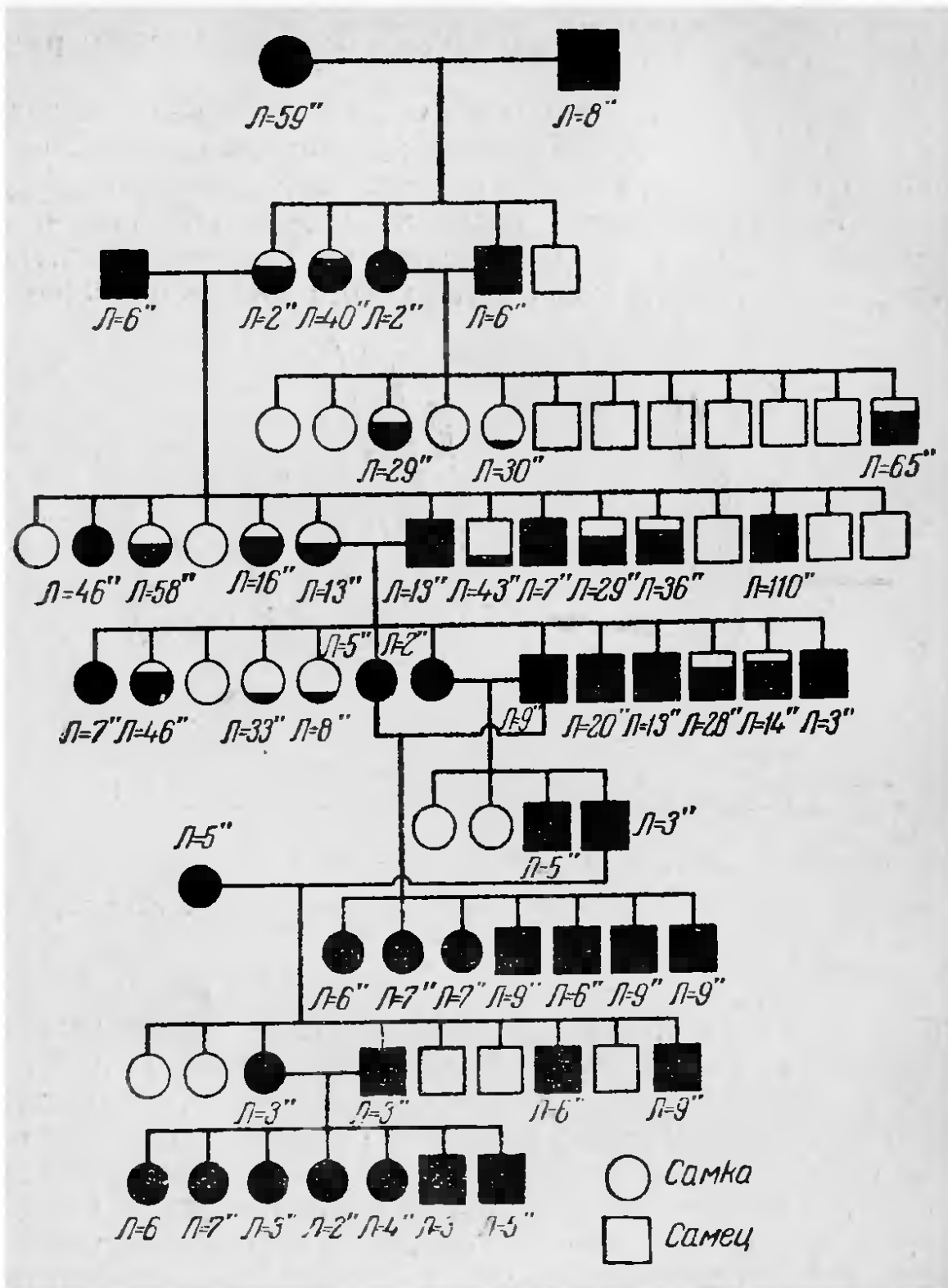


Рис. 18. Начало селекции крыс на „чувствительность“ к звуковому раздражителю.

Полностью зачерненным квадратом (или кружком) обозначены крысы, проявившие в 100% испытаний патологическую реакцию возбуждения; частично зачерненный — иллюстрируют процент проявления патологического возбуждения при действии звукового раздражителя; незачерненными обозначены крысы, не дававшие патологического возбуждения при действии звукового раздражителя. „Л“ — средняя длительность латентного периода двигательной реакции возбуждения

раздражитель. Чаще всего крыса, проявившая 1—2 раза реакцию возбуждения, при последующих испытаниях больше не реагировала на применяемый нами звуковой раздражитель. Поэтому мы совместно с Л. Н. Молодкиной начали с 1947 г. проводить селекционную работу по выведению линии чувствительных к звуковому раздражителю крыс. Для этой цели мы выбирали из различных питомников наиболее чувствительных к звуковому раздражителю крыс и использовали их для скрещиваний.

Селекция, начатая среди наиболее чувствительных крыс, уже через несколько поколений резко повысила процент проявления и степень выражения патологической реакции возбуждения (рис. 18). В настоящее время выведенная нами линия высокочувствительных к действию звукового раздражителя крыс в 98—99% случаев (вместо 10—15% у исходной популяции) проявляет резкое возбуждение с судорожными припадками в ответ на действие звукового раздражителя. Большой процент крыс этой линии дает «одноволновую» реакцию возбуждения с коротким латентным периодом, которая, как правило, является более интенсивной и чаще заканчивается судорожным припадком, чем «двухволновая».

Создание высокочувствительной к звуковому раздражителю линии крыс обусловило возможность проведения многих физиологических и патофизиологических исследований.

Селекция малочувствительных к звуковому раздражителю особей также оказалась эффективной. Реакция крыс этой линии характеризовалась длинным латентным периодом и редко заканчивалась судорожным припадком (рис. 19).

Эффективность селекции, проведенной как в сторону повышения, так и понижения чувствительности крыс к звуковому раздражителю, показала врожденную обусловленность этого свойства нервной системы (Крушинский, 1959). Однако, говоря о врожденной обусловленности этой реакции, нельзя забывать, что и ряд внешних условий чрезвычайно изменяет чувствительность крыс к действию звукового раздражителя.

Недостаток в пище магния (Kruse, Orent a. Mc Collum, 1932; Greenberg a. Tufts, 1938), витамина B₁ (Patton, Karn a. King, 1942, 1942a) и ряд других внешних воздействий в значительной степени повышают чувствительность крыс к звуковому раздражителю. Крысы, не реагировавшие на действие этого раздражителя, при исключении из их пищевого рациона указанных веществ начинали реагировать возбуждением и припадком.

Проведя селекцию высокочувствительных к действию звукового раздражителя крыс, мы создали линию высоковозбудимых со слабым тормозным процессом животных. Как показали наши исследования, короткий латентный период и интенсивный судорожный припадок характеризуют высокую возбудимость;

длинная первая волна возбуждения и короткий период торможения между двумя волнами возбуждения характеризуют слабость тормозного процесса. Одноволновые реакции возбуждения ха-

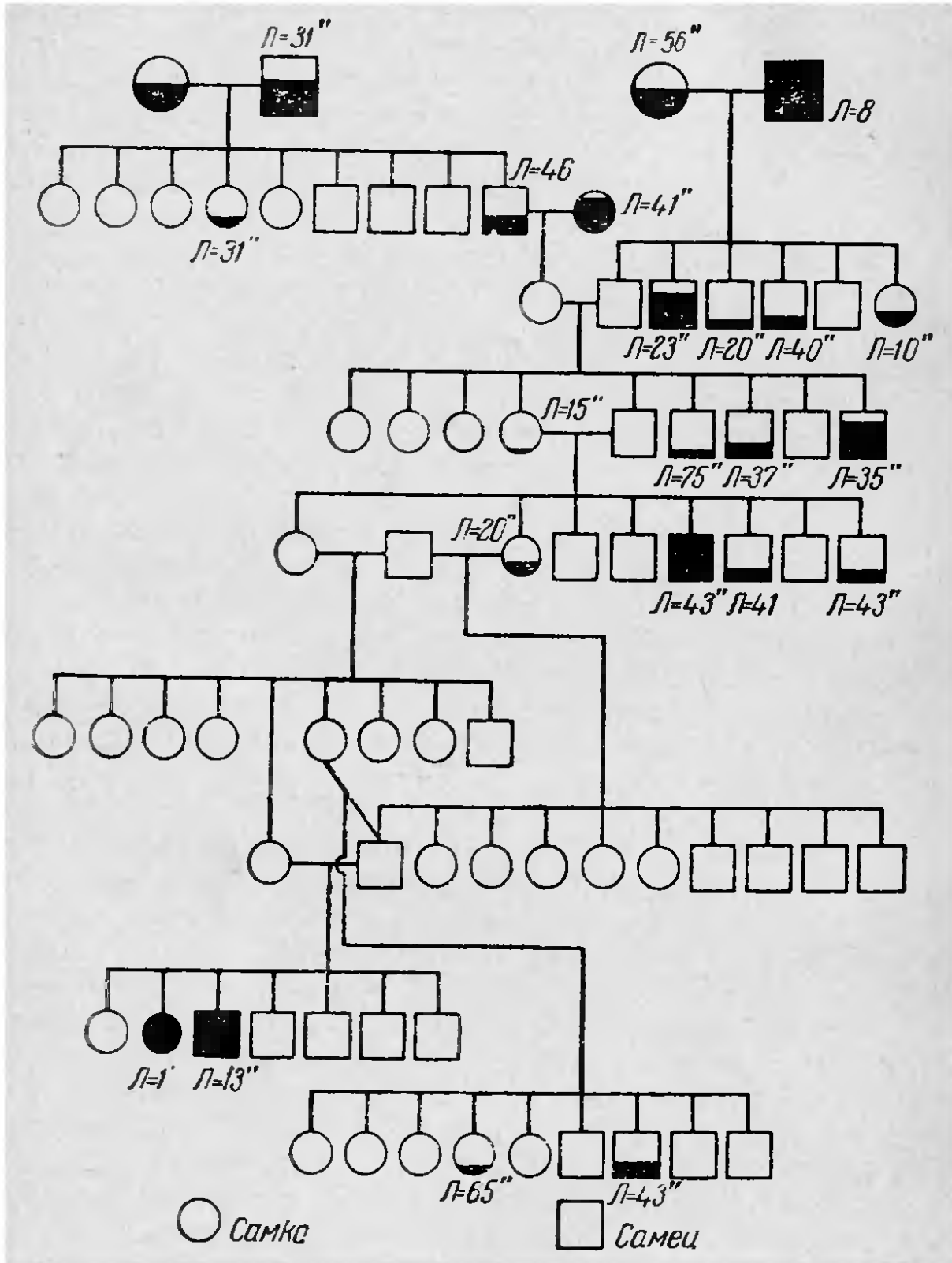


Рис. 19. Начало селекции крыс на „нечувствительность“ к звуковому раздражителю. (Обозначения см. к рис. 18)

рактически в первую очередь относительную слабость тормозного процесса, а также высокую возбудимость нервной системы. Особи нашей высокочувствительной линии по сравнению с осо-

бями малочувствительной линии или крысами, взятыми из случайной популяции, характеризуются именно этими признаками.

Таким образом, создав линию крыс с постоянной патологической реакцией возбуждения, заканчивающейся судорожными припадками, мы в результате селекции повысили возбудимость их нервной системы и ослабили силу тормозного процесса, так как соотношение этих свойств нервной системы определяет, как будет показано ниже, проявление и характер выражения данной патологии.

По вопросу о физиологических механизмах, лежащих в основе реакции крыс на звуковой раздражитель, не существует единого мнения.

Некоторые авторы использовали термин «невроз» для характеристики реакции крыс и мышей на применяемый раздражитель. Судорожные явления рассматривались как невротические, наступающие в результате «конфликта» различных проявлений нервной деятельности.

Так, Ю. А. Васильев (1924), впервые сделавший попытку объяснить физиологическую природу судорожных припадков, наблюдаемых Студенцовым и Ганике у мышей, рассматривал это явление как срыв нервной деятельности. Столкновение возбуждения, вызываемого дачей подкормки, и торможения, наступающего, по его мнению, от сильного звукового раздражителя, приводит животное в сильное возбуждение, которое может закончиться судорожным припадком.

В 1939 г. Мейер (цит. по Gentry a. Dunlap, 1942) попытался объяснить припадки «конфликтом» различных проявлений нервной деятельности. Для вызывания судорожных припадков он использовал сильный звуковой раздражитель, побуждавший крысу прыгать на платформу, избегать которую она предварительно обучалась. Эта ситуация, по мнению автора, приводила к чрезвычайному напряжению нервных процессов, заканчивающемуся судорожным припадком, называемым автором «невротическим поведением».

Однако, как выяснилось в экспериментах Мейера и других авторов, для вызывания возбуждения с последующим судорожным припадком как у крыс, так и у мышей достаточно одного звукового раздражения и, наоборот, «конфликтная ситуация» без звукового раздражения не приводила к судорожному припадку (Finger, 1945). Другой сторонник «конфликтной теории» Биттерман (M. Bitterman, 1944) считал, что «все ситуации, в которых наблюдается ненормальное поведение животного, могут рассматриваться как конфликтные», а судорожный припадок у крыс в ответ на звуковое раздражение является результатом «конфликта» между стремлением избежать сильное звуковое

воздействие и невозможностью это сделать из-за замкнутого пространства, в которое помещается крыса при звуковой экспозиции. Однако и эта гипотеза не подтверждается экспериментально. Судорожный припадок в ответ на звуковое раздражение можно получить у крыс, не ограниченных замкнутым пространством экспериментальной камеры или клетки и имеющих возможность убежать от звукового воздействия.

Таким образом, «конфликт» не является необходимой причиной возникновения двигательного возбуждения и судорожного припадка, и «конфликтная теория» не дает правильного физиологического объяснения этому явлению.

Мы считали, что объяснить физиологические механизмы, лежащие в основе возбуждения крыс и мышей в ответ на звуковое раздражение, можно, исходя из представления о том, что основой резкого возбуждения с судорожными припадками являются общие нарушения взаимоотношения процессов возбуждения и торможения.

Отправным пунктом для проведения физиологического анализа явился для нас описанный выше факт наличия двух форм проявления возбуждения у крыс при действии звукового раздражителя. Нам казалось, что волнообразность развития возбуждения при действии звукового раздражителя является внешним отражением тех физиологических сдвигов, которые обуславливают проявление данной патологии.

Исходя из концепции И. П. Павлова о двух основных процессах, лежащих в основе высшей нервной деятельности — возбуждении и торможении, мы предположили, что волнообразность в развитии припадка обуславливается «борьбой» этих процессов.

Согласно нашему представлению (Крушинский, 1949; Крушинский, Флесс и Молодкина, 1950), перегрузка слухового анализатора крысы действием непрерывного звукового раздражителя приводит к широкой иррадиации раздражительного процесса по нейронам мозга, которая, захватывая двигательные центры, приводит к проявлению двигательной активности животного. В ответ на начавшееся возбуждение индуцируется торможение, которое является физиологической мерой «борьбы» с начавшимся патологическим возбуждением. Появление периода торможения после первой вспышки возбуждения мы объясняем результатом индукционных отношений между раздражительным и тормозным процессами. Продолжающееся действие звукового раздражителя приводит к значительному напряжению тормозного процесса и затем к его истощению.

И. П. Павлов (1938) указывал, что «сразу, а не постепенно, и очень увеличивая продолжительность тормозного состояния в клетке действием соответствующего внешнего раздражителя,

мы чрезвычайно ослабляем тормозную функцию клетки, почти совершенно ее уничтожаем»¹.

После истощения, уничтожения тормозного процесса, вследствие продолжающегося действия звукового раздражителя, возбуждение развивается вновь. Это и проявляется в виде второй волны двигательного возбуждения животного. Раздражительный процесс, не сдерживаемый более истощенным торможением, широко иррадирует по нейронам мозга, в результате чего и может наступить судорожный припадок.

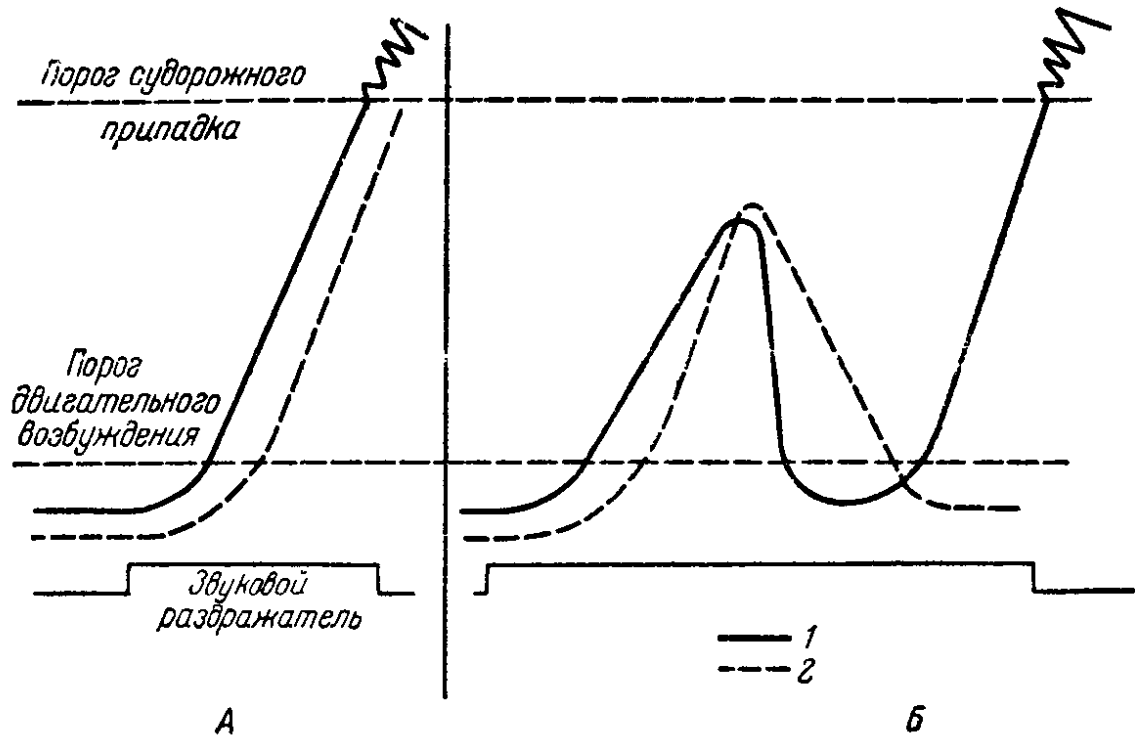


Рис. 20. Схема взаимоотношения процессов возбуждения и торможения при действии звукового раздражителя:
 А — одноволновая реакция; Б — двухволновая. 1 — процесс возбуждения; 2 — процесс торможения

У тех животных, у которых процесс возбуждения имеет тенденцию к быстрой иррадиации и относительно слабый процесс торможения, который не успевает затормозить это начавшееся возбуждение мозга, развивается одна волна двигательного возбуждения без тормозной фазы.

Таким образом, согласно высказанной рабочей гипотезе, в основе патологического возбуждения, развивающегося у крыс в ответ на действие звукового раздражителя, лежит количественное соотношение двух основных процессов нервной деятельности: процесса возбуждения и торможения. Их соотношение и определяет характер развивающегося двигательного возбуждения во время звуковой экспозиции животного (рис. 20).

¹ И. П. Павлов. Двадцатилетний опыт., стр. 684.

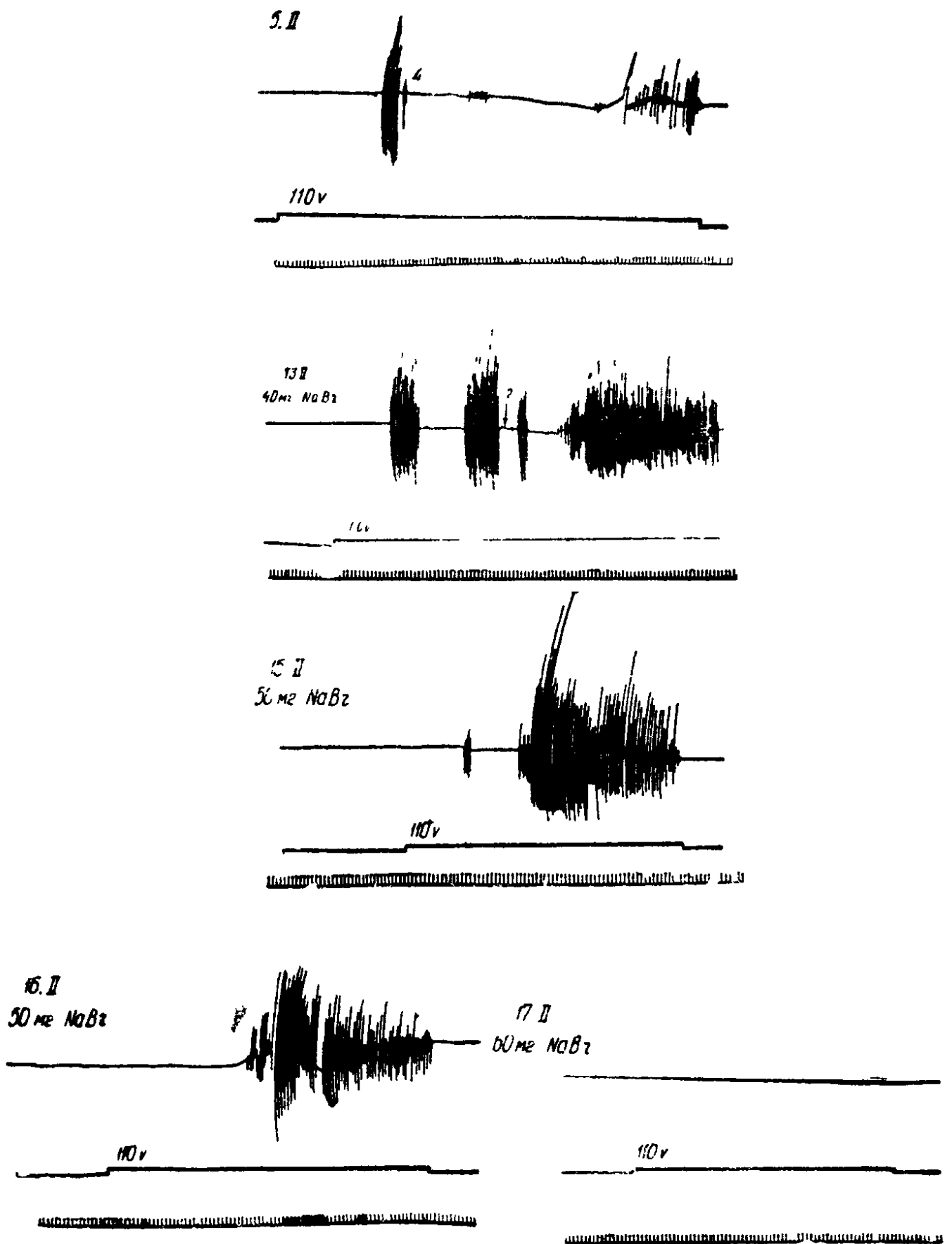


Рис. 21. Изменение характера проявления двигательного возбуждения у одной и той же крысы под влиянием различных доз брома

Функциональное усиление тормозного процесса и уменьшение степени возбудимости нервной системы должны приводить к появлению двухволнового двигательного возбуждения и ослаблению интенсивности судорожного припадка, и, наоборот, ослабление тормозной функции нервной клетки и повышение возбудимости нервной системы должны способствовать появлению одноволнового возбуждения и усилению судорожного припадка.

В качестве фармакологического средства, усиливающего торможение, мы применяли бром.

Проведенные опыты показали, что введение бромистого натрия (от 40 до 60 мг за 30—40 мин. до начала опыта) крысам с одноволновой реакцией возбуждения приводит к появлению двух волн возбуждения с периодом торможения между ними (рис. 21). Интенсивность судорожного припадка по мере увеличения дозы брома ослабевает. Бром уменьшает интенсивность первой волны возбуждения, которая по мере увеличения дозы брома сокращается до 1—2 сек. или вообще не проявляется. Усилившийся тормозный процесс как бы «захлестывает» ее. Однако торможение, истощившееся за время тормозного периода, не изменяет характера второй волны возбуждения. Дальнейшее увеличение дозы брома приводит к тому, что крысы вообще перестают реагировать двигательным возбуждением на звуковой раздражитель.

Введение брома приводит не только к появлению тормозной фазы между двумя волнами возбуждения, но и удлиняет эту фазу. Опыты, проведенные Д. А. Флессом на 19 крысах, которые до введения бромистого натрия, как правило, проявляли одну волну двигательного возбуждения, показали, что время торможения между волнами возбуждения, проявляющегося у крыс при введении определенных доз брома (индивидуальных для каждой крысы), значительно возрастает по мере увеличения дозы брома. Период торможения при минимальных дозах брома (при которых у крыс впервые появляется тормозной период) равен $15,7 \pm 1,47$ сек.; при увеличении же дозы брома он может быть доведен до $24,4 \pm 2,61$ сек. Разница в $8,7 \pm 2,99$ сек, превышающая в 2,9 раза вероятную ошибку, статистически достоверна (Флесс, 1957).

Несомненно, это удлинение периода торможения является результатом укрепления тормозного процесса, который дольше выдерживает напряжение и не истощается при действии звукового раздражителя.

Таким образом, опыты с введением брома показали, что усиление тормозного процесса приводит к закономерному изменению характера двигательной реакции у крысы: появлению вместо одноволнового двухволнового возбуждения, ослаблению ин-

тенсивности судорожного припадка, удлинению тормозного периода между волнами возбуждения и укорочению первой волны возбуждения.

В полном соответствии с вышеприведенными данными находятся результаты опытов, в которых производилось ослабление тормозного процесса.

Проведенные исследования (Крушинский, Молодкина и Кицовская, 1950) показали, что экстирпация паращитовидных желез приводит у крыс с двухволновым характером возбуждения к снятию тормозной фазы и к развитию более интенсивного судорожного припадка на первой волне возбуждения. Исследования Л. А. Андреева и Pugsley (1935), А. А. Бама (1939) показали, что гиперкальцемиа вызывает у собак усиление торможения, поэтому, очевидно, гипокальцемию надо рассматривать как существенный фактор, ослабляющий торможение, которое у нормальных крыс сдерживает возбуждение, развивающееся при действии сильного звукового раздражителя.

Однако уровень кальция в крови у нормальных (не паратиреоидэктомированных) крыс не определяет «чувствительность» крысы к действию звукового раздражителя.

Исследование И. А. Кицовской показало, что по содержанию кальция в сыворотке крови нет различия между «чувствительными» и «нечувствительными» к звуковому раздражителю крысами (табл. 26).

Т а б л и ц а 26

Содержание кальция в сыворотке крови у «чувствительных» и «нечувствительных» к звуковому раздражителю нормальных и паратиреоидэктомированных крыс

Группа животных	«Нечувствительные» крысы			«Чувствительные» крысы		
	кол-во крыс	средняя содержания Са (в мг %)	амплитуда колебания (в мг %)	кол-во крыс	средняя содержания Са (в мг %)	амплитуда колебаний (в мг %)
Нормальные крысы	19	10,61	9,8—11,9	23	10,54	9,5—12
Паратиреоидэктомированные (до операции «нечувствительные») крысы . . .	10	7,3	4,5—8,0	8	7,4	6,5—8,0

Данные табл. 26 показывают, что: 1) различие между «чувствительными» и «нечувствительными» к звуковому раздражи-

телю крысами не обуславливается количеством содержания в их крови кальция; 2) ранее „нечувствительные“ к звуковому раздражителю крысы после паратиреоидэктомии становятся „чувствительными“ или продолжают оставаться „нечувствительными», также независимо от степени снижения содержания кальция крови.

Однако повышение содержания кальция крови у паратиреоидэктомированных крыс (10 %-ный раствор CaCl_2 вводился по 1 мл каждые 3 часа) приводило к значительному ослаблению интенсивности эпилептиформной реакции (табл. 27).

Таблица 27

Действие хлористого кальция на возбуждение и припадки рефлекторной эпилепсии у паратиреоидэктомированных крыс

Кол-во крыс	До введения CaCl_2		В период введения CaCl_2		После прекращения введения CaCl_2
	кальций крови (в мг %)	средняя интенсивность реакции (в баллах)	кальций крови (в мг %)	средняя интенсивность реакции (в баллах)	средняя интенсивность реакции (в баллах)
5	7,0	2,6	9,6	0,6	1,8

Из табл. 27 видно, что в результате введения кальция паратиреоидэктомированным крысам параллельно с увеличением его содержания в крови происходит значительное ослабление интенсивности реакции (у 2 крыс на фоне вводимого кальция звуковой раздражитель вообще не вызывал возбуждения). После прекращения введения кальция интенсивность реакции опять повысилась. Эти данные показывают, что уменьшение содержания кальция в сыворотке крови обуславливает снижение порога чувствительности крыс к звуковому раздражителю.

Однако введением брома паратиреоидэктомированным крысам удается настолько усилить торможение, что, несмотря на низкое содержание кальция в крови, животные перестают реагировать возбуждением на звуковой раздражитель (табл. 28).

Из табл. 28 видно, что бром, не изменяя содержания кальция в крови, полностью устраняет реакцию возбуждения животного при действии звукового раздражителя.

Введение паратиреоидэктомированным крысам ($n=18$) меньших доз брома (10—35 мг в день) или хлористого кальция (0,25—0,50 см³ 10 %-ного раствора 6 раз в день) приводило к законо-

Результаты дачи бромистого натрия паратиреоидэктомированным крысам
(по 50 мг в течение 5—6 дней)

Кол-во крыс	До дачи		После дачи	
	средняя интенсивность реакции (в баллах)	среднее содержание кальция в крови (в мг %)	средняя интенсивность реакции (в баллах)	среднее содержание кальция в крови (в мг %)
9	3,3	6,5 пределы колебания 3,2—8,1	0	6,6 пределы колебания 2,7—8,0

мерному появлению тормозной фазы в реакции возбуждения, которое таким образом становилось двухволновым, как и до операции.

Данные этих опытов показывают, что резкое возбуждение и судорожные припадки у крыс в ответ на действие звукового раздражителя после паратиреоидэктомии являются результатом ослабления тормозного процесса вследствие гипокальцемии, вызванной удалением паращитовидных желез.

В полном соответствии с высказанной нами рабочей гипотезой о значении соотношения раздражительного и тормозного процессов, определяющего характер двигательного возбуждения и интенсивность судорожного припадка, находятся также опыты по изменению возбудимости нервной системы.

В качестве одного из методов ослабления развивающегося возбуждения мы использовали уменьшение интенсивности применяемого нами звукового раздражителя (Крушинский, 1954).

Ослабление силы звука от 112 до 70 децибелов достигалось уменьшением напряжения тока, питающего звонок (это изменение, как указывалось нами выше, выражалось условно в вольтах — от 130 до 20 вольт). Уменьшение интенсивности звука прежде всего значительно удлиняло латентный период.

Вопросу об изменении латентного периода в зависимости от силы звукового раздражителя была посвящена работа Морган (С. Morgan, 1941). В качестве раздражителя для вызывания реакции у крыс автор использовал гальтоновский свисток. Морган обнаружил, что при изменении силы раздражителя латентный период, т. е. время от начала применения звукового раздражителя до начала двигательного возбуждения животного не меняется. На основании этого он пришел к выводу, что нервные процессы, обуславливающие эпилептиформную реакцию, протекают согласно закону «все или ничего».

Проведенные в нашей лаборатории исследования Д. А. Флэса и О. А. Васильевой; а также опыты А. А. Малиновского (1954) не подтвердили выводы Моргана. Оказалось, что изменение силы звукового раздражителя изменяет продолжительность латентного периода реакции у животного. Из 45 крыс, находившихся под опытом, у 42 животных (95,5%) по мере ослабления интенсивности звукового раздражителя он удлинялся. Только у 2 крыс наблюдалась тенденция к увеличению латентного периода при ослаблении звука и у одного животного латентный период не изменился.

Влияние интенсивности звукового раздражителя на длительность латентного периода ясно видно также при сравнении средних величин латентных периодов у одной и той же группы крыс ($n=22$), подвергавшихся действию звонка, сила звука которого постепенно уменьшалась от опыта к опыту. При действии звонка максимальной силы (напряжение тока 120 вольт) латентный период был равен в среднем $5,36 \pm 0,56$ сек., при средней силе звонка (напряжение тока 60—80 вольт) — $11,82 \pm 1,41$ сек., а при действии звонка минимальной силы, при которой крысы еще проявляли реакцию возбуждения (напряжение 20—40 вольт), длина латентного периода составляла $22,0 \pm 1,97$ сек. Разница между всеми тремя показателями статистически достоверна.

Таким образом, на основании проведенных опытов ясно, что длительность латентного периода находится в прямой зависимости от интенсивности звукового раздражителя.

Физиологические процессы, лежащие в основе наступающего под влиянием звукового раздражителя возбуждения, подчиняются закону силовых отношений, установленному в работах школы И. П. Павлова для условнорефлекторной деятельности, а не закону «все или ничего».

При изменении силы применяемого звукового раздражителя закономерно меняется также число волн двигательной активности животного.

Четкие изменения происходят у тех особей, у которых двигательное возбуждение, предшествующее судорожному припадку, развивается в виде одной волны. Уменьшение силы звука, как правило, приводит к появлению двух разделенных периодом торможения волн возбуждения; при еще большем ослаблении звука крыса вообще перестает проявлять реакцию возбуждения (рис. 22).

Так, из 22 крыс, дававших одну волну возбуждения в ответ на сильный звуковой раздражитель, 19 особей стали реагировать двумя волнами возбуждения при ослаблении силы звукового раздражителя. Только 3 крысы, несмотря на значительное (предельное) ослабление силы звука звонка, путем уменьшения напряжения тока до 20—30 вольт (70—80 дб), все же продолжали

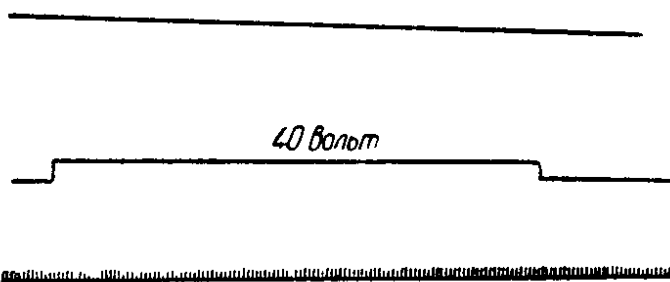
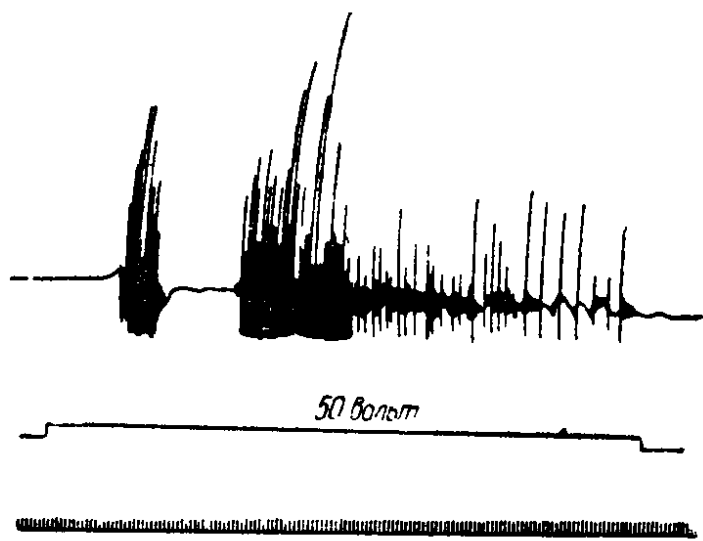
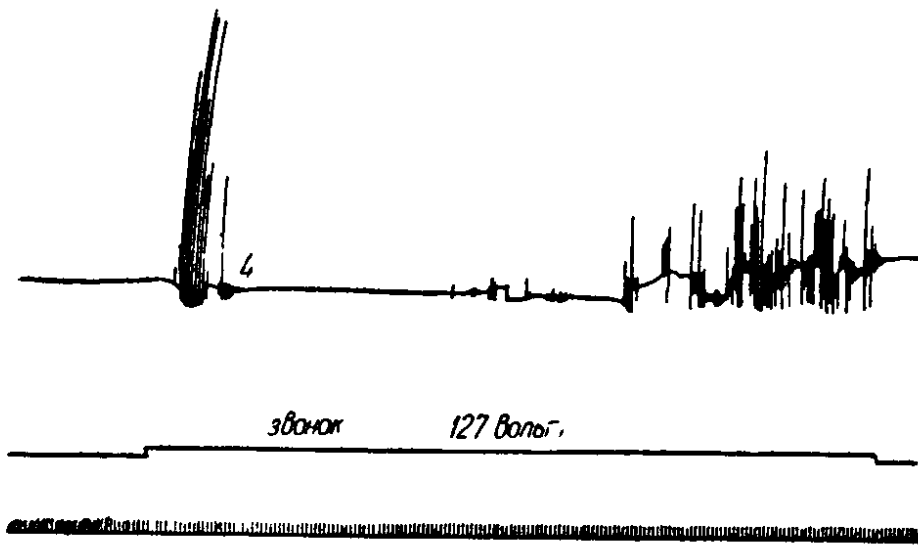


Рис. 22. Влияние ослабления интенсивности звукового раздражителя на характер двигательного возбуждения крысы.

Цифра поставлена в месте судорожного припадка и обозначает его интенсивность

реагировать одной волной возбуждения (опыты Д. А. Флесса). Очевидно, еще большее ослабление силы звука привело бы и у этих крыс к появлению двухволновой реакции возбуждения.

Итак, ослабление интенсивности применяемого раздражителя, приводя к более слабому возбуждению нейронов мозга, обуславливает появление тормозной фазы, и реакция приобретает двухволновой характер.

Ослабление интенсивности звукового раздражителя у крыс с двухволновым возбуждением приводит к удлинению периода торможения между первой и второй волнами возбуждения. Как показали опыты Л. Н. Молодкиной, период торможения между волнами возбуждения, равный при более сильном звуковом раздражителе (звонок при напряжении тока в 115—80 вольт) $14,5 \pm 0,8$ сек., удлиняется до $18,67 \pm 1,19$ сек. при ослаблении силы звукового раздражителя (звонок при напряжении тока в 70—40 вольт). Разница в $4,17 \pm 1,48$ сек., превышающая в 2,75 раза вероятную ошибку, практически достоверна. Более слабый звуковой раздражитель, приводя к менее резкому возбуждению нейронов мозга, медленнее истощает сдерживающий его тормозной процесс, что и выражается внешне в удлинении периода торможения между двумя волнами возбуждения.

Параллельно с удлинением тормозной фазы происходит укорочение первой волны возбуждения. При ослаблении силы звукового раздражителя длительность первой волны возбуждения несколько уменьшается (с $9,58 \pm 0,69$ сек. до $8,00 \pm 0,36$ сек.). Разница в $1,58 \pm 0,63$ сек. (достоверность разницы 2,51) приближается к требованиям статистической достоверности. Несомненно, что более слабое возбуждение, вызываемое менее интенсивным звуковым раздражителем, быстрее подавляется тормозным процессом, чем более сильное возбуждение, вызываемое более сильным раздражителем.

Наконец, ослабление интенсивности звукового раздражителя значительно изменяет процент случаев возбуждения, заканчивающихся судорожными припадками.

Опыты, проведенные Д. А. Флессом, показали, что по мере ослабления от опыта к опыту силы звука у большинства крыс (12 из 22) судорожные припадки становились менее интенсивными. При дальнейшем ослаблении звука у 19 из 22 крыс судорожные припадки исчезли; реакция крыс выражалась только в виде двигательного возбуждения. При очень слабой интенсивности звука звонка (индивидуальной для каждой крысы) у 20 особей не проявлялось и двигательное возбуждение.

Опыты, проведенные в нашей лаборатории с введением фармакологических веществ, повышающих возбудимость нервной системы (кофеин, стрихнин), также подтвердили ту гипотезу о

динамическом взаимоотношении процессов возбуждения и торможения, которая положена нами в основу изучения данной патологии. Ясные изменения наблюдаются, во-первых, в длительности латентного периода. При введении крысам кофеина (бензононнатриевой соли) в дозах 50—70 мг на 100 г веса животного латентный период сократился с $15,8 \pm 1,42$ сек. до $7,6 \pm 0,67$ сек. Разница $8,2 \pm 1,57$ сек. статистически достоверна.

Говоря о действии кофеина на продолжительность латентного периода, необходимо указать на роль индивидуальной чувствительности крыс к этому препарату. Наблюдались случаи, когда по мере увеличения дозы вводимого кофеина латентный период удлинялся.

Так, например, у крысы № 2755 с увеличением дозы кофеина происходило увеличение латентного периода. При введении 15 мг кофеина (на 100 г веса тела) латентный период был равен 6 сек., 20 мг — 7; 25 мг — 8; 50 мг — 10; 70 мг — 13 сек.

Можно предположить, что в подобных случаях работоспособность нервных клеток крысы приближается к своему пределу, подобно тому, как это наблюдается при условнорефлекторной деятельности собак слабого типа нервной системы при введении им больших доз кофеина.

Введение кофеина изменяет характер волн возбуждения, предшествующих судорожному припадку. Из 15 крыс, систематически дававших две волны возбуждения в ответ на действие звукового раздражителя, у 11 особей на фоне вводимого кофеина появилось одноволновое возбуждение. Появление одной волны возбуждения зависит от дозы вводимого кофеина. Так, при введении 5, 10 и 15 мг кофеина (на 100 г веса) одноволновое возбуждение наблюдалось в 29,5% случаев (в 13 из 44 испытаний); при введении 35, 50 и 70 мг (на 100 г веса тела) тем же крысам количество случаев с одноволновым возбуждением возросло почти вдвое, достигнув 55,5% (25 из 45 испытаний).

Эти данные указывают, что при повышении возбудимости нервной системы крыс кофеином две волны возбуждения заменяются одной волной возбуждения.

Несмотря на ясные изменения в длительности латентного периода и характере волн возбуждения, вызываемого введением кофеина, нам не удалось обнаружить существенного изменения в длительности первой волны возбуждения у крыс с двухволновым возбуждением. До введения кофеина средняя длительность первой волны возбуждения равнялась $9,2 \pm 0,51$ сек ($n=30$ испытаний); после введения кофеина — $10,3 \pm 0,26$ сек. Это небольшое увеличение времени первой волны возбуждения статистически недостоверно: разница в $1,1 \pm 0,97$ сек. почти не превышает вероятную ошибку.

При введении кофеина наблюдаются изменения в длитель-

ности периода торможения между первой и второй волнами возбуждения. Средняя продолжительность периода торможения у подопытной группы крыс до введения им кофеина была $20,2 \pm 2,04$ сек. (29 испытаний); на фоне всех вводимых доз кофеина длительность торможения сократилась до $13,6 \pm 0,73$ сек. (61 испытание). Разница между обеими величинами статистически достоверна, она равна $6,6 \pm 2,2$ сек., т. е. в три раза превышает вероятную ошибку. Опыт показывает, что тормозной процесс истощается быстрее, если он подавляет более сильное возбуждение нейронов мозга, вызываемое в данном случае действием звукового раздражителя на фоне введенного кофеина.

После введения кофеина закономерные изменения наблюдались в длительности второй волны возбуждения. У всех подопытных крыс (во всех 30 испытаниях) во время контрольного периода (т. е. до начала введения кофеина) вторая волна возбуждения (если она не заканчивалась судорожным припадком) обрывалась сразу в момент выключения звукового раздражителя. В случае же звуковой экспозиции крыс на фоне предварительно введенного кофеина почти в половине случаев (25 из 53) вторая волна возбуждения не заканчивалась после выключения звукового раздражителя, а продолжалась еще в течение некоторого времени. Минимальное время этого затяжного возбуждения («инерция раздражительного процесса») было 15 сек., максимальное — 18 мин.

В тех случаях, когда под влиянием введенного кофеина у крыс появлялось «одноволновое» возбуждение без судорожного припадка, оно также в большинстве случаев продолжалось после прекращения действия звукового раздражителя. Так, из 24 случаев «одноволнового» возбуждения без судорожного припадка в 15 случаях оно не прекратилось, несмотря на выключение звукового раздражителя. В ряде случаев оно продолжалось свыше 10 мин.

Эти факты свидетельствуют о том, что при повышении возбудимости нервной системы кофеином звуковой раздражитель вызывает резкие стационарные изменения в состоянии возбудимости нервной системы.

Введение кофеина увеличивает интенсивность судорожного припадка. Как показали исследования Л. Н. Молодкиной, средняя интенсивность судорожного припадка, которая была равна у группы подопытных крыс ($n=22$) $2,6 \pm 0,18$ балла, после введения кофеина повысилась до $3,6 \pm 0,15$ балла. Разница в $1,0 \pm 0,23$ балла статистически достоверна.

Опыты со стрихнином (дозы от 25 до 175 μ на 100 г веса при подкожном введении) (Крушинский, Флесс и Молодкина, 1950) по своим результатам оказались сходными с опытами введения кофеина.

Во-первых, стрихнин также, как и кофеин, укорачивает латентный период реакции возбуждения. Так, среднее время латентного периода у группы подопытных крыс ($n=13$) сократилось от $18,43 \pm 4,94$ сек. (до введения стрихнина) до $9,36 \pm 5,21$ сек. (после введения). Хотя разница статистически недостоверна (по причине большой изменчивости длительности латентного периода в изучаемой группе крыс), тем не менее она настолько велика, что с ней надо считаться.

Во-вторых, увеличилось число случаев с «одноволновым» двигательным возбуждением. Из 14 испытаний 13 «чувствительных» к звуковому раздражителю крыс одна волна возбуждения наблюдалась только в 2 случаях (14,3%); после введения стрихнина «одноволновым» возбуждением закончилось 7 испытаний (50%).

В-третьих, стрихнин увеличивает интенсивность судорожного припадка. Из 9 случаев судорожных припадков, которыми закончились реакции возбуждения, в изучавшейся нами группе крыс не было ни одного припадка максимальной, тонической степени («4»); клоническая судорожная реакция наблюдалась в 9 случаях. После введения стрихнина, из 10 судорожных припадков было 9 тонических и только 1 клонический.

Проведенные опыты по изменению возбудимости нервной системы показали, что отдельные компоненты двигательного возбуждения и судорожный припадок характеризуют состояние возбуждения и торможения нервной системы.

1) Длительность латентного периода наступления реакции возбуждения характеризует возбудимость нервной системы животного: чем короче латентный период, тем выше возбудимость нейронов мозга, вовлекаемых в патологическую реакцию.

2) Одноволновое возбуждение характеризует как повышенную возбудимость нервной системы, так и относительную слабость тормозного процесса.

3) Двухволновое возбуждение свидетельствует об относительно низкой возбудимости нервной системы и значительной силе торможения.

4) Короткая (абортивная) первая волна возбуждения свидетельствует в основном об относительно сильном тормозном процессе.

5) Удлинение периода торможения между первой и второй волнами возбуждения означает как уменьшение степени возбудимости нервной системы, так и усиление тормозной функции нервной системы.

6) Длительная инерция возбуждения после второй волны возбуждения свидетельствует о высокой возбудимости нервной системы.

7) Усиление интенсивности судорожного припадка свидетельствует как о повышении возбудимости, так и об ослаблении тормозной функции нервной системы.

Использование этой модели может оказаться полезным при фармакологической оценке новых препаратов; она дает возможность быстро оценить специфику их действия на основные процессы, лежащие в основе деятельности нервной системы.

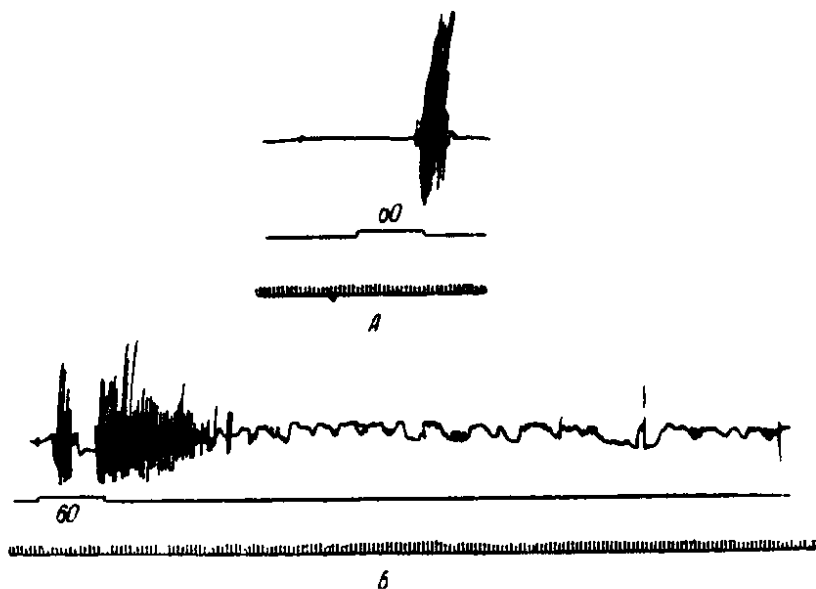


Рис. 23. Инерция первой и второй волн возбуждения (на фоне кофеина)

А — при выключении звукового раздражителя на максимуме первой волны возбуждения; Б — на максимуме второй волны возбуждения

Ряд наших исследований был посвящен изучению роли торможения, «борящегося» с возбужденным состоянием мозга. Опыты показали, что торможение, которое активно сдерживает индуцируемое звуковым раздражителем возбуждение, очевидно, истощается, и вторая волна возбуждения развивается на фоне уже истощенного тормозного процесса.

При постановке опытов на крысах с двухволновой реакцией возбуждения, звуковой раздражитель выключали в момент максимального развития каждой из волн возбуждения. Оказалось, что инерция первой волны возбуждения, развивающейся на фоне еще не истощенного тормозного процесса, продолжалась в среднем 5 сек., инерция же второй волны возбуждения, развивающейся на фоне уже истощенного тормозного процесса — 104,9 сек., т. е. в 20 раз больше, чем инерция первой волны возбуждения.

Повышение возбудимости нервной системы крысы предварительным введением кофеина не меняет длительности инерции первой волны возбуждения, но в то же время значительно удлиняет инерцию второй волны возбуждения (рис. 23). Эти опыты ясно показали, что тормозной процесс, успешно используемый

нервной системой как защитный механизм против внезапно развивающегося резкого возбуждения, при продолжающемся действии раздражителя оказывается истощенным, что и проявляется в последующем длительном состоянии двигательного возбуждения, а иногда и судорожном эпилептиформном припадке.

Установление факта истощаемости активного тормозного процесса во время действия звукового раздражителя дало нам возможность изучить время и условия его последующего восстановления. Опыты проводились следующим образом. У крыс, систематически дающих двухволновую реакцию возбуждения

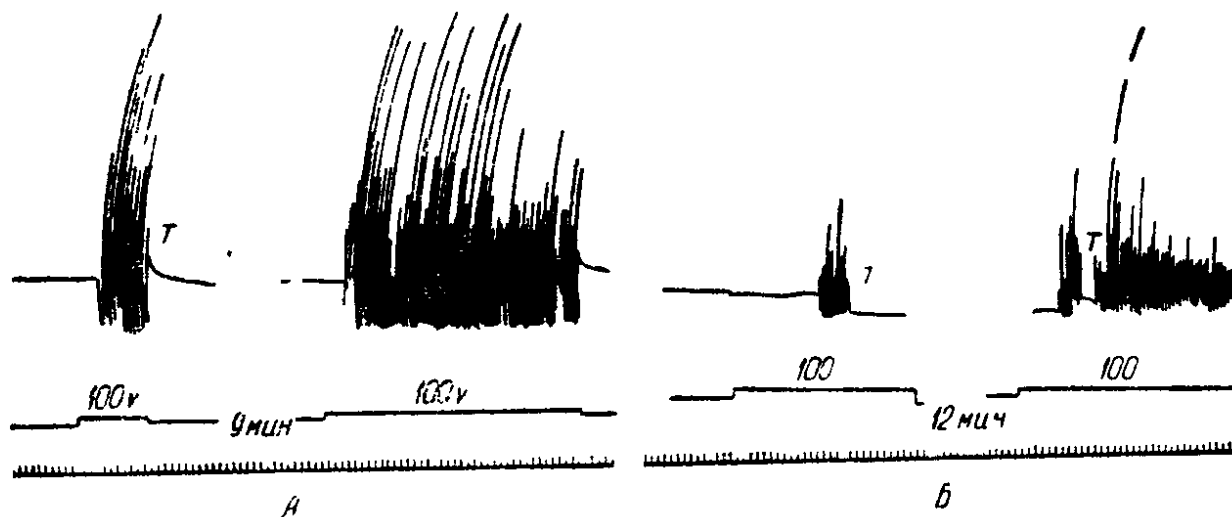


Рис. 24. Невосстановление тормозного процесса за 9 мин. (А) и начало его восстановления за 12 мин. (Б); Т — тормозная фаза припадка

в ответ на действие звукового раздражителя, звонок выключался во время тормозной фазы, а затем через разные промежутки времени его включали вновь. Одна волна возбуждения при вторичном «прозванивании» указывала на то, что тормозной процесс у крысы еще не восстановился (рис. 24А). Две волны возбуждения с короткой тормозной фазой между ними — на начало восстановления истощенного тормозного процесса (рис. 24Б).

Удлиняя от опыта к опыту интервал между двумя «прозваниваниями», можно точно установить минимальное время появления двух волн возбуждения, т. е. время восстановления тормозного процесса. У разных крыс ($n=216$) оно колебалось от 15 сек. до 20 мин. Введение брома сокращает время восстановления тормозного процесса. Так, у группы крыс со средним временем восстановления тормозного процесса 16,7 сек. (пределы колебания — 11—24 мин.) оно сократилось до 10,8 мин. (пределы колебаний — 7—16 мин.).

Все вышесказанное показывает значение тормозного процесса в патологической реакции возбуждения крыс, развивающейся в ответ на действие звукового раздражителя.

Таким образом, проведенные исследования показывают, что

при резком возбуждении нейронов мозга защитную роль берет на себя индуцируемый этим возбуждением тормозной процесс, который при достаточной его силе обрывает начавшееся возбуждение, однако это торможение является нестойким и легко истощается при длительном возбуждении мозга.

Возникает трудный вопрос о физиологической характеристике этого вида торможения. Не имея достаточных оснований охарактеризовать его каким-либо новым термином, мы полагаем, что оно по своим свойствам больше всего напоминает угасательное торможение, хотя обрывает возбуждение, вызываемое безусловнорефлекторным раздражителем. В случае развития двух волн возбуждения перед нами, по-видимому, острое угашение (хотя и временное) того возбуждения, которое развивается в ответ на действие экстренно примененного звукового раздражителя.

И. П. Павлов указывал на то, что активное торможение проявляется в поведении животного и вне условнорефлекторного опыта. «Его ослабление ведет к ненормальному преобладанию раздражительного процесса в виде нарушения дифференцировок, запаздывания и других ненормальных явлений, где участвует торможение, а также обнаруживается и в общем поведении животного в виде суетливости, нетерпения и буйства и, наконец, в виде болезненных явлений...»¹

Вероятнее всего, что активное (особенно угасательное) торможение подавляет всякое возбуждение мозга, как условно-, так и безусловнорефлекторной природы. Поэтому мы допускаем, что и торможение, которое проявляется у крыс во время их двигательного «буйства», является активным, но, по-видимому, не корковым тормозным процессом².

Возникает вопрос, какие защитные механизмы для подавления возбуждения, вызванного звуковым раздражением, использует нервная система после истощения этого вида торможения. Проведенные в нашей лаборатории исследования показали, что при этом используется парабитическое, запредельное торможение. После того как активное торможение истощается, а звуковой раздражитель продолжает действовать, выявляется ряд особенностей в реакции нервной системы животного на применяемый раздражитель, независимо от того, произошел или не произошел судорожный припадок (Крушинский, Флесс и Молодкина, 1952). Основное, чем характеризуется состояние нервной системы в этот период — это чрезвычайно повышенная ее возбудимость.

Повышенная возбудимость проявляется, во-первых, в том,

¹ И. П. Павлов. Двадцатилетний опыт., стр. 735.

² Против корковой природы этого торможения говорят исследования, проведенные в нашей лаборатории Б. И. Котляром, который показал, что и у декортицированных крыс возбуждение может быть прервано тормозным периодом.

что крыса реагирует двигательным возбуждением (в ответ на звуковой раздражитель) с чрезвычайно коротким латентным периодом (вместо 5—10 сек.— десятые и даже сотые доли секунды). Только после перерыва в несколько десятков минут возбудимость нервной системы животного восстанавливается.

Латентный период двигательной реакции животного измерялся при помощи графической регистрации на быстро вращающемся кимографе (скорость вращения 880 мм/сек.). В качестве отметчика времени был использован камертон, дававший 100 колебаний в 1 сек. Регистрация начала реакции животного и момента дачи раздражителя давала возможность измерять латентный период реакции возбуждения животного.

Для выявления степени возбудимости и фаз запредельного торможения после 1,5-минутного действия звукового раздражителя крысу подвергают в течение нескольких минут прерывистому действию звукового раздражителя (чередование 10-секундных действий сильного и слабого звуковых раздражителей с 10-секундными интервалами между ними).

На повышение возбудимости после действия звукового раздражителя указывает также понижение порога реагирования крыс на этот раздражитель.

Так, из 29 исследованных крыс 25 (86%) после возбуждения, вызванного сильным звуковым раздражителем, стали реагировать возбуждением и на слабое звуковое раздражение (звонок 80дб), бывшее прежде подпороговым.

При длительном действии звукового раздражителя наблюдается дальнейшее повышение возбудимости, которое проявляется в длительной инерции двигательного возбуждения после прекращения действия раздражителя.

Значительное сокращение латентного периода, снижение порога реагирования крыс на звуковой раздражитель и, наконец, состояние затяжного возбуждения после длительного действия звукового раздражителя свидетельствуют о резком повышении функциональной активности нейронов мозга.

Мы думаем, что указанный факт имеет важное значение для патофизиологии нервной деятельности. Он указывает на роль нервной травмы как фактора, вызывающего стационарное повышение возбудимости нервных центров — явление, лежащее, очевидно, в основе большинства случаев патологии нервной деятельности. Это состояние напоминает явление повышения возбудимости центральной нервной системы при длительном раздражении чувствующего нерва, открытое Н.Е. Введенским (1912). Он видел сходство этого явления с симптомокомплексом проявления истерии у людей и поэтому назвал повышение возбудимости нервной системы, происходящее при длительном ее возбуждении истериозисом.

На фоне повысившейся возбудимости нервной системы у крыс начинают выступать фазы запредельного торможения, причем определенным степеням возбудимости соответствуют и определенные фазы запредельного торможения (Крушинский, Флесс и Молодкина, 1952).

Для выявления фаз запредельного торможения наиболее удобно, как мы указывали выше, применять короткие (10-секундные) звуковые раздражения разной силы с промежутками в

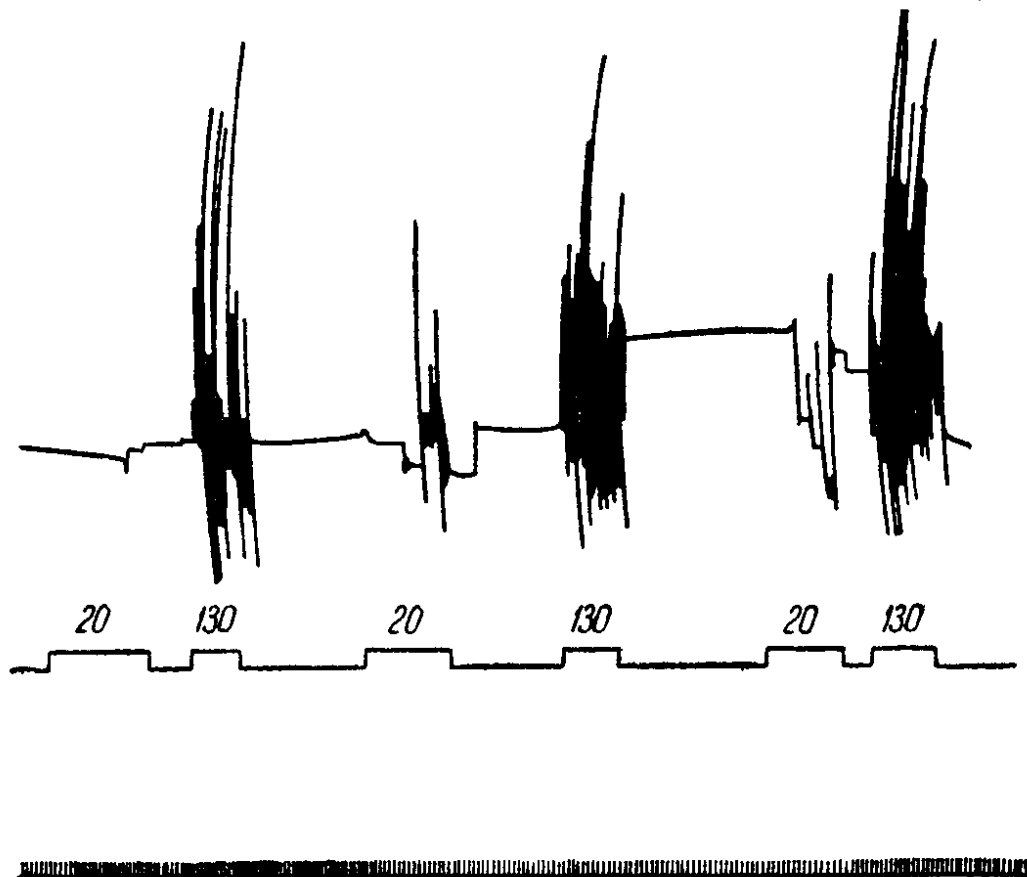


Рис. 25. Правильные силовые отношения

10 сек. Этот метод позволил нам наблюдать стадии парабииотического, запредельного торможения, открытые Н. Е. Введенским и И. П. Павловым и, кроме того, обнаружить новые отношения, существующие между раздражением и ответной реакцией нервной системы.

При относительно низкой степени возбудимости нервной системы животного латентный период исчисляется секундами. Наблюдаются силовые отношения между интенсивностью звука и степенью ответной реакции животного: в ответ на сильный звуковой раздражитель животное реагирует интенсивным двигательным возбуждением с относительно коротким латентным периодом; на слабый звуковой раздражитель животное не реагирует, или реагирует слабым двигательным возбуждением с более длительным латентным периодом (рис. 25). В этих случаях запредельное торможение еще не извратило нормальной зависи-

мости между интенсивностью раздражителя и ответной реакцией животного.

При более высоких степенях возбудимости нервной системы нормальные силовые отношения переходят в уравнительные, при которых в ответ на сильные и слабые звуки у животного наблюдается двигательное возбуждение одной и той же интенсивности (рис. 25). Уравнительные стадии протекают на низком

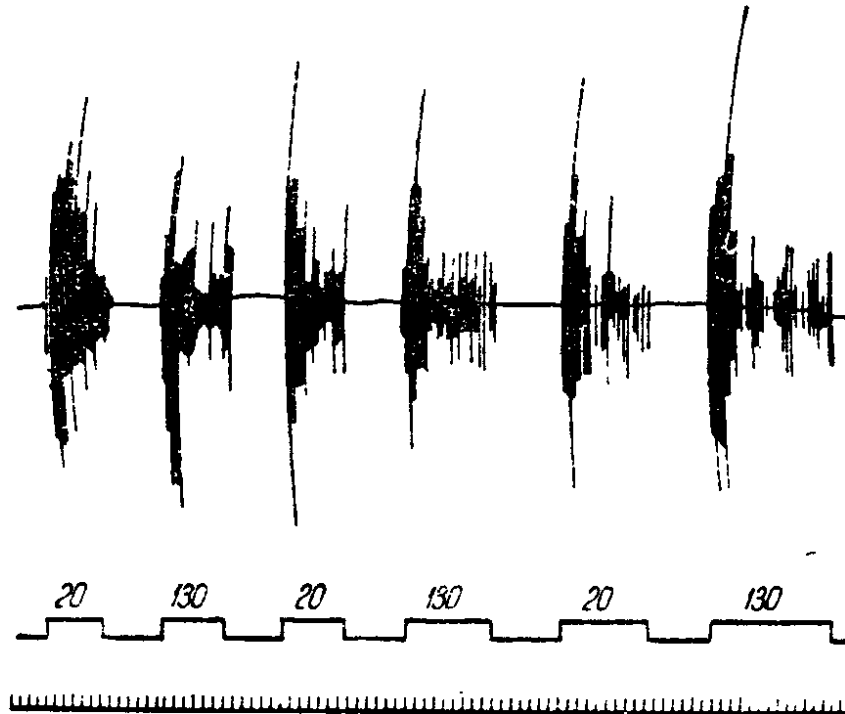


Рис. 26. Уравнительная стадия

и высоком уровне. Уравнительные стадии частосменяются парадоксальными, когда при действии сильного звукового раздражителя у крысы проявляется менее интенсивная двигательная реакция, чем при слабом (рис. 27).

Переход от силовых отношений к уравнительным и, наконец, к парадоксальным происходит на фоне постепенного повышения возбудимости высших отделов нервной системы животного. Это ясно видно из результата измерения латентного периода на различных стадиях парабитического торможения (Крушинский, Флесс и Дубровинская, 1957) (табл. 29).

Таблица 29

Длительность латентных периодов при различных стадиях парабитоза

Сила звонка	Средний латентный период (в сек.)			
	силовые отношения	уравни- тельные на высоком уровне	уравни- тельные на низком уровне	парадок- сальные
Слабый	$1,56 \pm 0,6$	$0,87 \pm 0,2$	$0,55 \pm 0,12$	$0,30 \pm 0,08$
Сильный	$1,18 \pm 0,12$	$0,51 \pm 0,07$	$0,33 \pm 0,05$	$0,21 \pm 0,07$

Из табл. 29 видно, что каждая из стадий характеризуется определенной величиной латентного периода, который сокращается по мере углубления парабитического состояния. Наиболее высокая возбудимость характерна для парадоксальной стадии.

Приведенные данные указывают, что по мере углубления парабитического состояния возбудимость центральной нервной системы повышается.

Иногда реакции подопытных крыс на этих фазах имеют взрывчатый характер: в ответ на раздражение сразу происходит стремительное возбуждение животного, которое затем резко ослабевает (рис. 28). Подобное явление, наблюдаемое в условнорефлекторной деятельности собак, И. П. Павлов назвал взрывчатостью, или раздражительной слабостью. Его наличие указывает на развитие в этих условиях запредельного торможения, которое наступает вслед за резким возбуждением.

При дальнейшем повышении возбудимости прерывистым действием звукового раздражителя крыса начинает проявлять двигательное возбуждение не только в ответ на применяемые раздражители, но и в промежутки между ними. Функциональное состояние нервной системы при этом затяжном возбуждении, по-видимому, сходно с тем, которое было охарактеризовано И. П. Павловым, как «патологическая инерция раздражительного процесса».

Применение на фоне затяжного возбуждения звукового раздражителя может не изменить его течения. Однако в большинстве случаев применение звукового раздражителя ослабляет или совершенно прекращает возбуждение, при выключении же звонка оно начинается вновь. Происходит полное извращение реакции крысы на звуковое раздражение (выключение звукового раздражителя — возбуждение; включение звукового раздражителя — прекращение возбуждения) (рис. 29). Очевидно, резкое повышение возбудимости нервной системы, проявляющееся в длительном затяжном возбуждении, при дальнейшем применении травмирующего раздражителя ограничивается запредельным торможе-

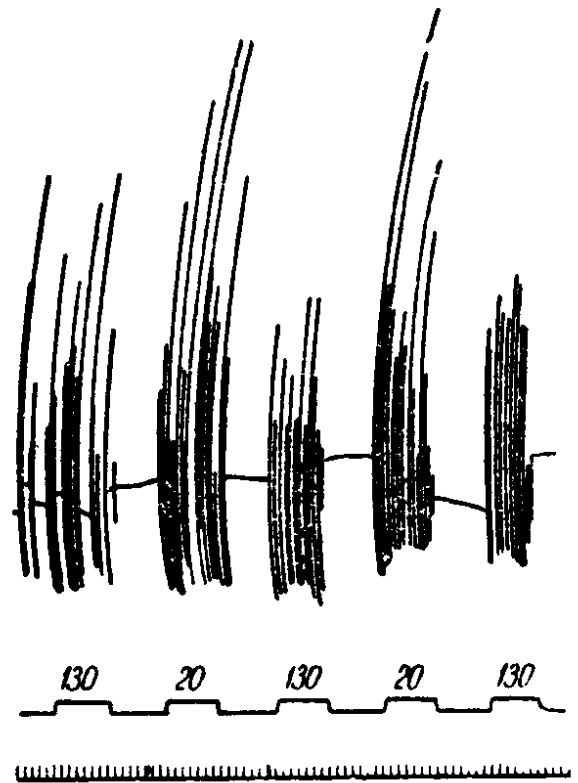


Рис. 27. Парадоксальная стадия

нием, которое внешне выражается в прекращении двигательной активности животного.

Закономерное появление этих своеобразных отношений между действием раздражителя и ответной реакцией животного позволяет рассматривать данное состояние нервной системы как определенную стадию в развитии запредельного торможения. Имеется некоторое внешнее сходство ее с «ультрапарадоксальной

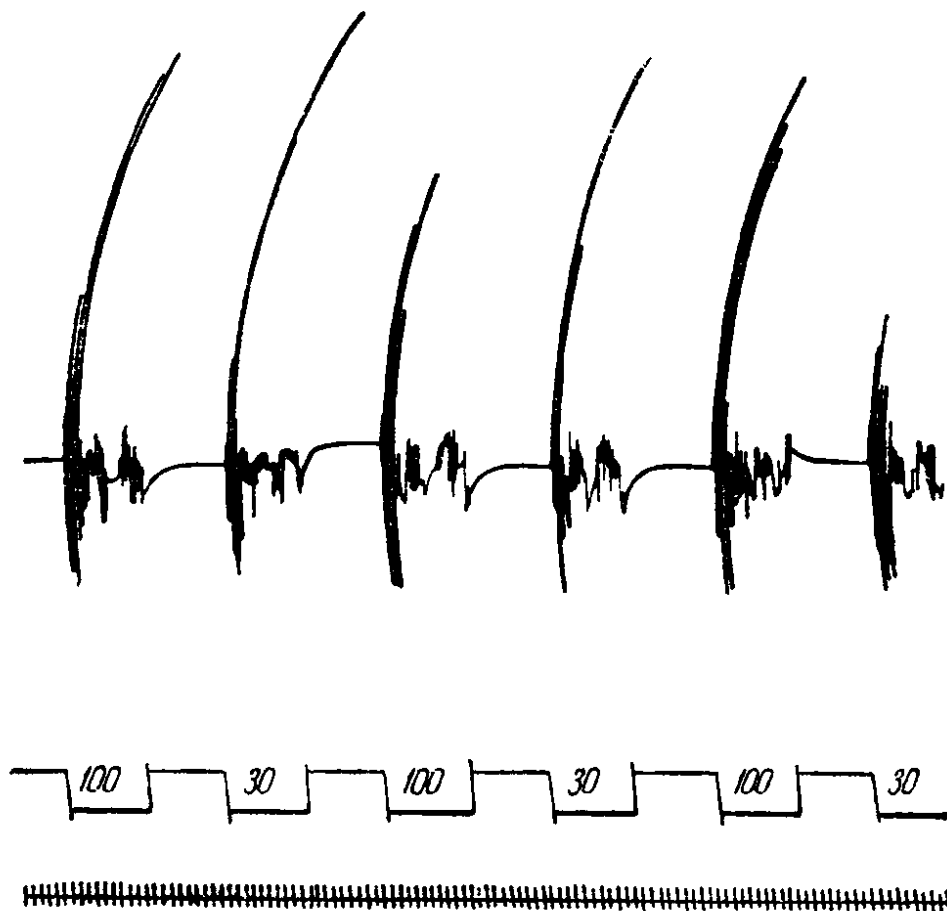


Рис. 28. Взрывчатость

фазой» И. П. Павлова и «тормозящей стадией» Н. Е. Введенского, однако она не тождественна ни одной из них.

При ультрапарадоксальной фазе животное реагирует ответной реакцией на тормозной (дифференцировочный) раздражитель, но не реагирует на положительный условный раздражитель.

Во время тормозящей стадии сильные раздражения, приходящие из нормального участка нерва, тормозят эффект другого раздражения, одновременно действующего на парабихотический участок.

В наших же опытах у животного наблюдается двигательное возбуждение при отсутствии раздражения и торможение этого возбуждения при действии звукового раздражителя. Поэтому эта стадия была названа нами и н в е р т и р о в а н н о й стадией (Крушинский, Флесс, Молодкина, 1952).

Тормозящий эффект при действии раздражителя, характеризующий эту стадию, можно рассматривать как следствие

суммирования двух возбуждений: имеющегося застойного возбуждения центральной нервной системы, вызванного предшествующими раздражениями, и возбуждения от действия звукового раздражителя, примененного на фоне этого застойного возбуждения. В результате такого суммирования возбудимость нервных клеток заходит за пределы их работоспособности и разви-

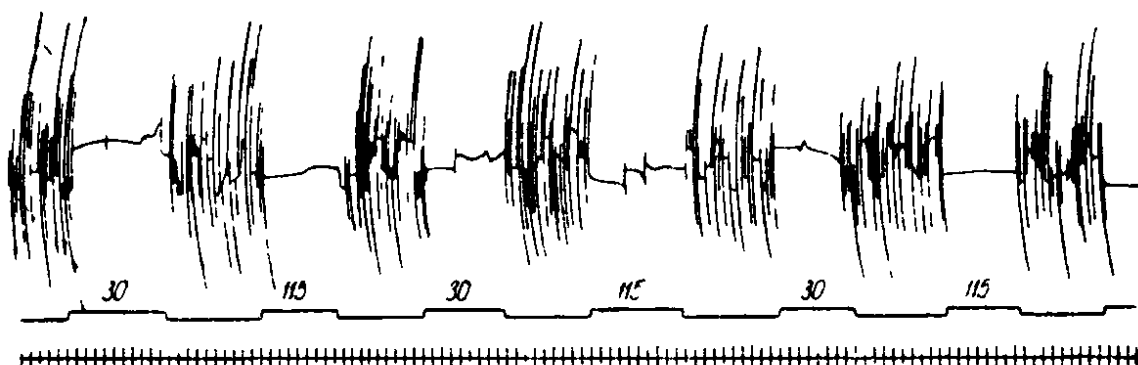


Рис. 29. Инвертированная стадия

вается тормозное состояние. При выключении раздражителя нервные центры возвращаются в состояние затяжного, стационарного возбуждения.

Проведенное нами совместно с Д. А. Флессом исследование показало, что в пределах инвертированной стадии отмечаются своеобразные отношения между интенсивностью применяемого звукового раздражителя и степенью его тормозящего действия. Наблюдаются три формы таких отношений:

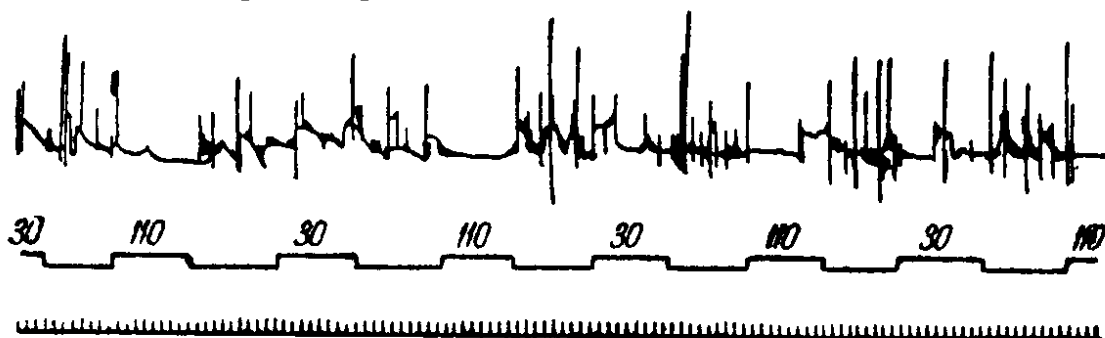


Рис. 30. Инвертированная стадия. Тормозносиловые отношения

а) при сильном раздражении — резкое торможение активности, при слабом — незначительное торможение. Мы назвали такие отношения тормозносиловыми (рис. 30).

б) в ответ на слабое и сильное раздражение двигательное возбуждение тормозится в одинаковой степени. Это тормозноуровнительные отношения (рис. 31),

в) при сильном раздражении — слабое торможение, при слабом — сильный тормозящий эффект. Эти отношения были охарактеризованы нами как тормознопарадоксальные (рис. 32).

Таким образом, извращения силовых отношений, характерные для парабютических стадий, могут наблюдаться не только между интенсивностью применяемого раздражителя и ответной реакцией нервной системы, но и между интенсивностью раздражителя и его тормозящим действием на стационарно возбужденные нервные центры.



Рис. 31. Инвертированная стадия. Тормозноуравнительные отношения

Вышеприведенный фактический материал иллюстрирует, что длительное действие на нервную систему внешнего раздражителя после истощения активного торможения приводит к значительному возбуждению нервных центров, которое может принять

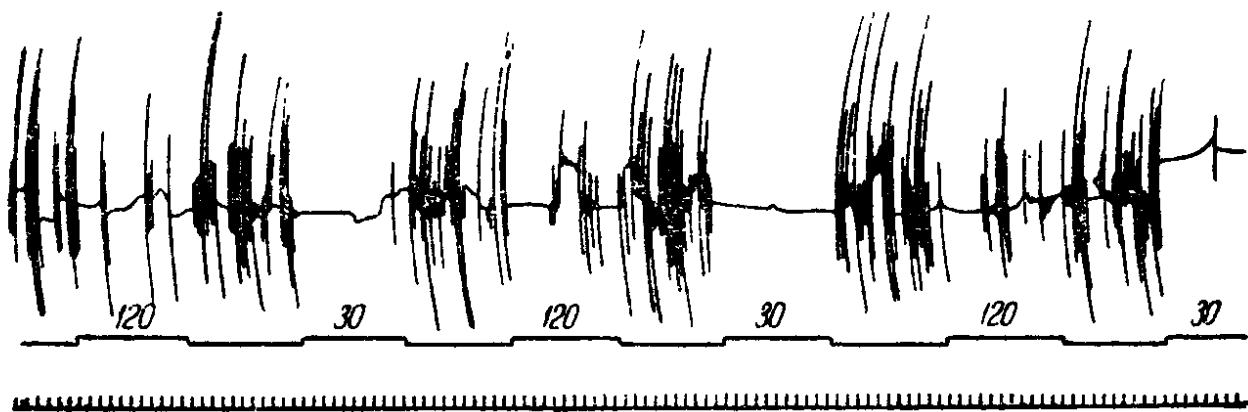


Рис. 32. Инвертированная стадия. Тормознопарадоксальные отношения

инертный, затяжной характер. Это возбуждение ограничивается запредельным торможением, что и приводит к появлению в ответ на применяемые раздражители различной интенсивности реакций, не только не соответствующих закону силовых отношений, но имеющих в ряде случаев глубоко извращенный характер.

Когда мы совместно с Д. А. Флессом и Л. Н. Молодкиной в 1951 г. начали изучать закономерности развития фаз запредельного торможения у крыс нашей высокочувствительной линии,

особи с ярко выраженной инерцией раздражительного процесса и фазами запредельного торможения встречались очень редко. Обычно несмотря на длительное применение звукового раздражителя постепенно происходило падение возбудимости нервной системы животного.

Однако селекция крыс на реакцию затяжного возбуждения очень быстро (в течение 1—2 лет) привела к тому, что особи нашей линии приобрели и это свойство (Крушинский, 1959). В настоящее время линия крыс, с которой мы работаем, помимо высокой возбудимости и слабости торможения, характеризуется также значительной инерцией процесса возбуждения. При длительном прерывистом действии звукового раздражителя возбудимость нервной системы этих крыс повышается и держится на высоком уровне, а двигательное возбуждение обычно продолжается в течение длительного времени после прекращения звуковой экспозиции.

Установив закономерное появление фаз запредельного торможения у крыс при действии на них звукового раздражителя, мы сделали попытку на нашей модели изучить биологическую роль этого торможения.

И. П. Павлов показал, что торможение высшей нервной деятельности выполняет две функции — координационную, обеспечивающую вместе с процессами возбуждения тончайшее соотношение организма с окружающей средой, и охранительную, заключающуюся в предохранении нервных клеток от перенапряжения и функционального их разрушения при действии чрезмерных раздражителей.

Концепция Павлова об охранительной роли торможения оказалась чрезвычайно плодотворной для решения ряда теоретических и практических вопросов физиологии и патологии высшей нервной деятельности. Однако в проблеме охранительного торможения ряд вопросов еще не разрешен.

Так, не ясен еще основной вопрос о физиологическом механизме терапевтического действия торможения. Является ли терапевтический эффект только следствием отдыха, который обеспечивается торможением, или решающее значение имеют стимулированные им восстановительные процессы.

Как указывает Г. В. Фольборт (1951), для Павлова влияние торможения как агента, способствующего процессам восстановления, было только общим предположением, недостаточно подкрепленным фактическим материалом. И при этом во всех разобранных им случаях заболеваний оно осталось в тени по отношению к основной мысли: охранительной роли торможения.

В литературе описан ряд опытов, указывающих на способность торможения усиливать восстановительные процессы.

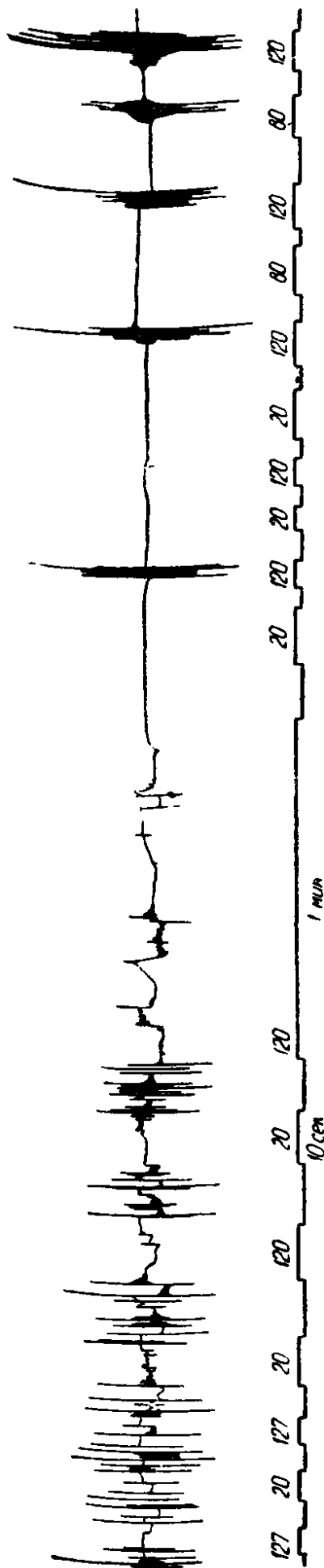


Рис. 33. Устранение запредельным торможением (вызванным продлением звукового раздражения до 1 мин.) возбужденного состояния крысы

Фольборт (1951), используя в качестве показателя интенсивности восстановительных процессов концентрацию слюны, установил, что после применения тормозного раздражителя дальнейшее раздражение вызывало появление слюны более высокой концентрации.

К. И. Платонов (1952) показал, что восстановление мышечной силы, истощенной до отказа работой на эргографе, происходит во время одноминутного гипнотического сна вдвое-втрое быстрее, чем в течение такого же по времени отдыха в бодрствующем состоянии. Вдвое быстрее во время сна происходило также восстановление дыхательной вентиляции после работы.

Наша экспериментальная модель оказалась удобной для изучения вопроса о физиологическом механизме восстанавливающей роли запредельного торможения.

Имея возможность приводить нервную систему животного в состояние глубокого запредельного торможения, мы изучили то влияние, какое оно оказывает на последующее функциональное состояние нервной системы (Крушинский и Флесс, 1958). Особенно удобной оказалась для этого инвертированная стадия. Продлевая действие сильного звукового раздражителя вместо обычных 10 сек. до 1—2 мин., мы смогли на этой стадии в четкой форме проследить те сдвиги, какие

вызывает запредельное торможение в состоянии резкого возбуждения, в котором находится животное.

Оказалось, что после такого усиления и продления парабииотического запредельного торможения в состоянии нервной системы животного происходил резкий сдвиг в сторону нормализации ее функции: вместо патологически повышенной возбудимости с явлениями взрывчатости, затяжного возбуждения и извращения нормальных силовых отношений наступало успокоение

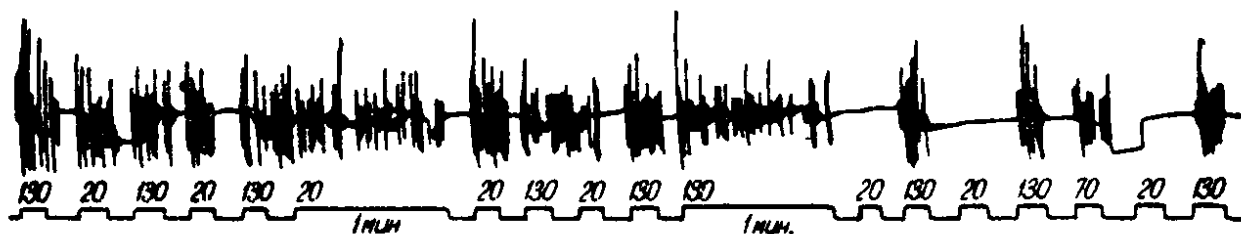


Рис. 34. Зависимость восстанавливающего действия запредельного торможения от силы раздражителя

животного и восстановление правильных силовых отношений между величиной раздражения и ответной двигательной реакцией.

На рис. 33 показана реакция крысы во время инвертированной стадии. Продление звукового раздражения до 1 мин. сразу нормализовало деятельность нервной системы: прекратилось затяжное возбуждение, крыса перестала реагировать на слабые звуковые раздражения (20 и 60 вольт) и реагировала только на более сильные раздражения (80 и 120 вольт).

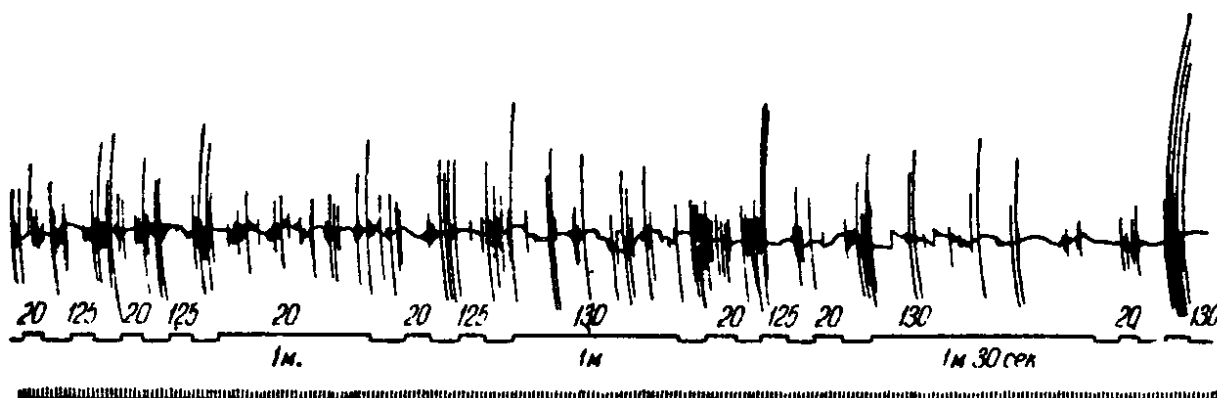


Рис. 35. Зависимость восстанавливающего действия запредельного торможения от продолжительности раздражения

Таким образом, пребывание нервной системы в глубоком запредельном торможении, которое развивается при продлении звукового раздражения, снижает ее возбудимость и тем самым нормализует ее деятельность. Тот же раздражитель, который вызывает патологическое состояние нервной системы, углубляя запредельное торможение, нормализует ее деятельность.

Дальнейшие опыты показали, что эффективность восстанавливающего действия запредельного торможения зависит от степени его длительности и глубины. Из кимограммы на рис. 34 видно, что продление до 1 мин. действия слабого звукового раздражителя (20 в.) не оказало заметного влияния на функциональное состояние нервной системы. Продление же действия сильного раздражителя (130 в.) привело к восстановлению правильных силовых отношений. Следовательно, чем сильнее раздражитель и чем глубже вызываемое им запредельное торможение, тем резче выражено его восстанавливающее действие.

На рис. 35 приведена кимографическая запись двигательной реакции крысы во время инвертированной стадии. На кимограмме видно, что продление слабого (при напряжении тока 20 вольт) звукового раздражения до 1 мин. не оказало никакого эффекта; продление сильного звукового раздражителя (звонок — 130 вольт), хотя и вывело нервную систему из инвертированной стадии, но не привело к установлению правильных силовых отношений. Однако когда тот же раздражитель (звонок — 130 вольт) действовал в течение 1 мин. 30 сек., наступило восстановление правильных силовых отношений. Следовательно, чем дольше нервная система находится в состоянии запредельного торможения, тем полнее нормализация ее деятельности.

Решающее значение имеет функциональное состояние нервной системы, при котором производится продление действия звукового раздражителя. В табл. 30 приведено сравнение эффекта продления раздражения в зависимости от степени отклонения от нормальной деятельности нервной системы.

Таблица 30

Зависимость физиологического эффекта, вызванного продлением действия раздражителя, от функционального состояния нервной системы

Функциональное состояние ц. н. с. перед продлением действия звукового раздражителя	Число случаев	Состояние парабриоза после продления звукового раздражения		
		углубилось	без изменения	ослабло
Силовые отношения	14	7	7	—
Уравнительные отношения	23	—	8	15
Парадоксальные отношения	2	1	—	1
Инвертированные отношения	18	—	7	11
Затяжное возбуждение	34	1	6	27

Из табл. 30 видно, что продление звукового раздражения снижает возбудимость только в тех случаях, когда оно применяется на фоне патологически возбужденного состояния нервной системы — при уравнивательных, парадоксальных, инвертированных отношениях — и затяжном возбуждении. Продление же звукового раздражителя при нормальных силовых отношениях, наоборот, ухудшает функциональное состояние нервной системы, что выражается в появлении фазовости или затяжного возбуждения.

Таким образом, один и тот же раздражитель, действующий на нервную систему, находящуюся в разных функциональных

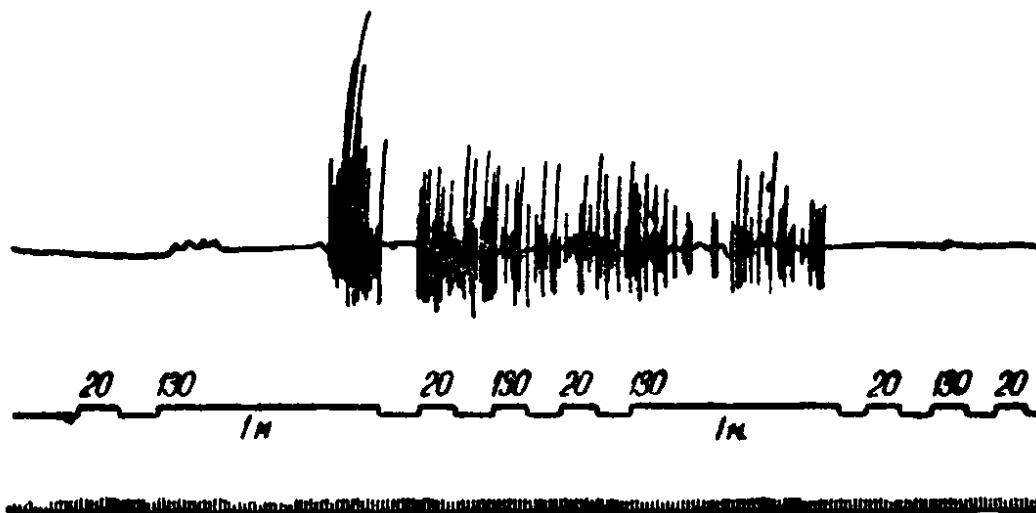


Рис. 36. Зависимость эффекта действия раздражителя от исходного функционального состояния нервной системы

состояниях, вызывает диаметрально противоположный эффект. В тех случаях, когда он углубляет имеющееся запредельное торможение, раздражитель нормализует функциональное состояние нервной системы; в тех случаях, когда в нервной системе еще не развито запредельное торможение, он, наоборот, вызывает патологически возбужденное ее состояние (рис. 36).

Это является иллюстрацией одного из важнейших положений Н. Е. Введенского (1886, 1901—1903), согласно которому функциональное состояние нервной системы не есть заранее predetermined свойство, но является результатом его подготовки предшествующим действием раздражителя.

Понижение возбудимости после продления действия звукового раздражителя не является результатом истощения раздражительного процесса. Это видно из того, что после продления действия звукового раздражителя, когда затяжное возбуждение сменяется нормальными силовыми отношениями, крыса начинает реагировать в ответ на действие сильных звуковых раздражителей бурным возбуждением (см. рис. 33, 35). Ясно, что в

этом случае предел работоспособности нервных клеток повысился, освободившись от ограничивающего его торможения.

Для иллюстрации активной восстанавливающей роли запредельного торможения были поставлены опыты по сравнению эффекта от длительного действия раздражителя с соответствующим по времени отдыхом (в виде перерыва в действии раздражителя).

На рис. 37 ясно видно, что двухминутный перерыв в действии раздражителя не устранил патологического возбуждения: у крысы сохранилось состояние затяжного возбуждения. Такое же (или даже меньшее) по времени действие сильного раздражителя вывело крысу из этого состояния и привело к уста-

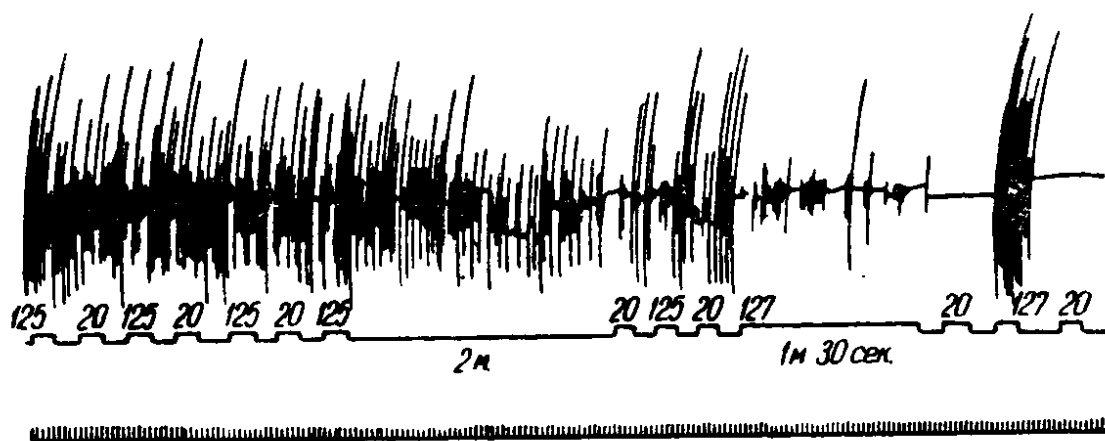


Рис. 37. Нормализующий эффект продления раздражения и отсутствие его после перерыва в действии раздражителя

новлению правильных силовых отношений между интенсивностью раздражения и величиной двигательной реакции животного. Это свидетельствует о том, что развившееся в данном случае запредельное торможение быстрее и полнее снижает повышенную возбудимость и выводит нервную систему из патологического состояния, чем кратковременный отдых.

Таким образом, проведенное исследование показало, что в нервной системе существуют механизмы регуляции против действия чрезмерно сильных внешних раздражителей.

Одним из таких механизмов является активное торможение, которое мы рассматриваем как «первую линию обороны». Это торможение подавляет, затормаживает возбуждение, развивающееся при действии сильного внешнего раздражителя. Но оно не стойко, легко истощается. Это торможение может подавить возбуждение только на относительно короткий период.

Если же раздражитель, истощив это торможение, продолжает действовать, нервная система использует другой свой защитный механизм — «вторую линию обороны» — запредельное торможение. Оно ограничивает предел возбудимости нейронов

и тем самым охраняет их от чрезмерного возбуждения. Однако запредельное торможение не только ограничивает предел возбуждения нервной системы, но и активно устраняет это возбуждение. Последнее происходит в том случае, когда действие раздражителя оказывается достаточно интенсивным и длительным. В результате тот внешний агент, который привел нервную систему к патологически возбужденному состоянию, нормализует ее функциональное состояние.

Этот замечательный защитный механизм нервной системы, создавшийся в результате длительной эволюции, обеспечивает нервной системе возможность сохранять нормальное функциональное состояние, несмотря на массу сильно действующих раздражителей.

Однако регуляторные возможности этой защитной системы имеют предел. И когда тормозные процессы нервной системы не в состоянии защитить ее от действия чрезмерных внешних раздражителей, организму грозят тяжелые последствия, которые могут закончиться даже смертью. Среди причин гибели организма в результате нервной травмы, безусловно, на первое место должны быть поставлены острые нарушения кровообращения.

Вопрос об острых нарушениях кровообращения мозга в результате функциональной травмы нервной системы детально изучается в нашей лаборатории. Исследования показали, что при длительном действии звукового раздражителя у животных наблюдается резкое возбуждение, которое заканчивается в ряде случаев тяжелым шокоподобным состоянием, а иногда и смертью животного (Крушинский, Пушкарская и Молодкина, 1953).

В качестве стандарта мы используем 15-минутное прерывистое действие звукового раздражителя, причем слабое и сильное раздражения применяются по 10 сек. с 10-секундным перерывом. После этого относительно длительного травмирования делается 3-минутный перерыв в действии раздражителя, и затем в течение 1,5 мин. вновь применяется сильный звуковой раздражитель.

Такая система применения звуковых раздражителей приводит к тому, что во время перерыва происходит снижение возбудимости нейронов мозга и поэтому, очевидно, устраняется охранительное, запредельное торможение как физиологически больше «ненужное». Применение после этого краткого отдыха раздражителя, травмирующего нервную систему, приводит к возбуждению, которое, не сдерживаясь активным тормозным процессом, истощенным еще в начале «прозванивания», и не ограничиваясь запредельным охранительным торможением, протекает более интенсивно и резко, чем до перерыва (рис. 38). При таком применении раздражителей нервная система животного оказы-

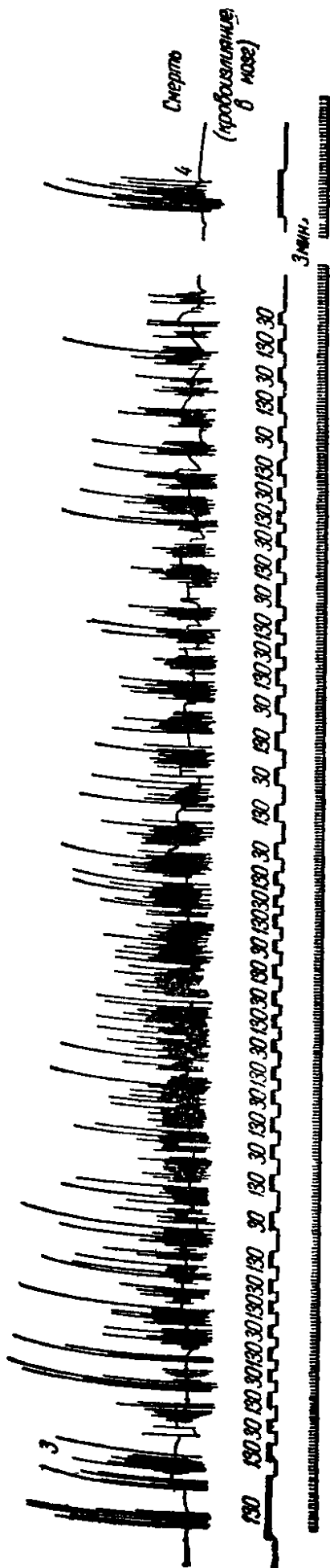


Рис. 38. Воздействие звуковыми раздражителями, приводящее к гибели крысы. Цифрами обозначены судорожные припадки: клонический (3) и тонический (4)

вается лишенной охранительного защитного торможения. Резкое возбуждение, развивающееся в этом случае при действии звукового раздражителя, и приводит к острым нарушениям кровообращения, которые нередко заканчиваются смертью животного.

Довольно часто появляются симптомы патологических нарушений нервной деятельности (парезы, нистагм, помутнение роговицы),¹ которые могут наступить еще до перерыва в применении звукового раздражителя, однако во время резкого возбуждения после 3-минутного перерыва они становятся особенно ярко выраженными.

Из табл. 31 видна частота патологических нарушений и смертельных исходов у 165 крыс при применении звуковых раздражителей по указанному выше стандарту.

Из числа погибших в результате действия звукового раздражителя крыс у 19 особей (90,5%) при макроскопическом исследовании обнаружены кровоизлияния в мозг.

Исследования, проведенные в нашей лаборатории А. П. Стешенко, показали, что уже кратковременное (1,5-минутное) «прозванивание» приводит к падению кровяного давления.

Так, у 22 животных после двигательного возбуждения без судорожного припадка в среднем кровяное давление¹ с 110 мм ртутного столба понизилось до 94 мм. У 74 крыс, у которых двигательное возбуждение закончилось припадком, кровяное давление понизилось еще больше: в среднем со 107 мм до 83 мм (разница 24 мм).

¹ Кровяное давление определялось на сосудах хвоста крыс по методике Сидней и Фридмана (Sidney a. Fridman, 1941).

Частота симптомов нарушений функционального состояния нервной системы и смертельных исходов при действии звукового раздражителя

Виды нарушений	Абс. кол-во	В %
Нарушение координации движения и парезы	56	33,9
Нистагмы	13	7,8
Слезотечения	7	4,3
Помутнения роговицы	19	11,5
Смертельные исходы	21	12,7

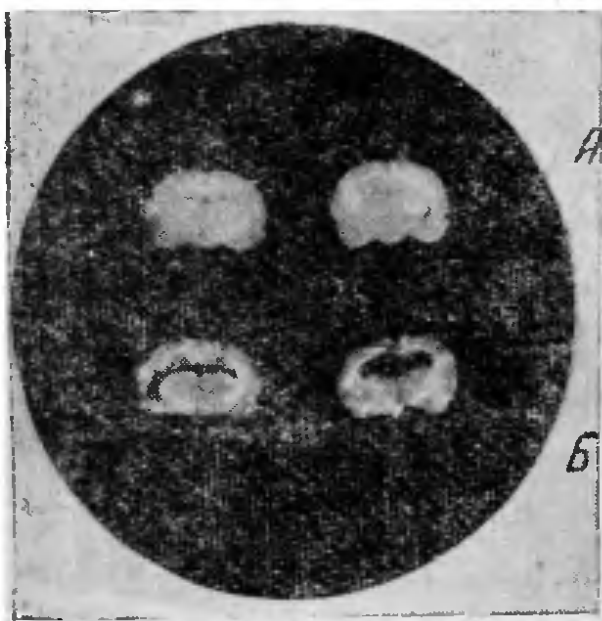


Рис. 39. Поперечный разрез головного мозга крысы:
 А— мозг нормальной крысы; Б— погибшей от кровоизлияния



Рис. 40. Геморрагии вдоль капилляра мозга (область скорлупы чечевичного ядра)

Если же у крыс в ответ на применяемый звуковой раздражитель реакция возбуждения не развивается, то кровяное давление почти не меняется. Эти исследования показали, что уже кратковременное (1,5 мин.) применение звукового раздражителя, вызывающее возбуждение мозга, приводит к нарушениям гемодинамики.

При более же длительном звуковом воздействии (до 15 мин.) дальнейшая тенденция к падению кровяного давления не отмечается.

Несмотря на то что у крыс не наблюдалось катастрофического падения кровяного давления, тем не менее у них проявлялась типичная картина шока с выраженным угнетением рефлекторной возбудимости, падением температуры тела, заканчивающегося в ряде случаев смертью, наступающей обычно или

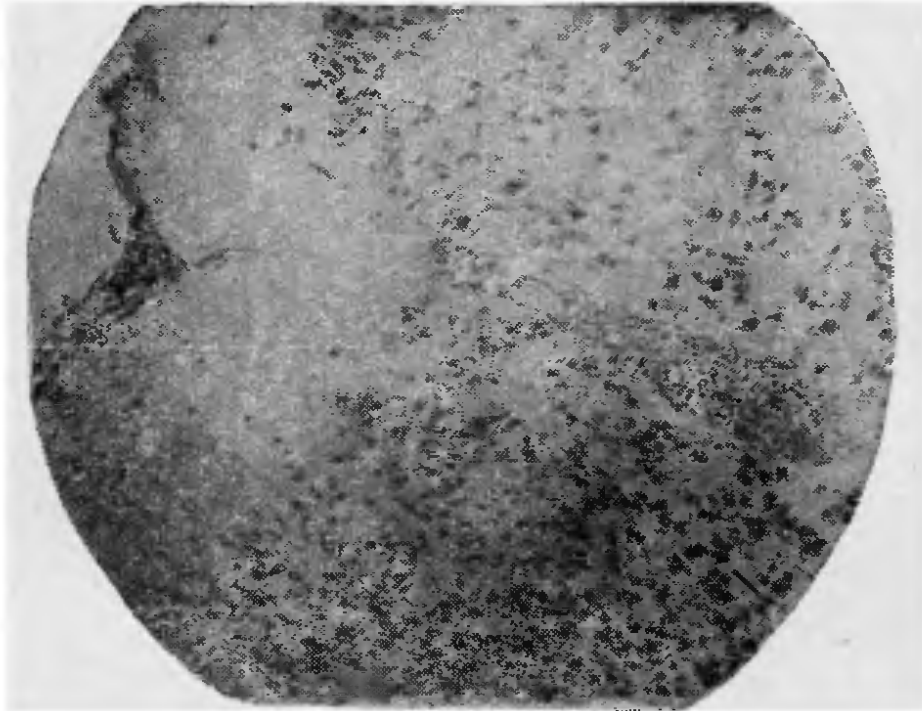


Рис. 41. Резкое расширение капилляра мозга (область межуточной коры)

сразу после действия звукового раздражителя, или в течение ближайших суток.

В настоящее время степень падения кровяного давления едва ли можно рассматривать как ведущий показатель тяжести шокового состояния. Так, например, Серебрянников (1951) указывает, что падение артериального давления при пептоновом шоке не всегда соответствует степени угнетения центральной нервной системы. Критерием тяжести шока, по его мнению, следует считать состояние рефлекторной деятельности.

Гистологические исследования мозга крыс, погибших после воздействия звуковым раздражителем, проведенные Ю. Г. Шевченко, а затем Г. Н. Оленевой (1955, 1958) и В. М. Светухиной в лаборатории Г. М. Полякова, показали резкие нарушения в сосудистой системе мозга. Почти во всех случаях наблюдались обширные кровоизлияния под мягкую мозговую оболочку, в желудочки мозга (рис. 39), или геморрагии вдоль отдельных капилляров мозга (рис. 40). Кровоизлияния происходили в

результате диапедеза через стенки расширенных, находящихся в состоянии пареза, капилляров мозга (рис. 41).

Таким образом, в наших опытах при нейрогенном шоке ясно выступает геморрагический компонент шокового состояния. Кровоизлияния, происходящие в мягкую оболочку мозга, желудочки мозга и мозговое вещество, а также обнаруживаемые в других органах (легких) являются, по-видимому, основной причиной наступления смерти животного во время развития нейрогенного шока.

Изменения при шоке, обнаруженные Л. А. Корейшей в клинике (1955) и в физиологическом эксперименте (1957), чрезвычайно напоминают ту патологическую картину, которая развивается у наших подопытных крыс при резком возбуждении мозга, вызванном действием сильного звукового раздражителя.

Проведенные в нашей лаборатории опыты показали, что шоковое состояние с летальным исходом в результате острого нарушения кровообращения может быть получено не только при непосредственной травме нервной системы, но и в результате резкого возбуждения мозга, вызванного действием сильного экстероцептивного раздражителя.

Установив картину и условия возникновения шоково-геморрагических состояний, развивающихся при нервной травме, мы приступили к выяснению тех физиологических состояний организма, которые способствуют или препятствуют этой патологии.

Поскольку шоково-геморрагическое состояние у крыс развивается как следствие резкого возбуждения мозга, мы изучили влияние на него возбуждающих нервную систему веществ (кофеина). Исследования (Крушинский, Пушкарская и Молодкина, 1953) показали, что предварительное введение крысам кофеина (по 10—20 мг на 100 г веса животного) значительно увеличивает тяжесть шоковых состояний и число случаев, заканчивающихся летальным исходом. Так, из 49 особей, которым предварительно был введен кофеин, после нервной травмы звуковым раздражителем погибло 16 (32,6%) (в контрольной группе, не получавшей кофеин — 12,7%).

Существенное влияние на частоту летальных исходов после нервной травмы оказывает функциональное состояние желез внутренней секреции.

Выяснялась роль парашитовидных желез. Изучение парашитовидных желез было продиктовано тем, что эти железы регулируют содержание уровня кальция крови. Многочисленные исследования, начиная с работ Конхейма и Арнольда, указывали на то, что обеднение окружающей среды капилляров кальцием может привести к диапедезу. В дальнейшем Чамберс и Цвейфах (R. Chambers and B. Zweifach, 1947) в прямом эксперименте по-

казали, что проницаемость стенок сосуда зависит от содержания кальция в межклеточном цементе.

Низкое содержание в пище кальция (0,004—0,02%) приводит к развитию у животных множественных геморрагий в различные органы (Greenberg, Boelter a. Knopf, 1939; Boelter a. Greenberg, 1941). Часто наблюдаются кровоизлияния в центральную нервную систему. Геморрагии были обнаружены в мозжечке, продолговатом мозгу, в стволовой части и в боковых желудочках мозга. На основании своих исследований авторы приходят к выводу, что низкое содержание кальция в пище предрасполагает животных к геморрагиям, которые могут быть результатом нарушения проницаемости стенок сосудов.

В медицинской литературе в настоящее время также считается признанным, что недостаток кальция в организме может быть одной из существенных причин кровоизлияния.

Н. К. Боголепов (1950), объясняя причину увеличения количества геморрагических инсультов во время блокады Ленинграда, указывал: «Возможно, что в военный период развитию геморрагического синдрома благоприятствовала имевшаяся у многих больных гипертонией гипокальцемия, гипопротеинемия, недостаток витаминов С и особенно К».

Исследования, проведенные С. С. Полушкиной (1951), показали, что после паратиреоидэктомии травматический шок у собак развивается значительно скорее. Наблюдается снижение возбудимости блуждающих нервов, повышение чувствительности нервов к механическому раздражению, повышение кровяного давления при раздражении нервов и другие физиологические изменения.

Наши опыты по выяснению роли паращитовидных желез в развитии шоково-геморрагических состояний были проведены на 37 паратиреоидэктомированных и 38 контрольных животных (Крушинский, Пушкарская и Молодкина, 1953). Животные с экстирпированными паращитовидными железами (и параллельно контрольные особи) были подвергнуты действию звукового раздражителя трижды (в сроки от недели до 3 недель после операции) (табл. 32).

Из табл. 32 видно, что среди паратиреоидэктомированных крыс в результате нервной травмы погибло почти в 2 раза больше животных, чем среди контрольных особей. Но не только увеличение количества смертей у паратиреоидэктомированных животных характеризует тяжесть развития шокового состояния. Значительно увеличилось также число случаев нарушения координации движений, парезов и нистагмов в подопытной группе по сравнению с контрольной.

Итак, приведенные литературные данные и наши экспериментальные исследования указывают на роль уровня кальция

Количество смертей у паратиреоидэктомированных и контрольных крыс после травмы звуковым раздражителем

Результаты травмы звуковым раздражителем	Паратиреоидэктомированные животные	Контрольные животные
Пало крыс	22	11
Обнаружено кровоизлияний в мозг при макроскопическом исследовании	18	7
Процент павших крыс к количеству испытанных животных . . .	59,5	28,9

в крови в развитии шоково-геморрагических состояний. Отсутствие паращитовидных желез предрасполагает к развитию более тяжелого шоково-геморрагического состояния.

В предыдущей главе нами были показаны половые различия в основных свойствах нервной деятельности и унитарных реакциях поведения животных. Нервная система самцов более устойчива к действию сильных раздражителей, чем у самок. При шоково-геморрагических состояниях были получены противоположные результаты.

Шоково-геморрагическое состояние у самцов протекает более тяжело и чаще заканчивается летальным исходом, чем у самок. Так, из 102 самцов в результате травмы звуковым раздражителем погибло 16 особей (15,7%), из 63 самок — всего 5 (7,9%).

Последующие опыты показали, что кастрация самцов увеличивает их устойчивость к развитию шоково-геморрагического состояния при действии звукового раздражителя.

Особенно большое влияние на развитие шоково-геморрагических состояний, развивающихся в результате нервной травмы, оказывает гормон щитовидной железы.

Вопросу о роли гормона щитовидной железы в развитии различных шоковых состояний посвящен ряд работ. В 1938 г. Н. Н. Бурденко (в совместной работе с Л. Г. Смирновой) указывал на то, что поскольку в развитии шока существенную роль играют медиаторы нервной системы, то искусственное повышение окислительных процессов тиреоидином должно предрасполагать к развитию шока.

Последующие экспериментальные работы показали, что гипертиреоидное состояние усиливает предрасположенность к различным формам шока. И. Р. Петров (1939, 1947), вводя предварительно кроликам тиреоидин, установил, что они становятся более чувствительными к электрошоку, чем нормальные особи.

Ясные изменения в чувствительности собак к пептоновому шоку при гипертиреозе получены Т. И. Батуренко (1940, 1941). Оказалось, что предварительное введение тиреоидина усиливает тяжесть и ускоряет наступление пептонового шока. Исследования Ф. И. Ковшикова (1950) показали, что предварительное введение кроликам тиреоидина усиливает тяжесть ожогового шока. Гипертиреоидизация повышает чувствительность к травматическому шоку у кошек (Беличенко, 1952, 1953).

И. М. Кудиенко (1957) обнаружил несогласующиеся с этими исследованиями факты по анафилактическому шоку. Согласно данным этого автора, тиреоидэктомия приводит к усилению симптомов анафилактического шока.

Исследования, проведенные в нашей лаборатории, показали, что предварительное введение крысам тиреоидина (от 0,025 до 0,1 г) в течение 10—14 дней до опыта во много раз увеличивает смертность, наступающую в результате нервной травмы (Крушинский и Доброхотова, 1957) (табл. 33).

Т а б л и ц а 33

Влияние гипертиреоидизации на частоту смертей при нервной травме

Группа животных	Число крыс в опыте	Из них погибло	
		абсолютное число	в %
Гипертиреоидизированные . . .	103	69	66,6
Контрольные	108	9	8,3

Помимо резкого увеличения количества летальных исходов, обращало на себя внимание гораздо более тяжелое шоковое состояние всех гипертиреоидизированных животных по сравнению с контрольными, как во время звукового воздействия, так и после его прекращения. У большинства предварительно гипертиреоидизированных крыс симптомы тяжелого шокового состояния наступают с первых же минут действия звукового раздражителя и заканчиваются смертью еще до окончания звукового воздействия.

В полном соответствии с результатами этих опытов находятся данные, полученные на животных с удаленными щитовидными железами (у контрольных особей удаляли одни паращитовидные железы ¹).

В результате травмирования звуковым раздражителем среди тиреоидэктомированных крыс погибло значительно меньше особей по сравнению с контрольной группой.

Различие в частоте смертей в обеих группах приближается к

¹ Практически у крыс невозможно удалить щитовидную железу без паращитовидных желез.

требованиям статистической достоверности: разница превышает свою вероятную ошибку в 2,21 раза.

Блокирование функции щитовидных желез метилтиоурацилом дало сходные результаты (Доброхотова, 1957). Предварительное введение метилтиоурацила (от 12 до 60 мг ежедневно в течение 10—14 дней) уменьшает смертность в результате нервного травмирования у подопытных животных по сравнению с контрольными (среди животных, получавших метилтиоурацил, погибло в 2,7 раза меньше животных, чем в контрольной группе).

Во время звукового воздействия состояние животных контрольной группы было более тяжелым по сравнению с крысами опытной группы. Так, среди крыс, предварительно получивших метилтиоурацил, двигательные нарушения (парезы, нарушения координации движений) были отмечены у 31,3% животных, а в контрольной группе — у 54,3%. (Статистическая оценка различий в частоте появления этих нарушений показала, что разница между обеими группами в 4,8 раза превышает вероятную ошибку, т. е. является совершенно достоверной.)

Таким образом, опыты, проведенные как с гипо-, так и с гипертиреозом показали чрезвычайно большое влияние содержания гормона щитовидной железы на исход нейрогенного шока. Повышенное его содержание значительно увеличивает число летальных исходов при нервной травме.

Детальный анализ состояния возбудимости и тормозной функции нервной системы при травмировании крыс звуковым раздражителем проведен Л. П. Доброхотовой (1958). Ее исследования показали, что состояние возбудимости нервной системы гипертиреоидизированных крыс в начале нервного травмирования совершенно не отличается от состояния контрольных особей. Однако в период нервного травмирования у гипертиреоидизированных животных на фоне возбужденного состояния мозга наблюдается некоторая тенденция к снижению возбудимости их нервной системы по сравнению с контролем. Это указывает на то, что повышенная смертность животных в результате звуковой травмы у гипертиреоидизированных животных не определяется повышенной возбудимостью их нервной системы.

Согласно данным, полученным в нашей лаборатории, причину различия в смертности среди нормальных и гипертиреоидизированных животных надо искать в острых нарушениях кровообращения.

Литературные данные (Петров, 1939; Ковшиков, 1950 и др.) и результаты, полученные в нашей лаборатории, показывают, что гипертиреоз приводит к повышению артериального кровяного давления.

Как показали исследования А. П. Стешенко, у крыс, получавших тиреоидин (0,025—0,05 г), кровяное давление в среднем

было $154,4 \pm 4,68$ мм ртутного столба (21 животное), у группы контрольных животных (20 особей) — $119,0 \pm 2,8$ мм. Разница $35,4 \pm 5,49$ мм, превышающая в 6,45 раза вероятную ошибку, подтверждает правильность сделанного вывода.

В то же время исследования А. П. Стешенко показали, что смертность среди гипертиреодизированных крыс, имеющих более высокий исходный уровень кровяного давления, выше чем среди особей с более низким кровяным давлением (табл. 34). Повышение кровяного давления в результате гипертиреодизации является, видимо, одной из причин большей смертности животных в результате нейрогенного шока.

Т а б л и ц а 34

Исходная величина кровяного давления у гипертиреодизированных крыс выживших и погибших после действия звукового раздражителя

Группа	Кол-во животных	Средняя величина кровяного давления в мм рт. ст.	Разница	Достоверность разницы
Выжили	79	121,11	$16,36 \pm 2,24$	3,88
Погибли	55	137,47		

Гипертиреодизация наряду с повышением кровяного давления приводит к повышению проницаемости сосудов (Могильницкий, 1949; Керекеш, 1955; Болотова, 1956 и др.). Исследования, проведенные в нашей лаборатории А. П. Стешенко, показали, что у гипертиреодизированных крыс проницаемость капилляров кожи повышена по сравнению с контрольными животными.

Таким образом, увеличение артериального давления и повышение проницаемости сосудов являются, очевидно, важнейшими условиями, способствующими развитию нейрогенного шока.

В результате нервной травмы происходит значительное падение кровяного давления. А. П. Стешенко показала, что у группы гипертиреодизированных крыс (18 особей) даже после 1,5-минутного «прозванивания» артериальное кровяное давление упало на 37 мм (со 128 до 91 мм). По мере дальнейшего нервного травмирования падения артериального давления больше не наблюдается. Однако у особей, которые погибли через некоторое время после травмирования звуковым раздражителем, это падение было больше, чем у выживших особей.

Следует отметить, что у группы погибших крыс произошло более резкое падение температуры тела (на $0,9^\circ$), чем у выживших (на $0,2^\circ$).

Более резкое падение кровяного давления у гипертиреозидизированных животных, обнаруженное при нейрогенном шоке, отмечено и другими авторами (Росин, 1938; Петров, 1939; Ковшиков, 1950; Батуренко, 1951; Беличенко, 1953) при других формах шока.

Н. В. Богоявленская (1957, 1958) показала, что после возбуждения и эпилептиформных припадков, вызванных звуковым раздражением в течение 1,5 мин., у животных происходит уменьшение протромбина крови в среднем на 22% (через 15 мин. после прекращения действия звукового раздражителя). При этом относительное содержание тромботропина и гепарина в крови оставалось без изменения. После более продолжительного травмирования нервной системы (в течение 15 мин.), приводящего в ряде случаев к шоковому состоянию и смертям от мозговых геморрагий, отмечается уменьшение протромбина в крови в среднем на 26%. Воздействие звуковым раздражением на крыс, которые не приходили в возбуждение, также вызвало снижение протромбина в крови.

Богоявленская делает вывод, что понижение содержания протромбина в крови у крыс, «чувствительных» к звуковым воздействиям, не настолько велико, чтобы явиться определяющей причиной возникновения кровоизлияний в головной мозг.

Очевидно, нарушение свертывания крови не является ведущим механизмом шоково-геморрагических состояний, развивающихся у крыс при нервной травме, а является лишь одним из условий, способствующих развитию шока.

Проведенные в нашей лаборатории исследования (Крушинский, Стешенко и Молодкина) показали, что вдыхание животным углекислого газа во время нервной звуковой травмы приводит к ослаблению симптомов развивающегося шока и уменьшению смертности. опыты проводились таким образом, что животные или в течение всего периода действия звукового раздражителя или в отдельные моменты его применения находились в камере, содержащей от 7 до 13% углекислого газа¹.

Для опыта было использовано 304 особи — 169 опытных и 135 контрольных. Предварительно часть животных сенсibilizировалась к развитию шока введением кофеина или тиреоидина.

В качестве примера влияния на развитие шока вдыхания углекислого газа в течение всего времени травмирования звуковым раздражителем можно привести результаты опытов с крысами, предварительно сенсibilizированными кофеином (100 мг/кг бензойнонатриевой соли кофеина вводилось как опытным, так и

¹ Определение процентного содержания углекислоты производилось по методу Голдена.

контрольным крысам за 30—40 мин. до начала действия звукового раздражителя) (табл. 35).

Таблица 35

Результат опытов с вдыханием углекислого газа во время всего периода нервного травмирования на предварительно сенсibilизированных кофеином крысах

Условия опыта	Число животных	Среднее кровяное давление (в мм рт. ст.)		Число нарушенных движений во время опыта		Число смертей во время или после опыта	
		до опыта	после опыта	абс.	в %	абс.	в %
Вдыхание CO ₂ (7%) . . .	20	119	100	11	55,0	1	5,0
Нормальная атмосфера (контроль)	21	119	85	20	95,2	7	33,3

Из табл. 35 видно различие как в степени падения кровяного давления, так и в числе летальных исходов среди животных, находящихся в нормальной атмосфере и в атмосфере с повышенным содержанием углекислоты. Результат опытов по всем сериям показал, что смертность крыс, пребывающих в течение всего периода травмирования звуковым раздражителем в атмосфере с повышенным содержанием углекислоты, составляет 11,8%; смертность животных, находящихся в нормальной атмосфере — 37,9%. Оптимальной дозой для предотвращения шоково-геморрагических состояний оказалась концентрация углекислого газа, равная 7%.

Несмотря на то, что вдыхание углекислого газа снижает количество летальных исходов при нейрогенном шоке, в настоящее время трудно указать точно физиологический механизм, который обуславливает это явление. Исследование, проведенное Косман и Д'амуром (М. Е. Kosman и Ф. Е. D'Amur, 1956), а также данные, полученные в нашей лаборатории Д. А. Флессом и А. П. Стешенко, показали, что вдыхание углекислого газа приводит к ослаблению, а в больших концентрациях — к полному устранению реакции возбуждения и припадков у крыс в ответ на звуковое раздражение. Возможно, что ослабление тяжести шоковых состояний обуславливается снижением под влиянием CO₂ возбудимости тех отделов центральной нервной системы, которые ответственны за развитие патологического возбуждения. Однако можно допустить, что, поскольку углекислый газ сильно расширяет сосуды мозга, он препятствует возникновению первичного спазма мозговых сосудов, который, как показал Белла-Белла

(Bella-Bella, 1954) возникает у крыс, подвергающихся электрошоку. Поэтому вдыхание углекислого газа, уменьшая последующий парез капилляров, предотвращает геморрагии и облегчает тяжесть шокового состояния.

До сих пор мы рассматривали патологические состояния, развивающиеся у крыс в результате однократного действия звукового раздражителя. Эти патологические сдвиги, остро развивающиеся, исчезают в течение короткого периода и не отражаются на последующих реакциях животного в ответ на звуковой раздражитель. Однако систематическое применение звукового раздражителя может привести к хроническим нарушениям нервной деятельности.

Мы наблюдали появление гиперкинезов в виде тикообразных подергиваний, постоянно развивающихся во время действия звукового раздражителя, физиологическая природа которых была изучена нами совместно с Л. Н. Молодкиной. Тикообразные подергивания начинаются, как правило, с мускулатуры головы; особенно хорошо они заметны на веках и ушах; затем подергивания переходят на передние лапки: крыса сидит на задних лапках и совершает отрывистые подергивания головой и передними лапками (рис. 42). При более сильной степени выражения тикообразных подергиваний они распространяются и на задние конечности. В этом случае животное может даже упасть на бок.

Никогда у крысы, подвергающейся действию звуковых раздражителей в первых опытах, подобных тикообразным подергиваний не наблюдается; однако раз появившись, они усиливаются от опыта к опыту, превращаясь в стойкую патологию.

Тикообразные подергивания никогда не появляются в течение латентного периода, а также в начале и в середине первой волны возбуждения. Они появляются, как правило, в тормозную фазу реакции (рис. 43),



Рис. 42. Кинематографическая регистрация тикообразного гиперкинеза

а иногда в конце первой волны возбуждения. Так, из 42 крыс у 40 особей впервые появившиеся тикообразные подергивания были приурочены к периоду торможения и только у 2 крыс они начались в конце первой волны возбуждения, непосредственно перед началом развития периода торможения. Начинаясь в период торможения, они иногда захватывают и начало второй волны двигательного возбуждения.

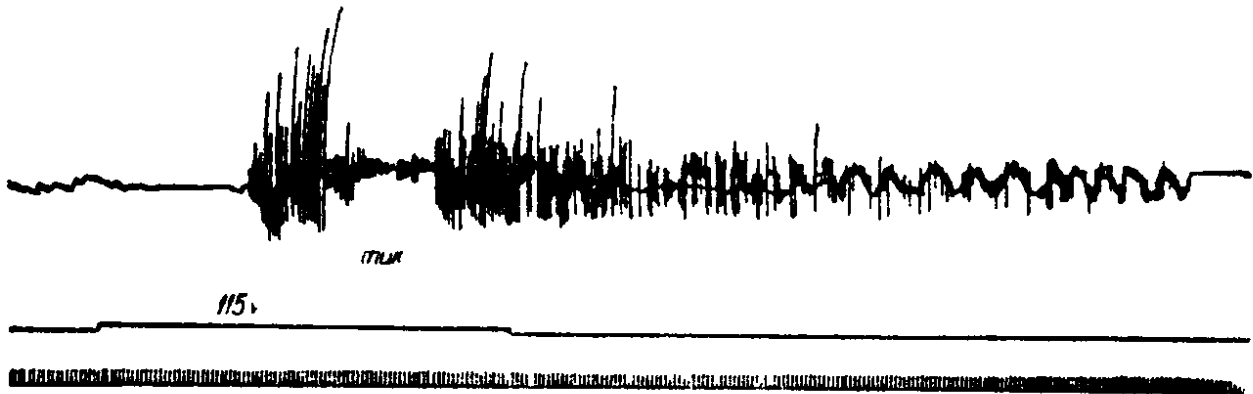


Рис. 43. Кимографическая регистрация тикообразного гиперкинеза, появившегося во время тормозного периода реакции

Наблюдения за закономерностью возникновения тикообразных подергиваний указывали на какую-то связь их с торможением.

В нашем исследовании, проведенном совместно с Н. А. Левиной и Л. Н. Молодкиной (1959), выяснилось, что время, необходимое для восстановления торможения, прерывающегося начавшееся возбуждение, у большинства крыс от опыта к опыту удлиняется. Это указывает на ослабление торможения в результате хронического травмирования нервной системы звуковым раздражителем. На фоне функционального ослабления тормозного процесса и появлялся тикообразный гиперкинез.

На основании вышеизложенных фактов была сформулирована следующая рабочая гипотеза о природе тикообразных подергиваний. Тикообразные подергивания развиваются в результате хронического истощения торможения, вследствие систематического перенапряжения этого процесса при действии звукового раздражителя. Ослабленный процесс торможения оказывается не в состоянии сдерживать импульсы возбуждения, идущие из патологически возбужденных центров мозга.

Решающим фактом в пользу этой гипотезы является то, что тикообразные подергивания появляются чаще при более коротких интервалах между двумя «прозваниваниями» (в день опыта), когда торможение не успевает в достаточной мере восстановиться, чем при более длительных промежутках между звуковыми воздействиями, в течение которых происходит более полное восстановление торможения.

Методика этого опыта заключается в следующем. Крысы, у которых появились тикообразные подергивания, в день опыта подвергались дважды действию звукового раздражителя. Первый раз звонок выключали, как только у животного наступал период торможения. Через некоторый интервал (например, 10—15 мин.) крыса вторично подвергалась действию звукового раздражителя в течение 1,5 мин. Если у животного при вторичном «озванивании» появлялись тикообразные подергивания, то в следующий опытный день (опыты ставились через день) интервал между двумя «прозваниваниями» увеличивали; если крыса давала реакцию без тикообразных подергиваний, интервал между первым и вторым испытанием сокращали.

Если тикообразные подергивания действительно появляются на фоне истощенного тормозного процесса, то в случае более коротких интервалов, в течение которых тормозной процесс имеет меньше возможностей к своему восстановлению, чем при более длительных интервалах, тикообразные подергивания должны появляться чаще, чем при более длительных интервалах. Опыты с более короткими и более длительными интервалами чередовались (табл. 36).

Таблица 36

Зависимость появления тикообразных подергиваний от интервала между «прозваниваниями»

Число подопытных крыс	Общее число сравниваемых пар интервалов	Появление тика в сравниваемых парах в зависимости от длительности интервала	Число сравниваемых пар интервалов	
			абс.	в %
51	216	тик есть при меньших интервалах, при больших — нет	162	75
		тик есть при больших интервалах, при меньших — нет	54	25

Приведенный в табл. 36 материал ясно показывает, что при более коротких интервалах между «прозваниваниями» тикообразные подергивания появляются значительно чаще, чем при более длительных интервалах. Это говорит о том, что слабость тормозного процесса (не успевающего восстановиться за короткие интервалы после предыдущих «прозваниваний») является благоприятным условием для проявления тикообразных подергиваний. В течение более длительного интервала тормозной процесс успевает настолько восстановиться, что тикообразные подергивания появляются более редко.

Интересно отметить, что разница между теми интервалами, при которых тикообразные подергивания появляются, и теми, при которых они отсутствуют, может быть очень небольшой. Так например, у крысы № 2325 эта разница составляла 2 мин. (табл. 37).

Таблица 37

Появление тикообразных подергиваний в зависимости от интервалов между первым и вторым «прозваниванием»

Дата	Длительность интервала между первым и вторым «прозваниванием» крысы в опыте (в минутах)	Результат второго «прозванивания» (после интервала)
20. IX 22. IX	35 50	реакция с тиком две волны возбуждения без тика
27. IX 29. IX	35 50	реакция с тиком две волны возбуждения без тика
2. X	37	две волны возбуждения без тика
4. X	37	две волны возбуждения без тика
6. X	35	реакция с тиком

Из табл. 37 видно, что при интервалах между «прозваниваниями» в 35 мин. во время второго испытания появлялись тикообразные подергивания. При интервалах между двумя испытаниями в 37 мин. и больше тикообразных подергиваний не наблюдалось. У другой крысы соответствующие интервалы были в 58 и 60 мин.

По мере систематических звуковых воздействий требуется увеличивать время между двумя испытаниями в день опыта для получения реакции без тикообразных подергиваний, что свидетельствует о постепенно идущем ослаблении тормозного процесса, от состояния которого зависит появление этой хронической патологии.

Зависимость появления тикообразных подергиваний от функционального состояния тормозного процесса указывала на возможность предотвращения или уменьшения частоты этой патологии при помощи брома.

Опыт был проведен на 8 крысах с хроническими тикообразными подергиваниями. Бромистый натрий вводился за 30—40 мин. до начала испытания в дозах 15—45 мг (дозы подбирались индивидуально для каждой крысы). Бром применялся в сроки от нескольких дней до 1—1,5 месяцев (табл. 38).

Таблица 38

Изменение частоты появления тикообразных подергиваний под влиянием бромистого натрия

Испытание на действие звукового раздражителя	Число испытаний	Реакция с тиком		Реакция без тика	
		абс.	в %	абс.	в %
До введения брома . . .	70	58	82,9	12	17,1
В день введения и на следующий день после введения брома	104	45	43,3	59	56,7
На 2—4-й день после введения брома	38	21	63,6	12	36,4
На 5—7-й день после введения брома	22	18	81,8	4	18,2

Из табл. 38 видно значительное уменьшение (с 82,9 до 43,3) процента реакций, сопровождающихся тикообразными подергиваниями в день введения брома и на следующий день. Однако уже на 2—4-й день после прекращения введения брома процент реакций с тикообразными подергиваниями увеличился до 63,6%, а на 5—7-й — практически достиг своей исходной величины (81,8%) (Молодкина, 1956).

Влияние брома на частоту появления тикообразных подергиваний ясно показывает значение состояния тормозного процесса для появления этой патологии.

Эти и другие исследования по физиологическому анализу природы тикообразных подергиваний говорят о ведущей роли ослабленного тормозного процесса в осуществлении данной патологии. Истощение торможения в результате систематического его перенапряжения является ведущей причиной развития этого гиперкинеза.

Навязчивые состояния при различных формах неврозов у собак были изучены в школе Павлова многими его сотрудниками и последователями (Подкопаев, 1926; Рикман, 1932; Клещов, 1938а; Петрова, 1939; Купалов, 1949; Усиевич, 1949; Павлова, 1949; Яковлева, 1949; Долин и Зборовская, 1952; Ветюков, 1936; Глиссон и Шумилина, 1941; Алексеева, 1949; Аптер, 1952).

И. П. Павлов рассматривал навязчивые, стереотипные движения как проявление «застойности», «инертности» раздражитель-

ного процесса (Павловские среды, 1949, т. I). Причину этой «застойности» он видел в перенапряжении раздражительного процесса.

Однако первопричину патологической инертности раздражительного процесса он видел в ослаблении тормозного процесса. Павлов говорил: «Естественно остановиться на предположении, что патологическая инертность возбудительного процесса есть вторичное явление, обусловленное ослаблением тормозного процесса»¹. Проведенный нами анализ физиологических механизмов тикообразных гиперкинезов полностью подтверждает эти высказывания И. П. Павлова.

В нашей лаборатории изучаются и некоторые другие последствия резкого возбуждения мозга, вызываемого звуковым раздражителем.

Исследования Е. В. Гуры², под руководством проф. М. Я. Фраткина, показали, что уже 1,5-минутное звуковое воздействие приводит к некоторому уменьшению глазного давления, а продление этого воздействия дает ярко выраженное снижение внутриглазного давления. У животных, подвергавшихся прерывистому действию звукового раздражителя в течение 8 мин., внутриглазное давление достигает 14—16 мм ртутного столба, а при действии этого раздражителя в течение 15 мин. оно падает до давления, характерного для «трупного» глаза. Причиной этого является торможение, наступающее вслед за возбуждением от действия звукового раздражителя.

Такое же изменение внутриглазного давления наблюдается и у животных, предварительно обездвиженных кураре. Это свидетельствует о том, что оно не является результатом двигательной активности животного, а связано с возбуждением центральной нервной системы.

Восстановление исходного уровня внутриглазного давления происходит через 20—180 мин., в зависимости от степени травмы нервной системы.

Эти исследования дают возможность экспериментально изучить связь внутриглазного давления с функциональным состоянием нервной системы. Они необходимы для освещения некоторых сторон развития такой тяжелой патологии, как глаукома.

Как мы уже указывали выше, одним из последствий резкого возбуждения или судорожного припадка, вызываемого звуковым раздражителем у крыс, является каталептоидное состояние. В период, последующий за реакцией возбуждения или эпилептиформ-

¹ И. П. Павлов. Павловские среды, т. II. Изд-во АН СССР, 1949, стр. 12.

² Сотрудница Института глазных болезней им. Гельмгольца.

ным припадком, наблюдается глубокий ступор, на фоне которого с самого начала выступает каталептоидное состояние. В этот период крысы могут находиться в самых необычных придаваемых им позах (рис. 44).

Как показали исследования, проведенные в нашей лаборатории (Прокопец, 1958, 1958а), ведущим фактором, определяющим



Рис. 44. Каталептоидное состояние крысы после двигательной реакции на звуковой раздражитель

появление каталептического симптома, является предшествующее возбуждение, вызываемое применением звукового раздражителя. У крыс, подвергшихся действию звукового раздражителя, но не проявивших двигательной активности, никогда не удастся обнаружить ступора и каталепсии. В период развития глубокого каталептического ступора наряду с характерным изменением состояния мышечного тонуса наблюдается нарушение чувствительности.

Общая акинезия и арефлексия, проявляющиеся в начальной стадии каталепсии, дают основания предполагать, что в основе ее лежит широкая иррадиация торможения, охватывающая не только двигательную область коры, но и подкорковые центры. К картине резких изменений в соматической сфере прибавляются расстройства вегетативных функций: обильное выделение носо-

вой слизи, слезотечение, мочеиспускание, изменение дыхания и т. п.

Существенно отметить, что различные внешние раздражители не могут вывести животное из состояния глубокого ступора и каталепсии. Исключение составляет звуковой раздражитель. Это указывает на то, что тот раздражитель, который привел к каталептоидному состоянию, является также специфическим раздражителем, выводящим из него животное.

Параллельно с усилением интенсивности реакции (от одного двигательного возбуждения к возбуждению с клоническим судорожным припадком) длительность каталептоидного состояния¹ увеличивается в среднем с $11,89 \pm 0,97$ до $18,17 \pm 1,37$ мин. Это увеличение статистически достоверно. Интересно отметить, что после самого сильного судорожного припадка (с балловой оценкой «4»), в период которого животное находится в состоянии конвульсий с тоническим напряжением всей мускулатуры, длительность каталептоидного состояния меньше, чем в остальных случаях ($8,58 \pm 0,91$ мин.).

Исследования показали, что продолжительность каталептического состояния зависит и от характера волн двигательного возбуждения.

При «одноволновом» характере реакции возбуждения каталептическое состояние оказывается значительно более длительным, чем при «двухволновом», и это увеличение статистически достоверно.

Дальнейшие опыты показали, что если имеет место патологическая инерция раздражительного процесса, то период пребывания животных в состоянии каталепсии значительно удлиняется.

В полном соответствии с вышеприведенным находятся результаты опытов по искусственному повышению возбудимости нервной системы путем введения кофеина, который увеличивает длительность затяжного возбуждения.

Оказалось, что на фоне введенного кофеина инерция раздражительного процесса увеличилась в среднем более, чем в 5 раз, а длительность каталептоидного состояния возросла с $15,25 \pm 2,50$ до $25,69 \pm 2,36$ мин. Разница в $10,44 \pm 3,44$ мин. статистически достоверна; она, более чем в 3 раза, превышает вероятную ошибку.

Установлено, что систематическое (ежедневное) травмирование нервной системы животного звуковым раздражителем, которое, как было показано выше, ослабляет процесс торможения, приводит к прогрессивному увеличению длительности каталепто-

¹ Длительность каталептоидного состояния определялась по полному восстановлению постурального рефлекса вставания из положения «лежа на спине».

идного состояния. Средняя длительность с 12 мин. (2-е испытание) увеличивается до 40,3 мин. (к 6-му испытанию).

И. П. Павлов рассматривал кататоническое торможение как проявление своеобразной формы самозащиты организма.

В исследовании Прокопца (1958а) выяснялся вопрос об охранительно-восстанавливающей роли каталептоидного торможения. Было показано, что вторичное применение звукового раздражителя, спустя 2—3 мин. после окончания эпилептиформной реакции, т. е. уже на фоне развившегося каталептического торможения, приводит к снижению возбудимости и ослаблению двигательной активности животных. Об этом свидетельствует значительное увеличение латентного периода (в среднем на $18,15 \pm 4,43$ сек.) и значительное ослабление интенсивности эпилептиформной реакции (с $2,71 \pm 0,22$ до $1,11 \pm 0,13$ балла). Эти различия оказались статистически достоверными. Следует добавить, что у 18,5% животных двигательная реакция вообще отсутствовала.

Приведенные данные являются иллюстрацией того, что развивающееся после резкого возбуждения (и судорожного припадка) каталептоидное торможение играет охранительно-восстановительную роль.

Вопрос о морфологическом субстрате мозга, вовлекаемом в процесс возбуждения во время действия звукового раздражителя, был изучен в нашей лаборатории в двух направлениях. Во-первых, Б. И. Котляр (1958, 1959) производил экстирпацию различных отделов мозга (в основном больших полушарий) и изучал влияние декорткации на картину последующего развития патологической реакции крыс; во-вторых, В. М. Васильева, А. Ф. Семиохина и К. Г. Гусельникова изучали биопотенциалы различных отделов мозга у крыс во время реакции возбуждения, судорожных припадков и хронически проявляющихся гиперкинезов.

В литературе нет убедительных данных относительно локализации нервных процессов, развивающихся у крыс при звуковом воздействии. Результаты работ, полученные при экстирпации различных отделов головного мозга, противоречивы.

Так, Вейнер и Морган (H. Weiper a. C. Morgan, 1945), производившие двустороннее удаление двигательных, лобных и слуховых областей коры, наблюдали значительное уменьшение числа припадков, тогда как Бич и Вевер (F. Beach a. T. Weaver, 1943) отмечали увеличение чувствительности к звуковой стимуляции после одностороннего удаления более 90% неопаллиума, значительных частей гипоталамуса и полосатого тела.

Б. И. Котляр более чем на 100 крысах показал, что частичная декорткация не изменяет характера реакции возбуждения и эпилептиформного судорожного припадка. Аналогичные

результаты получены Ван Бинем (1958) при удалении переднего отдела коры.

После удаления более 90% коры основные показатели реакции (величина латентного периода, характер волновости двигательного возбуждения и интенсивность судорожного припадка) не изменились; лишь у крыс с двухволновым характером возбуждения наблюдалось некоторое усиление реакции.

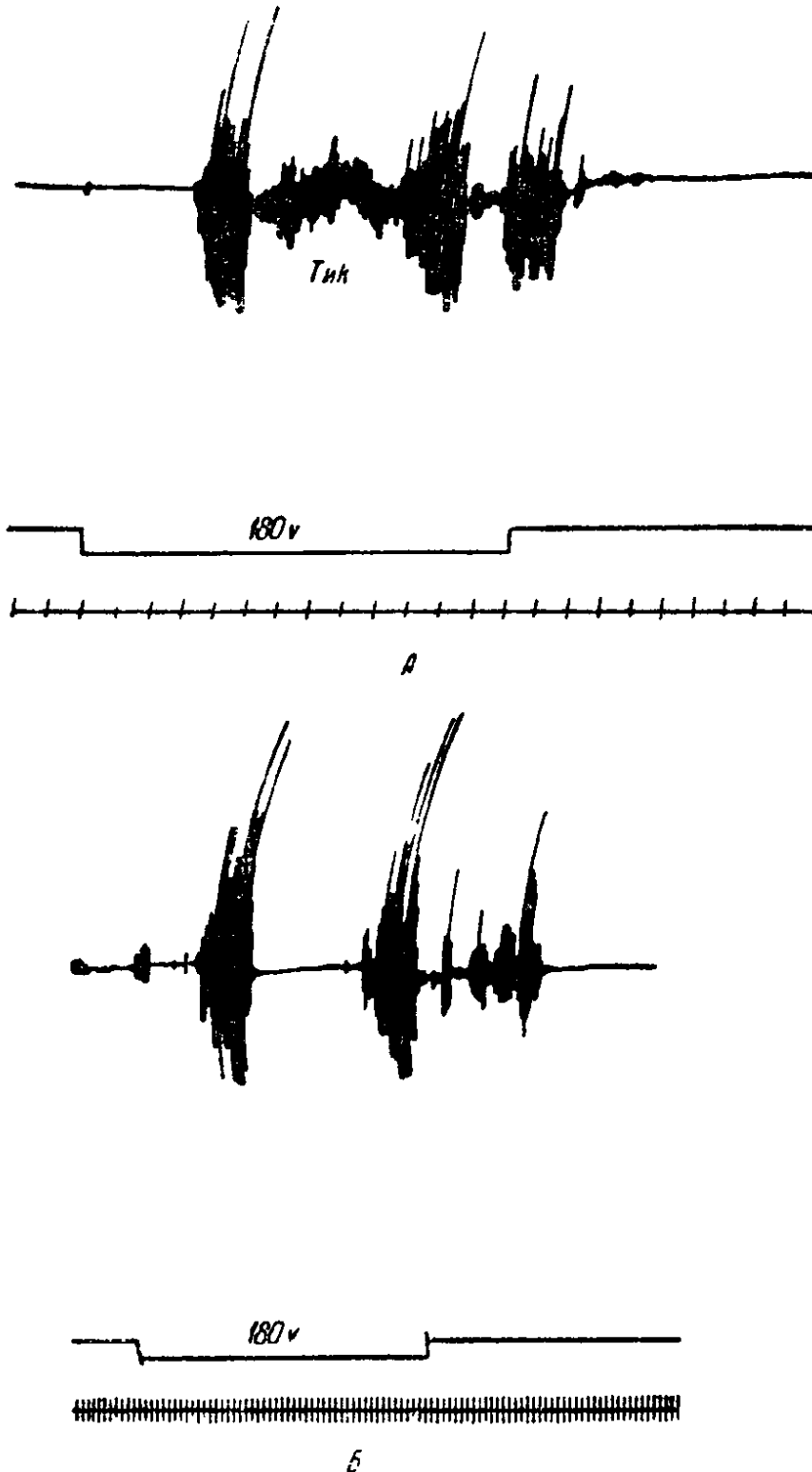


Рис. 45. Исчезновение тикообразного гиперкинеза после удаления коры головного мозга:
А — реакция интактной крысы; Б — реакция той же крысы после декортикации

Проведенные опыты свидетельствуют о том, что кора головного мозга едва ли может быть ответственна за развитие реакции возбуждения и судорожных припадков, развивающихся у крыс в ответ на действие звукового раздражителя.

Хроническая патология (гиперкинезы, проявляющиеся в виде тикообразных подергиваний) может быть полностью устранена экстирпацией корковой части больших полушарий мозга.

Исследования Котляра показали, что у крыс после декорткации полностью выпадали хронические тикообразные подергивания (рис. 45, А, Б).

Для выяснения области локализации тикообразного гиперкинеза производилось двухстороннее удаление двигательного, кожно-кинестезического, слухового и зрительного анализаторов (по цитоархитектонической карте мозга В. М. Светухиной). После экстирпации большей массы серого вещества в пределах двигательного или кожно-кинестезического анализаторов, где у крыс сосредоточено наибольшее количество крупных пирамидных клеток в нижнем этаже коры, тикообразные подергивания становились менее резкими, они захватывали лишь мышцы головы и передних конечностей. Двухстороннее удаление слухового и зрительного анализаторов не изменяло характера протекания данного гиперкинеза.

У крыс с тикообразным гиперкинезом, который полностью исчезал после удаления сензомоторной области коры, тикообразные подергивания хотя и могли быть получены, однако протекали abortивно: происходило лишь вздрагивание тела и нередко появлялись конвульсивные подергивания конечностей.

Таким образом, проведенные исследования с экстирпацией коры больших полушарий показали возможность разделения двух патологических реакций: двигательного возбуждения и судорожных припадков (которые протекают в основном в подкорковых структурах мозга) и тикообразных гиперкинезов (которые протекают с обязательным участием нейронов коры).

Исследования, проведенные по изучению электрической активности мозга, находятся в полном соответствии с результатами экстирпации коры. Они позволили приблизиться к изучению тех конкретных структур мозга, в которых возникают патологические процессы при действии звукового раздражителя. Электрофизиологические исследования дают возможность судить не только о локализации очага возбуждения, но и о распространении его по различным структурам мозга.

Буреш (J. Burès, 1953, 1953a) зарегистрировал электрические потенциалы коры больших полушарий мозга во время патологического возбуждения, возникающего при действии звукового раздражителя. Для повышения чувствительности крыс, фиксированных в станке, применялся кардиазол. Во время

клонической стадии припадка им зарегистрировано появление типичной эпилептоидной активности в виде медленных волн и комплексов «пик-волна» частотой 3 в секунду. Из изменений картины биоэлектрической активности мозга во время судорожного припадка автор заключает, что в этот период кора находится в заторможенном состоянии. Буреш свои исследования проводил в остром опыте.

В нашей лаборатории В. М. Васильевой (1957) была разработана методика фиксации крысы, позволившая производить регистрацию электрической активности мозга в хроническом опыте во время развития двигательного возбуждения и судорожных припадков у крыс при действии звукового раздражителя. С целью сенсibilизации животных производилась паратиреоидектомия, которая, ослабляя процесс торможения, способствует проявлению припадка.

Васильева обнаружила резкие изменения биопотенциалов во время тикообразного гиперкинеза в двигательной области коры.

Эти исследования были затем продолжены А. Ф. Семиохиной (1958) и К. Г. Гусельниковой (1958, 1959) также в условиях хронического вживления электродов в кору и в различные отделы подкорки (стриопаллидарная система, внутреннее коленчатое тело, обонятельный мозг, гипоталамическая область, продолговатый мозг и мозжечок).

Гусельникова обнаружила, что наибольшие изменения электрической активности во время судорожного припадка имеют место в продолговатом мозгу (область вестибулярных и слуховых ядер и ретикулярная формация на этом же уровне). Эти изменения выражаются в появлении эпилептоидных разрядов высокой амплитуды, причем уже во время латентного периода можно заметить резкое учащение ритмов исходного фона. Во время тонической стадии регистрируется комплекс «пик-волна», который появляется именно в этой стадии припадка. Комплекс «пик-волна» регистрируется и в мозжечке, но он появляется там значительно позже и его амплитуда намного меньше, чем в продолговатом мозгу (рис. 46). Изредка этот комплекс наблюдается в электроэнцефалограмме среднего мозга и гипоталамуса, однако здесь он выражен значительно слабее. Патологическая активность, имеющая место во время различных стадий припадка, была зарегистрирована также на полностью обездвиженных кураре животных. Отчетливые эпилептоидные изменения были обнаружены в электроэнцефалограммах некоторых отделов обонятельного мозга (гиппокамп и грушевидные доли), которые по мере систематического воздействия на животное звуковым раздражителем приобретают от опыта к опыту все более ярко выраженный характер.

На основании приведенных данных можно предположить, что импульсы возбуждения от звукового раздражителя, поступая

в слуховые и вестибулярные ядра продолговатого мозга, создают здесь очаг патологического возбуждения, которое отсюда распространяется вверх преимущественно по неспецифическим путям. Возбуждение во время двигательной и клонической стадий припадка широко иррадирует по всему мозгу. Во время тонической стадии припадка возбуждение концентрируется в области первичного очага (передний отдел продолговатого мозга).

Резкие изменения биоэлектрической активности мозга обнаружены при тикоподобных гиперкинезах. При этом отмечено появление эпилептоидных разрядов высокой амплитуды (500—800 микровольт). Следует отметить, что хотя патологическая активность имеет место во всех исследуемых отделах мозга, наиболее ранние и отчетливые изменения появляются в области подкорковых центров слухового анализатора. В кору эти импульсы приходят гораздо позже (Семиохина, 1958).

Эти данные дают основание допустить, что первичный очаг возбуждения при тикообразном гиперкинезе создается в слуховых подкорковых центрах. Отсюда импульсы возбуждения распространяются на двигательную область коры, без которой данная патологическая двигательная реакция, очевидно, не может осуществиться, что полностью совпадает с данными вышеуказанных опытов по удалению коры мозга.

Заканчивая эту главу, мы вернемся к тому, что было сказано в самом ее начале. Проведенные исследования показали, что перегрузка нервной системы афферентными импульсами, особенно у особей с повышенной возбудимостью и слабостью тормозного процесса, может вызвать резкое и длительное возбуждение мозга, которое в свою очередь нередко заканчивается рядом тяжелых состояний: судорожным припадком, каталептоидным состоянием, навязчивым двигательным гиперкинезом и, наконец, острыми нарушениями кровообращения. Последние могут закончиться смертью от кровоизлияний (обычно в мозг).

На значение инерции возбуждения при развитии многих патологий человека указывал С. Н. Давиденков (1947).

Вышеприведенные электрофизиологические исследования и опыты с декортикацией дают основание считать, что ретикулярная формация ствола мозга играет существенную роль в проведении и поддержании возбужденного состояния, вызванного экстероцептивным раздражителем, в изучаемой нами патологии.

Исследования Морucci и Магоуна (J. Moruzzi and H. Magoun, 1949) и Джаспера (H. Jasper) показали, что раздражение ретикулярной формации ствола мозга и таламуса вызывает значительное общее возбуждение коры мозга. Возбужденное состояние коры, обусловленное раздражением ретикулярной формации, характеризуется большей длительностью, чем тот же эффект, получаемый при раздражении специфических путей. Наряду с об-

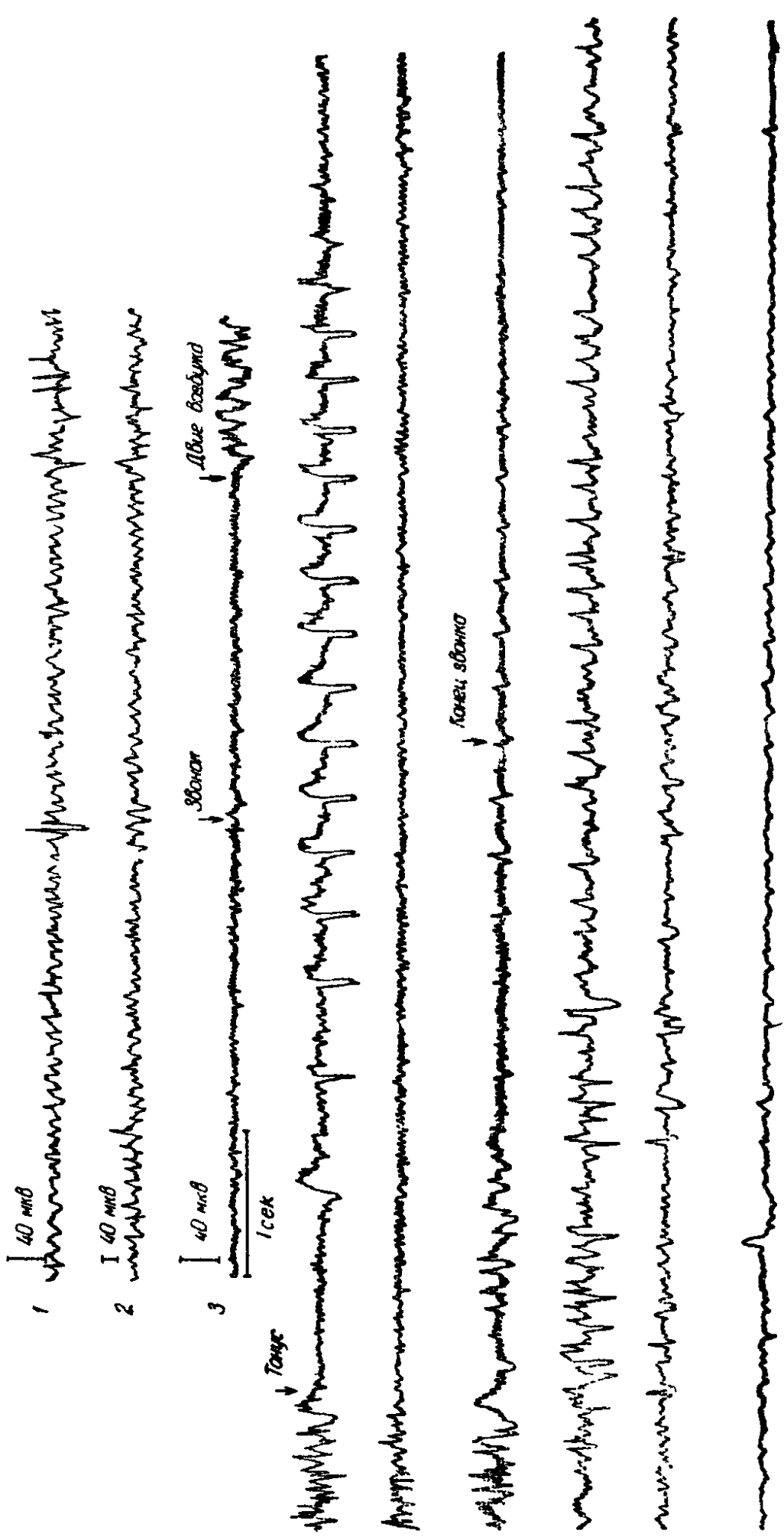


Рис. 46. Электрограмма биотоков мозга крысы во время эпилептиформной реакции. 1 — продолговатый мозг; 2 — гиппокамп; 3 — мозжечок (червь)

щевозбуждающим влиянием на кору мозга ретикулярная формация активизирует вегетативные функции, изменяя, например, кожногальванический рефлекс (Wang, Stein, Brown, 1956) и сосудистый тонус (Bonvallet, Dell, Hiebel, 1954).

На вероятную роль ретикулярной формации в поддержании длительного возбуждения и в наступлении вегетативных сдвигов указывают также морфологические особенности ее строения: с одной стороны, некоторые висцеральные функции организма, как, например, дыхательная, сосудодвигательная, осуществляются группами нейронов, находящимися в самой сетчатой формации продолговатого мозга; с другой стороны, нейроны ретикулярной формации имеют многочисленные разветвления, посредством которых могут устанавливаться многообразные связи с другими нейронами, как в самой ретикулярной формации, так и за ее пределами (см. Scheibel M. E. and Scheibel A. B., 1958; Поляков, 1959), образуя замкнутые кольца обратных связей, дающие возможность длительной циркуляции импульсов, поступающих из специфических путей.

Все это позволяет предположить, что при перегрузке нервной системы афферентными импульсами происходит гиперактивация ретикулярной формации, которая приводит в состояние стационарно повышенной возбудимости как подкорковые образования промежуточного (гипоталамуса) и конечного мозга, так и кору больших полушарий; вызывает длительные вегетативные нарушения которые могут окончиться даже смертельным исходом. Это гиперактивизирующее влияние ретикулярной формации может осуществляться, видимо, только при ослаблении тормозных барьеров нервной системы как на уровне коры, так и подкорково-стволовых отделов мозга.

Проведенное исследование показывает, с какой осторожностью надо относиться ко всем тем факторам, которые приводят к возбуждению мозга и ослаблению тормозных функций нервной системы; они могут вызвать не только тяжелые функциональные нарушения нервной деятельности, но и закончиться смертельным исходом.

Г Л А В А V

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ЗАЧАТКОВ РАССУДОЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ У ЖИВОТНЫХ (ЭКСТРАПОЛЯЦИОННЫЕ РЕФЛЕКСЫ)

В последние годы своей жизни И. П. Павлов неоднократно делал попытки классифицировать ассоциации, которые он рассматривал в качестве основы мышления. На «Среде» 5.XII. 1934 г. он говорил: «Все обучение заключается в образовании временных связей, а это есть мысль, мышление, знание. Следовательно, основное — это ассоциация, это мышление, то, что давно часть психологов знала и верно стояла на этом»¹. И дальше: «В наших опытах искусственные пищевые условные рефлексy, когда связи образуются, имея значение пищевых сигналов и сигналов, меняющихся в зависимости от постановки эксперимента, рефлексy эти имеют сугубо временный, сигнальный характер. Когда речь идет о торндайковских опытах, тогда эти связи более постоянны»². В этих высказываниях Павлова видна попытка классифицировать ассоциации на более частные случаи.

Через год Павлов уже более детально высказывался по вопросу классификации ассоциаций. Он говорил: «...ассоциация — это родовое понятие, т. е. соединение того, что было раньше разделено, объединение, обобщение двух пунктов в функциональном отношении, слитие их в одну ассоциацию, а условный рефлекс — это есть видовое понятие. Это тоже, конечно, есть соединение двух пунктов, которые раньше не были соединены, но это частный случай такого соединения, имеющий определенное биологическое значение. В случае условного рефлексy у вас существенные черты, постоянные черты известного предмета (пищи, врага и т. д.) заменяются временными сигналами. Это есть частный случай применения ассоциации.

¹ И. П. Павлов Павловские среды, т. II, 1949, стр. 580.

² Там же, стр. 581.

А вот другой случай, когда связываются явления благодаря тому, что они одновременно действуют на нервную систему, связываются два явления, которые и в действительности постоянно связаны. Это уже будет другой вид той же ассоциации, это будет основа наших знаний, основа главного научного принципа — каузальности, причинности. Это другой вид ассоциации, имеющий значение, может быть, не меньшее, а скорее большее, чем условные рефлексy — сигнальная связь.

И, наконец, простой случай (как бы его назвать: искусственным, случайным, несущественным, неважным), когда, например, психологически связываются два звука, между собой ничего общего не имеющих, связываются только тем, что один повторяется за другим, и они, наконец, связываются, один вызывает другой.

Все эти случаи надо различать, конечно. Это все видовые случаи, это видовые понятия, а ассоциационная связь, это есть, конечно, родовое понятие»¹.

Из этих высказываний Павлова совершенно ясно видно, что из общего понятия ассоциации он выделял частные случаи образования связей между явлениями. Во-первых, условные рефлексy, образующиеся в результате соединения двух явлений внешнего мира, совпадающих во времени, причем одно из них должно иметь биологическое значение для организма. Однако в действительности оба эти явления нередко не связаны постоянной причинной связью, а лишь совпадают во времени.

Во-вторых, искусственные ассоциации, образующиеся в результате совпадения во времени двух индифферентных раздражителей.

В-третьих, ассоциации, образующиеся между явлениями внешнего мира, находящимися в постоянной связи друг с другом. Павлов приводит пример таких ассоциаций: «А когда обезьяна строит свою вышку, чтобы достать плод, то это «условным рефлексом» назвать нельзя. Это есть случай образования знания, уловления нормальной связи вещей. Это — другой случай. Тут нужно сказать, что это есть начало образования знания, улавливание постоянной связи между вещами — то, что лежит в основе всей научной деятельности, законов причинности и т. д. Я на это хотел обратить внимание. Я об этом говорил, но из разговора было видно, что это не особенно было принято к сведению. Я теперь и пользуюсь новым случаем»².

Этот важный вид ассоциаций, отражающий причинно-следственные отношения, которые в данный момент существуют между раздражителями, мало изучали после смерти Павлова.

В настоящей главе излагаются результаты наших опытов по

¹ И. П. Павлов. Павловские среды, т. III, 1949, стр. 262

² Там же.

изучению одного из случаев данного вида ассоциации — экстраполяционных¹ рефлексов (Крушинский, 1958а; 1958б; 1958в, 1959а).

Экстраполяционными рефлексами мы называем реакцию животных не только на какой-либо непосредственный раздражитель, но и на то направление, по которому перемещается этот раздражитель при его закономерном движении.

Способность к экстраполяции, осуществляющейся, очевидно, на основе быстро образующихся ассоциаций между явлениями внешнего мира, находящимися в причинно-следственных отношениях, является, согласно нашему мнению, одним из важнейших критериев рассудочной деятельности. Отражая причинно-следственные отношения между явлениями внешнего мира, экстраполяционные рефлексy обеспечивают адекватную реакцию животного на эти отношения.

Попытки установления критериев рассудочной деятельности были сделаны рядом исследователей. В. Келер (1930) в результате опытов, проведенных на человекообразных обезьянах, пришел к выводу о наличии у них «настоящих решений». Для этого способа характерно внезапное решение, которое не требует предшествующего индивидуального опыта животного. Основным критерием разумного поведения является решение задачи с учетом всей ситуации в целом. «Поэтому, — пишет он, — этот признак — возникновение всего решения в целом, в соответствии со структурой поля — должен быть принят как критерий разумного поведения». Однако критерий разумного поведения, предложенный Келером, не может быть положен в основу физиологического анализа изучаемого явления, так как определяется при помощи весьма общих понятий.

Расселл (E. S. Russell, 1932; 1946) рассматривает «понимание» (insight) (термин, введенный В. Келером) как способность животных до выполнения какого-либо акта поведения принимать решение к его осуществлению. Такие акты поведения Расселл отличает от поведения, которому животное обучается в результате «проб и ошибок».

Конорский (J. Konorski, 1950) также указывает на наличие у животных специального типа поведения, в основе которого лежит «рассудок» (reasoning), или «понимание» (insight).

Биренс де Хаан (J. A. Bierens de Haan, 1931а; 1931б) под умом (Intelligenz) понимает способность животного к удержанию следов от пережитых впечатлений и использование индивидуально-приобретенного опыта в последующей жизни. На основе этого опыта животное способно понимать причиннообусловленные явления (Kausalabläufe).

¹ Экстраполяция — определение на основе знания закономерностей изменения некоторой величины в прошлом закономерности ее изменения в будущем.

Близкие представления высказывает Фишель (W. Fischel, 1949; 1953; 1956), который считает возможным говорить о «понимании» (Verständnis) в тех случаях, когда животное вспоминает об отношении, существующем между определенным действием и тем результатом, к которому оно приводит. Он склонен полагать, что в основе «понимания» лежит ассоциация. Фишель считает, что только обезьяны обладают способностью принимать решение к выполнению того или другого действия, для остальных животных необходим предварительный индивидуальный опыт. Таким образом, Фишель расширяет свое определение «понимания», характеризуя его как способность принимать решения о том, что предстоит выполнить в будущем.

Торп (W. H. Thorpe, 1958) выделяет, помимо «понимания» (insight), еще адаптивный ответ на основе «понимания» (insight learning). Под «пониманием» Торп подразумевает «организацию восприятий» или установление отношений. Что касается второй категории поведения, то она, по мнению Торпа, представляет собой внезапную ответную реакцию животного, без предварительных проб и ошибок или, иначе говоря, разрешение задачи путем внезапной адаптивной реорганизации предшествующего опыта.

И. С. Беритов (1947) поставил вопрос о наличии у животных и человека наряду с рефлекторной формой деятельности центральной нервной системы в виде безусловных и условных рефлексов другой ее формы — «психонервной деятельности», лежащей в основе произвольных движений. Основным актом поведения, который был изучен И. С. Беритовым, являются очень интересные и малоизученные реакции «на место» в условиях свободного передвижения животных. Проведенное исследование вскрыло специфику формирования данных актов поведения у разных животных. Оказалось, что быстрота образования этих рефлексов, время удержания следа от подействовавшего раздражителя, путь, по которому животные бегут к месту нахождения корма, чрезвычайно различны у разных животных.

Фактический материал этого исследования представляет большой интерес для сравнительнофизиологического изучения поведения животных. Однако представления Беритова о наличии у животных, помимо рефлекторной, еще и «психонервной» деятельности неоднократно подвергались критике в физиологической литературе (Иванов-Смоленский, 1950; Купалов, 1950; Воронин, 1951 и др.).

Н. Н. Лодыгина-Котс (1923, 1928, 1935, 1957, 1958) проводит многолетние детальные исследования формирования особенностей сложных форм конструктивной и орудийной деятельности у антропоидов. Эти исследования вскрывают особенности той деятельности у обезьян, которая определяется как специфическая форма мышления (интеллекта), свойственная антропоидам.

Автор указывает на качественное своеобразие мышления антропоидов по сравнению с человеческим мышлением. Антропоиды, в отличие от человека, не способны мысленно оперировать образами, поэтому образующиеся у них пространственновременные связи не переходят в причинноследственные. Изучаемые Лодыгиной-Котс формы поведения антропоидов настолько сложны и комплексны, что в настоящее время еще трудно подойти к анализу тех физиологических механизмов, которые лежат в их основе.

Изучение сложных форм высшей нервной деятельности, в частности, «произвольных» движений у животных успешно проводится в лабораториях П. С. Купалова (Купалов, 1955, 1958; Алексеева, 1956), Л. Г. Воронина (Рокотова 1954; Напалков, 1957, 1958) и др. В указанных исследованиях у животных вырабатываются сложные системы двигательных рефлексов и изучаются закономерности детерминации цепных условных рефлексов, которые определяются как произвольные движения.

Все вышеизложенное говорит о том, что вопрос об изучении сложных форм поведения животных, которые могут рассматриваться как проявление элементарной рассудочной деятельности, поставлен рядом исследователей. Мы считаем, что этот вопрос должен всецело изучаться в плоскости физиологического анализа высшей нервной деятельности. Несомненно, что вся деятельность мозга является рефлекторной, т. е. детерминированной внешними и внутренними воздействиями, которые воспринимаются рецепторами животного.

Объективный физиологический анализ сложных форм поведения различных животных, проводимый параллельно с изучением морфологических особенностей строения мозга, несомненно, должен оказаться плодотворным при изучении формирования зачатков рассудочной деятельности.

При выборе материала для изучения экстраполяционных рефлексов мы считали целесообразным остановиться на животных с относительно простыми формами высшей нервной деятельности, так как можно было ожидать, что у таких животных изучаемые рефлексы (если они у них имеются) должны проявляться в наиболее простом виде.

Удобными объектами для этой цели оказались птицы и кролики¹. Из птиц мы наиболее детально изучили голубей, уток, кур, врановых (ворон, сорок и грачей)².

В качестве пищевого раздражителя были использованы для кур — пшено, голубей — конопля, уток — хлеб и овес, смоченные водой; врановых птиц — мясо и яйца; хищников — мясо; для кро-

¹ Чтобы исключить возможную роль обоняния в проводимых опытах, у всех подопытных кроликов предварительно были разрушены обонятельные луковицы.

² Было изучено также несколько хищных птиц (Крушинский, 1958а, в).

ликов — морковь, свекла. Опыты проводились в лаборатории. Во время опытов животные имели возможность свободно передвигаться по всему помещению.

Схема опытов заключалась в следующем. Пищевой раздражитель (А) двигается прямолинейно с постоянной скоростью. Первоначальный отрезок пути его движения проходит на виду у животного, причем животное имеет возможность не только видеть, но и подкармливаться от А. Продвинувшись определенный отрезок пути на виду у животного, раздражитель А скрывается за укрытие В.

Выяснялось, продолжают ли животные поиск безусловнорефлекторного раздражителя после того, как они перестают воспринимать его своим рецепторным аппаратом, и способны ли они экстраполировать направление его движения.

Таким образом, животные должны были: 1) в результате образовавшейся ассоциации А и В продолжать поиск раздражителя А около помехи В; 2) определить из соотношения с неподвижными точками пространства изменение положения (движение) точки (раздражителя) А; 3) определив по изменению этого соотношения неизвестную величину (направление движения А), производить поиск в направлении движения А.

В соответствии с только что изложенным общим принципом постановки эксперимента проведены конкретные опыты. Для первого варианта опыта был использован специально сконструированный коридор.

Методика исследования заключалась в следующем. Кормушка с кормом двигается по рельсу со средней скоростью 8—10 см в секунду. Первые 1,5 м она двигается открыто, так что животное имеет возможность идти за кормушкой и есть из нее корм. Затем кормушка въезжает в закрытый коридор (туннель). Как только корм попадает в коридор, его входное отверстие закрывается клапаном, и животное перестает видеть корм,двигающийся по коридору. Коридор состоит из двух половин длиной по 1,5 м каждая. В некоторых вариантах опыта между обеими половинами коридора оставляли щель (3—5 см), через которую животное имело возможность видеть кормушку с кормом в тот момент, когда она продвигалась мимо щели.

Во время опыта выяснялось следующее: 1) пытается ли животное искать корм в месте его исчезновения или в направлении его движения по коридору; 2) в течение какого времени и на какое расстояние производится поиск корма вдоль коридора.

Предварительно проводили контрольный опыт. По коридору двигалась пустая кормушка. Различие в поведении животного при движении пустой кормушки и кормушки с кормом показывало, ищет ли действительно животное корм после его исчезновения или проявляет ориентировочную реакцию на слабый шум двигающейся по коридору кормушки.

Чтобы выяснить, не служит ли шум двигающейся в коридоре кормушки с кормом ориентиром для направления его поиска, проводились контрольные опыты, в которых сразу после того, как кормушка с кормом скрывалась в коридоре, она останавливалась. Опыты показали, что шум, производимый двигающейся кормушкой, не является ориентиром для животного и при поиске корма, двигающегося в коридоре.

Опыты с голубями. Результаты опытов, проведенных с голубями, оказались весьма однородными. Во всех 14 опытах голуби

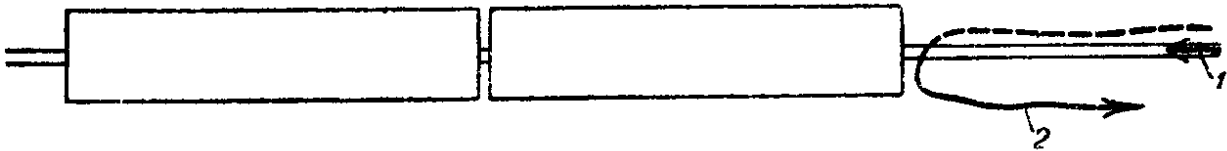


Рис. 47. Схема опыта с голубем 1—направление движения корма; 2 — птицы. Пунктиром обозначено движение птицы до исчезновения корма в коридоре; сплошной линией — после исчезновения

шли за двигающейся кормушкой, клевали из нее корм, но как только кормушка исчезала в коридоре, большинство птиц сразу отходило от коридора и шло назад вдоль рельса, по которому только что двигался корм.

Г о л у б ь № 5. Опыт 14. V, 14 час. 22 мин. Скорость движения кормушки — 10 см/сек. Кормушка движется по рельсу 1,5 м, после чего скрывается в коридоре. Голубь идет и клюет корм из кормушки. Как только кормушка исчезает в коридоре, голубь сразу отходит от коридора, перескакивает на другую сторону рельса и идет вдоль него назад в сторону, противоположную движению корма (рис. 47¹).

Только в одном опыте голубь (№ 1) после исчезновения кормушки с кормом отошел в сторону от коридора и остановился там, ощипывая перья. В двух других опытах голуби (№ 2 и 3) делали очень короткие (3 и 1 сек.) остановки около начала коридора после исчезновения в нем корма.

Г о л у б ь № 2. Опыт 14. IV, 17 час. 15 м. Скорость движения кормушки — 10 см/сек. Кормушка движется по рельсу 1,5 м, затем скрывается в коридоре. Голубь идет за кормушкой и клюет из нее корм. Как только кормушка исчезает в коридоре, птица отходит на несколько шагов от начала коридора, поворачивается головой к коридору и в течение 3 сек. смотрит на место исчезновения корма, после чего идет назад вдоль рельса и затем под углом в 45° от него.

Опыты показали, что голуби после исчезновения корма в коридоре не делают попытки искать его. Больше того, голуби обычно сразу после исчезновения корма в коридоре, идут назад в обратном направлении вдоль рельса, по которому двигалась кормушка, откуда они только что клевали корм.

Опыты с утками. Опыты с 4 утками показали, что они также не делали никаких попыток к поиску корма вдоль коридора. Однако в некоторых опытах наблюдались задержки (на 7 — 22 сек.)

¹ Схемы отражают характер движения животных, но выполнены без соблюдения точных масштабов.

около места исчезновения корма. При этом наблюдались характерные движения головой и клювом в направлении того места, где исчез корм. Таким образом, у уток хотя и не удается обнаружить экстраполяционнорефлекторных актов движения вдоль коридора, однако след от подействовавшего раздражителя сохраняется у них дольше, чем у голубей.

Опыты с курами показали, что куры по своей реакции на исчезнувший в коридоре корм отличаются от голубей и уток. Основное, чем характеризуется поведение большинства кур после исчезновения кормушки, это поиск около места исчезновения корма в коридоре. Чтобы проверить, не случайны ли задержки кур около начала коридора, были проведены контрольные опыты с движением пустой кормушки (табл. 39).

Таблица 39

Время задержки кур около начала коридора при движении кормушки с кормом и без корма (Результат первого опыта)

№ п/п	Кличка или номер	Время поиска при движении кормушки (в сек.)		№ п/п	Кличка или номер	Время поиска при движении кормушки (в сек.)	
		с кормом	пустой			с кормом	пустой
1	Левый	70	10	13	Сова	2	0
2	Правый	43	4	14	1715	33	0
3	Бандит	0	0	15	Чернушка	6	7
4	Крючок	7	0	16	Пеструшка	0	0
5	Прямой	16	0	17	Боевик	0	0
6	1714	0	0	18	Рыжик	4	0
7	1728	0	0	19	Юркий	12	0
8	1724	18	0	20	Красавец	4	0
9	1702	10	0	21	Спорный	12	0
10	1713	30	0	22	Хвостун	5	0
11	Рогулька	3	0	23	Точка	0	0
12	1742	18	0	24	Мохнатка	7	0

В качестве примера поиска исчезнувшего в коридоре корма можно привести опыт с петухом под кличкой «Левый».

Опыт II/IV. Скорость движения кормушки — 10 см/сек. Открытый путь движения кормушки — 1,5 м

14 час. 25 мин. Петух идет за пустой кормушкой и смотрит в нее. После того как кормушка исчезла в коридоре, птица простояла в течение 10 сек. около его начала и, отойдя в сторону от коридора, пошла вдоль него, затем вернулась обратно

14 час 30 мин. Кормушка с кормом. Петух идет и интенсивно клюет корм из кормушки. Когда корм исчезает в коридоре, птица сразу взлетает на коридор и начинает царапать лапами край его, над тем местом, где исчез корм. Царапает лапами и крутится на начальной части коридора в течение 70 сек., затем соскакивает с коридора и уходит (рис. 48).

У некоторых особей наблюдаются поисковые движения не только у начала коридора, но и в направлении движения корма, исчезнувшего в коридоре. В качестве примера можно привести опыт с курицей № 1724.

Опыт 19. X. 18 час. 20 мин. Скорость движения кормушки — 9 см/сек. Открытый путь движения корма 1,5 м. Курица не реагирует на двигающуюся пустую кормушку. Ходит около начала коридора (рис. 49).

18 час. 25 мин. Курица идет за кормушкой с кормом и клюет из нее. Когда кормушка исчезает в коридоре, птица вытягивает шею, идет вдоль коридора

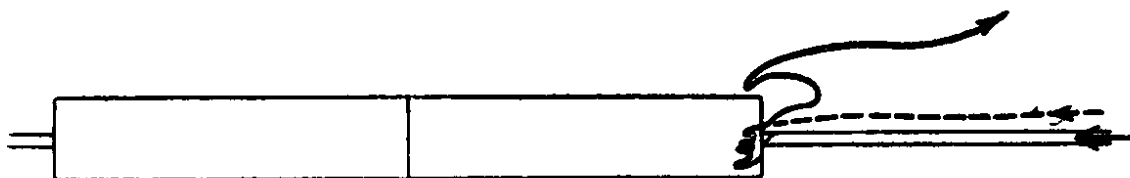


Рис. 48. Схема опыта с петухом. (Обозначение см. к рис. 47)

на расстоянии 0,5 м, все время пытаюсь заглянуть через верх коридора, возвращается назад к началу коридора, обходит его с другой стороны, идет 25—30 см, также все время стараясь заглянуть через верх коридора; опять возвращается к началу коридора и после этого отходит от него и идет назад вдоль рельса. Поиск корма продолжается в течение 18 сек. (рис. 50).

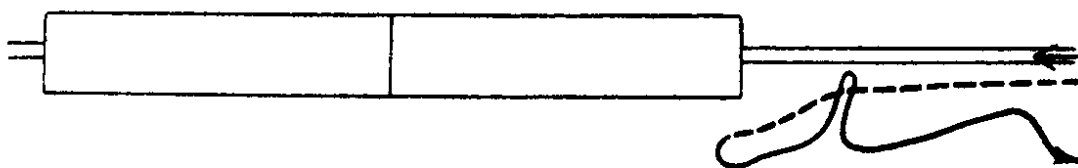


Рис. 49. Схема опыта с курицей. Реакция на движение пустой кормушки. (Обозначение см. к рис. 47)

Приведенный опыт показывает, что некоторые куры после исчезновения корма в коридоре не только ищут его в самом начале коридора, но делают короткие экстраполяционные рефлекторные

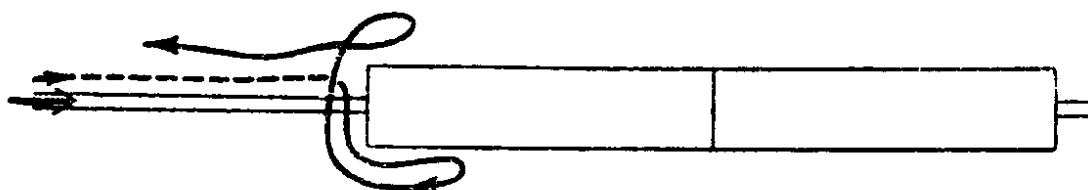


Рис. 50. Схема опыта с курицей. Реакция на исчезновение в коридоре кормушки с кормом. (Обозначение см. к рис. 47)

движения вдоль коридора (до 0,5 м). Однако наиболее характерным для кур является задержка с поиском корма в том месте, где он исчез (начало коридора).

Опыты с врановыми птицами. Опыты с врановыми птицами показали, что по характеру поиска исчезнувшего в коридоре корма они отличаются как от голубей, так и от кур. Все 8 исследованных птиц очень активно в течение длительного времени иска-

ли корм не только в месте его исчезновения, но и вдоль коридора Поиск пустой кормушки практически отсутствовал (табл. 40)

Таблица 40

Время и расстояние поиска корма вдоль коридора у враиовых птиц при движении кормушки с кормом и без корма *

№ п/п	Кличка	Вид	Поиски при движении кормушки			
			с кормом		без корма	
			время (в сек.)	расстояние (в см)	время (в сек.)	расстояние (в см)
1	Пава	вороиа	>50	300	0	0
2	Машка	»	45	150	0	0
3	Варя	»	47	240	0	0
4	Варяг	»	75	120	2	10
5	Краля	»	51	230	0	0
6	Жюля	сорока	>15	150	0	0
7	Безымяика	»	80	120	10**	0
8	Артемида	»	50	150	0	0

* Результаты первого опыта

** Задержка около начала коридора.

В качестве примера поиска исчезнувшего корма можно привести опыт с вороной под кличкой Варя.

Опыт 1. X. Скорость движения кормушки 8 см/сек. Открытый путь движения кормушки 1,5 м.

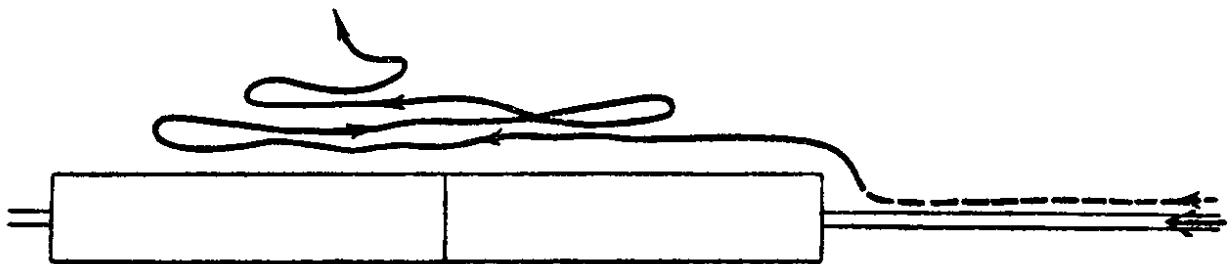


Рис. 51. Схема опыта с вороной. (Обозначения см. к рис. 47)

15 час. 20 мин. Ворона бежит за кормушкой с закрепленным в ней куском мяса и клюет его. Как только кормушка исчезает в коридоре, птица бежит вдоль коридора, пробегает 240 см, возвращается назад, идет к началу коридора, но, не дойдя до него, снова идет вперед по ходу движения корма. Через 47 сек. поиск корма прекращается, и ворона отходит от коридора (рис. 51).

15 час. 25 мин. На движущуюся пустую кормушку ворона совершенно не реагирует, отходит от нее и уходит в сторону.

Очень показательными оказались опыты с некоторыми из враиовых птиц, когда оба колена коридора не были приставлены

вплотную друг к другу, а между ними оставалась небольшая щель, через которую птицы могли увидеть корм в момент его продвижения мимо щели.

В двух случаях птицы, увидев продвигающийся мимо щели корм, моментально бежали вдоль второго колена к концу коридора и задерживались там.

Опыт № 1 с сорокой Жюлей 11.11. Скорость движения корма — 10 см/сек. Щель между обоими коленами коридора — 4 см.

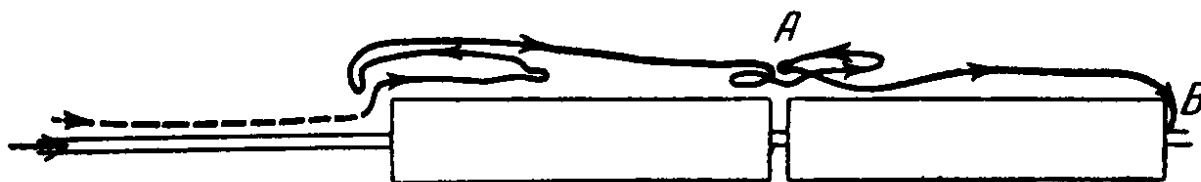


Рис. 52. Схема опыта с сорокой:

A — место нахождения птицы в момент продвижения корма мимо щели между обоими коленами коридора; *B* — место нахождения сороки во время выдвижения корма из коридора

12 час. 45 мин. Как только кормушка с мясом начинает двигаться, сорока бежит за кормом и клюет его. Когда корм исчезает в коридоре, Жюля бежит вдоль коридора; пробежав 60—70 см, возвращается к началу коридора и быстро бежит к щели, заглядывая в нее, делает короткий бросок назад, снова подбегает к щели. В это время мимо щели продвигается корм. Жюля сейчас же устремляется вперед вдоль второго колена коридора; пробежав 50—60 см, быстро возвращается назад к щели, заглядывает в нее и быстро бежит к концу коридора, останавливается около его конца; голова обращена к концу коридора; птица вся напряжена и насторожена. Стоит около конца коридора до тех пор, пока корм не показывается из коридора¹; клюет его (рис. 52).

В проведенном опыте для достижения корма Жюля совершила две экстраполяционнорефлекторных пробежки: 1) вдоль первого колена к щели между двумя половинами коридора и 2) вдоль второго колена коридора, после того как птица увидела продвигающийся мимо щели корм.

Сходный результат был получен в опыте с сорокой Артемидой, которая точно так же, сделав экстраполяционнорефлекторную пробежку вдоль первого колена и увидев продвигающийся мимо корм, подбежала к концу коридора и остановилась там в напряженной ожидающей позе.

Короткого индивидуального опыта, в течение которого у птицы установилась ассоциация между направлением движения раздражителя и той средой, в которой происходит это движение, очевидно, было достаточно для того, чтобы обежать первое колено коридора. Восприятие через щель продолжающегося движение корма явилось дальнейшим подкреплением установившейся ассоци-

¹ Птица не видит двигающегося в коридоре корма, так как выход из коридора закрыт клапаном.

ции, что и обусловило обегание второго колена коридора и «ожидание» там корма.

Проведенные опыты показали огромную разницу в характере поиска исчезнувшего в коридоре корма у всех 8 исследованных врановых птиц по сравнению с курами и голубями.

Опыты с кроликами. Опыты показали, что кролики по характеру поиска корма, исчезающего в коридоре, приближаются к курам (табл. 41). Как на основании первых, так и последующих опытов можно сделать вывод, что кролики в течение некоторого времени продолжают искать корм в месте его исчезновения, а в одном случае этот поиск осуществился и вдоль коридора. Для иллюстрации приведем результат опыта с кроликом Колькой.

Т а б л и ц а 41

Время и расстояние поиска корма вдоль коридора
у кроликов*

Клнчка	Поиск корма при движении кормушки	
	время (в сек.)	расстояние (в см)
Колька	40	150
Вислоушка	22**	0
Серка.	7**	0
Карлик	5**	0
Пышка	12**	0

* Результаты первого опыта

** Задержка около начала коридора.

Опыт с кроликом Колькой. 15 час. 25 мин. Кормушка с морковью движется по рельсу. Кролик идет за кормушкой и грызет морковь. Когда кормушка исчезает в коридоре, кролик продолжает упорно вертеться около начала коридора, перепрыгивает несколько раз через рельс, обегает коридор с обеих сторон, затем бежит вдоль коридора подбегает к щели, заглядывает в нее (корм в это время уже прошел мимо щели) и через 40 сек. убегает от коридора.

Однако в большинстве опытов после исчезновения корма кролики только задерживались около начала коридора.

Опыт с кроликом Серкой 28. X. 14 час. 33 мин. Кролик идет за движущейся кормушкой с морковью и грызет ее. Когда кормушка исчезает в коридоре, он в течение 7 сек. сидит около входа в коридор, затем отбегает и больше не реагирует на него.

Во всех последующих опытах наблюдалась сходная картина: кролики или задерживались, в некоторых случаях пытались

искать корм около начала коридора, или делали короткие поисковые пробежки вдоль коридора.

Подводя итог, мы можем сделать следующий вывод. Наблюдается огромное различие в степени выраженности экстраполяционных рефлексов при поискедвигающегося и исчезающего в коридоре корма. У голубей и уток не было обнаружено этих рефлексов (утки лишь задерживаются на некоторое время около начала коридора). Куры и кролики после исчезновения корма ищут его в том месте, в котором он исчез, причем в некоторых случаях этот поиск продолжается и вдоль начальной части коридора. У врановых птиц способность экстраполировать направление движения исчезнувшего в коридоре корма развита очень хорошо.

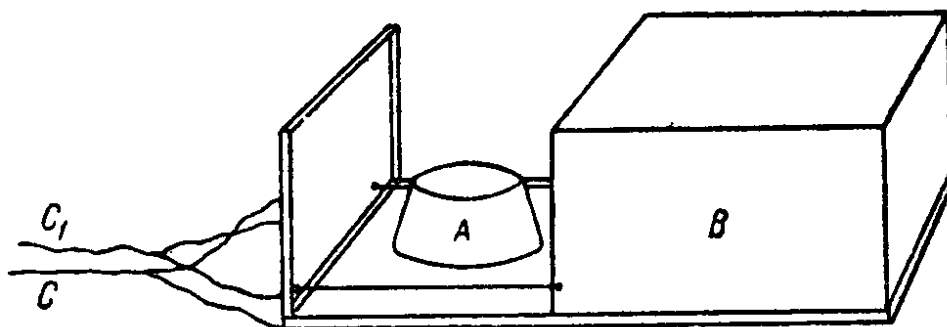


Рис. 53. Схема платформы с надвигающейся крышкой (B) на кормушку (A).

C — шнур, за который двигается платформа; C₁ — шнур, при помощи которого крышка надвигается на кормушку

Следующий вариант опытов был проведен с двигающейся платформой.

Опыт проводился следующим образом. На платформе (размером 18,5 × 37,5 см) находится двигающаяся в пазах крышка, которая может быть вплотную придвинута к передней стенке платформы, после чего корм, стоящий на платформе, оказывается невидимым для животного. Животное в этом опыте подкармливается из кормушки, стоящей на двигающейся платформе (рис. 53). После того как платформа продвинулась на 1,5 м, корм закрывают крышкой, и платформа или сразу останавливается или продолжает двигаться. Скорость движения платформы 4—12 см/сек.

Выяснялось, образуются ли у животных быстро формирующиеся ассоциации между кормом и закрывающей его крышкой, т. е. будет ли происходить поиск корма вокруг платформы с закрытой крышкой. При этом определялось различие в поиске корма в том случае, когда: а) после того как корм оказывался закрытым крышкой, платформа сразу останавливалась; б) после закрывания корма крышкой платформа продолжала двигаться в том же направлении.

В первом случае, для того чтобы искать корм около остановившейся платформы, животному, очевидно, достаточно образовать

ассоциацию между кормом, закрывшей его крышкой и тем местом, в котором был закрыт корм. Время поиска будет определяться длительностью сохранения этой ассоциации.

В том случае, когда платформа после закрывания корма продолжает двигаться, в комплекс образовавшейся ассоциации входит и направление движения платформы. В этом случае можно допустить, что животному необходимо произвести элементарный экстраполяционный акт; оно должно искать корм не в том месте, где он был закрыт крышкой, а вокруг продолжающей двигаться платформы.

Опыты с голубями. При закрывании корма и одновременной остановке двигающейся платформы голуби или сразу отходили от платформы, или (в половине проводимых опытов) у них наблюдались короткие (на 4—8 сек.) задержки около остановившейся платформы. Только в одном случае голубь в течение 1 мин. 20 сек. то отходил, то снова возвращался к остановившейся платформе.

В опытах, в которых корм закрывали крышкой и платформа после этого продолжала двигаться, голуби в большинстве случаев сразу отходили от двигающейся платформы и больше не реагировали на нее. Из 19 опытов только в одном случае голубь сделал несколько шагов за закрывшимся и продолжающим двигаться на платформе кормом и после этого отошел; другой голубь, сразу отойдя от двигающейся платформы, на которой корм был закрыт крышкой, сделал два больших круга по лаборатории, затем подошел к продолжающей двигаться платформе и сразу отошел от нее.

В качестве примера приведем результаты опытов с одним из голубей.

В качестве примера приведем результаты опытов с одним из голубей.

Опыт 2. IV. 13 час. 15 мин. Платформа со стоящей на ней кормушкой с кормом движется со скоростью 5 см/сек. Голубь идет за платформой и клюет из кормушки корм. После того как платформа продвинулась на 1,5 м, корм закрывается надвинутой на него крышкой и останавливается. Голубь отходит на несколько шагов, снова возвращается к платформе, вытягивает шею, как бы пытаясь заглянуть через крышку, и отходит от платформы. Реакция на остановившуюся платформу с закрытым кормом — 8 сек. (рис. 54).

13 час. 35 мин. Платформа движется со скоростью 4,5 см/сек. Голубь идет за платформой и клюет из кормушки, стоящей на платформе. После того как платформа продвинулась на 1,5 м, корм закрывается крышкой, но платформа

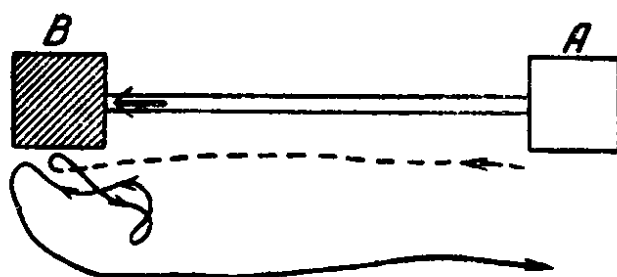


Рис. 54. Схема опыта с двигающейся платформой с голубем. Светлый квадрат — кормушка с открытым кормом; заштрихованный — с закрытым. А — исходное положение кормушки; В — место, в котором корм был закрыт. Пунктиром обозначено движение животного до того, как корм был закрыт; сплошной линией — после закрытия корма

продолжает двигаться. Как только кормушка оказалась закрытой, голубь сразу отходит от платформы (рис. 55).

Таким образом, проведенные опыты показали, что после того как корм закрывается крышкой, вне зависимости от того, останавливается платформа или продолжает двигаться, голуби, как правило, через несколько секунд перестают реагировать на нее.

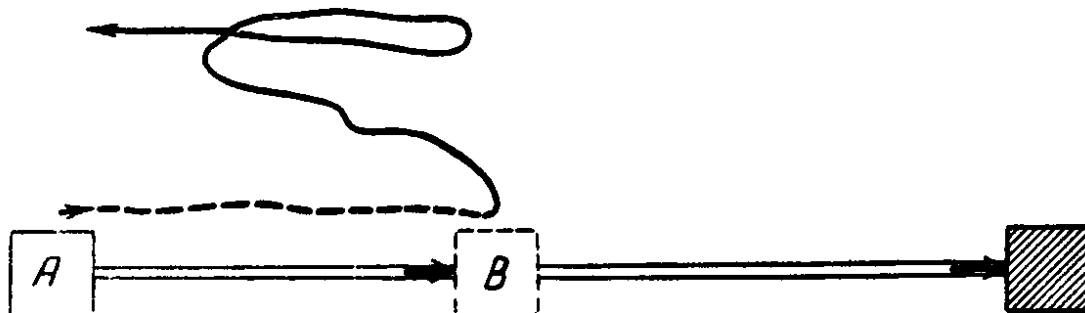


Рис. 55. Схема опыта с двигающейся платформой с голубем. (Обозначения см. к рис. 54)

Опыты с утками. В поведении уток в этих опытах обнаружено ясное отличие от голубей. Если платформа после того, как корм закрывается крышкой, сразу останавливалась, утки продолжали энергично реагировать на остановившуюся платформу: ходили вокруг нее, щелкали по крышке клювом. В одном случае этот поиск корма продолжался в течение 70 сек.

Однако, если платформа после того, как корм закрывался крышкой, продолжала двигаться, у уток сразу прекращалась всякая реакция на двигающуюся платформу. Они останавливались на том месте, где был закрыт корм, и, простояв 2—3 сек., уходили. Только в одном случае селезень сделал несколько шагов за двигающейся платформой.

Опыты с курами. Результаты проведенных опытов с курами сведены в табл. 42.

Из табл. 42 видно, что все куры при закрывании корма и одновременной остановке платформы реагируют в течение нескольких десятков секунд на крышку, закрывшую корм. Они активно разыскивают корм в остановившейся платформе с закрытой крышкой (рис. 56). В случае, когда платформа после закрывания корма крышкой продолжает двигаться, куры или сразу отходят от нее, или в течение 6—9 сек. продолжают стоять на том же месте, где был закрыт корм, производя иногда разгребательные движения лапами. Только очень немногие куры идут за закрытым и продолжающим двигаться на платформе кормом. Для иллюстрации типичного случая приведем опыты с курицей Чернушкой.

**Реакция кур на двигающийся и остановившийся после
закрывания корм***

Кличка или номер птицы	Останавливаю- щаяся плат- форма	Платформа, продолжающая движение	
	время реак- ции (в сек.)	время реак- ции (в сек.)	движение за платформой (в см)
Бандит	17	0	0
Крошка	32	1	10—12
Желтушка	30	0	0
Правый	26	16	125**
Крючок	30	0	0
Хвастун	55	0	0
1714	40	5	40
1728	55	8***	5—6
1724	65	3***	0
Чернушка	38	8***	0
Голышка	44	8***	0
Пеструшка	37	9***	0
Мохнатка	57	10	100
Рогулька	16	0	0
Точка	18	0	0
Рыжик	12	5***	0
Юркий	14	0	0
Красавец	15	6***	0
Спорный	80	3***	0
Сова	13	10***	0
Боевик	8	5***	0

* Результаты первого испытания каждой птицы.

** Контрольные опыты, проведенные с этим петухом, показали, что он шел за различными движущимися предметами, проявляя признаки ориентировочной реакции. Вероятно, в приведенном опыте движение за закрытым и двигающимся кормом также связано с ориентировочным рефлексом петуха на двигающийся предмет.

*** Когда двигающийся по платформе корм был закрыт крышкой, куры не шли, а только продолжали стоять на том месте, где они находились.

О п ы т 20. XII. 17 час. 33 мин. Платформа со стоящей на ней пустой кормушкой двигается со скоростью 11 см/сек. После того как платформа продвинулась на 1,5 м, кормушка закрывается крышкой, но платформа продолжает двигаться еще 2,5 м. Курица, в начале движения находившаяся около платформы, совершенно не реагирует на нее.

17 час. 38 мин. Платформа со стоящей на ней кормушкой с кормом двигается со скоростью 9 см/сек. Курица идет за платформой и клюет из кормушки корм. После того как платформа продвинулась на 1,5 м, кормушка закрывается надвнувшейся крышкой, но продолжает двигаться еще 2,5 м. Как только

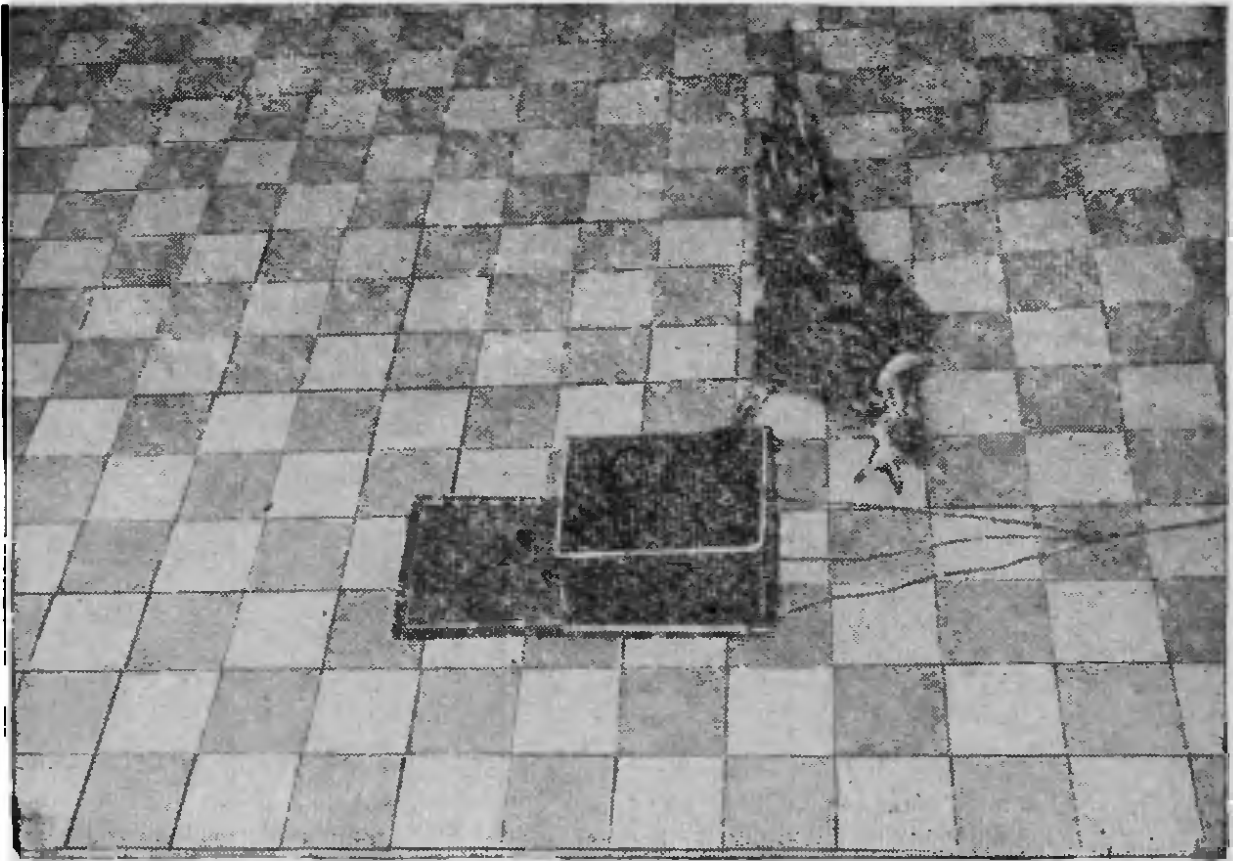


Рис. 56. Поиск петухом корма около остановившейся платформы

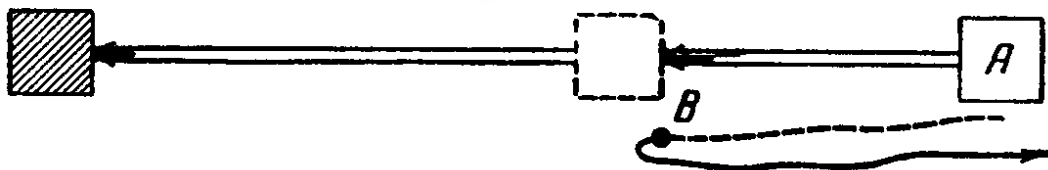


Рис. 57. Схема опыта с двигающейся платформой с курицей. Кружок — место задержки птицы после закрывания корма. (Обозначения см. к рис. 54)

корм закрывается, птица сразу останавливается; стоит в течение 8 сек. и идет назад (рис. 57).

17 час. 45 мин. Платформа со стоящей на ней кормушкой с кормом движется со скоростью 8 см/сек. Курица идет за платформой и клюет корм из кормушки. После того как платформа продвинулась на 1,5 м, кормушка закрывается надвинувшейся крышкой и одновременно останавливается. Курица обходит платформу, один раз клюнула крышку. Через 38 сек. уходит (рис. 58).

Примером движения птиц за двигающейся платформой может служить опыт с курицей № 1714.

Опыт 10. XII. 17 час. 48 мин. Платформа со стоящей на ней кормушкой с кормом движется со скоростью 8 см/сек; длина пути — 4 м. После того как платформа продвинулась на 1,5 м, корм был закрыт надвинувшейся крышкой; после закрывания корма курица в течение 5 сек. продолжала идти за двигающейся платформой на расстояние 40 см.

Таким образом, на основании проведенных опытов выяснилось, что все куры производят поиск закрытого и остановившегося корма и только немногие из них реагируют на закрытый, но продолжающий двигаться корм.

Опыты с врановыми птицами. Исследования, проведенные с врановыми птицами, показали, что они производят поиск корма около платформы с надвинувшейся на корм крышкой как в случае ее остановки, так и в том случае, когда она продолжает двигаться (табл. 43).

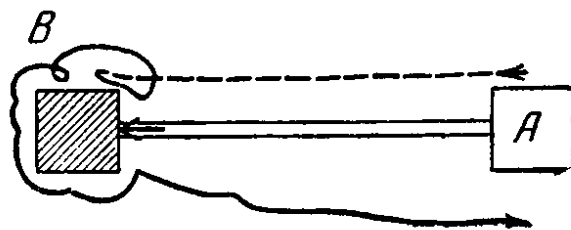


Рис. 58. Схема опыта с двигающейся платформой с курицей. (Обозначения см. к рис. 54)

Из табл. 43 видно, что у всех исследованных врановых птиц была реакция на платформу с закрытым кормом независимо от того, останавливается она или продолжает двигаться. Во всех случаях реакция на закрытый корм была выражена ярко. Птицы упорно стремились заглянуть и проникнуть под крышку, надвинутую на корм. Для того чтобы проверить, не является ли это ориентировочной реакцией на новый двигающийся объект, опыт во всех случаях начинали с движения пустой платформы без корма. Ни в одном случае у исследованных птиц не было обнаружено ни малейшей реакции на двигающуюся платформу без корма. Для иллюстрации поведения птицы во время опыта приведем пример с сорокой Безымянкой.

Таблица 43

Реакция врановых птиц на двигающийся и останавливающийся после закрывания корм*

Кличка	Вид	Останавливающаяся платформа	Платформа, продолжающая движение	
		время реакции (в сек.)	время реакции (в сек.)	движение за платформой (в см)
Пава	ворона	45**	>29	>250
Машка	»	—	>10	>80
Варя	»	124**	8	90
Варяг	»	53	35	250
Жюля	сорока	—	10	100
Безымянка	»	30	38	>250
Артемка	»	88	30	>250

* Результаты первого испытания каждой птицы.

** Вороне удалось отодвинуть крышку и достать корм.

Опыт 28. IV. 14 час. 30 мин. Пустая платформа с закрытой крышкой движется со скоростью 10 см/сек. В момент движения платформы сорока находилась около нее. На платформу не реагирует, отходит от нее и не проявляет ни малейшей реакции в течение всего времени движения платформы.

14 час. 47 мин. Платформа, на которой стоит кормушка с кормом, движется со скоростью 5 см/сек. Сорока клюет мясо, однако проявляет некоторые симптомы боязни двигающейся платформы. После того как платформа продвинулась на 1,5 м, корм закрывается крышкой и одновременно останавливается. Сорока в течение 30 сек. два раза обегает со всех сторон платформу, стара-

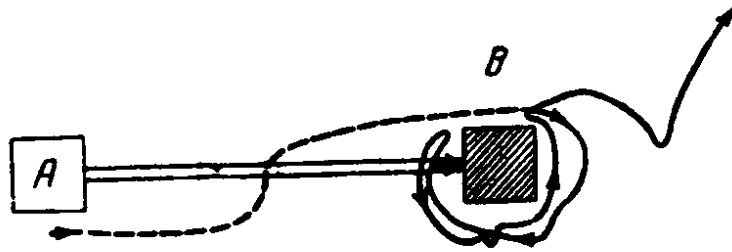


Рис. 59. Схема опыта с двигающейся платформой с сорокой. (Обозначения см. к рис. 54)

ясь заглянуть под крышку. Затем отходит и больше не реагирует на платформу (рис. 59).

14 час. 55 мин. Платформа со стоящим на ней кормом движется со скоростью 6,5 см/сек. Сорока бежит и клюет мясо. После того как платформа продвинулась на 1,5 м, корм закрывается надвинувшейся на него крышкой, но платформа продолжает двигаться еще 2,5 м. После того как корм был закрыт

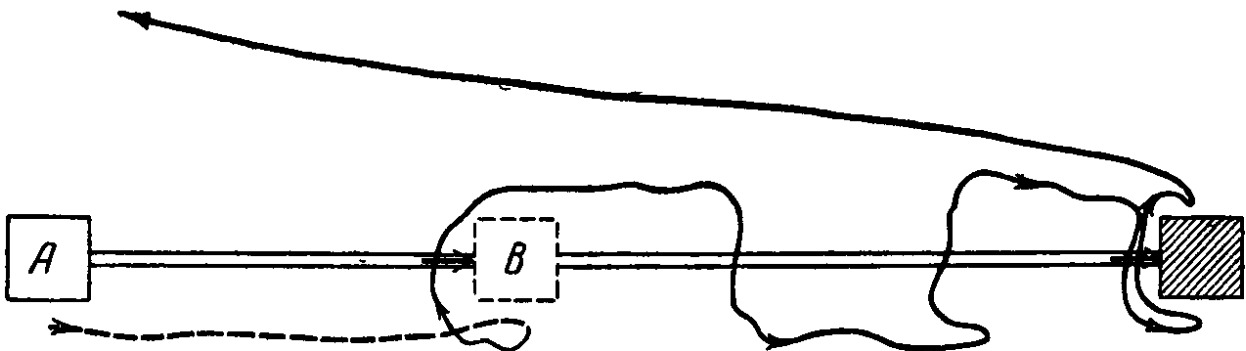


Рис. 60. Схема опыта с двигающейся платформой с сорокой. (Обозначения см. к рис. 54)

крышкой, сорока продолжает бежать за платформой, обегая ее то с одной, то с другой стороны и все время пытается заглянуть под крышку. Один раз клюнула крышку. Бежит в течение всего времени движения платформы; когда последняя остановилась, обежала ее с двух сторон, после чего отошла от нее (рис. 60).

Исследования с воронами и сороками показали, что их поведение в описанном опыте резко отличается от поведения голубей и кур. Их реакция на закрытый корм была ярко выражена независимо от того, остановился корм после закрывания или продолжал двигаться.

Опыты с кроликами. Проведенные опыты показали, что кролики продолжают поиск закрытого корма независимо от того, останавливается или продолжает двигаться после этого платформа, на которой он находился (табл. 44).

Реакция кроликов на двигающийся и останавливающийся
после закрывания корм*

Кличка	Останавливающаяся платформа	Платформа, продолжающая движение	
	время реакции (в сек.)	время реакции (в сек.)	движение за платформой (в см)
Колька	14	33	170
Вислоушка	90	25	150
Серка	90	20	150
Пышка	47	30	150

* Результаты первого испытания каждого кролика.

Кролики упорно ищут закрытый корм как в случае его остановки, так и в случае движения.

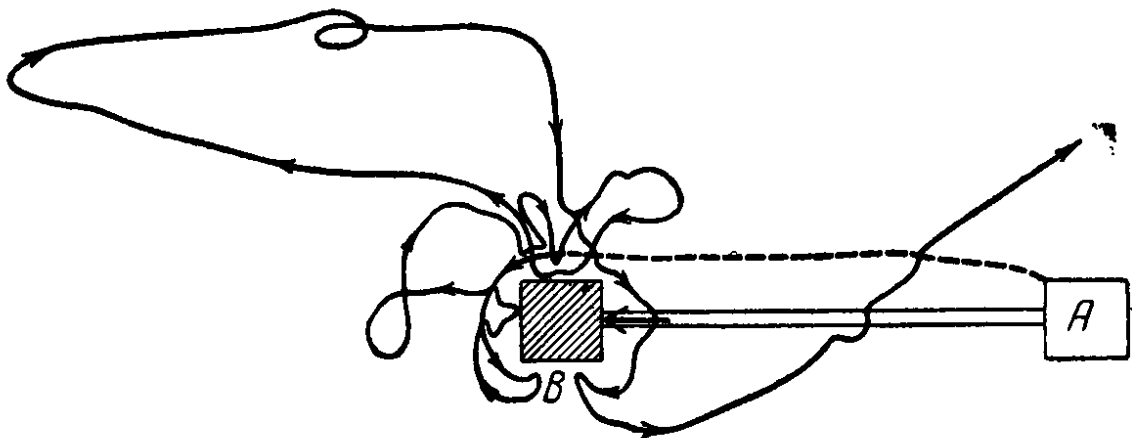


Рис. 61. Схема опыта с двигающейся платформой с кроликом. (Обозначения см. к рис. 54)

Опыт с крольком Серкой. 20. XII. 11 час. 30 мин. Пустая платформа движется со скоростью 11 см/сек. Платформа начала двигаться в тот момент, когда кролик находился около нее. Животное сразу отбегает от платформы, совершенно не реагирует на нее.

11 час. 34 мин. Платформа со стоящей на ней кормушкой с кормом (морковь) движется со скоростью 8 см/сек; длина пути 4 м. Кролик идет за платформой и грызет морковь. После того как платформа передвинулась на 1,5 м, корм закрывается крышкой. Животное продолжает идти за платформой, временами тычется мордой в крышку.

11 час. 47 мин. Платформа со стоящей на ней кормушкой с кормом движется со скоростью 8,5 см/сек. Кролик идет за платформой и грызет морковь. После того как платформа продвинулась на 1,5 м, корм закрывается, и платформа останавливается. Кролик в течение 35 сек. непрерывно вертится около платформы, пытаясь проникнуть головой под крышку, и, обжав ее с разных

сторон, отбегает на расстояние 2—2,5 м; на 65-й секунде снова подбегает к платформе, обегает ее; на 90-й секунде отбегает от нее и больше не возвращается (рис. 61).

Описанные опыты показывают, что кролики обладают способностью к поиску закрытого корма не только в случае его остановки, но и в том случае, если он продолжает двигаться.

Проведенные исследования (опыты с коридором и платформой) показали, что животные обладают способностью формировать быстро образующиеся ассоциации между безусловнорефлекторными раздражителями и теми помехами, которые препятствуют воспринимать рецепторному аппарату этот раздражитель. Индифферентный раздражитель (помеха) *B* после того, как он закрыл безусловнорефлекторный раздражитель *A*, перестает быть индифферентным. *AB*¹ у некоторых видов животных вызывает поисковую реакцию.

У голубей ассоциация между *A* и *B* очень непрочна; после исчезновения *A* в результате помехи *B* эти птицы почти сразу прекращают поиск безусловнорефлекторного раздражителя.

У уток образуется ассоциация между *A* и *B* (в опытах с платформой); они ищут вокруг остановившейся платформы с закрытым кормом.

У кур образуются ассоциации между *A* и *B*. Они в течение нескольких десятков секунд ищут корм в том месте, где он остановился и исчез за помехой *B*; у некоторых особей поиск корма осуществляется не только в месте исчезновения корма, но и в направлении его движения. Однако поиск в направлении движения корма обычно кратковременный.

Сходные результаты получены и на кроликах, которые, помимо поиска в месте исчезновения корма, обладают видимо, способностью к поиску корма и по направлению его движения.

Ясно выраженная способность к образованию ассоциации с направлением движения раздражителя наблюдается у врановых птиц, которые производят поиск корма не только в месте его исчезновения, но и по направлению его движения (опыт с коридором) и вокруг продолжающей двигаться платформы после того, как стоящий на ней корм оказался закрытым крышкой. Таким образом, в комплекс образовавшейся у них ассоциации входит, очевидно, не только помеха *B*, но и направление движения безусловнорефлекторного раздражителя. Экстраполяционные рефлексy имеют важное значение в поведении этих видов птиц.

Результаты проведенных опытов, показавшие наличие у животных экстраполяционных рефлексy, образующихся, очевидно, на основе быстро установившихся ассоциаций, дали основание для проведения дальнейших исследований в этом направлении.

¹ *AB* означает, что безусловнорефлекторный раздражитель *A* не воспринимается в результате действия помехи *B*.

В последующих опытах было изучено значение экстраполяционных рефлексов при поиске раздражителя не только в случае экстренно предложенной задачи, когда реакция животного прежде не подкреплялась безусловнорефлекторным раздражителем, но и в таких опытах, когда у животного мог выработаться условный рефлекс в результате подкрепления правильных решений.

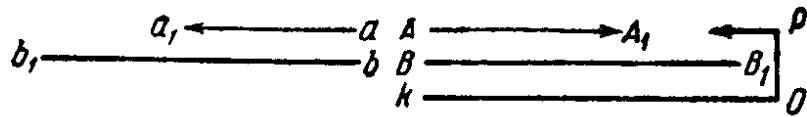


Рис. 62. Схема опыта с ширмой. b_1B_1 — ширма; bB — щель в ширме; a — исходное положение пустой кормушки, A — кормушки с кормом; a_1 — положение пустой кормушки после ее движения; A_1 — положение кормушки с кормом после ее движения; K — исходное положение животного; KOP — движение животного к корму

Опыты проводились следующим образом. Животное кормится через поперечную щель ширмы из одной из двух рядом стоящих кормушек: одной с кормом (опытной) и другой пустой (контрольной). Щель находится в середине ширмы. Длина ширмы — 2 м; высота — 75 см; обе кормушки стоят на маленьких платформах, которые могут двигаться по лежащему вдоль ширмы рельсу. Ширина щели, которую можно менять в зависимости от размера

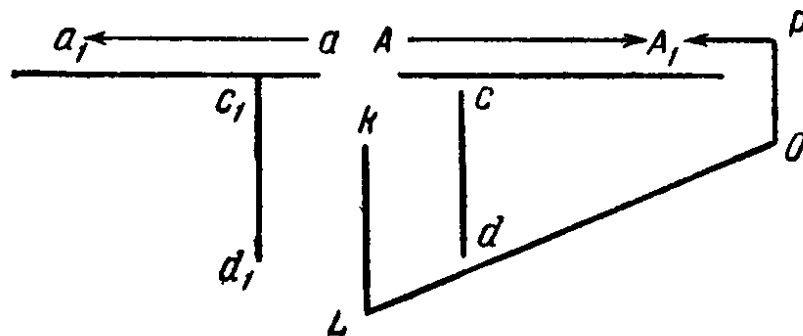


Рис. 63. Схема опыта с ширмой с приставкой. (Обозначения см. на рис. 52 и в тексте)

изучаемого животного, регулируется таким образом, что животное просовывает через нее голову, но не может пролезть само.

После того как животное в течение нескольких секунд ело пищу из кормушки, обе кормушки (с кормом и пустая) начинают одновременно двигаться с одинаковой скоростью в разные стороны по рельсу вдоль ширмы, так что животное оказывается не в состоянии дотянуться до корма. Для того чтобы получить корм, ему необходимо обежать ширму со стороны движения кормушки с кормом. Если животное обегает ширму со стороны движения

кормушки с кормом, оно получает за ширмой корм из кормушки, если же оно обегает ширму с противоположной стороны и подбегает к пустой кормушке, кормушку с кормом убирают, и такая пробежка оказывается не подкрепленной пищей (рис. 62).

В этом опыте, для того чтобы добраться до кормушки с кормом, животное должно пойти по пути KOP (в положении P оно

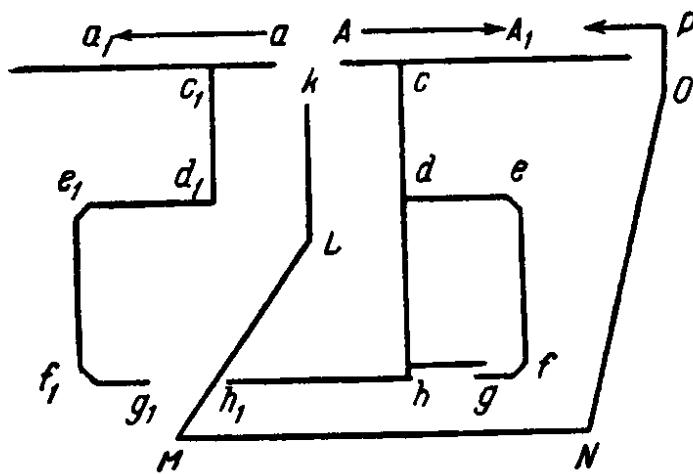


Рис. 64. Схема опыта с ширмой со сложной приставкой. (Обозначения см. к рис. 62 и в тексте)

уже может видеть кормушку с кормом). Первоначальное направление движения животного (KO) параллельно направлению движения кормушки (AA_1). Животному предоставляется возможность искать корм в течение 1—1,5 мин. после начала движения кормушки.

Если оно делает правильные пробежки в сторону движения корма, задача усложняется.

К ширме около щели ставится приставка c_1d_1dc (рис. 63). В указанном варианте опыта для того чтобы дойти до корма, животное вынуждено, повернувшись на 180° , двигаться в направлении KL , перпендикулярном направлению движения корма AA_1 .

Если животное и в этом опыте делает правильные пробежки, задача усложняется еще больше: к ширме приставляется сложная приставка $c_1d_1e_1f_1g_1h_1hg\text{ }fedc$ (рис. 64). Путь животного не только удлиняется, но часть его (LM) направлен в сторону, противоположную движению корма (AA_1). При движении корма по пути aa_1 , задвижка dh переставляется в положение d_1h_1 , а задвижка hg — в положение h_1g_1 .

Для того чтобы обойти ширму со стороны направления движения кормушки с кормом, у животного, очевидно, должен сохраниться след от подействовавшего раздражителя, отражающий изменение его положения по отношению к неподвижной среде.

Образующаяся ассоциация (между изменением положения раздражителя и той средой, в которой происходит опыт) является, несомненно, необходимым условием для возможности нахождения раздражителя. В каждом последующем опыте с ширмами (ширма, ширма с приставкой и ширма со сложной приставкой) нервная система животного должна удерживать след направления движения корма по отношению ко все усложняющемуся изменению направления пути своего движения.

Объективными показателями поведения животного при реше-

нии предложенной задачи служили: 1) сам факт пробежки животного в сторону движения кормушки с кормом или пустой кормушки; 2) время пробежки до кормушек (от начала их движения); 3) латентный период начала пробежки (от момента вынимания головы из щели до первого шага, сделанного животным). Весь путь животного зарисовывали.

Опыты с каждым животным проводили по два раза в неделю. В день опыта эксперименты с движением корма за ширмой производились 4—6 раз. Опытная и контрольная кормушки двигались в день эксперимента одинаковое число раз в обе стороны ширмы. В начале опытного периода движение кормушек в правую и левую сторону чередовалось. В дальнейшем, для того чтобы не выработался условный рефлекс на чередование движения кормушек то в одну, то в другую сторону, стереотип нарушали.

Опыты с голубями. В опытах с движением корма за ширмой у голубей могут быть выделены три периода в их реакции по отношению кдвигающемуся корму. В первый очень короткий период некоторые птицы пытались искать корм, исчезающий из их поля зрения. Поисковые движения были направлены в сторонудвигающегося корма. Будучи не в состоянии дотянуться до отодвигающегося корма, 4 из 7 бывших у нас под опытом голубей, вынув голову из щели, пошли в сторонудвигающегося корма на 10—13 см вдоль ширмы, делая при этом характерные «проникающие» через ширму движения всем туловищем. Эти поисковые движения продолжались недолго — 2—10 сек. Ни в одном случае они не привели к обходу птицей ширмы со стороны движения корма и угасали в течение первого опыта, т. е. после 4—6 раз движения корма за ширмой. В качестве примера поисковых экстраполяционнорефлекторных движений во время первого опыта приведем протокол опыта с голубем № 4.

Опыт с ширмой № 1. 2. II. Скорость движения кормушек 3—4 см/сек; длина пути 30—40 см.

16 час. 35 мин. Голубь клюет через щель из кормушки корм. Когда кормушка отодвигается и птица оказывается не в состоянии дотянуться до корма, она вынимает голову, делает движение всем туловищем по направлению движения кормушки с кормом на расстояние 10—12 см вдоль ширмы, как бы пытается проникнуть через нее; через 2—3 сек. отходит от ширмы и не обходит ее.

16 час. 40 мин. Голубь клюет из кормушки корм. Когда птица не в состоянии дотянуться до корма, она вынимает голову и делает в течение 10 сек. всем туловищем «проникающие» движения через ширму по направлению движения корма, затем отходит от ширмы, делает петлю, снова подходит к ширме и делает еще «проникающее» движение через нее в сторону движения корма, после этого отходит от ширмы, не обходя ее.

В остальных двух случаях движения корма в этом опыте голубь также делал ясные поисковые «проникающие» движения в сторону движения корма, но ни в одном случае не обошел ширму.

Второй период в поведении голубей характеризуется отсутствием направленного поиска корма. Голуби, как только кормушка

с кормом отодвигалась, вынимали голову из щели и начинали ходить в различных направлениях. Рано или поздно, случайно обойдя ширму, они доходили до кормушки с кормом. После нескольких таких обходов у птиц вырабатывался условнорефлекторный обход ширмы с одной из ее сторон и подход к корму с той стороны, где они случайно нашли его. В качестве примера приведем протокол с голубем № 4.

Опыт № 3. 9. III. Кормушки с кормом двигаются со скоростью 2—3,5 см/сек; длина пути 35—50 см.

9)¹ 12 час. 50 мин. Кормушка с кормом двигается направо. Как только голубь оказывается не в состоянии дотянуться до корма, он вынимает голову из щели, ходит перед ширмой, заходит за нее, наталкивается на кормушку (подкормлен).

10) 13 час. Кормушка с кормом двигается налево. Птица отходит от щели, затем подходит к ней снова, обходит ширму справа и на 35-й секунде доходит до пустой кормушки.

Здесь мы видим начало образования условнорефлекторного обхода ширмы с правой стороны.

Третий период в поведении голубей характеризуется четким постоянным условнорефлекторным обходом ширм с одной из сторон, независимо от того, в каком направлении двигается при этом корм.

В качестве иллюстрации может служить поведение того же голубя № 4 в 20-м опыте с ним после 61-го движения кормушек за ширмой.

Опыт № 20. 21. VI. Скорость движения кормушек 2—6 см/сек; длина пути 20—60 см.

62) 14 час. 13 мин. Кормушка с кормом двигается налево. Как только голубь оказывается не в состоянии дотянуться до кормушки, он вынимает голову из щели, отбегает на 30—40 см от ширмы и бежит в сторону движения пустой кормушки, обегает ширму справа и через 10 сек. добегает до пустой кормушки.

63) 14 час. 15 мин. Кормушка с кормом движется направо. Голубь вынимает голову из щели и через 1,5 сек. бежит в сторону движения кормушки с кормом, обходит ширму справа и через 15 сек. доходит до кормушки с кормом.

64) 14 час. 18 мин. Кормушка с кормом двигается налево. Голубь вынимает голову из щели, сразу отходит от нее и идет в сторону, противоположную движению корма, обходит ширму справа и через 12 сек. доходит до пустой кормушки.

65) 14 час. 20 мин. Кормушка с кормом двигается направо. Голубь вынимает голову из щели и сразу отходит от нее, делает петлю и идет в сторону движения кормушки с кормом, обходит ширму справа и через 17 сек. доходит до кормушки с кормом.

У всех 7 бывших под опытом голубей выработался условный рефлекс обхода ширмы с одной из ее сторон. Выработавшиеся условные рефлексy были весьма стойкими и с большим трудом угашались путем постоянного движения кормушки в сторону, противоположную условнорефлекторному ее обходу. Например,

¹ Цифра, стоящая перед числом, указывающим время, означает порядковый номер движения кормушки от начала опытов с данным животным.

у голубя № 7 (уличный сизарь, воспитанный у нас в лаборатории) условнорефлекторный обход ширмы с правой стороны не угас даже после 132 движений кормушки с кормом только на левую сторону ширмы.

Если удастся угасить условнорефлекторный обход ширмы с одной из ее сторон, то голубь вообще перестает обходить ширму. Примером может служить голубь № 5, у которого полностью угас ранее выработанный условнорефлекторный обход ширмы с правой стороны.

Голубь № 5. Опыт № 10. 24. IX с угашением условнорефлекторного обхода ширмы с правой стороны. Скорость движения кормушек 1 см/сек. Длина пути 10 см.

36-е угашение. 15 час. 20 мин. Кормушка с кормом двигается налево. Голубь вынимает голову из щели и в течение 18 сек. стоит около щели, затем начинает махать крыльями и отходит от ширмы.

37-е угашение. 15 час. 22 мин. Кормушка с кормом двигается налево. Голубь вынимает голову из щели, в течение 8 сек. стоит около нее, затем идет в сторону движения пустой кормушки, но отходит от ширмы и больше не подходит к ней.

Подводя итог проведенным опытам с голубями, можно сказать следующее. В самом начале опытов с движением корма за ширмой у некоторых птиц удается обнаружить явные поисковые движения, направленные в сторону движения корма. Это стремление найти корм, вышедший из поля зрения голубя, после нескольких движений кормушек у птицы угасает.

Таким образом, у голубей в простейшем варианте опыта удается обнаружить элементы быстро угасающих экстраполяционных рефлексов, которые ни в одном случае не привели к обходу ширмы со стороны движения кормушки с кормом. Постепенно, в результате случайного обхода ширмы с той или другой ее стороны и нахождения там корма, вырабатывается стойкий условнорефлекторный обход ширмы с одной из ее сторон. После угашения условнорефлекторного обхода ширмы с одной из ее сторон голуби вообще перестают обходить ширму с какой-либо из ее сторон. Экстраполяционные рефлексy в их поведении, видимо, играют чрезвычайно небольшую роль; основное приспособительное значение имеют условнорефлекторные связи.

Опыты с утками. Ни у одной из 5 бывших у нас под опытом уток мы не обнаружили выраженных движений в направлении движения кормушки с кормом, отодвигающейся от щели за ширму. После отодвигания кормушек птицы обычно сразу отходили от щели и в большинстве случаев останавливались где-нибудь против ширмы. Однако в конечном счете у каждой из уток в результате случайных обходов ширмы и нахождения за ней корма выработались односторонние условнорефлекторные обходы ширмы. Эти обходы были угашены в результате движения корма в сторону, противоположную той, с которой обходилась ширма.

Когда утки обошли ширму 3 раза подряд со стороны двигающегося корма, кормушку с кормом опять начали двигать в обе стороны. При этом одна из уток (Белянка), несколько раз обошла ширму со стороны направления движения кормушки с кормом. Однако уже в следующем опыте она снова стала обходить ширму только с одной из ее сторон. Остальные утки или прекращали вообще обходить ширму, или продолжали обходить ее с одной стороны.

Проведенные опыты показали, что утки для достижения корма используют в основном условнорефлекторный обход ширмы с одной стороны; экстраполяционный рефлекс не имеет существенного значения для нахождения скрывшегося раздражителя.

Опыты с курами. Уже в первом опыте куры пытаются обойти ширму. Так, в первом опыте, проведенном с 24 курами (корм двигался за ширмой по 4—8 раз), птицы обошли ширму и подошли к кормушке (с кормом или пустой) 125 раз, 2 раза куры перелезали ширму, 4 раза они пролезли через щель ширмы и только в 24 случаях птицы не дошли до кормушек.

Другая характерная особенность поведения кур, ясно проявившаяся в опыте с ними, та, что первые поисковые движения кур после того, как кормушка с кормом подвинулась за ширмой и птица вынула голову из щели, в большинстве случаев направлены в сторону двигающейся за ширмой кормушки с кормом.

Так, движения птицы, направленные в сторону перемещения кормушки с кормом, наблюдались в 106 случаях, в сторону движения пустой кормушки в 38 и в 11 случаях птицы сразу отошли от ширмы.

Хотя первое движение чаще направлено в сторону движения корма, тем не менее оно не приводит к существенному увеличению частоты обхода ширмы со стороны движения кормушки с кормом. Из 125 случаев обхода ширмы в первом опыте обход ее со стороны движения кормушки с кормом отмечен в 66 случаях, а со стороны движения пустой кормушки — в 59. Приведем примеры.

Опыт с петухом под кличкой Спорный. 5. III.
Опыт № 1. Скорость движения кормушек 7—8 см/сек, длина пути — 35—40 см.

1) 17 час. 58 мин. Кормушка с кормом двигается направо. Когда петух больше не в состоянии дотянуться до кормушки с кормом, он вынимает голову, в течение 6 сек. стоит около щели и идет в сторону движения кормушки с кормом на расстояние 25—30 см, затем возвращается назад к щели и снова идет в сторону движения кормушки с кормом, обходит ширму и через 30 сек. подходит к кормушке с кормом.

2) 18 час. 01 мин. Кормушка с кормом двигается налево. Птица вынимает голову из щели, через 2,5 сек. проходит 20—25 см в сторону движения кормушки с кормом, делая при этом интенсивные движения головой, как бы пытаясь проникнуть сквозь глухую стенку ширмы (рис. 65), затем возвращается к щели и идет в сторону движения кормушки с кормом, обходит ширму и через 23 сек. доходит до кормушки с кормом.

3) 18 час. 04 мин. Кормушка с кормом двигается направо. Петух вынимает голову из щели и через 3 сек. идет в сторону движения пустой кормушки, обходит ширму и через 11 сек. подходит к пустой кормушке.

4) 18 час. 06 мин. Кормушка с кормом движется налево. Петух вынимает голову из щели и через 4 сек. отходит на 30 см в сторону движения кормушки с кормом, затем бежит в сторону движения пустой кормушки, обходит ширму и через 18 сек. доходит до пустой кормушки.

5) 18 час. 08 мин. Кормушка с кормом двигается направо. Через 1 сек. птица отходит от щели, идет в сторону движения кормушки с кормом, делая при этом «проникающие» движения головой сквозь ширму, обходит ширму и через 9 сек. доходит до кормушки с кормом.

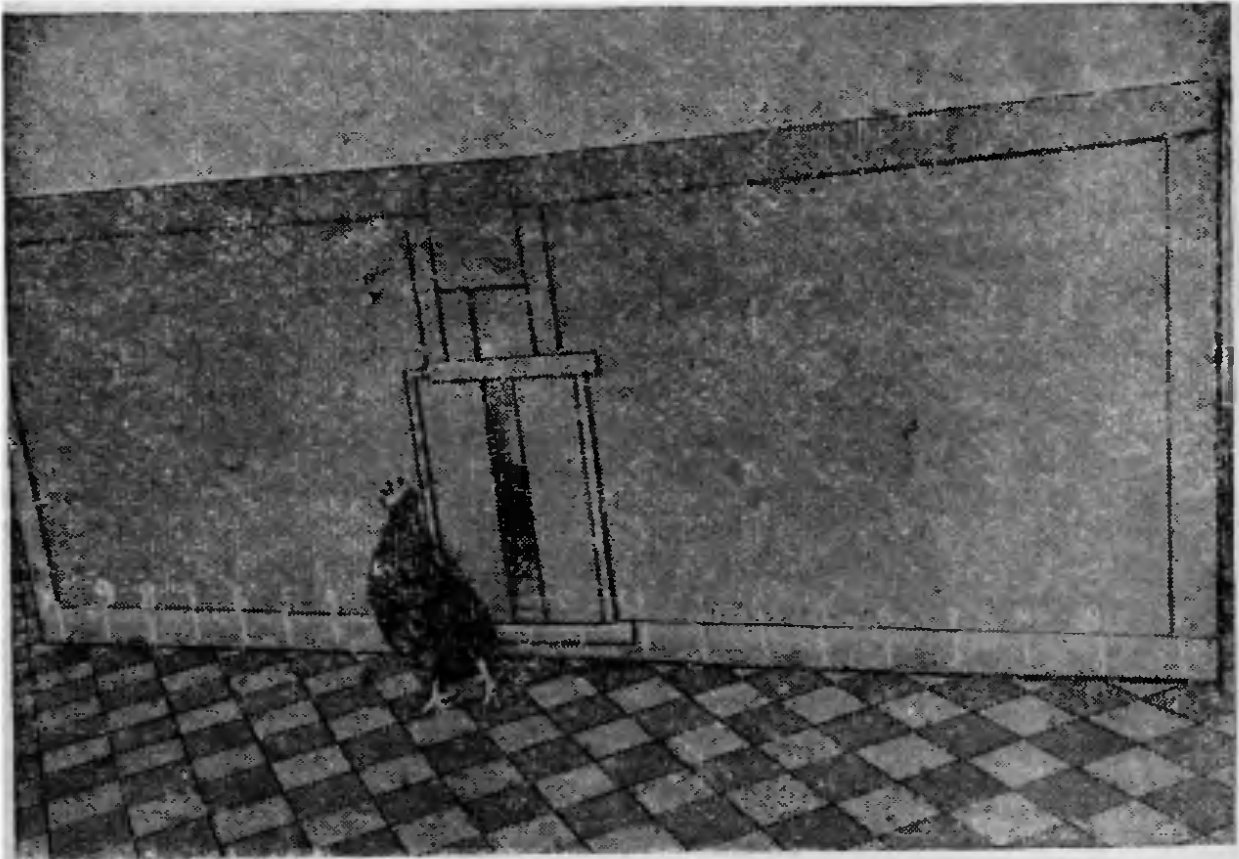


Рис. 65. Поиск петухом корма около щели ширмы

6) 18 час. 10 мин. Кормушка с кормом двигается налево. Петух вынимает голову из щели и через 2 сек. идет в сторону движения пустой кормушки, доходит до конца ширмы, но не обходит ее, поворачивается и идет в сторону движения кормушки с кормом и, обходя ширму, доходит до кормушки с кормом.

В этом опыте петух пытается искать корм вдоль ширмы в той стороне, куда передвинулась кормушка с кормом. Особенно ясно эти попытки проявились при 2-м и 5-м движениях кормушки, во время которых птица не только шла в сторону движения корма, но и пыталась проникнуть через ширму к невидимому для нее корму.

Таким образом, в первом опытном дне у кур выявляется способность к образованию ассоциации между кормом и ширмой. Ассоциация образуется на основе удержания их нервной систе-

мой следа от подействовавшего раздражителя. Однако направление движения раздражителя, которое улавливается этими птицами, не используется для нахождения корма. Экстраполяционные рефлексy у них не настолько выражены, чтобы обеспечить наиболее адекватное решение предложенной задачи.

Со 2-го или 3-го опытного дня поведение кур значительно изменяется. Это проявляется, во-первых, в том, что поисковые движения по направлению движения кормушки с кормом угасают; во-вторых, большинство птиц начинает обходить ширму с какой-нибудь одной из ее сторон, независимо от того в каком направлении движется корм.

В качестве примера приведем протокол опыта № 3 с тем же петухом Спорным.

12.III. Опыт № 3 с ширмой. Скорость движения кормушек 6—8 см/сек. Длина пути — 30—40 см.

13) 14 час. 31 мин. Кормушка с кормом движется направо. Петух сразу идет в левую сторону, обходит ширму и через 9 сек. доходит до пустой кормушки.

14) 14 час. 33 мин. Кормушка с кормом движется налево. Птица вынимает голову из щели через 3 сек., идет в левую сторону и через 10 сек доходит до кормушки с кормом.

15) 14 час. 35 мин. Кормушка с кормом движется направо. Петух вынимает голову из щели, через 1 сек. идет в левую сторону и через 5 сек. доходит до пустой кормушки.

16) 14 час. 37 мин. Кормушка с кормом движется налево. Птица вынимает голову из щели, через 1 сек. идет в левую сторону и через 8 сек. доходит до кормушки с кормом.

17) 14 час. 40 мин. Кормушка с кормом движется направо. Петух вынимает голову из щели и через 1,5 сек. делает поворот в сторону движения кормушки с кормом, но идет в противоположную (левую) сторону и через 8 сек. доходит до пустой кормушки.

18) 14 час. 42 мин. Кормушка с кормом движется налево. Петух вынимает голову из щели и через 1,5 сек. идет в левую сторону, обходит ширму и через 9 сек. доходит до кормушки с кормом.

Из протокола опыта видно, что поведение петуха уже в третьем опыте с ним стало весьма однообразным. Исчезли попытки к поиску корма в направлении его движения и наблюдались только условнорефлекторные обходы ширмы с одной левой ее стороны независимо от направления движения корма.

Из 24 бывших у нас под опытом кур только у пяти особей не выработался условнорефлекторный обход ширмы с одной из ее сторон. У остальных 19 особей после 3—5-го опытов устанавливались стереотипные обходы ширмы с одной из ее сторон независимо от того, в каком направлении двигался корм. Однако у некоторых особей, несмотря на четкий условнорефлекторный обход ширмы с одной из ее сторон, экстраполяционные движения в сторону движения корма сохранились. И каждый раз, когда корм двигался в сторону, противоположную той, на обход которой у птицы выработался условный рефлекс, она тем не менее делала

несколько шагов в сторону движения корма, хотя и обходила после этого ширму с противоположной стороны.

Опыты, проводившиеся с угашением выработавшегося условнорефлекторного обхода ширмы с одной из ее сторон, показали различия в поведении кур. У одних особей после угашения произошла замена условнорефлекторного обхода ширмы с одной из ее сторон (угашаемой) на условнорефлекторный обход ширмы с другой ее стороны (со стороны, в которую двигался корм во время угашения); у других наблюдалось появление экстраполяционно-рефлекторных движений в сторону направления движения корма и обходы ширмы со стороны направления движения корма, т. е. наиболее адекватное условиям опыта решение предложенной задачи. Часть кур после угашения вообще перестала обходить ширму.

В качестве примера замены условнорефлекторного обхода ширмы с одной стороны обходами с другой стороны можно привести опыты с курицей под кличкой Сова. У этой курицы выработался условнорефлекторный обход ширмы с левой стороны независимо от того, в какую сторону двигался корм.

Было произведено угашение этого одностороннего условнорефлекторного обхода ширмы — корм начал двигаться только в правую сторону ширмы. Полное угашение обхода ширмы с левой стороны и начало условнорефлекторного обхода с противоположной стороны (показателем считался 3-кратный обход ширмы с противоположной стороны) было достигнуто в 11-м опыте с угашением. После этого кормушку с кормом стали двигать в обе стороны. Однако курица теперь начала обходить ширму только с одной правой ее стороны. Этот условнорефлекторный обход ширмы оказался весьма стойким и упорно проявлялся, несмотря на его угашение.

Примером появления правильных обходов ширмы после угашения условнорефлекторного обхода с одной из ее сторон могут служить опыты с петухом Спорным. Экстраполяционные движения и обходы ширмы с обеих сторон, наблюдавшиеся в первом опыте с ним, в 3-м опыте заменились только одними условнорефлекторными обходами ширмы с левой ее стороны. После того как (по принятому нами стандарту) петух 18 раз подряд обошел ширму с левой стороны, мы начали проводить угашение выработавшегося обхода. Уже в 3-м опыте с угашением птица 3 раза подряд обошла ширму с правой стороны.

После этого кормушка с кормом начала двигаться в обе стороны. У петуха появились движения в сторону перемещения кормушки с кормом, которые в некоторых случаях заканчивались правильными обходами ширмы со стороны движения корма.

Через 7 опытов петух, несмотря на изменение обычного стереотипа опыта (чередование движения кормушки с кормом то

в одну, то в другую сторону), начал каждый раз обходить ширму со стороны движения кормушки с кормом.

Как мы указывали выше, не у всех бывших под опытом кур выработался условнорефлекторный обход ширмы с одной из ее сторон. У 5 особей условный рефлекс не выработался; в течение всей последующей работы с ними сохранялись поисковые движения в направлении перемещения корма, которые постепенно закрепились и привели к правильному обходу ширмы со стороны направления движения корма. В качестве примера можно привести опыт с курицей № 1724, которая уже в 7-м опыте начала обходить ширму во всех случаях со стороны движения кормушки с кормом.

2. II. О п ы т № 7 с ш и р м о й. Скорость движения кормушек 7—9 см/сек. Длина пути 35—40 см.

49) 16 час. Кормушка с кормом двигается налево. Курица идет в левую сторону, обходит ширму и через 12 сек. доходит до кормушки с кормом.

50) 16 час. 02 мин. Кормушка с кормом двигается направо. Птица вынимает голову из щели и идет в правую сторону, обходит ширму и через 10 сек. доходит до кормушки с кормом.

51) 16 час. 04 мин. Кормушка с кормом двигается налево. Курица вынимает голову из щели и идет в левую сторону и через 10 сек. доходит до кормушки с кормом.

52) 16 час. 06 мин. Кормушка с кормом двигается направо. Птица вынимает голову из щели, идет в правую сторону и через 10 сек. доходит до кормушки с кормом.

53) 16 час. 08 мин. Кормушка с кормом двигается налево. Птица идет к левой стороне ширмы, обходит ее и через 10 сек. доходит до кормушки с кормом.

54) 16 час. 10 мин. Кормушка с кормом двигается направо. Птица идет к правой стороне ширмы, обходит ее и через 11 сек. доходит до кормушки с кормом.

55) 16 час. 12 мин. Кормушка с кормом двигается налево. Курица идет к левой стороне ширмы, обходит ее и через 11 сек. доходит до кормушки с кормом.

56) 16 час. 14 мин. Кормушка с кормом двигается направо. Птица идет к правой стороне ширмы, обходит ее и через 11 сек. доходит до кормушки с кормом.

Изменение стереотипа в последовательности движения кормушки через раз, то на одну, то на другую сторону ширмы, не нарушило правильности обходов птицей ширмы со стороны движения кормушки с кормом.

После этого опыт усложнили. К ширме поставлены приставки. Уже в первом опыте курица сделала 3 правильных обхода из 4.

В последующих опытах, когда стало очевидным, что курица обходит ширму значительно чаще со стороны движения кормушки с кормом, ввели новое усложнение: к ширме с приставкой поставили сложную приставку. Уже в первом опыте курица во всех 4 случаях обошла ширму со стороны движения кормушки с кормом.

Дальнейшие опыты показали, что курица в подавляющем большинстве случаев обходит ширму со сложной приставкой со стороны движения кормушки с кормом.

Сходные результаты были получены и у остальных 4 особей, которые также оказались в состоянии обходить ширму со сложной приставкой со стороны движения кормушки с кормом. Однако для этого им был необходим многонедельный индивидуальный опыт. На основе первоначальных экстраполяционных рефлексов в результате длительного индивидуального опыта выработались условные рефлексы обхода ширмы со сложной приставкой со стороны направления движения кормушки с кормом. То, что

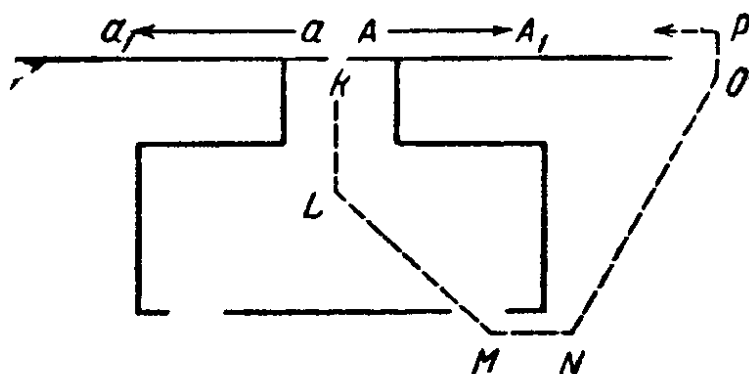


Рис. 66. Схема опыта со сложной приставкой с двумя открытыми выходами (KLMNOP — движение животного по ближайшему пути к корму)

эти обходы условнорефлекторно автоматизируются, ясно выявилось при переходе от опытов с ширмой со сложной приставкой к более простому варианту опыта.

Этот вариант опыта заключался в том, что в сложной приставке убиралась перегородка и открывались оба выхода, в результате чего птицам давалась возможность идти к корму по более короткому пути (рис. 66), чем в основном варианте опыта (рис. 64). Однако переход к измененной задаче вначале оказывался непосильным для кур, и они делали большое число ошибок.

В качестве примера приведем опыт с петухом под кличкой Левый, который почти безошибочно обходил ширму со сложной приставкой со стороны направления движения кормушки с кормом. Так, в опыте 18 и 22. X из 15 случаев движения кормушек в 14 случаях он обошел ширму со стороны движения кормушки с кормом. В следующем опыте 25. X обе дверцы в сложной приставке были открыты.

Опыт 25. X (оба выхода открыты). Скорость движения кормушек 4—10 см/сек. Длина пути 40—50 см.

14 час. 18 мин. Кормушка с кормом двигается налево; через 2,5 сек. петух поворачивается в сторону движения корма, выходит из ближайшего к корму выхода, но идет в направлении движения пустой кормушки и на 18-й сек. доходит до пустой кормушки.

14 час. 20 мин. Кормушка с кормом двигается направо. Через 2 сек. птица поворачивается в сторону движения корма, выходит из ближайшего к корму выхода и на 15-й сек. доходит до кормушки с кормом.

14 час. 23 мин. Кормушка с кормом двигается налево. Через 2 сек. петух поворачивается в сторону движения корма, выходит из ближайшего к корму выхода, но идет в сторону движения пустой кормушки и на 15-й сек. доходит до нее.

16 час. 26 мин. Кормушка с кормом двигается направо. Петух сразу поворачивается в сторону движения корма, выходит из ближайшего к корму выхода и на 17-й сек. доходит до корма.

14 час. 30 мин. Кормушка с кормом двигается налево. Птица через 2 сек. поворачивается в сторону движения корма, но выходит из отдаленного к корму выхода, идет в сторону направления движения пустой кормушки и на 16-й сек. доходит до нее.

В этом опыте петух в 5 случаях движения корма за ширмой сделал три ошибочных обхода.

В течение трех дальнейших опытов петух решил эту задачу и стал обходить ширму по наиболее короткому пути. Когда же мы опять перешли к первоначальному, наиболее трудному варианту опыта (рис. 64), птица начала делать ошибочные обходы.

Описанные опыты показывают, что правильные обходные движения в направлении движения корма, осуществляющиеся на основе экстраполяционных рефлексов, в дальнейшем закрепляются в результате условнорефлекторной автоматизации. В результате этого при изменении стереотипных условий опыта наблюдаются затруднения при переходе к новым способам решения предложенной задачи.

Таким образом, проведенные опыты с курами показали чрезвычайно большую изменчивость у этих птиц в их способности к нахождению двигающегося за ширмой корма. Поиски корма по направлению его движения за ширмой, которые наблюдаются во время первого опыта с курами, у большинства особей заменяются условнорефлекторным шаблонным обходом ширмы с одной из ее сторон. Правильные обходы при всех трех постепенно усложняющихся вариантах опытов с ширмой возможны у тех кур, у которых при наличии достаточно выраженных экстраполяционных рефлексов не вырабатывается условнорефлекторный обход с одной из ее сторон.

На основе закономерно направленных обходов ширмы в сторону движения корма формируется такое поведение, которое в результате «обрастания» экстраполяционных рефлексов условнорефлекторными компонентами постепенно автоматизируется. Однако условнорефлекторная автоматизация обходов ширмы приводит к обходу ее не с какой-либо одной из сторон, а со стороны движения кормушки с кормом, что обеспечивает возможность получения корма во всех случаях движения кормушки с кормом. Указанный способ достижения корма более соответствует условиям проводимого опыта.

Опыты с врановыми птицами. Уже в первом опыте с движением корма за ширмой поведение врановых птиц значительно отличается от поведения голубей, уток и кур. С первого же опыта с движением кормушки за ширмой врановые птицы в подавляющем большинстве случаев обходили ¹ ширму со стороны движения кор-

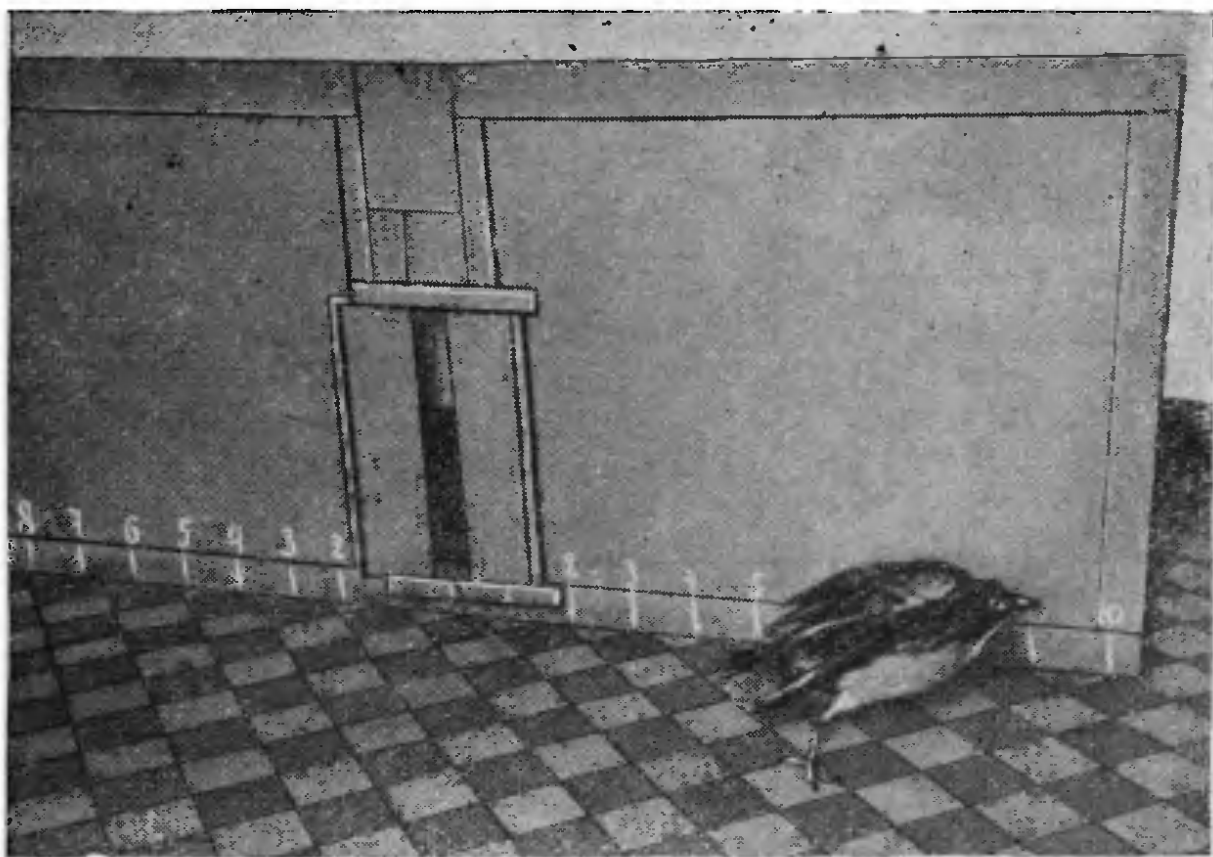


Рис. 67. Бег вороны в направлении движения корма за ширмой

мушки с кормом (рис. 67). В первом опыте с 14 врановыми птицами из 70 передвижений кормушек ширма была обойдена со стороны направления движения кормушки с кормом в 60 случаях (85,7%). Со второго же опыта ошибочные обходы ширмы практически совершенно исчезают. Только одна ворона Варя начала обходить ширму с одной из ее сторон. В качестве примера правильных обходов ширмы приведем протокол первого опыта с со-рокой Безымянкой.

26. IV. Опыт № 1 с ширмой. Скорость движения кормушек 3—4 см/сек. Длина пути 30—40 см.

1) 13 час. 30 мин. Кормушка с кормом движется налево. Как только со-рока оказывается не в состоянии дотянуться до кормушки с кормом, она выни-мает из щели голову и в течение 3 сек. мечется около щели, затем бежит к ле-вой стороне ширмы, обегает ее и через 14 сек. добегают до кормушки с кормом.

13 час. 45 мин. Кормушка с кормом движется направо. Как только птица оказывается не в состоянии дотянуться до кормушки с кормом, она бежит в

¹ В двух других случаях ворона перелетала ширму со стороны движе-ния кормушки с кормом.

сторону движения корма, пробегает 20—30 см, возвращается к щели, заглядывает в нее и снова бежит в сторону движения кормушки с кормом, обегает ширму с правой стороны и через 17 сек. добегают до кормушки с кормом.

13 час. 50 мин. Кормушка с кормом двигается налево. Как только сорока оказывается не в состоянии дотянуться до корма, она вынимает голову из щели, в течение 3 сек. мечется около щели, заглядывает в нее и сейчас же бежит в сторону движения корма, обегает ширму с левой стороны и через 15 сек. добегают до кормушки с кормом.

13 час. 55 мин. Кормушка с кормом двигается направо. Птица вынимает голову из щели и сразу бежит в сторону движения кормушки с кормом, обегает ширму с правой стороны и через 11 сек. добегают до кормушки с кормом.

При решении следующей по степени сложности задачи (ширма с приставкой) у некоторых подопытных птиц проявились затруднения в ее решении. Из 56 движений кормушек с кормом за ширмой с приставкой в первом опыте было 37 обходов (66,6%) ширмы со стороны движения кормушек с кормом. В дальнейших опытах (3—4 опыта) у большинства птиц число правильных обходов ширмы с приставкой со стороны движения кормушки с кормом увеличилось. Однако у части птиц наблюдалось обратное явление: затруднение в решении задачи в последующих опытах. Это проявлялось не только в относительно большом числе неправильных обходов, но и в тенденции обходов ширмы с приставкой с какой-либо одной из ее сторон.

Так, например, сорока Безымянка, правильно обойдя ширму с приставкой во всех случаях движения кормушек с кормом в первом опыте, в последующих опытах начала обходить ее только с одной правой стороны.

Затруднения в обходе ширмы с приставкой со стороны движения кормушки с кормом выразились у одной из наших ворон под кличкой Пава (совершенно ручной вороны с очень высокой пищевой возбудимостью) в том, что у нее при решении этой задачи появились симптомы боязни кормушки с кормом.

24. V. Опыты № 2 с ширмой с приставкой (ворона Пава). Скорость движения кормушек 6—10 см/сек. Длина пути 30 см.

5) 16 час. 30 мин. Кормушка с кормом двигается налево. Пава сразу выбегает из приставки, бежит на левую сторону ширмы, обходит ее, но вдруг останавливается, с ясными признаками «испуга» смотрит на кормушку, бежит назад к приставке, снова обегает ширму со стороны движения кормушки с кормом, опять проявляет признаки оборонительного поведения, снова бежит к приставке, возвращается к краю ширмы, выглядывает из-за нее, смотрит на корм и убегает совсем от ширмы.

6) 16 час. 40 мин. Кормушка с кормом двигается направо. Ворона сразу выскакивает из приставки, бежит на правую сторону ширмы, добегают до ее конца, но, проявляя признаки пассивнооборонительного поведения, возвращается назад, бежит в противоположную сторону ширмы, опять возвращается к правой стороне ширмы и медленно с большой «опаской» через 48 сек. доходит до кормушки с кормом.

7) 16 час. 44 мин. Кормушка с кормом двигается налево. Птица сразу выбегает из приставки, бежит на левую сторону ширмы, обегает ее и через 14 сек. добегают до кормушки с кормом.

8) 16 час. 47 мин. Кормушка с кормом двигается направо. Пава сразу выбе-

гает из приставки, бежит на правую сторону ширмы, обегает ее и через 8 сек. добегают до кормушки с кормом.

Следующую по степени трудности задачу (ширма со сложной приставкой) птицы решали с еще большим трудом. В первом опыте, поставленном с 7 врановыми птицами, было 14 обходов (из 27) со стороны движения кормушки с кормом, 10 обходов со стороны движения пустой кормушки и в 3 случаях птицы не подошли вообще к кормушкам за ширмой. В последующих опытах результат оказался различным у разных птиц (табл. 45).

Т а б л и ц а 45

Опыты с ширмой со сложной приставкой с врановыми птицами

Кличка	Вид	Результат опытов с ширмой со сложной приставкой
Пава	ворона	во 2-м опыте во всех 4 случаях обход ширмы со стороны движения корма; в последующих опытах проявилась резкая боязнь обстановки опыта
Варяг	»	во 2-м опыте во всех случаях обход ширмы был со стороны движения корма; в последующих опытах правильные обходы ширмы со стороны направления движения кормушки с кормом
Варя	»	во всех опытах обходы ширмы только с одной стороны; после угашения — правильные обходы со стороны движения кормушки с кормом
Краля	»	во 2-м опыте в 5 (из 6) случаях обходы со стороны движения кормушек с кормом; в последующих опытах обходы в основном с одной стороны ширмы
Жюля	сорока	во всех опытах обходы ширмы только с одной из ее сторон
Артемка	»	в 6-м опыте в 5 (из 6) случаях обход со стороны движения корма; в последующих опытах — правильные обходы
Цыганка	грач	в 3-м опыте в 5 (из 6) случаях обход со стороны движения корма; затем начались обходы ширмы только с одной стороны

Из табл. 45 видно, что правильные обходы ширмы со сложной приставкой со 2—6-го опытов наблюдались у 5 птиц (Пава, Варяг, Краля, Артемка и Цыганка). 2 птицы (Варя и Жюля) начали обходить ширму со сложной приставкой только с одной стороны.

Из 4 птиц, начавших обходить ширму со сложной приставкой со стороны движения кормушки с кормом, эти правильные обходы ширмы у 2 из них скоро оказались нарушенными. Грач Цыганка и ворона Краля начали обходить ширму главным образом только с одной из ее сторон, а у вороны Павы после правильного решения задачи развилась резкая фобия¹ обстановки опыта (боязнь ширмы и кормушек).

¹ Фобия—навязчивая, невротическая, пассивнооборонительная реакция.

Обходы ширмы со сложной приставкой у тех из наших птиц, которые после некоторого индивидуального опыта оказались в состоянии обходить ее со стороны движения кормушки с кормом, осуществлялись в результате «обрастания» экстраполяционных рефлексов (которых при решении этой сложной задачи, видимо, недостаточно для правильного обхода ширмы) условнорефлекторными компонентами.

В качестве примера приведем опыты с сорокой Артемкой. Эта птица в первом же опыте с ней (1. III 1957 г.) обошла во всех случаях ширму и ширму с приставкой со стороны направления движения кормушки с кормом. Однако когда в этом же опыте была поставлена сложная приставка, у сороки наблюдались затруднения в обходе ширмы со стороны направления движения корма.

В следующем опыте (5. III) птица во всех случаях обошла ширму со сложной приставкой только с одной правой стороны ширмы. Однако в тех случаях, когда кормушка двигалась налево, сорока, выбежав из сложной приставки, бежала в направлении движения кормушки с кормом, но ширму не обегала, а возвращалась назад и обегала ее со стороны движения пустой кормушки.

В двух следующих опытах 8 и 12. III в поведении сороки произошли изменения. Обходы ширмы справа она делала безошибочно, но в двух случаях (из 6) правильно обежала ширму и слева. Этого индивидуального опыта для нее было достаточно и, начиная уже со следующих опытов (15 и 19. III), птица стала безошибочно обходить ширму со сложной приставкой со стороны направления движения кормушки с кормом, независимо от стороны, куда двигался корм.

Этот пример показывает, как происходит формирование сложного акта поведения у животного. Одних экстраполяционных рефлексов для обхода ширмы со сложной приставкой оказалось недостаточно; необходим был еще и длительный индивидуальный опыт.

Обход ширмы со сложной приставкой с правой стороны оказался для сороки уже достаточно известным путем, а обход с левой стороны еще недостаточно закрепленным индивидуальным опытом. Поэтому каждый раз при движении корма налево она в результате достаточно выраженного экстраполяционного рефлекса бежала налево, но не добегала до корма. Очевидно след от направления движения корма в эту сторону удерживался ее нервной системой не настолько долго, чтобы птица могла пробежать весь длинный путь. Для этого необходимо еще и условнорефлекторное «знание» пути, который ведет к корму. Двух обходов (в опытах 8 и 12. III) с левой стороны ширмы было для птицы достаточно, чтобы в последующих опытах обходить ширму со сложной приставкой со стороны направления движения корма. Однако если бы у сороки экстраполяционные рефлексy не были

бы достаточно выражены, то обходы ширмы со сложной приставкой справа, несомненно, закрепились бы условнорефлекторно и она обходила бы ширму со сложной приставкой только с одной правой стороны.

Итак, условные рефлексы, образующиеся на месте подкормки с одной из сторон ширмы у животных с относительно слабо развитыми экстраполяционными рефлексамии приводят к шаблонным обходам ширмы с одной из ее сторон, у животных же с достаточно хорошо развитыми экстраполяционными рефлексамии (врановые птицы) условные рефлексы, наоборот, дополняют их и облегчают возможность обходов ширмы со стороны направления движения корма. Хотя у врановых птиц условные рефлексы играют несомненную роль при обходах ширмы со стороны направления движения корма, тем не менее эти птицы, в отличие от кур, способны к быстрой перестройке своего поведения при изменении этой задачи.

При переходе к опытам, в которых оба выхода в сложной приставке открывались, врановые птицы сразу выбегали из ближайшего к корму выхода и обегали ширму со стороны направления движения кормушки с кормом. В качестве примера можно привести опыт с сорокой Артемкой.

Опыт 29. III. Скорость движения кормушек за ширмой 7—10 см/сек.
39) 11 час. 54 мин. Кормушка с кормом движется налево. Птица сразу отскакивает от щели, затем заглядывает в нее, выбегает из сложной приставки и на 14-й сек. добегают до кормушки с кормом.

40) 11 час. 56 мин. Кормушка с кормом движется направо; сорока поворачивается в сторону направления движения корма, выбегает из сложной приставки и на 7-й сек. добегают до кормушки с кормом.

В 11 час. 58 мин. и 12 час. 03 мин. было поставлено еще два аналогичных эксперимента, в которых птица обежала ширму со стороны направления движения кормушки с кормом. Затем в сложной приставке были открыты оба выхода.

43) 12 час. 07 мин. Кормушка с кормом движется налево, сорока сразу выбегает через ближайший к корму выход и на 8-й сек. добегают до кормушки с кормом.

44) 12 час. 10 мин. Кормушка с кормом движется направо. Птица сразу поворачивается в сторону направления движения корма, выбегает через ближайший к корму выход и на 7-й сек. добегают до кормушки с кормом.

Из приведенного опыта ясно видно, что, как только условия опыта изменились, сорока сразу перешла на наиболее соответствующий данным условиям способ решения задачи, выбегая из ближайшего к корму выхода. В этом проявилось отличие врановых птиц от кур, которые с трудом переходят к правильному решению более простой задачи, потому что решение более трудной задачи условнорефлекторно автоматизировалось.

Выше мы уже указывали, что у вороны Павы во время опытов с ширмой с приставкой появились симптомы боязни обстановки опыта. Эти симптомы то появлялись, то исчезали, однако

когда мы перешли к опытам со сложной приставкой, фобия обстановки опыта резко усилилась и с вороной невозможно стало работать.

Интересно отметить, что в первом опыте с ширмой со сложной приставкой у Павы проявлялась явная боязнь только левой стороны ширмы. Во 2-м опыте для того, чтобы повысить пищевую возбудимость птицы, мы к мясу (с которым обычно проводятся опыты) прибавили творог. Эту смесь птица ела с чрезвычайной жадностью и во всех 4 случаях без симптомов фобии обошла ширму со стороны движения кормушки с кормом и подбегала к ней.

Однако это напряжение экстраполяционнорефлекторной деятельности оказалось для нервной системы птицы непосильным, и в следующих опытах (2 и 5. VII) проявилась резко выраженная фобия всей обстановки опыта. Птица стала бояться не только левой, но и правой стороны ширмы; она с боязнью подходила к корму, поставленному на расстоянии нескольких десятков сантиметров от ширмы. Приводим протокол этого опыта.

5. VII. 12 час. 10 мин. Пава не заходит ни в сложную ни в простую приставки, боится всей обстановки опыта.

12 час. 53 мин. Простая и сложная приставки убраны. Птица одну ширму боится меньше, чем ширму с приставками.

12 час. 58 мин. Пава с чрезвычайно большой настороженностью клюет корм через щель. Клюнув, сразу отскакивает. Кормушка с кормом движется направо. Скорость движения корма — 7 см/сек, длина пути — 35 см. Ворона в момент начала движения кормушки с кормом отскакивает от щели, однако бежит в сторону движения корма, обегает ширму справа, но к корму не подходит, в течение 15 сек. смотрит на него и затем убегает.

13 час. 04 мин. Кормушку с кормом ставят с наружной стороны ширмы около щели. Пава подходит к кормушке и без всяких признаков боязни клюет корм.

13 час. 05 мин. Кормушка помещается за ширму. Скорость движения кормушек — 7 см/сек.; длина пути — 35 см. Кормушка с кормом движется налево. В момент начала ее движения ворона отскакивает от щели, бежит в сторону движения кормушки с кормом; обегает ширму с левой стороны, но к корму не подходит, а бежит на противоположную сторону ширмы, обегает ее, подходит к пустой кормушке и заглядывает в нее.

Из приведенных опытов видно, что у Павы в результате решения трудной для ее нервной системы задачи (обходов ширмы со сложной приставкой со стороны движения корма) нарушилась нормальная нервная деятельность. Появилась боязнь движущегося корма и обстановки опыта. Особенно резко эта фобия развилась по отношению к обстановке наиболее трудного опыта (ширма со сложной приставкой). Необходимо отметить, что Пава была совершенно ручной вороной, ее взяли из школьного биологического кружка, где она находилась несколько лет. В нашей лаборатории Пава жила больше года. Ее часто выпускали из клетки в лабораторию, и никогда не было замечено, чтобы она проявляла хотя бы малейшие симптомы боязни обстановки лаборатории.

После чрезмерного напряжения экстраполяционнорефлекторной деятельности у птицы развилось патологическое поведение — резко выраженная фобия. Опыты с Павой были прекращены. Решили дать ей длительный отдых. Через 3 недели (26. VII) Пава пала.

Мы подробно рассмотрели развитие патологического состояния этой вороны, потому что появление фобии при решении задач, трудных для нервной системы, наблюдали еще у 2 ворон: Вари и Варяга.

Варя — единственная ворона, которая обходила ширму без приставок не со стороны движения кормушки с кормом, а только с правой ее стороны, независимо от направления движения корма. Угашение условнорефлекторного обхода ширмы с этой стороны привело к правильным обходам птицей ширмы. Однако в следующем опыте Варя стала бояться подходить к кормушке с кормом. Особенно резко фобия проявилась после того, как задача была усложнена, и ворона должна была обходить ширму с приставкой. Лечение развившейся фобии бромистым натрием оказалось успешным. Боязнь исчезла.

У Варяга анализ причин появления фобии затрудняется тем, что птица во время опыта 21. I (когда она ела через щель) испугалась случайного звукового раздражителя. В опыте 24. I боязнь подходить к корму проявилась только во время первого движения его за ширмой со сложной приставкой; в остальных же 5 случаях движения корма никаких намеков на фобию не было. В опыте же 31. I опять появилась боязнь обхода ширмы во время первых двух движений корма за ширмой. В следующем опыте (4. II) не было никаких симптомов фобии, однако ворона при 5 (из 6) движениях кормушек за ширмой со сложной приставкой обошла ее только с одной (правой) стороны. В дальнейшем опыты, в которых фобия обстановки периодически то появлялась, то исчезала, перемежались с опытами, в которых ворона обходила ширму со сложной приставкой преимущественно с одной ее стороны (правой). К середине марта ворона начала обходить ширму только со стороны движения кормушки с кормом; исчезла фобия обстановки опыта. Весьма вероятно, что реакция испуга, вызванная случайным звуковым раздражителем в опыте 21. I, поддерживалась невротическим состоянием птицы, наступившим в результате перенапряжения ее нервной системы при решении трудной задачи. От том, что эта задача была трудной для нервной системы птицы, свидетельствует постоянная тенденция к обходу ширмы только с одной из ее сторон — условнорефлекторная автоматизация решения задачи.

Физиологический анализ, проведенный М. К. Петровой (1935) в лаборатории И. П. Павлова на собаках, показал огромную роль перенапряжения нервной системы в проявлении фобии, как ре-

зультата предшествующей нервной травмы каким-либо пугающим раздражителем. Очевидно, в нашем случае перенапряжение нервной системы, вызываемое необходимостью решения трудной задачи, и привело к длительному сохранению последствия случайного испуга.

Подводя итог опытам с врановыми птицами, можно сказать следующее. Эти птицы в подавляющем большинстве случаев обходят ширму (без приставок) со стороны движения кормушки с кормом уже в первом опыте. Последующее усложнение опыта затрудняет обходы ширмы со стороны движения корма. Наибольшие трудности возникают в опытах с ширмой со сложной приставкой. Хотя многие птицы со 2—6-го опытов начинают обходить ширму со стороны движения кормушки с кормом, тем не менее напряжение их нервной системы в результате необходимости использовать экстраполяционные рефлексy при решении трудных задач приводит к развитию патологических симптомов поведения — развитию фобии. Трудность правильных обходов ширмы со сложной приставкой выражается также в том, что некоторые птицы начинают обходить ее только с одной стороны, независимо от направления движения кормушки с кормом.

Опыты с кроликами. Поведение 3 бывших у нас под опытом кроликов в первом опыте с ними оказалось довольно однотипным. В первом и втором опытах кролики при 14 (из 16) движениях кормушек за ширмой, вынув голову из щели, бежали в направлении движения кормушки с кормом. Однако эти поисковые движения ослабевали и, пробежав 30—60 см вдоль ширмы, животные или просто отбегали от ширмы, или, даже обойдя ее, переставали искать корм и не подходили к кормушке. Из 16 случаев движения кормушек они обошли ширму со стороны движения кормушки с кормом 5 раз, но ни разу не подошли к корму; со стороны, противоположной движению корма, был один обход; в 10 случаях кролики вообще не обошли ширму.

Дальнейшая работа показала индивидуальные различия в поведении изучаемых кроликов.

К р о л и к К о л ь к а. У этого кролика в первых опытах с ним наблюдались ясные экстраполяционные движения в сторону направления движения корма. В течение первых 6 опытов кролик в 19 случаях (из 25) побежал в направлении движения корма (однако обошел ширму и подошел к корму только в 7 случаях); побежал в сторону, противоположную направлению движения корма, в 4 случаях и в 2 случаях побежал от ширмы приблизительно под углом 45—50° в направлении, противоположном движению корма.

После этих 6 опытов с кроликом в течение 11 месяцев не проводилось работы. После перерыва у него опять преобладали пробежки и обходы ширмы со стороны направления движения кор-

мушки с кормом. Однако начиная с 6-го опыта (после перерыва) у кролика начались условнорефлекторные обходы ширмы только с одной (правой) стороны, вне зависимости от направления движения корма. К 10-му опыту эти обходы приобрели совершенно однообразный характер: кролик каждый раз, независимо от направления движения кормушки с кормом, бежал на правую сторону ширмы и подбегал к кормушке (пустой или с кормом). Затем мы начали угашать его условнорефлекторный обход ширмы с правой стороны, т. е. стали двигать кормушку с кормом на левую сторону ширмы. После 47 таких движений кормушки условнорефлекторный обход животным ширмы справа угас: кролик в одном и том же опыте обошел ширму подряд 3 раза слева и дошел до корма. Затем корм начал двигаться через раз по обычному стандарту то на одну, то на другую сторону ширмы. Однако теперь кролик начал обходить ширму только с левой ее стороны, т. е. в результате угашения условнорефлекторный обход ширмы справа заменился обходом ее слева. Было опять начато угашение условнорефлекторных обходов, но уже с левой ее стороны. После 26 продвижений кормушки на правую сторону ширмы условнорефлекторный обход ширмы с левой ее стороны угас: кролик 3 раза подряд обошел ширму и подошел к корму с правой стороны. Но теперь, когда корм стал двигаться в обе стороны, оказалось, что кролик упорно начал обходить ее только с правой стороны. На этом опыты с кроликом Колькой были прекращены. Стало ясно, что условнорефлекторный обход ширмы с одной из ее сторон после его угашения заменяется условнорефлекторным обходом ширмы с другой ее стороны. Экстраполяционные рефлексы, которые ясно наблюдались в первых опытах с этим кроликом, оказались совершенно заторможенными условнорефлекторными обходами ширмы с одной из ее сторон.

К р о л и к С е р к а. У этого кролика экстраполяционные движения в направлении перемещения корма, наблюдавшиеся в 1-м опыте, уже с 3-го опыта начали заменяться условнорефлекторным обходом ширмы только с одной (правой) ее стороны. К 11-му опыту они приобрели совершенно однотипный характер: кролик каждый раз, вне зависимости от направления движения корма, обегал ширму с правой стороны и подбегал к кормушке (пустой или с кормом). Затем мы начали угашать условнорефлекторный обход ширмы с правой стороны, т. е. двигать корм только на левую ее сторону. Угашение шло медленно. Лишь после 115 продвижений корма налево кролик два раза подряд обошел ширму с левой ее стороны. Затем кормушка с кормом начала двигаться попеременно в обе стороны ширмы. Животное начало обходить ширму правильно со стороны движения корма. На следующий день после прекращения угашения, кролик во всех случаях движения кормушек обошел ширму со стороны движения кор-

мушки с кормом. Когда мы убедились, что после угашения условнорефлекторного обхода ширмы с одной из ее сторон, появился экстраполяционнорефлекторный способ обхода ширмы и достижения корма, животному была предложена следующая по степени трудности задача — ширма с приставкой.

С первого же опыта во всех случаях движения кормушек с кормом кролик начал обходить ширму с приставкой только с левой стороны. Во 2-м опыте приставка была убрана, но животное продолжало обходить ширму только с одной ее стороны. Следовательно, как только задача оказалась слишком трудной для нервной системы, животного, оно перешло на условнорефлекторный способ решения задачи, хотя и менее адекватный (животное подкармливалось только через раз), но более легкий. Однако условнорефлекторный обход ширмы с приставкой оказал влияние и на решение более простой задачи — ширмы без приставки, которую перед этим кролик обходил со стороны направления движения кормушки с кормом; теперь он стал обходить только с одной левой ее стороны.

Однако эти односторонние обходы ширмы без приставки с левой ее стороны продолжались недолго. После 4 движений кормушки направо кролик пошел по направлению движения корма. В следующих 2 опытах он начал обходить ширму почти без ошибок, идя каждый раз в направлении движения кормушки с кормом. Однако такой способ решения задачи оказался все же непосильным для нервной системы этого кролика. В следующих с ним опытах опять начали появляться односторонние обходы ширмы только с одной из ее сторон (теперь направление обходов от опыта к опыту стало меняться, иногда они были преимущественно с левой, иногда с правой ее стороны). Иногда кролик вообще не обегал ширму, а сразу после движения кормушек убегал от ширмы и не подходил к ней. Вместе с тем у животного появились ясные симптомы фобии. Кролик, подбегая к щели ширмы, начинал есть корм не сразу, а сунув морду в щель, вдруг убегал от щели; появился характерный стук задними лапами, свидетельствующий о возбужденном состоянии животного. Существенно, что симптомы фобии и отказы от работы наблюдались в тех опытах, когда кролик обходил ширму со стороны направления движения кормушки с кормом.

В дальнейших опытах у кролика усилилась тенденция к обходу ширмы в основном с какой-либо одной из ее сторон. Иногда в первой половине опыта он обходил ее, например, с правой стороны, в другой половине опыта — с левой. Одновременно с появлением обходов ширмы с одной из ее сторон, т. е. когда кролик перешел с экстраполяционнорефлекторного способа решения предложенной задачи на условнорефлекторный, исчезли и все симптомы фобии.

К р о л и к П ы ш к а. У этого кролика в течение первых двух

опытов с ним наблюдались преимущественно пробежки вдоль ширмы в направлении движения кормушки с кормом. Однако животное ширму не обходило и к кормушке не подходило. Затем начались обходы ширмы в основном с одной (левой) ее стороны. В 6-м опыте кролик при всех 6 движениях кормушек обошел ширму с левой стороны. Однако условнорефлекторный шаблон обхода ширмы с одной ее стороны все же у него не установился. В 10 и 11-м опытах он начал обходить ширму преимущественно со стороны направления движения кормушки с кормом. Тогда животному была предложена более трудная задача — ширма с приставкой. Эта задача оказалась трудной для нервной системы кролика. Наблюдались случайные, беспорядочные обходы ширмы с приставкой с обеих ее сторон, отказы от обхода ширмы вообще, попытки проникнуть через щель ширмы. Было решено испытать на фоне явного затруднения решения этой задачи действие бромистого натрия. Результат опытов оказался весьма показательным.

В опыте (21. I), после того как кролик 5 раз подряд обошел ширму с приставкой с левой стороны, ему ввели 150 мг бромистого натрия. Через 45 мин. после этого опыт был продолжен. Оказалось, что из 6 движений кормушки с кормом за ширмой с приставкой в 5 случаях кролик обошел ее в направлении движения корма.

В следующие дни (24 и 28. I) кролик при движении кормушки с кормом за ширмой с приставкой в 10 случаях из 14 обошел ее со стороны направления движения корма.

Таким образом, однократное введение бромистого натрия оказало положительное влияние на решение трудной для нервной системы задачи — обхода ширмы с приставкой со стороны направления движения корма.

Следующую по трудности задачу (обход ширмы со сложной приставкой) кролик не смог решить. Уже с первого опыта животное начало обходить ширму с одной (правой) ее стороны, независимо от направления движения корма. После 7 опытов, в течение которых кролик обходил ширму в основном с правой стороны, задачу упростили: сложную приставку убрали. Оказалось, что условнорефлекторный обход ширмы с одной правой ее стороны сохранился теперь и при решении задачи с ширмой с приставкой и даже задачи с ширмой без приставки.

После 3-недельного перерыва (с 12. III по 1. IV), во время которого никаких опытов с кроликом не производилось, животное опять начало обходить ширму без приставки со стороны направления движения кормушки с кормом; ширму же с приставкой кролик продолжал обходить только с одной (правой) ее стороны.

Однако обходы ширмы без приставки со стороны направления движения кормушки с кормом продолжались после перерыва всего в течение нескольких опытов. Появилась ясная тенденция

к обходам ширмы с одной (правой) ее стороны. Вместе с тем в опыте 6.V появились первые признаки фобии, выразившиеся в боязни ширмы и щели. С 9.V мы начали двигать кормушку только на левую сторону ширмы. Угашение выработавшегося условно-рефлекторного автоматизма и необходимость решения задачи при помощи экстраполяционных рефлексов оказались трудными для кролика. В опытах 19 и 28.V кролик проявлял ясно выраженную фобию обстановки опыта. Проявлялась боязнь главным образом левой стороны ширмы, именно той стороны, вдоль которой теперь двигался корм. Однако после того, как произошло угашение условнорефлекторного обхода ширмы с правой ее стороны и кролик начал опять обегать ширму со стороны направления движения кормушки с кормом, начала ослабевать и фобия обстановки опыта. Таким образом, переход от условнорефлекторного способа решения задачи к экстраполяционному оказался особенно трудным для уже истощенной предыдущими опытами нервной системы кролика.

Давая общую оценку особенностям нервной деятельности кроликов, выявленным в опытах с ширмой, можно сказать следующее. Экстраполяционнорефлекторный способ нахождения корма выражен у них относительно слабо. Попытки найти пищу,двигающуюся за ширмой, при помощи экстраполяционных рефлексов, проявлявшихся в течение первых опытов, имеют ясную тенденцию к замене условнорефлекторными обходами ширмы. Напряжение нервной системы в результате решения задачи при помощи экстраполяционных рефлексов приводит к появлению симптомов невротического состояния¹.

Опыты с ширмой показали, что у разных видов животных наблюдаются значительные различия в способе нахождения корма, отодвигающегося от щели, через которую подопытное животное получало информацию о направлении движения раздражителя. Для одних видов животных (голуби, утки) эта информация практически не имеет значения для направления его поиска. Наблюдающиеся у некоторых голубей в первых опытах пробежки в направлении движения корма угасают, и у них вырабатываются условнорефлекторные обходы ширмы лишь с одной из ее сторон, независимо от направления движения корма. Отодвигаю-

¹ После того как была написана эта книга, закончились опыты еще с двумя кроликами. Оба они обходили ширму в основном с одной из ее сторон, независимо от направления движения корма. После угашения одностороннего обхода ширмы у одного из кроликов стали наблюдаться правильные обходы ширмы со стороны движения корма. Одновременно появились симптомы нарушения обычного поведения, проявляющиеся в общей заторможенности, «застывании» около щели после отодвигания корма. Однако правильные обходы ширмы вскоре заменились опять ее односторонними обходами. Одновременно исчезли и все симптомы нарушения нормального поведения.

щийся от щели корм приобретает сигнальное значение для обхода ширмы лишь с одной из ее сторон, и этот условный рефлекс приобретает у данных животных стереотипный, автоматизированный характер и с трудом угасает.

Для кур и кроликов получаемая через щель ширмы информация о направлении движения раздражителя имеет уже некоторое значение при выборе направления, поиска пищи. Как среди кур, так и среди кроликов встречались особи, которые использовали полученную информацию для обхода ширмы с той из ее сторон, вдоль которой подвинулся раздражитель. Однако для систематических обходов ширмы со стороны направления движения раздражителя им требовался определенный индивидуальный опыт. Таким образом, отодвигающийся от щели раздражитель может иметь для кур и кроликов не только значение сигнала к условнорефлекторному обходу ширмы с какой-либо одной из ее сторон, но может явиться информацией для животного и о направлении движения. Однако для нервной системы этих животных, видимо, легче использовать получаемую информацию для выработки условнорефлекторного обхода ширмы с одной из ее сторон без учета направления движения раздражителя.

Врановые птицы используют получаемую информацию о направлении движения раздражителя за ширмой для поиска корма. Им почти не нужен индивидуальный опыт для обходов ширмы в направлении движения раздражителя.

Когда же задача усложняется (к ширме приставляется простая или сложная приставка) наблюдаются затруднения в решении задачи. Появляется ясно выраженная тенденция к обходам ширмы с какой-либо одной из ее сторон, без учета направления движения раздражителя. Однако после некоторого индивидуального опыта многие врановые птицы оказываются в состоянии обходить ширму с приставкой и со сложной приставкой со стороны направления движения раздражителя, но эта задача достаточно трудна для их нервной системы: у некоторых особей развивалось невротическое состояние, проявляющееся в виде боязни обстановки опыта.

Проведенное исследование показало определенное взаимоотношение, существующее между условными и экстраполяционными рефлексам. Для обхода ширмы со стороны направления движения корма большинству изученных животных требовался индивидуальный опыт. Только врановые птицы оказались в состоянии обходить ширму со стороны направления движения корма без предварительного индивидуального опыта. Когда же условия опыта были усложнены (ширма с приставкой и ширма со сложной приставкой), и этим птицам (хотя и не всем) требовался индивидуальный опыт.

Огромное значение индивидуального опыта выявилось в опытах с курами. Некоторые из них оказались в состоянии обходить даже ширму со сложной приставкой со стороны иаправления движения корма, но для этого им необходим многонедельный индивидуальный опыт. Однако у тех животных, у которых экстраполяционные рефлексy крайне слабо выражены (например, голуби¹ и утки), и длительный индивидуальный опыт не привел к обходам простой ширмы со стороны направления движения кормушки с кормом.

Условнорефлекторное «обрастание» экстраполяционных рефлексов ясно выявилось в приведенных опытах на тех из наших кур, которые после длительного индивидуального опыта оказались в состоянии обходить ширму со сложной приставкой со стороны направления движения корма. Упрощение стереотипной задачи (открывание обоих выходов в сложной приставке) приводило к увеличению ошибок. Однако такое изменение условий опыта не затрудняет возможность правильных решений задачи у врановых птиц. Эти опыты показывают, что условнорефлекторные компоненты автоматизируют решение задачи в большей степени у тех животных, у которых экстраполяционные рефлексy выражены относительно слабо. При значительном их развитии для адекватного решения задачи животному не требуется большого индивидуального опыта, и ее решение оказывается в меньшей степени условнорефлекторно автоматизированным.

При определенных условиях экстраполяционные и условные рефлексy могут находиться и в антагонизме по отношению друг к другу, т. е. между ними могут наблюдаться отрицательноиндукционные отношения. Животные со слабо выраженными экстраполяционными рефлексами в течение первого, а иногда и второго опыта с ширмой пытаются обходить ее со стороны направления движения кормушки с кормом. Но как только у них вырабатывается односторонний условнорефлекторный обход ширмы, попытки идти в направлении движения кормушки с кормом исчезают. Однако после угашения одностороннего обхода ширмы или после перерыва в работе (в результате которого условнорефлекторная связь ослабевает) экстраполяционные рефлексy снова начинают проявляться: животное пытается обойти ширму со стороны направления движения кормушки с кормом.

Торможение одних рефлексов другими ясно выступает и при усложнении задачи. Если животное, обходящее ширму, и даже ширму с приставкой, со стороны направления движения кормушки с

¹ После того как была написана эта книга, Д. А. Флесс и Г. П. Парфенов провели опыты на 4 голубях. Несмотря на облегчение условий опыта с простой ширмой (недопущение образования односторонних условнорефлекторных обходов и укорочение ширмы), у этих птиц не удалось добиться систематических обходов ширмы со стороны направления движения корма.

кормом, не в состоянии это сделать в опыте с ширмой со сложной приставкой, оно переходит на односторонний ее обход. Однако односторонний обход часто сохраняется и при упрощении задачи: при переходе вновь к опытам с ширмой с приставкой и даже с ширмой без приставок. Нервная система, перейдя с экстраполяционного способа решения задачи на условнорефлекторный, продолжает сохранять его и при решении более легких задач, которые ранее решались при помощи экстраполяционных рефлексов.

Переход к условнорефлекторному способу решения трудной задачи имеет, видимо, биологическое значение. Перенапряжение нервной системы при использовании экстраполяционных рефлексов приводит к развитию невротического состояния, проявляющегося в виде боязни обстановки опыта. Фобия в наших опытах не развивалась, если животное обходило ширму с одной из ее сторон, то есть решало предложенную задачу условнорефлекторным способом.

* * *

Обнаружение большого различия в степени развития экстраполяционных рефлексов у изученных видов животных дает основание предполагать, что этот вид рефлекторной деятельности значительно изменяется в филогенезе.

Исследования по сравнительной физиологии условнорефлекторной деятельности, особенно детально проведенные Л. Г. Ворониным (1957) и его сотрудниками, показали, что основное различие между разными классами животных проявляется не в скорости образования простых условнорефлекторных связей, а в выработке различных форм внутреннего торможения и развитии аналитикосинтетической деятельности.

Можно предположить, что эволюция высшей нервной деятельности шла не только по пути изменения безусловных и условных рефлексов, но и по пути развития экстраполяционных рефлексов, являющихся одним из проявлений способности животных к установлению быстро образующихся ассоциаций между явлениями внешнего мира, находящимися в причинно-следственных отношениях друг по отношению к другу.

Появившись, видимо, на относительно поздних этапах филогенеза, экстраполяционные рефлексy, расширив адаптивные возможности нервной деятельности, развились у позвоночных животных, создавая возможности для адекватных «прогнозирующих» рефлекторных реакций в условиях многообразного изменения внешнего мира.

Говоря о том, что экстраполяционные рефлексy дают воз-

возможность животным «предусматривать» наступление элементарных событий будущего, необходимо указать, что последнее может осуществляться не только при помощи экстраполяционных рефлексов.

«Предусмотрение» наступления событий будущего достигается также при помощи сложной безусловнорефлекторной деятельности. Нередко рефлекторная реакция осуществляется еще до того, как раздражитель пришел в непосредственный контакт с организмом. Дистантное восприятие каких-либо проявлений безусловнорефлекторного раздражителя «предупреждает» животное о его появлении и дает возможность адекватно реагировать на этот раздражитель. Когда темный силуэт хищной птицы появляется над только что вылупившимся птенцом куропатки, последний припадает к земле или прячется. Это — реакция предусмотра возможности наступления события будущего, способность к которой появилась в результате длительного естественного отбора в предшествующих поколениях. Безусловнорефлекторное «предусмотрение» наступления событий будущего явилось важнейшим условием адекватной реакции на те сравнительно немногочисленные раздражители в окружающей среде, которые имеют постоянное биологическое значение для организма.

При помощи условных рефлексов также достигается возможность «предусмотреть» наступление событий будущего. Индифферентные раздражители, совпадающие во времени с действием безусловнорефлекторных раздражителей, приобретают сигнальное значение. Но это происходит только при условии относительно стабильных отношений между действием индифферентных и безусловнорефлекторных раздражителей. В условиях же многообразнейшего изменения окружающей среды животному организму необходимо адекватно реагировать и на многочисленные изменения отношений между раздражителями, не находящимися в стабильных отношениях. Хищник может броситься на свою жертву с разных дистанций, с разной скоростью и с разных сторон. В результате быстро образующихся ассоциаций между хищником (включающим в себя как раздражитель и три указанные переменные) и неподвижной средой преследуемое животное имеет возможность экстраполировать направление движения хищника, уменьшая тем самым возможность быть пойманным.

Использование животными способности к экстраполяции для избежания столкновения с раздражителями, вызывающими оборонительную реакцию, мы наблюдали и в природе. Приведем примеры.

Наблюдение 1. По направлению, перпендикулярному пути бегущей собаки, движется грузовик. Если бы собака продолжала двигаться в том же темпе, она через несколько секунд оказалась бы под колесами автомобиля. Однако собака ускоряет бег

и успевает пробежать место пересечения обоих путей еще до того, как автомобиль достиг его. Как только место пересечения оказывается пройденным, животное снова замедляет движение и бежит с прежней скоростью.

Наблюдение 2. Поперек шоссе, с одной его стороны на другую, перебегает ворона. В это время по шоссе идет машина (скорость—80 км/час). Когда машина подъезжает на 30—40 шагов, ворона, скорость движения которой явно недостаточна для того, чтобы успеть перебежать через шоссе перед машиной, делает несколько взмахов крыльями, перелетает через шоссе в том же направлении и садится на обочину дороги; машина проезжает в 1,5—2 м от птицы.

Таким образом, при помощи экстраполяционных рефлексов, осуществляющихся в результате быстро образующихся ассоциаций между раздражителями и внешней средой, достигается возможность элементарного предвидения наступления события будущего не только в относительно стабильных, «привычных» для животного условиях, но и в среде с многообразными изменениями отношений между раздражителями.

Возникает вопрос, имеются ли какие-либо элементарные анатомофизиологические механизмы, лежащие в основе экстраполяционных рефлексов. Мы полагаем, что в порядке рабочей гипотезы можно высказать по этому поводу некоторые соображения.

Наш фактический материал дает основание предположить, что основное различие между изученными видами животных заключается, во-первых, в различной длительности удержания их нервной системой следов от подействовавших раздражителей и, во-вторых, в использовании этих следов для формирования быстро образующихся ассоциаций и на их основе — экстраполяции направления двигающегося раздражителя.

Современные цитологические исследования указывают на наличие нейронных механизмов удерживающих следы от подействовавших раздражителей. Лоренте де Но (R. Lorente de No, 1951) показал наличие в коре мозга цепей замкнутых колец нейронных связей, благодаря которым не только проводятся импульсы возбуждения по центральной нервной системе, но в результате циркуляции импульсов по замкнутым кольцам обратных связей обеспечивается сохранение состояния возбуждения нейронов мозга после прекращения действия раздражителя. Мы полагаем, что этот физиологический механизм кратковременной, «оперативной» памяти может быть использован нервной системой для удержания следа от подействовавшего раздражителя, что является необходимым условием для осуществления экстраполяционных рефлексов¹.

¹ Значение сохранения эффектов прошлых восприятий для восприятия пространственных изображений подчеркивает О. М. Аттли в статье «Времен-

Для этого типа памяти не нужен многократный предшествующий опыт, который необходим для других типов памяти, например, для долговременной памяти, связанной, по мнению Икклса (I. Eccles, 1953, 1957), с морфологическими изменениями (набуханием) синапса и пресинаптического нервного волокна и лежащей в основе образования условных рефлексов.

Исследование Г. И. Полякова (1956, 1958а, 1958б) показали, что филогенетически наиболее молодые верхние слои коры головного мозга, наиболее прогрессивно развитые у приматов и человека, наряду с увеличением сложности и совершенством нейронов обладают относительно большим числом нейронов с короткими ветвящимися аксонами (звездчатые нейроны), составляющих систему замкнутых колец обратных связей. Эти нейроны и могут составлять морфологическую основу механизма, который может обеспечить возможность удержания следов предшествующих раздражений. Нам кажется вероятным предположение, что эволюция способности к «оперативной» памяти, удерживающей следы от однократно подействовавших раздражителей, и морфологическое усложнение системы нейронных кольцевых обратных связей шли параллельно друг другу.

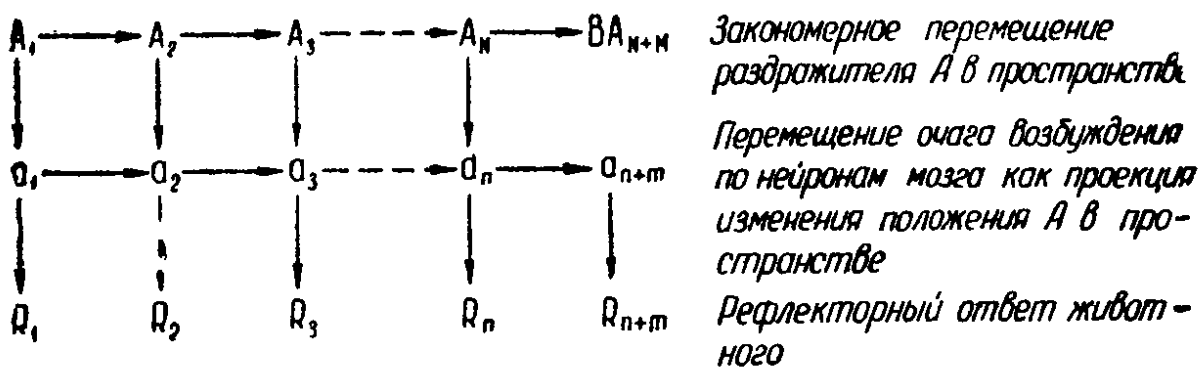
Другая сторона физиологического механизма экстраполяции — это допущение «инерции» пространственного движения раздражительного процесса по нейронам высших отделов мозга¹. Пространственное восприятие объективно существующих отношений между предметами внешнего мира, очевидно, возможно только при отражении этого отношения в нейронных структурах мозга, поэтому при движении раздражителя в пространстве, несомненно, должно происходить и изменение соотношения очага возбуждения, вызванного двигающимся раздражителем, с очагами возбуждения, вызываемыми неподвижными точками пространства. Можно допустить, что очаг возбуждения, вызванный действием двигающегося раздражителя, будет распространяться не только по тем нейронам, которые отражают пространственное отношение двигающегося раздражителя в данный момент, но и по тем, которые пришли бы в возбужденное состояние через какой-то промежуток времени, если бы продолжалось восприятие перемещающегося раздражителя.

Схематически этот процесс можно представить следующим образом. При закономерном движении раздражителя А в каждый достаточно малый отрезок времени в высших отделах центральной

ные и пространственные изображения в машине условной вероятности». Автоматы. Сборник статей под ред. К. Э. Шеннона и Дж. Маккарти, ИЛ., 1956.

¹ Инерция пространственного движения раздражительного процесса, конечно, не идентична свойству нервной системы, носящему название инертности и характеризующему медленность перехода состояния возбуждения в состояние торможения и обратно.

нервной системы будет возникать непрерывный последовательный ряд очагов возбуждения a , являющихся проекцией изменения положения раздражителя в пространстве. Мы допускаем, что начавшееся движение очага возбуждения по нейронам мозга будет продолжаться и после того, как раздражитель A перестал в результате действия помехи B^1 оказывать непосредственное действие на рецепторный аппарат животного. Величина m , на которую переместится очаг возбуждения a и которая зависит также от времени удержания очага возбуждения после того, как подействовала помеха, и будет характеризовать физиологический элемент экстраполяции. Рефлекторный ответ R_{n+m} в этом случае осуществляется, хотя животное (в результате помехи B) не восприняло непосредственно своим рецепторным аппаратом движение раздражителя A в положение $N+M$.



Под термином «инерция» раздражительного процесса мы не подразумеваем какого-либо особого физиологического явления. Очевидно, в ее основе лежит иррадиация раздражительного процесса, имеющего лишь определенную направленность. Направление движения возбуждения обуславливается той ассоциацией, которая устанавливается между направлением раздражителя и той средой, в которой происходит движение. Ассоциация устанавливается за тот отрезок времени, в течение которого движение раздражителя A из положения I в положение N воспринимается рецепторами животного, а ее следствие — экстраполяция — возможна до тех пор, пока возникшая ассоциативная связь удерживается механизмом «оперативной» памяти.

Как показали проведенные опыты, разные животные способны образовывать различные по своей сложности ассоциации.

У голубей при движении раздражителя A из положения I в положение N образуется ассоциация с путем $I-N$. Они, как правило, после исчезновения раздражителя за помехой B , идут обратно по этому пути (опыты с коридором и платформой).

У уток, кур и кроликов образуется ассоциация раздражителя

¹ Помеха B — ширма, коридор, крыша, закрывающая корм,двигающийся на платформе в наших опытах, т. е. любое условие, мешающее в какой-то момент воспринимать движение раздражителя A .

A с помехой *B*, за которую он переместился. Они ищут корм в основном около помехи *B*.

У врановых птиц образуется ассоциация раздражителя *A* не только с помехой *B*, но и с направлением движения раздражителя, поэтому они производят поиск раздражителя не только в месте его исчезновения за помехой *B*, но и в направлении его движения из *N* в *M*.

Вопрос о способности животных к экстраполяции является частью более общих вопросов — образования ассоциаций между раздражителями, находящимися в причинно-следственных отношениях, и способности нервной системы к «перенесению» индивидуального опыта, приобретенного в одних условиях, в другие. В случае экстраполяции перед нами также своеобразное перенесение индивидуального опыта из одной ситуации в другую. Некоторые животные способны использовать информацию о движении раздражителя, которую они получают до того, как помеха препятствует дальнейшему его восприятию, и после того, как раздражитель перестал непосредственно восприниматься рецепторами. Это, конечно, также перенесение индивидуального опыта, но опыта чрезвычайно краткого. Использование такого краткого индивидуального опыта для адекватной рефлекторной реакции осуществляется, очевидно, на основе быстро образующихся ассоциаций, которые устанавливаются между направлением движения раздражителя и внешней средой.

Приведенный в настоящей главе экспериментальный материал показал, что в сложном и многообразном поведении животных удастся вычленить относительно элементарные реакции поведения — экстраполяционные рефлексы, рассматриваемые нами в качестве одних из существенных элементов рассудочной деятельности. Эти рефлексы могут быть оценены и сравнены по определенным количественным показателям, а также отграничены от других рефлекторных реакций высших отделов нервной системы, что дает возможность изучать взаимодействие экстраполяционных рефлексов с другими формами рефлекторной деятельности и в первую очередь с условнорефлекторной.

Проведенное исследование показывает, что количественное соотношение в степени выраженности экстраполяционных и условных рефлексов является важным условием в определении того пути, по которому пойдет формирование акта поведения животного, приспособляющегося к многообразным и быстро меняющимся условиям внешнего мира.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей книге развивались три основные идеи. Во первых, что основа поведения является рефлекторной, т. е. детерминированной, и что при помощи элементарных физиологических явлений — рефлексов, интегрирующихся в более сложные комплексы, можно объяснить различные стороны поведения животных, включая и такие, которые следует рассматривать как элементарные рассудочные.

Во-вторых, что основные свойства нервной системы, прежде всего ее возбудимость и сила, являются важнейшими факторами формирования поведения животных как в норме, так и патологии.

В третьих, что перевозбужденное состояние мозга в результате перегрузки афферентными импульсами может явиться причиной многих тяжелых патологий, некоторые из которых оканчиваются смертельным исходом.

Изучение актов поведения более сложных, чем элементарные рефлексы, исследуемые обычно в лабораторных условиях, показало, что их формирование происходит в результате теснейшего взаимодействия врожденных и индивидуальноприобретенных компонентов поведения. Однако соотношение тех и других не оказывается при этом строго детерминированным. Одни и те же акты поведения, названные нами унитарными реакциями, и их более сложные комплексы — биологические формы поведения, могут формироваться под ведущим влиянием как индивидуальноприобретенных, так и врожденных компонентов. Между этими крайними путями существует непрерывный ряд переходов, в которых результаты влияния внешних и внутренних условий переплетаются в различных соотношениях. Проведенное нами параллельно изучение роли наследственных и индивидуальноприобретенных компонентов в формировании унитарных реакций и биологических форм поведения животных показало, что едва ли можно говорить о наследовании акта поведения. Правильнее говорить о наследовании лишь его безусловнорефлекторного компонента и о большей или меньшей роли врожденных факторов в формировании того или другого акта поведения.

Выделение определенных уровней интеграции рефлекторной деятельности нервной системы — унитарных реакций и биологических форм поведения — может облегчить рассмотрение некоторых сторон эволюции поведения (Крушинский, 1944, 1948).

Общая тенденция в эволюции направлена, безусловно, к достижению максимальной пластичности, гибкости шаблонного акта поведения, приспособляющего животное к тем разнообразным условиям, с которыми оно сталкивается в каждый момент своего существования.

Однако в эволюции происходит, несомненно, и диаметрально противоположный процесс — увеличение удельного веса врожденных компонентов в реакциях поведения, формирующихся вначале преимущественно под влиянием индивидуального опыта животного. Это должно происходить в тех случаях, когда в течение многих поколений у представителей того или другого вида образуется определенный шаблонный индивидуальноприобретенный навык, имеющий постоянное биологическое значение для данного вида. Неминуемо начавшийся при этом отбор на его прочность и быстроту его образования поведет к относительному увеличению веса врожденных рефлексов в формировании этого навыка, что внешне будет выглядеть как наследственное «фиксирование» индивидуальноприобретенного навыка, его постоянное превращение во врожденный, инстинктивный акт поведения¹.

Поражающая нас «целесообразность», приспособленность врожденных инстинктивных актов поведения к тем условиям, в которых живет животное, делается понятной, если рассматривать ее как эволюционирующую по пути, проложенному индивидуальным опытом животного. Все многообразные «пробы и ошибки», посредством которых каждое животное наилучшим образом приспособляется к условиям жизни, выявляя при этом для действия отбора наследственную специфику своей нервной деятельности, могут оказывать тем самым формирующее влияние и на поведение потомков. Таким образом, хотя между индивидуальноприобретенными и врожденными актами поведения и имеется глубокая качественная разница, однако превращение в ходе эволюции врожденного поведения в индивидуальноприобретенное и обратно может идти по пути чисто количественных изменений. Возможность эволюции соотношения врожденных и индивидуальноприобретенных компонентов, принимающих участие в формировании унитарной реакции, указывает на необходимость допущения

¹ Иллюстрацией этому может служить пример с вышеуказанным «экипажным» поведением собак, описанный Килером и Тримбле (Keller, Trimble, 1940), когда длительный отбор среди далматских собак, направленный на хорошую обучаемость специфическому акту поведения — бежать под экипажем, — привел к тому, что современные представители этой породы собак имеют врожденное стремление бежать под экипажем.

наличия непрерывных переходов между врожденным и индивидуальноприобретенным поведением.

Проведенный экспериментальный анализ оборонительного и аппортировочного поведения у собак показал на этих примерах те пути, по которым осуществляется формирование актов поведения у животных и проиллюстрировал существование такой непрерывности ¹.

Таким образом, введение понятия унитарной реакции дает возможность не только охарактеризовать элементарный акт поведения животного и дать общую схему относительной роли врожденных и индивидуальноприобретенных компонентов при его формировании, но может помочь выяснению некоторых вопросов эволюционной и сравнительной физиологии нервной системы, которые успешно развиваются в нашей стране Л. А. Орбели, (1945, 1958), Х. С. Коштоянцем (1951, 1957), Л. Г. Ворониным (1958), Д. А. Бирюковым (1958), А. Д. Слонимом (1958) и др. и приобретают в настоящее время все большее и большее значение.

Разбираемые в настоящей книге вопросы имеют самое непосредственное отношение к проблеме инстинкта.

Ч. Дарвин дал четкое для своего времени определение инстинкту: «Такой акт, который может быть выполнен нами лишь после некоторого опыта, будучи выполняем животным, особенно очень молодым, без предварительного опыта, или одинаково многими особями, без знания с их стороны цели, с которой он производится, обыкновенно называют инстинктом» ².

И. П. Павлов указывал, что инстинкты не являются каким-либо особенным свойством поведения животных, а представляют собой сложные цепи врожденных, безусловных рефлексов. Однако это положение о безусловнорефлекторной природе инстинкта, совершенно правильно сформулированное Павловым, не исчерпывает всей сложности явления. Основная трудность выделения инстинктивных актов поведения заключается в том, что практически

¹ Хорошей иллюстрацией этому может служить также формирование реакции птенцов на свою мать. Изучая формирование птенцового поведения, Лоренц (Lorenz, 1935) показал, что реакция крякового утенка на свою мать оказывается строго наследственно зафиксированной. Основным специфическим признаком кряковой утки, на который (и только на который) реагирует утенок, является ее манера крякания. Совершенно иначе обстоит дело с реакцией на свою мать у серого гусеика. Его реакция поведения неспецифична и обусловлена только индивидуальным опытом. Выведенный под любой птицей, он «признает» ее за свою мать. И не только птица, но любой движущийся предмет, попавшийся первым на глаза вылупившемуся гусенку, воспринимается им как «мать», и он уже не обращает внимания на своих настоящих родителей. Между этими крайними случаями формирования данного поведения у разных видов птиц существуют непрерывные количественные переходы с различным соотношением врожденных и индивидуальноприобретенных компонентов поведения.

² Ч. Д а р в и н. Инстинкт и заметки об инстинкте. Соч., т. 3, Биомедгиз. 1938, стр. 160.

невозможно провести границу между актами поведения, формирующимися с преобладающим участием врожденных, безусловно-рефлекторных или индивидуальноприобретенных компонентов.

Если мы, например, с этой точки зрения рассмотрим такой акт поведения, как стойка подружейной собаки над дичью, то его трудно определить как инстинкт. Конечно, в выполнении этого акта врожденные, безусловно-рефлекторные компоненты играют чрезвычайно большую роль. Так, Ч. Дарвин указывал, что щенки часто делают стойки без всякого предварительного обучения. Однако в то же время каждая подружейная собака должна обязательно иметь индивидуальный опыт (причем у разных собак он бывает чрезвычайно различным) прежде, чем она начнет отыскивать и делать твердые стойки по определенному виду дичи.

Но есть, конечно, акты поведения, в формировании которых индивидуальный опыт практически не играет никакой роли. Дарвин справедливо указывает, что голубей породы турман никто не научил бы вертеться в воздухе. «Никто не подумал бы учить, да, вероятно, и не выучил бы турмана кувыркаться в воздухе, движение, которое, как я могу засвидетельствовать, совершается и молодыми птицами, никогда не видавшими кувыркающегося голубя».

Мы считаем, что проведенный анализ дает основание рассматривать инстинкты не просто как врожденное безусловно-рефлекторное поведение, а как акты поведения, формирующиеся при большем удельном весе врожденных компонентов, однако обычно с участием индивидуального опыта. При этом условно-рефлекторный компонент приспособливает поведение животного к конкретным условиям его существования и тем самым видоизменяет проявление врожденных безусловно-рефлекторных компонентов поведения.

Таким образом, те унитарные реакции и биологические формы поведения, в формировании которых преобладают врожденные безусловно-рефлекторные компоненты, могут быть определены как инстинктивные акты поведения. Унитарные реакции и их более сложные комплексы — биологические формы поведения, в которых преобладают индивидуальноприобретенные компоненты, очевидно, являются теми актами поведения, которые принято называть навыками.

Следовательно, между инстинктом и навыком, каждый из которых формируется в результате взаимодействия индивидуальноприобретенных и врожденных рефлексов, имеется непрерывный ряд переходов, и основным критерием их различия является

соотношение условных и безусловных рефлексов, принимающих участие в их образовании. Мы надеемся, что проведенный нами анализ поможет уточнить одну из сторон важного для всей проблемы поведения вопроса о том, что такое инстинкт.

При изучении поведения животных нами было показано, что повышенная возбудимость нервной системы является чрезвычайно благоприятным фоном, на котором наиболее легко вырабатывается ряд индивидуальноприобретенных навыков и наиболее ярко проявляются отдельные акты поведения животного. Изменение возбудимости нервной системы при эндокринных сдвигах (например, гипер- и гипотиреоз) также оказывает влияние на формирование поведения животного.

Другим функциональным свойством нервной системы, в значительной степени определяющим реакции поведения животного, является сила нервной системы. Значение индивидуальных различий в этом свойстве нервной деятельности особенно ясно выступает тогда, когда животное попадает в условия большой физиологической нагрузки. В этих условиях организм, обладающий сильной нервной системой, путем более быстрой выработки индивидуальноприобретенных навыков скорее приспособляется к окружающей его среде. Сила нервной системы находится также в зависимости от половых желез. Мужской половой гормон повышает функциональный предел работоспособности нервной системы.

Собранный нами материал показывает значение выделенных И. П. Павловым основных типологических свойств нервной системы в поведении собак не только в лабораторных условиях, но и в разнообразной жизненной обстановке.

Необходимо отметить, что нам (Крушинский, 1946 г; 1946 д) удалось установить некоторую зависимость между конституциональными особенностями строения тела собак и типологическими свойствами нервной деятельности.

Мы делили собак по конституциональным особенностям строения их тела, исходя из схемы, предложенной А. А. Малиновским (1935, 1945) для человека, переработав ее применительно к собакам. Проведенное исследование на значительном числе собак (243 особи) с применением статистической обработки материала дает основание для объективной оценки существующих связей между различными типами строения тела и особенностями поведения собак. В общей форме можно сказать, что «атлетичные» и «широкотелые» типы строения тела собак связаны с тенденцией к большей силе и меньшей возбудимости нервной системы. И, наоборот, «изящное» и «узкотелое» строение тела собак связано с некоторой тенденцией к повышенной возбудимости и слабости нервной системы. Учитывая, что условия формирования строения тела человека и собак весьма различны, тем не менее интересно

отметить, что Я. Я. Рогинский (1937) также обнаружил у церебрального типа строения тела человека (соответствующего «изящному» типу собак) большую слабость нервной системы, чем у людей других типов строения тела.

Степень возбудимости и сила нервной системы, существенно влияющие на формирование нормального поведения животных, оказываются важнейшими факторами и при возникновении различных патологических нарушений нервной деятельности.

Проведенные исследования показали, что у крыс с повышенной возбудимостью и слабостью тормозного процесса при действии сильного звукового раздражителя развивается резкое возбуждение мозга, которое может привести к ряду тяжелых последствий: судорожному эпилептиформному припадку, каталептоидному состоянию, навязчивому тикообразному гиперкинезу, острым нарушениям кровообращения мозга с атонией капилляров и кровоизлияниями.

Было показано, что нервная система имеет замечательный механизм «двойного обеспечения» для борьбы с этим патологическим возбуждением. Активное торможение, прерывающее начавшееся возбуждение, является «первой линией обороны». Однако это торможение не стойко и скоро истощается, а на смену ему приходит запредельное парабиотическое торможение—«вторая линия обороны» нервной системы,— которое не только предотвращает дальнейшее повышение возбудимости нервных клеток, но и активно снижает ее. Усиливающееся возбуждение мозга, приводя к углублению запредельного, парабиотического торможения, снижает тем самым это возбуждение. Проведенные исследования (Крушинский, Коржов, Молодкина, 1958) дают основание предполагать, что в основе терапевтического влияния электрошока может лежать тот же механизм. Электрошок, вызывая резкое возбуждение мозга, усиливает парабиотическое торможение, которое приводит к снижению возбудимости мозга.

Мы полагаем, что резкое возбуждение с длительной инерцией, развивающееся под влиянием внешних раздражителей, сходное с тем феноменом, который был описан Н. Е. Введенским (1912) под термином «истеризис», является важнейшим физиологическим механизмом, лежащим в основе многих нарушений нервной деятельности.

Резкое возбуждение нейронов мозга под влиянием чрезмерного количества афферентных импульсов может привести к развитию шока с явлениями острого нарушения кровообращения и смертельными кровоизлияниями в головной мозг. На роль первичного возбуждения мозга в происхождении шока указывает Л. А. Корейша (1955, 1957), показавший, что в результате сверхсильного раздражения больших полушарий, вне зависимости от места при-

ложения раздражающего агента, наступает общее расстройство кровообращения, начинающееся со спазма сосудов и повышения кровяного давления, переходящего затем в расширение капилляров и прекапилляров. При этом нарушается проницаемость сосудистых стенок и происходят кровоизлияния в результате диapedеза.

В литературе часто высказывается представление, что в основе шока лежит запредельное торможение, распространяющееся не только на кору, но и на стволовой отдел мозга с его сосудодвигательными центрами. Так, например, И. Р. Петров (1956) пишет, что при шоке «запредельное торможение возникает сначала в коре больших полушарий, в дальнейшем иррадирует на подкорковые отделы головного мозга, в частности, развивается в сосудодвигательных центрах».

Наш экспериментальный материал скорее указывает на то, что, напротив, пока существует запредельное охранительное торможение, шок не развивается. Шок развивается именно тогда, когда во время возбужденного состояния защитные тормозные функции нервной системы оказываются недостаточными, чтобы противостоять резкому возбуждению нейронов. То заторможенное состояние, которое наблюдается во время шока, видимо, надо рассматривать как вторичное явление, возникающее в результате острого нарушения кровообращения мозга, падения кровяного давления, снижения температуры тела и других тяжелых функциональных нарушений.

Проблема повышенной проницаемости сосудов и геморрагий при нейрогенном шоке имеет, несомненно, серьезное практическое значение, так как геморрагии в различные органы нередко осложняют картину ранения и справедливо рассматриваются (Ахутин, 1945) как последствия нервного шока.

Говоря о значении нервной травмы при развитии различных патологий, нельзя, однако, преувеличивать ее роль и рассматривать как причину, способствующую развитию любых патологических процессов. Так, мы исследовали влияние возбужденного состояния мозга на развитие злокачественных опухолей (Крушинский, Молодкина, Пригожина и Шабад, 1954). Проведенное исследование показало, что индуцируемые опухоли (в качестве канцерогена использовался, 9, 10-диметил-1,2-бензантрацен) развиваются с одинаковой частотой у нетравмируемых и травмируемых звуковым раздражителем крыс.

Результаты, полученные при изучении физиологических механизмов, возбужденного состояния, вызванного действием звукового раздражителя, могут иметь значение при решении некоторых практических вопросов.

В 1952 г. для предотвращения эпилептических припадков у человека в клиниках начали применять препарат, предложенный проф. М. Я. Серейским. Физиологическое изучение противо-

судорожного действия этого препарата, проведенное нами на экспериментальной модели — рефлекторной эпилепсии у крыс, — показало, что присутствие в смеси кофеина ухудшает противоэпилептическое действие препарата (Крушинский, Серейский, Пушкарская и Федорова, 1955). Этого и следовало ожидать, так как кофеин, повышая возбудимость нервной системы, должен был усиливать и интенсивность судорожных припадков. Соответственно с этим в рекомендованном противоэпилептическом препарате доза кофеина была значительно уменьшена (до 0,02—0,15)¹ и в такой прописи рекомендована клинике. В настоящее время в нашей лаборатории проводятся исследования по усилению действия указанного противоэпилептического препарата.

Проведенные нами исследования (Крушинский, Пушкарская и Молодкина, 1953) указывают также на необходимость осторожного использования больших доз кофеина, увеличивающих тяжесть нейrogenного шока.

Другой пример, который, как мы полагаем, может иметь определенный практический интерес, — это проведенное нами (Крушинский и Молодкина, 1949, 1957) исследование, показавшее, что нарушения целостности позвоночника с последующими гемorragиями (являющимися нередкими последствиями шоковой терапии), при судорожном припадке у крыс являются прямым следствием недостатка в пище кальция.

На необходимость осторожного подхода при применении больших доз витаминов С и Р указывают исследования Д. А. Флесса, показавшие, что введение этих витаминов в дозах 30—120 мг/кг в день в течение 2—3 недель не только не предохраняет крыс от развития шоково-гемorragических состояний при длительном звуковом раздражении, а, наоборот, значительно увеличивают процент смертельных исходов.

Во Франции в лаборатории акустической физиологии Бюснель и Леман (Lehmann A. et Busnel R., 1959) успешно используют звуковые судорожные припадки у мышей для испытания различных нейроплегических и седативных средств (Busnel R., Lehmann A. et Busnel M., 1958). Эти исследования наряду с другими модельными опытами на животных способствовали внедрению в клинику нервно-психических заболеваний ряда новейших эффективных фармакологических препаратов (мепробанат, карбамаат метилпентинола, бенактизин и др.). С другой стороны, было также показано, что широко используемый в клинике как эффективное успокаивающее средство резерпин усиливает судорожные припадки, вызванные звуковым раздражителем.

¹ Полное исключение кофеина М. Я. Серейский считал нерациональным, полагая, что небольшая его доза в препарате необходима для рассеивания гипнотического состояния, развивающегося у пациента в результате приема бромурала и люминала, входящих в состав препарата.

электротоком, введением камфоры и кардиазола. В то же время при сочетании лечения резерпином и электрошоком в клинике отмечались смертельные случаи.

Таким образом, предварительное испытание действия различных фармакологических препаратов на припадки рефлекторной (звуковой) эпилепсии крыс и мышей является одним из методов, который может помочь выяснению сравнительной эффективности этих средств и в некоторых случаях указать на необходимость соблюдения осторожности при их использовании.

В заключение вернемся к вопросу о различных уровнях интеграции сложных форм поведения.

Проведенное исследование поведения животных позволило выделить рефлексы, которые были названы нами экстраполяционными. Эти рефлексы, формирующиеся, видимо, на основе быстро образующихся ассоциаций между направлением движения раздражителя и внешней средой, играют, несомненно, существенную роль в формировании того уровня поведения животных, которое может быть охарактеризовано как простейшее рассудочное.

«Интеллектуальной», или «рассудочной», деятельностью мы считаем такую рефлекторную деятельность высших отделов нервной системы, которая включает в себя в простейшем случае по меньшей мере следующие акты.

1. Вычленение из всего многообразия раздражителей окружающей среды тех, которые в данный момент имеют определенное биологическое значение для животного.

2. Быстрое образование ассоциаций между раздражителями, находящимися в причинно-следственных отношениях.

3. Экстраполяция на основе образующихся ассоциаций, последующих изменений отношений между раздражителями.

Оперирование отражениями конкретных явлений внешнего мира в процессе изменения отношений между ними и экстраполяция направления этого изменения должны повысить приспособительные возможности животного.

Экстраполяционные рефлексы, несомненно, могут входить в качестве компонентов в интегрированные рефлекторные комплексы — унитарные реакции и биологические формы поведения, повышая тем самым их адаптивное значение. Проведенное исследование показывает, что животные обладают способностью к установлению некоторых причинно-следственных отношений между раздражителями внешнего мира и используют полученную информацию для приспособления к многообразным, постоянно меняющимся условиям внешней среды. Это позволяет говорить о наличии у них зачатков рассудочной деятельности, явившихся, видимо, той физиологической основой, на которой в дальнейшей эволюции под влия-

нием социальных и трудовых отношений сформировался человеческий ум.

Чрезвычайно развитая у человека способность к установлению причинно-следственных отношений между явлениями внешнего мира развилась, надо полагать, из того вида ассоциаций у животных, которые лежат в основе улавливания простейших причинно-следственных отношений.

Мы исходили из того, что в основе рассудочной деятельности животных лежат чисто физиологические процессы, всецело подлежащие объективному изучению. Надеемся, что проведенный нами анализ формирования поведения животных лишней раз подтвердит, что даже сложные интегрированные формы поведения осуществляются в конечном счете по рефлекторному принципу.

Как указывал И. М. Сеченов, *«вопрос о том, происходят ли все психические деятельности по типу рефлексов или нет, решается с общей точки зрения утвердительно, если можно доказать, что исходные формы, из которых вырастает вся психическая жизнь, представляют акты, совершающиеся по этому типу, и что природа процессов не извращается и во все последующие фазы психического развития»*¹.

¹ И. М. Сеченов. Избр. труды. Изд-во ВИЭМ, М., 1935, стр. 258.

ЛИТЕРАТУРА

- А да м е ц Л. Общая зоотехния. Сельхозгиз, М.—Л., 1930.
- А з и м о в Г. И. Условнорефлекторная деятельность тиреоидэктомированного животного. Журн. exper. биол. и мед., 1927, т. VIII, № 19.
- А к и м о в Н. Е. Значение половой дифференциации в приобретении навыков у белых крыс. Пробл. соврем. психол., 1928, т. III.
- А к и м о в Н. Е. Значение половой дифференциации в приобретении навыков у крыс. Пробл. соврем. психол., 1930, т. VI.
- А л е к с е е в а И. А. Условные рефлексы на многокомпонентный цепной раздражитель в условиях свободной двигательной деятельности собаки. Журн. высшей нервной деятельности, 1956, т. VI, вып. 4.
- А л е к с е е в а Т. Т. Случай стойкого изменения характера условной двигательной реакции собак в условиях активно-двигательного выбора. Проблемы высшей нервной деятельности (под ред. П. К. Анохина). Изд-во АМН СССР, М., 1949.
- А л ь б и ц к и й П. А. Об обратном действии или «последействии» углекислоты и о биологическом действии CO_2 , обычно содержащейся в организме. Изв. Военно-мед. акад., 1911, т. 22—23.
- А н д р е е в Л. А. Руководство по подготовке специалистов служебного собаководства. Сельхозгиз, М., 1939.
- А н д р е е в Л. А. и P u g s l e y L. Влияние гормона паращитовидных желез и витамина D на высшую нервную деятельность собак. Физиол. журн. СССР, 1935, т. XVIII, вып. 1.
- А н н ч к о в Н. Н. Об изучении болезней путем создания их экспериментальных моделей. Общее собрание АН СССР, посвящ 30-летию Великой Октябрьской социалистической революции. М.—Л., 1948.
- А н о х и н П. К. Изучение динамики высшей нервной деятельности. I Активный секреторнодвигательный метод изучения высшей нервной деятельности. Нижегород. мед. журн., 1932, № 7—8.
- А н о х и н П. К. Проблема центра и периферии в современной физиологии нервной деятельности. Сб. работ. Проблема центра и периферии в физиологии нервной деятельности. Горький, 1935.
- А н о х и н П. К. От Декарта до Павлова. Медгиз, М., 1945.
- А н о х и н П. К. О физиологическом субстрате сигнальных реакций. Журн. высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова, 1957, т. VII, вып. 1.
- А н о х и н П. К. и С т р е ж Е. Изучение динамики высшей нервной деятельности. Сообщ. III. Нарушение активного выбора в результате замены безусловного стимула. Физиол. журн. СССР, 1933, т. XVI, № 2.
- А н о х и н П. К. и С т р е ж Е. Изучение динамики высшей нервной деятельности. Сообщение VI. Характеристика рецептивной функции коры больших полушарий в момент действия безусловного раздражителя. Физиол. журн. СССР, 1934, т. XVII, вып. 6.

Анохин П. К., Шумилина Н., Анохина А. и др. Функциональная система как основа интеграции нервных процессов в эмбриогенезе. VI Всесоюзный съезд физиологов, биохимиков и фармакологов. Сб. докл., 1937.

Аптер И. М. Экспериментальные невроты в двигательной сфере у собак в станке и в естественном эксперименте. Докт. дис., Харьков, 1952.

Артемьев Е. И. Влияние кастрации на высшую нервную деятельность собак-самок. Тр. Горьк. пед. ин-та, 1939, т. 4.

Архангельский В. М. Влияние трансплантации семенников на высшую условнорефлекторную нервную деятельность собак. Днепропетровский мед. журн., 1927, вып. 5—6.

Архангельский В. М. Условные рефлексы у кастратов (собак) Русск. физиол. журн., 1931, т. XIV, № 2—3.

Архангельский В. М. О влиянии гормонов половых желез на работу коры больших полушарий у собак. Научн. зап. Днепропетровск. ун-та, 1937, т. I.

Архангельский В. М. О влиянии щитовидной железы на процессы возбуждения и торможения в коре больших полушарий. Физиол. журн. СССР, 1941, т. XXX, вып. 1.

Аттли О. М. Временные и пространственные изображения в машине условной вероятности. Автоматы. Сб. статей. ИЛ, М., 1956.

Ахути М. Н. Предисловие Тр. группы № 1 по изучению шока, 1945.

Бам Л. А. Влияние хлористого кальция на высшую нервную деятельность собаки. Физиол. журн. СССР, 1939, т. XXVII, № 6.

Баранов В. Г., Сперанская Е. Н., Тендлер Д. С. Влияние малых доз тиреоидина на высшую нервную деятельность собак. Тез. докл. на общ. сессии Всесоюзн. и Украин. ин-тов эксперимент. эндокринологии, 1954.

Батуренко Т. И. Пептонный шок при нарушенной функции щитовидной железы. Бюл. Днепропетровского мед. ин-та, 1940, вып. 2.

Батуренко Т. И. Пептонный шок при нарушенной функции щитовидной железы. Фармакол. и токсикол., 1941, т. 4, вып. 3.

Беличенко А. В. Материалы к познанию природы образования травматического шока. Докт. дис., Курск, 1953.

Бериташвили И. С. Сравнительное изучение индивидуального поведения высших позвоночных животных. Вестн. АН СССР, 1939, № 10.

Беритов И. С. Индивидуально-приобретенная деятельность центральной нервной системы. Тифлис, 1932.

Беритов И. С. Об основных формах нервной и психонервной деятельности. Изд. АН СССР. М.—Л., 1947.

Бехтерев В. М. Общие основы рефлексологии человека. Госиздат, М.—Л., 1928.

Бирюков Д. А. О роли и задачах сравнительной физиологии и патологии высшей нервной деятельности в медицине. В кн. «Эволюция функций нервной системы». Медгиз, Л., 1958.

Боголепов Н. К. Коматозные состояния (клиника и лечение). Медгиз, М., 1950.

Богоявленская Н. В. Система свертывания крови и кровоизлияние в мозг под влиянием нервной травмы. Бюл. эксперимент. биол. и мед., 1957, т. XLIV, № 9.

Богоявленская Н. В. Роль нервной системы в регуляции механизма свертывания крови. Усп. совр. биол., 1958, т. XLV, вып. 1.

Болотова Т. И. Нарушение проницаемости сосудов при базедовой болезни. В кн. «Очерки по сосудистой проницаемости». Медгиз, М., 1956.

Брейзье М. Электрическая активность нервной системы. ИЛ, М., 1955.

Бурденко Н. Н. и Смирнова Л. Г. Адреналовый синдром шокового состояния. В кн. «Шок» (Труды конференции по проблеме шока). Киев, 1938.

Буреш Я. Внешнее торможение рефлекторной эпилепсии у крысы и у мыши. Чехословацкая физиол., 1953, т. 2, № 1.

Буреш Я. Влияние выключения анализаторов на судорожную готовность у крысы и мыши. Чехословацкая физиол., 1953 а, т. 2, № 3.

Буреш Я. Влияние общего снижения температуры тела на судорожную готовность к рефлекторной эпилепсии у крыс и мышей. Чехословацкая физиол. 1953 б, т. 2, № 4.

Вагнер В. А. Биологические основания сравнительной психологии, тт. I, II, СПб, 1910—1913.

Вагнер В. А. Возникновение и развитие психических способностей. Вып. III. От рефлексов до инстинктов, Л., 1925.

Вальков А. Опыт изучения высшей нервной деятельности тиреоидэктомированных щенков Сб., посвящ. семидесятилетию акад. Павлова И. П., 1925.

Ван Бинь. Условные рефлексы при некоторых функциональных и органических повреждениях коры головного мозга. Канд. дис., М., 1958.

Васильев Ю. А. К механизму парфеновской реакции. Русск. физиол. журн., 1924, т. VI, вып. 4, 5, 6.

Васильев Б. А. Физиологический анализ некоторых форм птенцового поведения. Докт. дис., Л. 1941.

Васильева В. М. Изменение электрической активности коркового отдела двигательного анализатора у белых крыс во время рефлекторного эпилептиформного припадка. Бюл. exper. биол. и мед., 1957, № 1.

Введенский Н. Е. О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе. Собр. соч., т. II, 1934.

Введенский Н. Е. Возбуждение, торможение и наркоз. Собр. соч., т. IV, 1935.

Ветюков И. А. К вопросу об экспериментальном неврозе у собак. Тр. Физиол. научн. ин-та ЛГУ, 1936, № 17.

Волохов А. А. Закономерности онтогенеза нервной деятельности. Изд. АН СССР, М.—Л., 1951.

Воронин Л. Г. Против антипавловской концепции акад. Бериташвили. Физиол. журн., 1951, т. XXXVII, № 3.

Воронин Л. Г. Анализ и синтез сложных раздражителей у высших животных. Медгиз., Л., 1952.

Воронин Л. Г. Условный рефлекс — всеобщее приспособительное явление в животном мире. Изд. «Знание», 1954.

Воронин Л. Г. Лекции по сравнительной физиологии высшей нервной деятельности. Изд. МГУ, 1957.

Воронин Л. Г. К вопросу об общем и специфическом в филогенезе высшей нервной деятельности. В кн. «Эволюция функций нервной системы» под редакцией Д. А. Бирюкова. Медгиз, Л. 1958.

Выржиковский С. Н. Тормозный, слабый тип нервной системы. Тр. Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 1928, т. III, вып. 1.

Выржиковский С. Н. К вопросу о так называемом первичном рефлексе биологической осторожности. Совещание по пробл. высшей нервной деятельности, в связи с первой годовщиной со дня смерти акад. И. П. Павлова, 1937.

Выржиковский С. Н. и Майоров Ф. П. Материалы к вопросу о влиянии воспитания на склад высшей нервной деятельности у собак. Тр. Физиол. лаб. акад. И. П. Павлова, 1933, т. V.

Геккер Э. И. Влияние имплантации яичников на условнорефлекторную деятельность собак-самок. Казанский медицинский журнал, 1931, № 4—5.

Глассон Б. и Шумлина Н. Изучение динамики высшей нервной деятельности. Сообщ. 1. Переделка двигательных условных рефлексов при неизменяемом безусловном подкреплении. Физиол. журн. СССР, 1941, т. XXX, вып. 4.

Гунин В. И. Механизм действия тиоцианата алюминия и калия и тиоурацила на высшую нервную деятельность и щитовидную железу собаки. Сб.

работ II Всесоюзн. конфер. научн. студ. об-в мед., фармацевт. и стоматол-ин-тов, 1952.

Гусельникова К. Г., Крушинская Н. Л. Об изменениях биоэлектрической активности некоторых отделов мозжечка и двигательной области коры при звуковом эпилептиформном припадке. Науч. докл. высш. школы, биол. науки, 1958, № 2.

Гусельникова К. Г. Некоторые данные о механизме эпилептиформного звукового припадка у крыс. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 1959, № 1.

Давиденков С. Н. Эволюционно-генетические проблемы в невропатологии. Л., 1947.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение избранных пород в борьбе за жизнь. Перевод К. Тимирязева. СПб., 1896.

Дарвин Ч. Инстинкт и заметки об инстинкте. Соч., т. 3, Биомедгиз, 1938.

Доброхотова Л. П. Влияние метилтиоурацила на шоково-геморрагические состояния, развивающиеся под влиянием нервной травмы. ДАН СССР, 1957, т. 114, № 6.

Доброхотова Л. П. Влияние гипертиреозидизации на функциональное состояние центральной нервной системы при развитии шоково-геморрагических состояний у животных под влиянием нервного травмирования. Проблемы эндокринологии и гормонотерапии, 1958, т. 4, № 3.

Долин А. О., Зборовская И. И. Дальнейшее изучение роли тормозного процесса (индукционное торможение) в подавлении болезненных состояний. Журн. высшей нервной деятельности, 1952, т. 2, вып. 1.

Ерофеева М. Н. Электрическое раздражение кожи собаки, как условный возбудитель работы слюнных желез. Дис., СПб., 1912.

Журавлев И. Н. Влияние стрихнина, кокаина и никотина на условные и безусловные пищевые слюноотделительные рефлексы. Третье совещание по физиологическим проблемам. (Тез. докл.), 1938.

Завадовский М. М. Пол и развитие его признаков. К анализу формообразования. Госиздат, М., 1922.

Завадовский Б. М., Рохлина М. Л. Условные рефлексы у нормальных и гипертиреозидизированных кур. Мед. биол. журн., 1927, вып. III.

Завадовский Б. М., Азимов Г. И., Захаров В. П. К вопросу о влиянии щитовидной железы на высшую нервную деятельность у собак. Мед. биол. журн., 1929, вып. I.

Завадовский Б. М., Захаров В. П., Зотов М. О. О влиянии щитовидной железы на высшую нервную деятельность у собак. Мед. биол. журн., 1929, вып. III.

Завадовский Б. М., Зотов М. О. О влиянии щитовидной железы на высшую нервную деятельность у собак (4-е сообщение). Мед.-биол. журн., 1929, вып. IV.

Зевальд Л. О. К вопросу о влиянии условий воспитания на склад высшей нервной деятельности у собак. Тр. Физиол. лаб. акад. И. П. Павлова, 1938, т. VIII.

Зевальд Л. О. О влиянии кофеина и комбинации его с бромом на высшую нервную деятельность. Труды Физиол. лаб. акад. И. П. Павлова, 1938а, т. VIII.

Зевальд Л. О. О влиянии экстирпации околощитовидных желез на условнорефлекторную деятельность собаки. Тр. Ин-та эволюц. физиол. и патол. высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова, 1947, т. I.

Зимкин Н. В. Нарушение нормального баланса в коре больших полушарий и восстановление его под влиянием кофеина и дифференцировок. Тр. Физиол. лаб. акад. И. П. Павлова, 1928, т. III, вып. I.

Иванов-Смоленский А. Г. Пассивно-оборонительные рефлексы и сильный тип нервной системы. Тр. Физиол. лаб. акад. И. П. Павлова, 1932, т. IV, вып. 1 и 2.

Иванов - Смоленский А. Г. Пути развития идей Павлова в области патофизиологии высшей нервной деятельности. Научн. сессия, посвящен. физиологическому учению акад. И. П. Павлова, Изд-во АН СССР, М., 1950.

Ильин Н. А. Расщепление при скрещивании волка и собаки. Тр. по динамике развития, 1934, т. VIII.

Келер В. Исследование интеллекта человекоподобных обезьян. Изд-во Комм. акад., М., 1930.

Керекеш Ф. С. Исследования проницаемости капилляров при зубной болезни. Научн. зап. Ужгородского ун-та, 1955, т. 15.

Клещов С. В. К вопросу о применении больших доз кофеина при определении типа нервной системы. Тр. Физиол. лаб. акад. И. П. Павлова, 1938, т. VIII.

Клещов С. В. Опыт лечения двигательного невроза внешним торможением. Тр. Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 1938а, т. VIII.

Ковшиков Ф. И. О влиянии ожогов на организм при различном пищевом режиме и усиленной функции щитовидной железы. Тр. Ленингр. ин-та переливания крови, 1950, т. 9.

Колесников М. С. Особенности высшей нервной деятельности нескольких поколений собак слабого типа. Рефер. научн. иссл. работ за 1947 г. Акад. мед. наук СССР, 1947, вып. 1 (отделен. биол. наук).

Колесников М. С. и Трошихин В. А. Малый стандарт испытаний для определения типа высшей нервной деятельности собаки. Журн. высшей нервной деятельности, 1951, т. I, вып. 5.

Колесников М. С. Краткая схема испытаний для определения типа высшей нервной деятельности собак. Тр. Ин-та физиол. АН БССР, т. II, 1958.

Кольцова - Садовникова М. П. Генетический анализ психических способностей крыс, ч. III Журн. эксперим. биол., 1931, т. VII, вып. 3.

Кольцова М. П. Анализ темперамента диких крыс и их гибридов. Биол. журн., 1938, т. VII, № 3.

Комиссаренко В. П., Буйко С. М., Глаузмаи Ф. А., Теплицкая Е. О. Условнорефлекторная деятельность у собак при экспериментальном гипотернозе. Тез. докл. по вопр. о механизме действия гормонов, 1957.

Конге Л. А. Влияние тиреоидина на высшую нервную деятельность у собак. Сочещ. по вопр. эволюц. физиол. нервн. сист. (тез. и рефер. докл.), 1956.

Корейша Л. А. Проблема травматического шока в свете современных представлений о нервной регуляции кровообращения. В кн. Тез. докл. на секциях XXVI съезда хирургов СССР, М., 1955.

Корейша Л. А. К проблеме шока при травме головного мозга человека в свете современных представлений о нервной регуляции кровообращения. В кн. «Проблемы современной нейрохирургии», т. 2, М., 1957.

Котляр Б. И. Роль коры головного мозга в развитии двигательных патологических реакций, вызываемых у крыс методом звуковых раздражений. Научн. докл. высшей школы (биол. науки), 1958, № 4.

Котляр Б. И. О локализации клонических судорог эпилептического припадка. Научн. докл. высшей школы (биол. науки), 1959, № 2.

Коштоянц Х. С. Основы сравнительной физиологии, изд. 2, доп. и переработ., т. I, М.—Л., 1951.

Коштоянц Х. С. Основы сравнительной физиологии, т. 2. Изд-во АН СССР, М., 1957.

Красуский В. К. О наследовании некоторых свойств высшей нервной деятельности у собак сильного типа нервной системы. Тр. ин-та Физиол. им. И. П. Павлова, 1953, т. II.

Крепс Е. М. К вопросу о влиянии точки на высшую нервную деятельность собаки. Русск. физиол. журн., 1924, т. 6, вып. 4—6.

Крушинский Л. В. Исследование по фенотипике признаков поведения у собак. Биол. журн., 1938, т. VII, № 4.

Крушинский Л. В. Щитовидная железа и оборонительные реакции поведения собак. Биол. журн., 1938а, т. VII, № 5—6.

Крушинский Л. В. Наследственное «фиксирование» индивидуальноприобретенного поведения животных и происхождения инстинктов. Журн. общ. биол., 1944, т. V, № 5.

Крушинский Л. В. Взаимоотношение между активно-и пассивно-оборонительными реакциями у собак. Изв. АН СССР (сер. биол.), 1945, № 1.

Крушинский Л. В. Роль наследственности и условий воспитания в проявлении и выражении признаков поведения у собак. Изв. АН СССР (сер. биол.), 1946, № 1.

Крушинский Л. В. Наследственность свойств поведения у животных. Усп. совр. биол., 1946а, т. XXII, вып. 1.

Крушинский Л. В. Половое различие в поведении собак. Журн. общ. биол., 1946б, т. VII, № 2.

Крушинский Л. В. Роль генотипических и гуморальных факторов в развитии поведения крыс. ДАН СССР, 1946в, т. LII, № 6.

Крушинский Л. В. Корреляция между конституциональным строением тела и поведением собак. ДАН СССР, 1946 г, т. LII, № 7.

Крушинский Л. В. Анализ формирования поведения животных в онтогенезе. Докт. дис., М., 1946д.

Крушинский Л. В. Значение периферических импульсов в половой форме поведения самцов. ДАН СССР, 1947, т. LV, № 5.

Крушинский Л. В. Наследование пассивнооборонительного поведения (трусости) в связи с типами нервной системы у собак. Тр. Ин-та эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. акад. И. П. Павлова (Колтуши). 1947а, т. I.

Крушинский Л. В. Взаимоотношение наследственных и индивидуальноприобретенных компонентов в формировании поведения животных. Тез. докл. на VII Всесоюзном съезде физиол. биох. и фармакол., 1947б.

Крушинский Л. В. Некоторые этапы интеграции в формировании поведения животных. Усп. совр. биол. 1948, т. XXVI, вып. 2 (5).

Крушинский Л. В. Новое в изучении экспериментальной эпилепсии и физиологических механизмов, лежащих в ее основе. Усп. совр. биол., 1949, т. XXVIII, вып. 1(4).

Крушинский Л. В. Раздел в кн. «Служебная собака». Изд-во. Сельхозгиз, М., 1952.

Крушинский Л. В. Изучение взаимоотношения возбуждения и торможения в норме и патологии методом звуковых раздражений. Усп. совр. биол. 1954, т. XXXVII, вып. I.

Крушинский Л. В. Экстраполяционные рефлексy у птиц. Уч. зап. МГУ, 1958, вып. 197. Орнитология.

Крушинский Л. В. Биологическое значение экстраполяционных рефлексов у животных. Журн. общей биол., 1958, т. XIX, № 6.

Крушинский Л. В. Экстраполяционные рефлексy как элементарная основа рассудочной деятельности у животных. ДАН СССР, 1958, т. 121, № 4.

Крушинский Л. В. Генетические исследования по экспериментальной патофизиологии высшей нервной деятельности. Бюл. МОИП (отд. биологии), 1959, т. LXIV (I).

Крушинский Л. В. Изучение экстраполяционных рефлексов у животных. Проблемы кибернетики, вып. 2, Физматгиз, М., 1959а.

Крушинский Л. В. Исследование физиологических механизмов припадков рефлекторной эпилепсии. В сб. «Проблема эпилепсии». Медгиз, 1959б.

Крушинский Л. В., Чуваев А. В., Волкинд Н. Я. Новые данные по изучению чутья у собак. Зоол. журн., 1946, т. 25, вып. 4.

Крушинский Л. В., Кабак Я. М. Изменение степени возбудимости нервной системы при помощи метилтиоурацила. ДАН СССР, 1947, т. LVII, № 7.

Крушинский Л. В., Молодкина Л. Н., Параличи, вызванные кровоизлиянием в центральную нервную систему после припадков экспериментальной эпилепсии у крыс. ДАН СССР, 1949, т. LXVI, № 2.

Крушинский Л. В., Молодкина Л. Н., Кицовская И. А. Роль паращитовидных желез в возникновении припадков экспериментальной эпилепсии. Бюл. эксперим. биол. и мед., 1950, т. 30, № 8.

Крушинский Л. В., Флесс Д. А., Молодкина Л. Н. Анализ физиологических процессов, лежащих в основе экспериментальной рефлексорной эпилепсии Журн. общ. биол., 1950, XI, № 2.

Крушинский Л. В., Флесс Д. А., Молодкина Л. Н. Изучение запредельного торможения методом звуковых раздражений. Бюл. эксперим. биол. и мед., 1952, т. 33, № 4.

Крушинский Л. В., Пушкарская Л. П., Молодкина Л. Н. Экспериментальное изучение кровоизлияний в головной мозг под влиянием нервной травмы. Вестн. МГУ, 1953, № 12.

Крушинский Л. В., Молодкина Л. Н., Пригожина Е. Л., Шабад Л. М. Изучение роли нервной травмы в развитии злокачественных опухолей. Журн. высш. нервн. деят., 1954, т. IV, вып. 6.

Крушинский Л. В., Серейский М. Я., Пушкарская Л. П., Федорова Г. И. Экспериментальное изучение нового противоэпилептического препарата. Журн. высш. нервн. деят., 1955, т. V, вып. 6.

Крушинский Л. В., Молодкина Л. Н. Кровоизлияния в спинной мозг в результате припадков экспериментальной эпилепсии Успехи соврем. биол., 1957, т. XLIV, вып. 2 (5).

Крушинский Л. В., Доброхотова Л. П. Влияние щитовидной железы на частоту смертей при шоково-геморрагических состояниях, вызываемых сильными звуковыми раздражителями. Бюл. эксперим. биол. и мед., 1957, № 8.

Крушинский Л. В., Флесс Д. А., Дубровинская Н. В. Особенности развития парабактериальных стадий при патологических состояниях головного мозга, вызванных действием звуковых раздражений. Выездн. Научн. конфер. в г. Вологде, посвящ. памяти Н. Е. Введенского (тез. докл.), 1957.

Крушинский Л. В., Коржов В. А., Молодкина Л. Н. Влияние электрошока на патологические состояния, вызываемые звуковым раздражителем у крыс. Журн. высш. нервн. деят., 1958, т. VIII, вып. 1.

Крушинский Л. В., Флесс Д. А. Восстанавливающая роль запредельного торможения при патологии нервной деятельности. Тр. Всесоюзн. о-ва физиол., биохимик. и фармакол., 1958, т. 4.

Крушинский Л. В., Молодкина Л. Н. и Левитина Н. А. Время и условия восстановления истощенного тормозного процесса при действии звуковых раздражителей Журн. высш. нервн. деят., 1959, т. IX, вып. 4.

Кудиенко И. М. Расстройство кровообращения и дыхания при анафилактическом шоке у животных после экстирпации щитовидной железы в остром опыте. Сб. рефер. научн. работ мед. фак. Ужгородск. ун-та Львов, 1957.

Купалов П. С. Экспериментальные неврозы. Проблемы кортиковисцеральной патологии. Изд-во АМН СССР, М., 1949.

Купалов П. С. Выступление 30 июня на Научной сессии, посвященной проблеме физиологического учения акад. И. П. Павлова, Изд-во АН СССР, 1950.

Купалов П. С. Физиологическая организация процессов возбуждения и торможения в коре мозговых полушарий при условнорефлекторной деятельности. Журн. высш. нервн. деят., 1955, т. V, вып. 4.

Купалов П. С. Некоторые новые данные физиологии высшей нервной деятельности. Мед. работник № 18 (1662), 1958.

Ларионов В. Ф., Бердышев А. Г. Естественная линька и ее связь с яйценоскостью у кур. Тр. научн.-иссл. ин-та птицепромышленности, 1933, т. 1.

Л и б е р ф а р б А. С. Опыты с изучением движения зоба у тиреоидектомированных птиц. Журн. эксп. биол. и мед., 1928, т. X, № 26.

Л и б е р ф а р б А. С. Опыты со сравнительным влиянием тироксина и кормления мясом на движения пустого зоба у кур. Журн. эксп. биол. и мед., 1928а, т. XI, № 29.

Л и н д б е р г А. А. О действии кофеина на деятельность коры больших полушарий головного мозга ДАН СССР, 1935, т. I, вып. 4.

Л о д ы г и н а - К о т с Н. Н. Исследование познавательных способностей шимпанзе. ГИЗ, М., 1923.

Л о д ы г и н а - К о т с Н. Н. Дитя шимпанзе и дитя человека в их играх, инстинктах, эмоциях, привычках и выразительных движениях. Изд. Гос. Дарвиновского музея, М., 1935.

Л о д ы г и н а - К о т с Н. Н. Приспособительные моторные навыки макака в условиях эксперимента. М., 1928.

Л о д ы г и н а - К о т с Н. Н. Особенности мышления антропоидов в его проявлении в конструктивной и орудийной деятельности. Материалы совещ. по психол. Изд-во АН СССР, М., 1957.

Л о д ы г и н а - К о т с Н. Н. Развитие психики в процессе эволюции организмов. Изд-во Сов. наука, М., 1958

Л у к и н а Е. В. Голосовые реакции воробьиных птиц. Природа, 1957, № 4.

М о г и л ь н и ц к и й Б. Н. Вопросы проницаемости кровеносных капилляров в патологии, т. I, Изд-во АМН СССР, М., 1949.

М а з и н г Р. А. Изменчивость и наследственность фотореакций у мух *Drosophila melanogaster*. Журн. общ. биол., 1943, т. IV, № 4.

М а з и н г Р. А. Выбор среды для кладки яиц у мух *Drosophila melanogaster*, ДАН СССР, 1945, т. XLVII, № 4.

М а з и н г Р. А. Опыты с отбором по избирательной способности в яйце-кладке у самок *Drosophila melanogaster*. ДАН СССР, 1946, т. LI, № 5.

М а з и н г Р. А. Наследование избирательной способности при яйце-кладке *Drosophila melanogaster*. ДАН СССР, 1946а, т. LI, № 7.

М а й о р о в Ф. П. и Т р о ш и х и н В. А. Стандарт испытаний типа нервной системы. (В кн. Подкопаева Н. А. «Методика изучения условных рефлексов». Изд-во АН СССР, 1952).

М а л и н о в с к и й А. А. Конституция человека как следствие корреляции признаков. Канд. дис. М., 1935.

М а л и н о в с к и й А. А. Физиологические корреляции в строении человеческого организма. Журн. общ. биол., 1945, т. VI, № 4

М а л и н о в с к и й А. А. Исследование процессов возбуждения и торможения при «рефлекторной эпилепсии» у крыс. Сообщ. I. Основные формы реакции и их зависимость от силы раздражения. Бюл. эксп. биол. и мед., 1954, № 1.

М и л о в а н о в В. К. и С м и р н о в - У г р ю м о в П. В. Проблема рационального использования племенных производителей в свете учения акад. И. П. Павлова. Вестн. сельскохоз. наук Животноводство, 1940, вып. 5.

М о л о д к и н а Л. Н. Физиологический анализ экспериментального двигательного невроза, получаемого методом звуковых раздражений. Канд. дис., М., 1956.

М о р г а н Л. Привычка и инстинкт, СПб., 1899.

Н а п а л к о в А. В. Цепи двигательных условных рефлексов у голубей. Семнадцатое совещание по проблемам высшей нервной деятельности. Тез. докл., 1956.

Н а п а л к о в А. В. Условный рефлекс и сложные формы поведения животных. Природа, 1958, № 1.

Н а п а л к о в А. В. Физиологические механизмы, лежащие в основе формирования цепей двигательных условных рефлексов. Научн. докл. высш. школы, 1958а, № 2.

Н а п а л к о в А. В. Изучение закономерностей выработки сложных систем условных рефлексов. Вестн. МГУ, 1958б, № 2.

- Никифоровский П. М. Фармакология условных рефлексов как метод для их изучения. Дис., СПб., 1910.
- Никифоровский П. М. Влияние нервных средств на условные рефлексы. Тр. русск. врачей, т. 78, январь — май, 1911.
- Оленева Г. Н. Морфологические изменения в головном мозгу при действии звуковым раздражителем. Журн. невропатол. и психиатрии им. С. С. Корсакова, 1955, т. 55, вып. 9.
- Оленева Г. Н. Морфологические изменения мозга при действии звука. Конф. молодых учен. Пролетарск. р-на г. Москвы (мед. секц.) Тез. докл., 1958.
- Орбели Л. А. Лекции по вопросам высшей нервной деятельности. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1945.
- Орбели Л. А. Основные задачи и методы эволюционной физиологии. В кн. «Эволюция функций нервной системы». Медгиз, Л., 1958.
- Павлов И. П. Лекции о работе больших полушарий головного мозга. ОГИЗ, М.—Л., 1927.
- Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. Биомедгиз, М.—Л., 1938.
- Павлов И. П. Условный рефлекс. БСЭ, ОГИЗ РСФСР, 1936.
- Павлов И. П. Павловские среды, т. I, II, III. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1949.
- Павлов И. П. и Петрова М. К. Анализ некоторых сложных рефлексов собаки. Относительная сила центров и их заряджение. Сб., посвящ. К. А. Тимирязеву, 1916.
- Павлова А. М. О действии кофеина и брома на старческую центральную нервную систему собаки. Тр. Физиол. лаб. акад. И. П. Павлова, 1938, т. VIII.
- Павлова В. И. Образование стойкой, необычной реакции у собаки слабого типа. Тр. Физиол. лаб. им. И. П. Павлова, 1949, т. XV.
- Петров И. Р. О влиянии электрического тока на организм животных, кормленных тиреоидином. В кн. «Электротравма». Л., 1939.
- Петров И. Р. Шок и коллапс. Л., 1947.
- Петров И. Р. Этиология, патогенез, предупреждение и лечение ожогового шока. Вестн. хирургии им. И. И. Грекова, 1956, т. 77, № 2.
- Петрова М. К. Новейшие данные о механизме действия солей брома на высшую нервную деятельность и о терапевтическом применении их на экспериментальных основаниях. Изд-во ВИЭМ, М., 1935.
- Петрова М. К. Влияние кастрации на условнорефлекторную деятельность и общее поведение собак различного типа нервной системы. Тр. Физиол. лаб. акад. И. П. Павлова, 1936, т. VI, вып. I.
- Петрова М. К. Образование условных нервных связей у раннего кастрата (щенка). Тр. Физиол. лаб. акад. И. П. Павлова, 1937, т. VII.
- Петрова М. К. Патифизиология высшей нервной деятельности животных и отношение ее к клинике. Арх. Биол. наук, 1937а, т. XLVI, вып. 2.
- Петрова М. К. Экспериментальные неврозы. Усп. соврем. биол., 1939, т. II, вып. 3.
- Петрова М. К. Изменение условнорефлекторной деятельности и общего поведения собак различных нервных типов при длительном применении тиреоидина. Тр. Физиол. лаб. им. И. П. Павлова, 1945, т. XII.
- Петрова М. К. Динамика нервных процессов в условиях недостаточного питания у собак различных нервных типов. Изв. АН СССР (сер. биол.), 1946, № 1.
- Платонов К. И. К учению о значении сонного гипнотического торможения как терапевтического средства при лечении некоторых патологических состояний человека. Журн. высш. нервн. деят., 1952, т. II, вып. 3.
- Подкопаяев Н. А. К вопросу о хроническом применении внешнего тормоза. Тр. Физиол. лаб. им. И. П. Павлова, 1945, т. XII, вып. 2.
- Подкопаяев Н. А. Особенный случай двигательной реакции собаки в связи с развитием торможения в коре больших полушарий. Тр. Физиол. лаб. акад. И. П. Павлова, 1926, т. I, вып. 2—3.

Полушкина С. С. Влияние предварительной паратиреоидэктомии и кастрации на развитие травматического шока у животных. В кн. «Всесоюзное общество физиологов, биохимиков и фармакологов. Филиал юга РСФСР». Тез. сообщений на 10-й конф. филиала юга РСФСР, посвящ. 15-летию со дня смерти акад. И. П. Павлова. Ростов-на-Дону, 1951.

Поляков Г. И. О соотношениях основных типов нейронов в коре мозга человека. Журн. высш. нервн. деят., 1956, т. V, вып. 3.

Поляков Г. И. О некоторых особенностях усложнения структуры нейронов центральной нервной системы у человека, приматов и других млекопитающих. Сов. антропол., 1958, № 3.

Поляков Г. И. О некоторых особенностях усложнения нейронного строения мозга у человека, обезьян и других млекопитающих. Сов. антропол., 1958, № 4.

Поляков Г. И. О месте сетчатой формации в системах анализаторов. Усп. совр. биол. 1959, т. 48, № 2(5).

Прокопец И. М. Экспериментальное каталептоидное состояние. Патол. физиол. и эксперим. терапия, 1958, т. 2, № 4.

Прокопец И. М. Экспериментальное исследование защитно-восстановливающей роли функционального каталептоидного состояния. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 1958а, № 3.

Прокопец И. М. Физиологический анализ экспериментального каталептоидного состояния, получаемого методом звуковых раздражений. Сообщ. I. Влияние характера волновости, паратиреоидэктомии и фармакологических препаратов (кофеина, брома и промедола) на длительность каталептоидного состояния. Уч. зап. Тираспольского пед. ин-та, 1958б, т. VII.

Прокопец И. М. Физиологический анализ экспериментального каталептоидного состояния, получаемого методом звуковых раздражений. Сообщ. II. Влияние инерции раздражительного процесса на длительность каталептоидного состояния. Уч. зап. Тираспольского пед. ин-та, 1958в, т. VIII.

Промптов А. Н. Птицы в природе. Гос. учпедгиз, М., 1937.

Промптов А. Н. Элементы по изучению экологической пластичности некоторых видов птиц. Зоол. журн., 1938, т. 17, вып. 3.

Промптов А. Н. Видовой стереотип поведения и его формирование у диких птиц. ДАН СССР, 1940, т. XXVII, № 2.

Промптов А. Н., Лукина Е. В. Условнорефлекторная дифференцировка позывов у воробьиных птиц и ее биологическое значение. ДАН СССР, 1945, т. XLVI, № 9.

Промптов А. Н. Об условнорефлекторных компонентах в инстинктивной деятельности птиц. Физиол. журн. СССР, 1946, т. XXII, № 1.

Промптов А. Н. Об эволюционно-биологических особенностях ориентировочной реакции у некоторых экологически специализированных видов птиц. Тр. Ин-та эвол. физиол. и патол. высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова, 1947, т. I.

Промптов А. Н. О физиологическом механизме и биологических факторах формирования пищевых биокомплексов активности у птиц. Тринадцатое совещание по физиол. проблемам, посвящ. памяти И. П. Павлова, 1948.

Промптов А. Н. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1956.

Пугачев А. Г. Изменения условнорефлекторной деятельности у птиц (голубей) различного типа нервной системы под влиянием экспериментального гипертиреоза. Уч. зап. Томск. педагог. ин-та, 1953, т. 10.

Пугачев А. Г. Влияние экспериментального гипертиреоза на нервные срывы птиц (голубей). Уч. зап. Томск. педагог. ин-та, 1954, т. 11.

Пышкина С. П. Изменение условнорефлекторных реакций под влиянием стрихнинизации. Арх. Биол. наук, 1939, т. V, вып. 3.

Рикман В. В. Нарушение нормальной нервной деятельности собаки под влиянием сильных посторонних раздражителей. Тр. физиол. лаб. акад. И. П. Павлова, 1928, т. III, вып. 1.

Рикман В. В. Обнаружение давних следов раздражения центров оборонительной реакции как аналог травматического невроза. Тр. Физиол. лаб. акад. И. П. Павлова, 1932, т. IV, вып. 1 и 2.

Рогинский Я. Я. Материалы по исследованию связи телосложения и моторики. Антропол. журн., 1937, № 3.

Рожанский Н. А. О взаимоотношении коркового и подкоркового торможения. Тезисы докл. научн. сессии, посвящ. десятилетию со дня смерти И. П. Павлова, 1946.

Рожанский Н. А. Пути изучения проведения в подкорково-стволовой части головного мозга. VII Всесоюзный съезд физиологов, биохимиков, фармакологов. Доклады, М., 1947.

Розенталь И. С. К характеристике ориентировочного и оборонительного рефлексов. Арх. Биол. наук, 1930, т. XXX, вып. 1.

Розенталь И. С. Воспитание и нервный тип. Арх. биол. наук, 1936, т. XLI, вып. 2.

Рокотова Н. А. Цепные двигательные условные рефлексy у собак. Журн. высш. нервн. деят., 1954, т. IV, вып. 6.

Росин Я. А. Роль вегетативной нервной системы в происхождении шока. В кн. «Шок» (Труды конфер. по пробл. шока), Киев, 1938.

Садовникова - Кольцова М. П. Генетический анализ психических способностей крыс. Журн. эксперим. биол. и мед., 1925, № 1.

Садовникова - Кольцова М. П. Генетический анализ психических способностей крыс, ч. II. Журн. эксперим. биол., 1928, сер. А, т. IV, вып. 1.

Садовникова - Кольцова М. П. Генетический анализ психических способностей крыс, ч. IV. Биолог. журн., 1933, т. II, вып. 2—3.

Садовиикова - Кольцова М. П. Генетический анализ психических способностей крыс, ч. V. Биол. журн., 1934, т. III, вып. 4.

Семиохина А. Ф. Электрофизиологическое исследование слухового и двигательного анализаторов на модели экспериментального двигательного невроза. Журн. высш. нервн. деят., 1958, т. 8, вып. 2.

Сервит З. Особенности развития экспериментального эпилептического припадка на разных стадиях филогенеза позвоночных. Физиол. журн. СССР, 1952, т. XXXVIII, № 6.

Сервит З. К вопросу о взаимоотношении между возбуждением и торможением в патофизиологии эпилептического припадка. Журн. высш. нервн. деят., 1955, т. 5, вып. 4.

Серебрянников И. С. Центральная нервная система в патогенезе шока. 16 научн. сессия Архан. мед. ин-та. Прогр. и тез. докл., 1951.

Серейский М. Я. Новый метод лечения эпилепсии. Сообщ. I. Журн. невропатол. и психиатр., 1955, т. LV, вып. 9.

Сеченов И. М. Рефлексы головного мозга. Избр. труды. Изд. ВИЭМ М., 1935.

Сеченов И. М. Кому и как разрабатывать психологию. Избр. труды. Изд-во ВИЭМ, М., 1935.

Слоним А. Д. Об изучении специализированных рефлекторных актов у млекопитающих. Эволюция функции нервной системы. Медгиз., М., 1958.

Соколов Е. Н. Восприятие и условный рефлекс. Изд-во МГУ, М., 1958.

Сперанский А. Д. Трусость и торможение. Тр. Второго Всесоюзн. съезда физиологов, 1926.

Сперанский А. Д. Влияние сильных разрушительных раздражителей на собаку тормозного типа нервной системы. Тр. Физиол. лаб. акад. И. П. Павлова, 1927, т. II, вып. 1.

Сперанская Е. Н., Баранова Ф. Д., Беловицкая М. Ф., Митюшов М. И., Тендлер Д. С. Вопросы нервной регуляции деятельности желез внутренней секреции. В кн. «VIII Всесоюзный съезд физиологов, биохимиков и фармакологов», 1955.

Штещенко А. П. Физиологический анализ шоково-геморрагических состояний. Научн. докл. высшей школы (биол. науки), 1959, № 1.

Тендлер Д. С. Влияние метилтиуорацила и вызываемых им нарушений функции щитовидной железы на экстеро- и интерорецептивные условные рефлексы. Канд. дис., Л., 1952.

Тимофеева Т. А. Ход работы по изучению экспериментальной генетики высшей нервной деятельности. Девятое совещание по физиол. проблемам. Тез. докл. Л., 1941.

Тонких А. В. К вопросу об экспериментальном гипертиреозе. Сообщ. III. Опыты с введением экстракта передней доли гипофиза. Физиол. журн. СССР, 1939, т. XXVI, вып. 6.

Усевич М. А. Функциональное состояние мозговой коры и деятельность внутренних систем организма. Новости мед. (в. н. д.), 1949, вып. 14, Изд-во АМН СССР, М.

Усевич М. А., Артемьев Е. И., Алексеева Т. Г., Степанова А. Д. Материалы о взаимоотношении между деятельностью половых и щитовидных желез и высшей нервной деятельностью. Физиол. журн. СССР, 1938, т. XXV, вып. 4.

Ухтомский А. А. Доминанта, как рабочий принцип нервных центров. Русск. физиол. журн., 1923, т. VI, вып. 1, 2, 3.

Ухтомский А. А. Собрание сочинений, т. IV. Л., 1945.

Ухтомский А. А. О состоянии возбуждения в доминанте. Собр. соч., т. I. Л., 1950.

Флесс Д. А. Изучение высшей нервной деятельности и чутья у собак розыскной службы. Канд. дис., М., 1952.

Флесс Д. А. Влияние факторов, изменяющих состояние процессов возбуждения и торможения, на фазы рефлекторной эпилепсии. Научн. конфер. по вопросам эксперим. патофизиол. и терапии высшей нервной деятельности животных (Тез. докл.), М., 1957.

Фольборг Г. В. Новые факты и соображения к учению И. П. Павлова о высшей нервной деятельности. Журн. высш. нервн. деят., 1951, т. 1, вып. 3.

Фролов Ю. П. Пассивнооборонительный рефлекс и его последствия. Сб., посвящ. семидесятипятилетию акад. И. П. Павлова, 1925.

Цитович И. С. Происхождение и образование натуральных условных рефлексов. Дис., 1911.

Эшби Р. Схема усилителя мыслительных способностей. Автоматы. Сб. под редакцией Шеннона К. и Маккарти Дж. ИЛ., М., 1956.

Яковлев В. В. Физиологический механизм образования трудной дифференцировки. Тр. Физиол. лаб. им. И. П. Павлова, 1940, т. IX,

Яковлев В. В. Образование патологического пассивнооборонительного рефлекса у собаки сильного типа. Тр. Физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1949, т. XV.

Altman M. Behaviour of the sow in relation to the sex cycle. Proc. Amer. Physiol. Soc. Amer. Journ. Physiol., 1939, V. 126, No. 3.

Ander son E. E. The sex hormones and emotional behaviour. 1. The effect of sexual receptivity upon timidity in the female rats. Journ. Genet. Psychol. 1940a, V. 56.

Ander son E. E. The sex hormones and emotional behaviour: III. The effect of castration upon timidity in male and female rats. Journ. Genet. Psychol., 1940, 56.

Ander son E. E., Ander son S. F. The sex hormones and emotional behaviour: II. The influence of the female sex hormone upon timidity in normal and castrated female rats. Journ. Genet. Psychol., 1940, V. 56.

Ander son O. D. The spontaneous neuro-muscular activity of various pure breeds of dogs and of interbreed hybrids of the first and second generation. Amer. Journ. of Physiol., 1939, V. 126, No. 3.

Ander son O. D. The role of the glands of internal secretion in the production of behavioral types in the dog. In: Ch. Stockard. The genetic and endocrinic basis for differences in form and behaviour. 1941.

Armstrong E. A. The nature and function of displacement activities.

Physiological mechanisms in animal behaviour. Symp. soc. exp. biol. No. IV, 1950, 361—384, Cambridge.

B a e g e B. Zur Entwicklung der Verhaltensweisen junger Hunden in den ersten drei Lebensmonaten. Zeit. f. Hundeforschung. 1933. Bd. 3. H. 1, 2.

B a g g H. Individual differences and family resemblances in animal behaviour. Amer. Natural. 1916, V. 50, No. 592.

B e a c h F. A. The neural basis of innate behaviour. I. Effect of cortical lesions upon the maternal behaviour pattern in the rat. Journ. Comp. Psychol., 1937, V. 24, No. 3.

B e a c h F. A. The neural basis of innate behaviour. III. Comparison of learning ability and instinctive behaviour in the rat. Journ. Comp. Psychol. 1939, V. 28, No. 2.

B e a c h F. A. Hormones and Behaviour. New York, 1948.

B e a c h F. A., W e a v e r T. H. Noise induced seizures in the rat and their modification by cerebral injury. Journ. Comp. Neurol., 1943, V. 79, No. 3.

B e a c h F. A., J o r d a n L. Effects of sexual reinforcement upon the performance of male rats in a straight runway. Journ. Compar. and Physiol., Psychol., 1956, V. 49, No. 2.

B e e m a n E. A. Male hormone as a cause of aggressive behaviour in male mice. Anatom. Rec., 1946, V. 96, No. 4.

B e l l a-B e l l a D. Caractères et nature de modifications de la pression artérielle au cours de électrochoc. Arch. intern. physiol., 1954, V. 62, No. 2.

B i t t e r m a n M. E. Behaviour disorder as a function of the relative strength of antagonistic response-tendencies. Psychol. Rev., 1944, V. 51, No. 6.

B i e r e n s d e H a a n J. A. Neuere Untersuchungen über die höheren Formen der tierischen Intelligenz. Verhandl. Dtsch. Zool. Ges. 1931a.

B i e r e n s d e H a a n J. A. Werkzeuggebrauch und Werkzeugherstellung bei einem niederen Affen. Z. vergl. Physiol. 1931 b, 13.

B o e l t e r M. D. G r e e n b e r g D. M. Severe calcium deficiency in growing rats. I. Symptoms and pathology. Journ. Nutrition, 1941, 21, No. 1.

B o l l L. The females sex cycle as a factor in learning in the rat. Amer. Journ. Physiol., 1926, V. 78.

B o n v a l l e t M., D e l l P. et H i e b e l G. Tonus sympathique et activité électrique corticale. Electroenceph. clin. neurophysiol. 1954, V. 6, pp. 137—158. (Цит. по Соколову Е. Н.)

B a u e r F. Genetic and experimental factors affecting social reactions in male mice. Journ. Compar. and Physiol. Psychol., 1956, V. 49, No. 4.

B r o d y E. Genetic basis of spontaneous activity in the albino rat. Biol. Abstr., 1943, V. 17. No. 1.

B r o d y E. A note of the genetic basis of spontaneous activity in the albino rat. Journ. Comp. Physiol. Psychol. 1950. V. 43. № 4.

B r ü l l H. Das Leben deutscher Greifvögel. Verlag. v. Fischer in Jena, 1937.

B u g b e e E. P., S i m o n d A. E. The increase of voluntary activity of ovariectomized albino rats caused by injection of ovarian follicular hormone. Endocrinology, 1926, V. 10.

B u r e s J. Susceptibility to Convulsions in Reflex Epilepsy in the Ontogenesis of Rats and Mice. Чехословацкая физиол., 1953, т. 2, № 3.

B u r e s J. Experiments on the Electrophysiological Analysis of the Generalisation of an Epileptic Fit. Чехословацкая физиология, 1953а, т. 2, № 4.

B u y t e n d i j k F. The Mind of the dog. London, 1935.

B u s n e l R. G., L e h m a n n A. et B u s n e l M. C. Étude de la crise audiogène de la souris comme test Psychopharmacologique: son application aux substances de type «tranquilliseur». Pathol. Biologie, 1958, 34, No 9—10.

C a m p b e l l B. A., S h e f f i e l d F. D. Relations of random activity to food deprivation. Journ. Comp. Physiol. Psychol. 1953, V. 46.

C a r p e n t e r C. R. Sexual behaviour of free ranging rhesus monkey (*Macaca mulatta*). II. Periodicity of oestrus homosexual, autoerotic and nonconformist behaviour. Journ. Comp. Psychol., 1942, V. 33, № 2.

C e n i C. Die endocrinen Faktoren der Mutterliebe und die psychische Femi-

nierung von Männchen. Schweiz. Archiv für Neurol. und Psychiatrie, 1927, B XXI, H. 1.

C e n i C. Über die Verwandlung des Geschlechtstriebes in den Muttertrieb beim Weibchen und bei Männchen. Zeitschr. Sexualwissenschaft und Sexualpolitik, 1929, Bd. XVI, H. 1.

C h a m b e r s R., Z w e i f a c h B. W. Intercellular cement and capillary permeability. Physiol. rev., 1947, V. 27, No. 3.

C o b u r n C. Heredity of wildness and savageness in mice. Behav. monograp. 1922, Vol. 4, No. 5.

C o m m i n s W. D. The effects of castration at various ages upon the learning ability of male albino rats., 1932. Journ. Comp. Psychol., V. XIV, No. 1.

C o r e y S. M. Sex differences in maze learning by white rats. Journ. Comp. Psychol. 1930, V. X.

C r i s l e r G., B o o h e r W., V a n L i e r e E., H a l l I. The effect of feeding thyroid on the salivary condition reflex induced by morphin. Amer. Journ. Physiol., 1933, V. 103, No. 4.

D a w s o n W. Inheritance of wildness and tameness in mice. Genetics, 1932, V. 17, No. 3.

D a w s o n W., K a t z R. Preliminary report on variation in ability of dogs to master a multiple choice situation. Genetics. 1940, V. 25, No. 1.

D o n a l d s o n H. H. The Rat. Philadelphia, 1924.

D u r r a n t E. P. Studies on vigor. I Effect of adrenal extirpation on activity of the albino rat. Amer. Journ. Physiol, 1924, V. LXX, No. 1.

E a y r s J. Spontaneous activity in the rat. Brit. Journ. anim. Behav., 1954, V. 46.

E c c l e s J. The Neurophysiological Basis of Mind. The Principles of Neurophysiology. Oxford, 1953.

E c c l e s J. C. The Physiology of Nerve cells. Oxford, 1957.

E r h a r d t K. Beiträge zur Hypophysenforderlappenreaktion unter besonderer Berücksichtigung der Asheim Zondekschen Schwangerschaftsreaction. Klin. Wochenschr. 1929, Nr. 44.

F a r r i s E. J., J e a k e l E. H. Sex and increasing age as factors in the frequency of audiogenic seizures in albino rats. Journ. Comp. Psych., 1942a, V. 33, No. 4.

F a r r i s E. J., J e a k e l E. H. The effect of age upon susceptibility to audiogenic seizures in albino rats. Journ. Comp. Psychol., 1942b, V. 33, No. 2.

F i n g e r F. W. Abnormal animal behaviour and conflict. Psychol., Rev., 1945, V. 52, No. 4.

F i n g e r F. W. Convulsive behaviour in the rat. Psychol., Bull., 1947, V. 44, No. 3.

F i s c h e l W. Intelligenz und Einsicht der Affen. Arch. Néerland de Zoologie, 1953, 10, Suppl., 2,

F i s c h e l W. Leben und Erlebnis bei Tieren und Menschen. (München), 1949.

F i s c h e l W. Die höheren Leistungen der Wirbeltiergehirne. Leipzig, 1956.

F r i n g s M., F r i n g s H. Audiogenic seizures in the Laboratory mouse. Journ. Mammal., 1952, 33, 1.

G a n s H. M. Studies on vigor. XIII. Effect of early castration on the voluntary activity of male albino rats. Endocrinology, 1927, V. 11, No. 2.

G e n t r y E., D u n l a p K. An attempt to produce neurotic behaviour in rats. Journ. Comp. Psychol., 1942, V. 33, No. 1.

G o u l d L., M o r g a n C. T. Hearing in the rat at the high frequencies. Science, V. 94, 1941.

G o l u b L. M., M o r g a n C. T. Patterns of electrogenic seizures in rats: their relation to stimulus intensity and to audiogenic seizures. Journ. Comp. Psychol., 1945, V. 38, No. 4.

G r e e n b e r g D. M., B o e l t e r M. D., K n o p f B. W. New observations on the effect of calcium deprivation. Science, 1941, V. 89, No. 2297.

Greenberg D. M., Boelter M. D., Knopf B. W. Factors concerned in the development of tetany by the rat. *Amer. Journ. Physiol.*, 1942, v. 137, No. 2.

Greenberg D. M., Tufts E. V. The nature of magnesium tetany. *Amer. Journ. Physiol.* 1932, V. 121, No. 2.

Griffiths W. J. Transmission of convulsions in the white rat. *Journ. Comp. Psychol.*, 1942, V. 34, No. 2.

Griffiths W. J. The effect of thiamine hydrochloride on the incidence of audiogenic seizures among selectively bred albino rats. *Journ. Comp. Psychol.*, 1945, V. 38, No. 2.

James W. T. Morphological form and its relation to behaviour. Section VI. In: Ch. Stockard. *The Genetic and endocrinic basis for differences in form and behaviour*, 1941.

Jasper H. H. Diffuse projection systems: the integrative action of the thalamic reticular system, *Electroenceph. Clin Neurophysiol.*, 1949, V 1.

Heinroth O. Reflectorische Bewegungen bei Vögeln. *Journ. Ornithol.*, 1918, B. 66, H. 1, 2.

Heinroth O. *Aus dem Leben der Vögel*. Berlin, 1938.

Heller R. Spontaneous activity in male rats in relation to testis hormone. *Endocrinology*, 1932, v. 16, No. 6.

Henderson I., Haggard H. W., Coburn R. C. The therapeutic use of carbon dioxide after anesthesia and operation. *Journ. americ. med. association.*, 1920, 20.

Hinde R. A. Alternative motor patterns in chaffinch song. *Anim. Behav.* 1958, V. VI, No 3—4.

Hitchcock F. A. Studies on vigor. V. The comparative activity of male and female albino rats. *Amer. Journ. Physiol.*, 1925, V. LXXV. No. 1.

Hoskins R. G. Endocrine factors influencing bodily vigor. *Amer. Journ. Med. Ass.*, 1925, V. 85.

Hoskins R. G. Studies on vigor. II. The effect of castration on voluntary activity. *Amer. Journ. Physiol.*, 1925a, V. LXXII. No. 2.

Humphrey E., Worner L. *Working dogs*. Baltimore, 1934.

Keeler C. E., Trimble H. C. Inheritance of position preference in coach dogs. *Journ. Hered.*, 1940, V. 31, No. 2.

Kleitmann, N., Titelbaum S. Effect of thyriod administration upon differentiating ability of dogs. *Amer. Journ. Physiol.*, 1936, V. 115. No 1.

Konorski J. *Mechanisms of learning. Physiological mechanisms in animal behaviour*. Cambridge, 1950.

Kosman M. E., Damour F. E. The effect of hipoxia, hiperoxia and hypercapnea upon audiogenic seizures. *Journ. Compar. and Physiol. Psychol.*, 1956, V. 49, No. 2.

Kruse H. D., Orent E. R., McCollum E. V. Studies on magnesium deficiencies in animals. Symptomatology resulting from magnesium deprivation. *Journ. Biol. Chem.* 1932, V. 98, No. 2.

Kunde M., Neville M. Changes in reflex response and electrical excitation of peripheral motor nerves in experimental hypo and hyperthyroidism. *Amer. Journ. Physiol.*, 1930, V. 92, No. 2.

Kuo Z. Y. How are our instincts acquired. *Psychol. Rev.*, 1922, V. 29, No. 5.

Kuo Z. Y. Ontogeny of embryonic behaviour in aves. V. *Psychol., Rev.*, 1932, V. XIX.

Kuo Z. Y. Ontogeny of embryonic behaviour in aves. III. The structural and enviromental factors in embryonic behaviour. *Journ. Comp. Psychol.*, 1932a, V. 13, No. 2.

Kuo Z. Y. Ontogeny of embryonic behaviour in aves. *Journ. Exper. Zool.*, 1932b, V. 61, No. 3.

Kuo Z. Y. Ontogeny of embryonic behaviour in aves. IV. *Journ. Comp. Psychol.*, 1932b, V. XIV, No. 1.

Kuo Z. Y., Shen T. Ontogeny of embryonic behaviour in aves. X. Gastric movements of the chick embryo. *Journ. Comp. Psychol.*, 1936, V. 21, No. 1.

Larionow W. Zur Frage der Bedeutung des Schilddrüsenhormons bei Federwechselprozess. *Biol. Gener.*, 1936, Bd. XI, H. 1.

Láschely K. S. Experimental analysis of instinctive behaviour. *Psychol. Rev.*, 1938, V. 45, No. 6.

Lee M. O., Buskirk E. F. Studies on vigor. XV. The effect of thyroidectomy on spontaneous activity in the rat with a consideration of the relation of the basal metabolism to spontaneous activity. *Amer. Journ. Physiol.*, 1928, LXXXIV, No. 2.

Lehmann A. et Busnel R. Étude sur la crise audiogène *Arch. Scien. Physiol.*, 1959, V. XIII, N 2.

Leopold A. The nature of heritable wildness in turkeys. *The Condor*, 1944, V. 46, No. 4.

Liddell H. The effect of thyroidectomy and some unconditioned responses of the sheep and goat. *Amer. Journ. Physiol.*, 1925, V. 75.

Liddell H., Simpson E. The effect of thyroid therapy and the neuromuscular activity of cretin sheep. *Amer. Journ. Physiol.*, 1925, V. 72.

Lorente de No R. Cerebral Cortex. In: Fulton, J. F. *Physiol. of the nervous system*. Oxford, Univ. Press., 1951.

Lorenz K. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *Journ. Ornitol.*, 1935, Bd., 85, H. 2, 3.

Lorenz K. Über die Bildung des Instinkt-begriffes. *Die Naturwissenschaften*, 25 Jahr. 1937, H. 19, 20, 21.

Lorenz K. Über den Begriff der Instinkthandlung. *Folia Biotheor. Ser. B*, Bd. 11. *Instinctus*, 1937a.

Lorenz K. Vergleichende Verhaltensforschung. *Zool. Anzeiger. Supplementband 12. Verhandl. d. deutschen zool. Gesel.* 41. J.-V. 1939.

Lorenz K. The comparative method in studying innate behaviour patterns. *Physiological mechanisms in animal behaviour*. Cambridge, 1950.

Lorenz K. The objectivistic theory of instinct. *L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme*. Paris, 1956a.

Lorenz K. Plays and vacuum activities. *L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme*, Paris, 1956b.

Mayer N. R. F., Glaser N. M. Studies of abnormal behavior in the rat. V. The inheritance of the «neurotic pattern». *Journ. Comp. Psychol.*, 1940, V. 30, No 2.

Mayer N. R. F., Glaser N. M. Studies of abnormal behaviour in the rat. X. The influences of age and sex on the susceptibility to seizures during auditory stimulation. *Journ. Comp. Psychol.*, 1942, V. 34, No. 1.

Mayer N. Studies of abnormal behaviour in the rat. XIX. Strain differences in the inheritance of susceptibility to convulsions. *Journ. Comp. Psychol.*, 1943, V. 35, No. 3.

Marchlewski T. Genetic studies on the domestic dogs. *Acad. Umiejtnosci Krakow (Acad. Sci. Cracovie)*, *Bull. Internatl.*, 1930, (B) 2, 117—145.

McNemar Q. and Stone C. T. Sex differences in rats on three learning tasks. *Journ. comp. Psychol.* 1932, V. XIV, N 1.

Menzel K. Welpen und Umwelt. *Zeitschr. Hundeforsch. Neue Folge*. 1937, B. III.

Morgan C. T. The latency of audiogenic seizures. *Journ. Comp. Psychol.*, 1941, V. 32, No. 2.

Moruzzi G. and Magoun H. W. Brain stem reticular formation and activation of the EEG. *Electroenceph. clin. neurophysiol.* 1949, V. 1.

Patton R. A., Karn H. W., King C. G. Studies on the nutritional basis of abnormal behaviour in albino rats. II. Further analysis of the effects of inanition and vitamin B₁ on convulsive seizures. *Journ. Comp. Psychol.*, 1942, V. 33, No. 2.

- Patton R. A., Karn H. W., King C. G. Studies on the nutritional basis of abnormal behaviour in albino rats. III. The effects of different levels of vitamin B₁ intake on convulsive seizures; the effect of other vitamins in the B — complex and mineral supplement on convulsive seizures. *Journ. Comp. Psychol.*, 1942a, V. 34, No. 1.
- Pawłowski A., Scott J. P. Hereditary differences in the development of dominance in litters of puppies. *Journ. Comp. and Physiol. Psychol.*, 1956, V. 49, No. 4.
- Phillips J. Note on wildness in ducklings. *Journ. Anim. Behav.* 1912, V. 2.
- Richter C. P. The effect of early gonadectomy on the gross body activity of rats. *Endocrinology*, 1933, V. 17, No. 4.
- Richter C. P., Wislocki G. B. Activity studies on castrated male and female rats with testicular grafts in correlation with histological studies of the grafts. *Amer. Journ. Physiol.*, 1928, V. 86.
- Riddle O. Factors in the development of sex and secondary sexual characteristics. *Psychol. Rev.* 1931, V. 38, No. 1.
- Riddle O. Aspects and implication of the hormonal control of the maternal instinct. *Proc. Amer. Philosoph. Soc.* 1935, V. 75, No. 6.
- Rosenblatt J. S. and Aronson L. R. The influence of experience on the behavioural effects of androgen in prepuberally castrated male cats. *Animal Behav.* 1958, V. VI, No. 3—4.
- Rundquist E. Inheritance of spontaneous activity in rats. *Journ. Comp. Psychol.* 1933, V. 16.
- Rundquist E. A. and Heron W. T. Spontaneous activity and maze learning. *Journ. Comp. Psychol.*, 1935, V. 19, No. 2.
- Russel E. S. Conation and perception in animal learning. *Biol. Rev.*, 1932, V. 7.
- Russel E. S. *The Behavior of Animals: An Introduction to its Study*, London, 1946.
- Scheibel M. E. and Scheibel A. B. Structural Substrates for integrative patterns in the brain stem reticular core. *Reticular Formation of the Brain*. Henry Ford Hospital. International symposium. 1958.
- Schmid D. *Zur Psychologie hundeartiger Tiere*. *Natur und Volk.*, 1940, Bd. 70, H. 6.
- Scott J. P. Genetic differences in the social behaviour of inbred strain in mice. *Journ. Hered.*, 1942, V. 33, No. 1.
- Scott J. P. Experimental modification of aggressive and defensive behaviour in the C-57 inbred strain in mice. In *Abstr. Genet.*, 1945, V. 30, No. 1.
- Seward J. P. Aggressive behaviour in the rat. I. General characteristics; age and sex differences. *Journ. Comp. Psychol.*, 1945, V. 38, No. 4.
- Shyrley Mary. Studies of activity. I. Consistency of the drum method of measuring the activity of the rat. *Journ. Comp. Psychol.*, 1928, V. 8, No. 1.
- Shyrley Mary. Studies of activity. II. Activity rhythms, age and activity, activity after rest. *Journ. Comp. Psychol.*, 1928, V. VIII.
- Slonaker J. R. The normal activity of the albino rat from birth to natural death, its rate and the duration of life. *Journ. animal behav.*, 1912, V. 2.
- Slonaker J. R. Analysis of daily activity of the albino rat. *Amer. Journ. Physiol.*, 1925, V. LXXIII, No. 2.
- Slonaker J. R. The effect of the follicular hormone on old albino rats. *Amer. Journ. Physiol.*, 1927, V. 81, No. 2.
- Slonaker J. R. The effect of the excision of different sexual organs on the development, growth and longevity of the albino rat. *Amer. Journ. Physiol.*, 1930, V. 93, No. 2.
- Smith K. Quantitative analysis of the pattern of activity in audio-epileptic seizures in rats. *Journ. Comp. Psychol.*, 1941, V. 32, No. 2.
- Stephanitz M. *Der Deutsche Schäferhund in Wort und Bild.*, 1932.
- Stockard Ch. R. and collaborators. The genetic and endocrinic basis for differences in form and behaviour. Philadelphia, 1941.

- Thorne F. C. The inheritance of shyness in dogs, *Journ. Genetic Psychol.* V. 65, 1944.
- Tinbergen N. The Hierarchical organization of Nervous Mechanisms underlying Instinctive Behaviour. *Physiol. Mechanisms in animal behaviour. Symp. Soc. Exp. Biol.*, 1950, IV. Cambridge.
- Tinbergen N. The study of instinct. Oxford, 1955.
- Tolman E. C. Inheritance of maze-learning ability in rats. *Journ. Comp. Psychol.* 1924, V. 4, No. 1.
- Trimble H. C. and Keeler C. E. Preference of dalmation dogs for particular position in coach running and inheritance of their character. *Nature.* 1939, V. 7, No. 4.
- Thorpe W. H. Learning and instict in animals. London, 1958.
- Tryon R. C. Studies in individual differences in maze ability. II. The determination of individual differences by age, weight, sex and pigmentation. *Journ. Comp. Psychol.* 1931, V. XII, No. 1.
- Tsai L. S. Sex glands and adaptive ability. *Science*, 1930 V.LXXI.
- Tuttle W. W. and Dyskshorn S. Effect of castration and ovariectomy on spontaneous activity and ability to learn. *Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.* 1928, V. XXV.
- Ulrich J. L. Distribution of effort in learning in white rat. New York, 1915, Цит. по Акимову, 1928.
- Ulrich J. The social hierarchy in albino mice. *Journ. Comp. Psychol.*, 1938, V. 25, No. 3.
- Utsurikawa W. A. Temperamental differences between outbred and inbred strains in albino rats. *Journ. Anim. Behav.* 1917, V. 7.
- Vicari E. Mode of inheritance of reaction time and degrees of learning in mice. *Journ. Exp. Zool.* 1929, V. 54, No. 1.
- Wang G. H. The relation between «spontaneous» activity and oestrus cycle in the white rat. *Comp. Psychol. Monog.*, 1923, V. 2, No. 1.
- Wang G. H., Richter C. P., Guttmacher A. F. Activity studies on male castrated rats with ovarian transplants and correlation of the activity with the hystology of the graft. *Amer. Journ. Physiol.*, 1925, V. 73, No. 3.
- Wang G. H., Stein P. and Brown V. W. Effects of transections of central neuraxis on galvanic skin reflex in anesthetized cats. *Journ. Neurophysiol.* 1956, V. 19, стр. 340—349, (Цит. по Соколову Е. Н.).
- Weiner H. M. and Morgan C. T. Effect of cortical lesions upon audiogenic seizures. *Journ. Comp. Psychol.*, 1945, V. 38, No. 4.
- Whitman C. O. *Animal Behaviour. Biol. Lectures of the Marine Biological Laboratory Woods Hole, Mass*, 1898.
- Wiesner P. B. and Sheard N. M. *Maternal behaviour in the rat.* Edinburgh — London, 1933.
- Whitney L. F. Heredity of the trail barking propensity in dogs. *Journ. of Heredity*, 1929, V. 20, No. 12.
- Whitney L. F. Inheritance of mental aptitudes in dogs. 6-th Intern. Congr. Genetics, Ithaca. Proc., 1932. V. 2.
- Whitney L. F. *How to breed dogs.* New York, 1947.
- Yerkes R. M. The heredity of savageness and wildness in rats. *Journ. Anim. Behaviour*, 1913, V. 3.
- Yerkes A. W. Comparison of behaviour of stock and inbred albino rats. *Journ Anim. Behav.*, 1916, V. 6.
- Zawadowsky B. M. und Sac A. L. Über den Einfluss der Schilddrüse auf die höheren Nervenfunktionen der Hunde. I. *Pflugers Arch.*, 1928, Bd. 220, H. 2.
-