

Глава 13

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Физиология высшей нервной деятельности изучает нервные механизмы работы мозга, определяющие поведение животных. Кора больших полушарий головного мозга и ближайшие к ней подкорковые образования играют первостепенную роль в этих процессах. Большие полушария головного мозга в филогенетическом отношении — это наиболее молодой отдел центральной нервной системы. Они прогрессивно развивались от низших форм животных к высшим (рис. 81).

Филогенетически наиболее старую, лежащую в основании, обонятельную часть коры называют *древней корой (архикортекс)*. К *старой коре (палеокортекс)* относят поясную извилину, извилину гишпокампа и миндалину. Вся остальная кора составляет *новую кору (неокортекс)*. Древняя кора менее всего развита у приматов и более — у низших форм, например у сумчатых. У низкоорганизованных животных кора гладкая. У большинства млекопитающих, включая копытных, плотоядных и приматов, в коре имеются извилины и борозды, которые во много раз увеличивают ее поверхность и усложняют строение.

Методы исследования функций коры. Наиболее простой и доступный метод изучения высшей нервной деятельности животных в различных состояниях — *метод наблюдения за поведением*. Однако в силу субъективности его можно использовать только вместе с другими методами.

Метод раздражения коры заключается в том, что под наркозом обнажают участок коры больших полушарий и на определенные точки ее наносят раздражение электрическим током или химическими веществами. С помощью этой методики Г. Фритч и Э. Гитциг в 1870 г. установили локализацию так называемой моторной зоны в коре собаки. Впоследствии методом раздражения было установлено местоположение моторной зоны в коре других животных.

Чтобы избежать влияния наркоза, метод раздражения коры применяют в хронических опытах. Через отверстия, просверленные в определенных участках черепа, вводят электроды, соединенные с источником тока. Раздражение наносят после заживления ран.

Метод удаления коры или отдельных ее участков дает возможность выяснить функции различных зон и коры в целом. В результате удаления определенного участка коры выпадают или нарушаются связанные с ним функции. Так, у собаки после удаления затылочной доли коры изменяются зрительные функции: она перестает узнавать хозяина, равнодушно смотрит на бегущую кошку. Если удаляют височную долю, у собаки нарушается слуховая функция и т. д.

Полное удаление коры головного мозга у разных видов животных показало, что чем выше эволюционное развитие животного, тем тяжелее отражается эта операция на его поведении. Например, голуби с удаленной корой сохраняют координацию движений. Они могут летать, клевать зерно. Но выбирать зерно среди негодных для еды предметов такие птицы не в состоянии. Собаки после удаления коры могут ходить, различать свет от тьмы, реагировать на звуки, но все реакции, приобретенные в течение индивидуальной жизни, утрачиваются.

Метод записи биотоков коры больших полушарий получил широкое распространение. Регистрацию биотоков мозга называют электроэнцефалографией, а кривую записи биотоков — электроэнцефалограммой. Запись биотоков осуществляют с помощью очень

чувствительных приборов — электроэнцефалографов. Методика укрепления электродов у разных видов животных имеет особенности, обусловленные строением их черепа. Так, у коров очень толстая кожа, мощная подкожная клетчатка и лобно-раковинные пазухи создают большое сопротивление при регистрации биотоков мозга от накладных электродов. А. Н. Голиков и Е. И. Любимов (1969) разработали методику вживления электродов у коров в твердую мозговую оболочку, что дало возможность получать энцефалограммы от разных зон коры мозга при различном физиологическом состоянии животных.

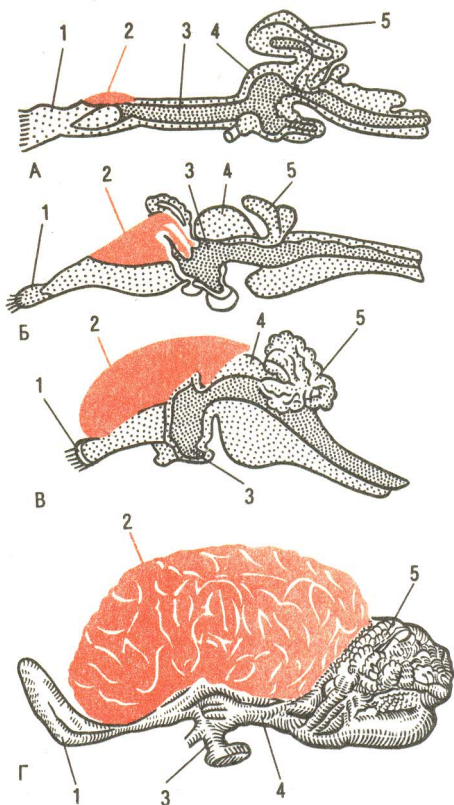
Электроэнцефалограммы, полученные с различных участков коры, резко отличаются. Частота и амплитуда электрических потенциалов коры зависят также от состояния активности животного и человека. Кривая, записанная при открытых глазах и полном внимании к окружающему, состоит из быстрых отклонений малой амплитуды (β -ритм). Более редкие колебания несколько большей амплитуды регистрируют в удобной позе при закрытых глазах (α -ритм). Совсем медленные, большие волны записывают во время сна (δ -волны) (рис. 82). Освоена методика записи биотоков отдельных нервных клеток и их волокон, причем одновременно можно отводить биотоки большого числа нейронов.

Метод условных рефлексов, разработанный И. П. Павловым, открыл пути к изучению головного мозга как сложной целостной функциональной системы. Он является основным при изучении процессов в коре больших полушарий. С его помощью можно строго научно, объективно анализировать сложную деятельность коры, не прибегая к психологической субъективной терминологии. Изложение сущности метода условных рефлексов дано ниже.

Кибернетические методы, используемые при анализе работы автоматов и машин, применимы и к анализу деятельности живого организма. Они открывают новые перспективы в изучении функций головного мозга и других отделов центральной нервной системы. Важное значение приобретает теоретическое абстрактное рассмотрение проблемы высшей нервной деятельности на основе аппарата математической логики. Это направление, использующее точные математические методы, получило название *теоретической неврологии*.

Широко применяется также *метод моделирования*. Создание модели, в достаточной степени отражающей деятельность головного мозга, очень важно для понимания принципов его функционирования. В этом отношении достигнуты большие успехи: разработаны и построены модели «обучающихся» автоматов. Однако метод моделирования не может решить проблем физиологии головного мозга.

Роль И. М. Сеченова и И. П. Павлова в изучении физиологии больших полушарий. Изучение функций коры долгое время было одной из труднейших и неразрешимых проблем. Только в начале нашего столетия изучение



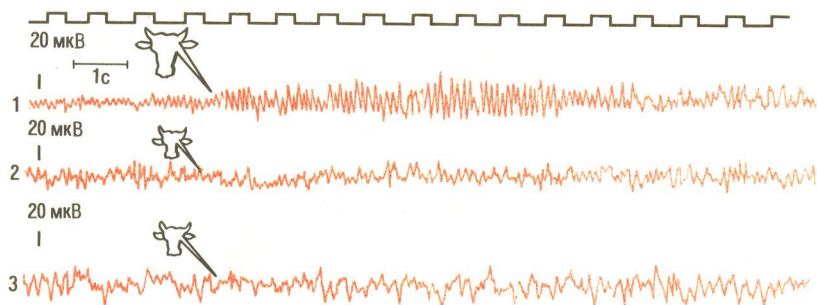
81 Развитие головного мозга позвоночных:

А — головной мозг рыбы; Б — ящерицы; В — кролика; Г — лошади; 1 — обонятельная доля; 2 — большие полушария; 3 — промежуточный и 4 — средний мозг; 5 — мозжечок

функций высшего отдела головного мозга было поставлено на научную основу благодаря трудам И. П. Павлова и его учеников. Павлов вместе со своими сотрудниками создал учение об условных рефлексах — новый плодотворный метод исследования высшей нервной деятельности, в котором так нуждалась физиология. На Павлова глубокое впечатление произвели идеи И. М. Сеченова о том, что функции высших отделов головного мозга нужно изучать на основе учения о рефлексах.

И. П. Павлову удалось дать блестящее экспериментальное обоснование предположению Сеченова, что головной мозг функционирует по типу рефлекса. С помощью открытого им метода условных рефлексов Павлов создал физиологию больших полушарий — учение о высшей нервной деятельности. В основу этого учения положены три материалистических принципа.

Принцип детерминизма состоит в том, что



82 Основные ритмы электроэнцефалограммы:

1 — α -ритм; 2 — β -ритм; 3 — θ -ритм (по А. Н. Голикову, Е. И. Любимову)

психическая деятельность, как и все явления природы, причинно обусловлена. Любой нервный акт возникает не спонтанно, а при действии того или иного раздражителя.

Принцип анализа и синтеза заключается в следующем. В обычных условиях на организм действует огромное количество раздражителей. Центральная нервная система, главным образом кора головного мозга, способна расчленять, анализировать раздражения, действующие на рецепторы, выделять из них отдельные элементы. Анализ проявляется способностью различать форму разных предметов, их цвета, запахи, разницу температур и т. д. Но за анализом всегда следует синтез, соединение отдельных элементов в определенные комплексы. Ощущения от различных свойств предмета сливаются в целостный образ этого предмета. Например, запах пищи, ее форма, цвет, вкус синтезируются корой и возникает целостное восприятие определенной пищи. Развитие аналитической и синтезирующей способностей коры связано с приспособлением организма к меняющимся условиям внешней среды.

Принцип структурности связан с тем, что всякий нервный процесс происходит в определенных морфологических образованиях. Функция и структура взаимно связаны, взаимно определяют друг друга. Воспринимающие области коры, где оканчиваются афферентные пути от различных рецепторов, имеют не только различную локализацию, но и строение. Слуховая, зрительная, тактильная и другие зоны коры отличаются по форме, густоте расположения и распределению нервных клеток и волокон.

Аналитические и синтетические процессы осуществляются с помощью различных структур. Большое значение в возникновении световых, звуковых, механических и других ощущений имеют звездчатые нейроны с короткими аксонами, сильно ветвящимися вокруг своих же клеток. Эти нейроны называют сенсорными. Они являются материальным субстратом дея-

тельности коры. Но существует другая группа звездчатых нейронов, аксоны которых не образуют сети вокруг клетки, а распространяются по горизонтали и вертикали корковых слоев, оканчиваясь на вставочных и ассоциативных пирамидных нейронах. Основная функция звездчатых нейронов второй группы заключается в передаче афферентных импульсов на большое количество вставочных и ассоциативных нейронов, объединяющих различные зоны коры. Благодаря этому различные ощущения синтезируются в единый образ.

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ И СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗЛИЧНЫХ ОБЛАСТЕЙ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ

В коре больших полушарий выражена специализация нервных центров. Так, в каждом полушарии имеется моторная зона. В ней сосредоточены исполнительные двигательные центры, посылающие сигналы к отдельным скелетным мышцам противоположной половины тела. В этой же зоне находится конечная станция чувствительных импульсов, образующихся при движениях; сюда приходят и анализируются импульсы от рецепторов, заложенных в толще мышц, в сухожилиях и суставах. Размеры двигательной зоны коры неодинаковы у разных видов животных. Как правило, эта область больше у тех животных, которые способны совершать много сложных движений. Наибольших размеров она достигает у приматов, средних — у плотоядных и наименьших — у копытных, которым в основном свойственны только

простые движения конечностей. Двустороннее удаление ее у овцы не отражается на двигательных функциях даже сразу после операции; у плотоядных вскоре после операции наступают двигательные нарушения; у обезьян наблюдают паралич, который затем может пройти, но полного восстановления двигательной функции никогда не происходит. Локализация моторной зоны у разных видов животных различна. У плотоядных она лежит вокруг и в глубине крестовидной борозды, у овец и коз занимает преимущественно область верхней лобной извилины. У свиней моторная зона расположена между венечной бороздой и передней ветвью сильвиевой борозды. У лошадей она находится сбоку от латеральной крестовидной борозды, а также в области средней ветви верхней сильвиевой борозды.

В коре имеются и так называемые сенсорные зоны: зрительные, слуховые, тактильные и т. п. Зрительная зона расположена в затылочных долях больших полушарий, слуховая — в височных, обонятельная — в аммоновом роге древней коры. В области задней центральной извилины лежит тактильная зона, куда поступают импульсы от рецепторов кожи, реагирующих на прикосновение и давление. В премоторной области имеется интерорецептивная зона, получающая афферентные импульсы от внутренних органов. Раздражение или удаление этой зоны приводит к изменению дыхания, работы сердца, просвета сосудов, к нарушению секреторной и моторной деятельности желудочно-кишечного тракта и т. д.

В процессе филогенетического развития специализация нервных центров нарастала. Например, в слабо развитой коре больших полушарий птиц нет строгой локализации функций. У копытных и хищников она проявляется определеннее. У взрослых животных она выражена лучше, чем у детенышей. После повреждения у животных, не имеющих в коре стро-

гой локализации, даже значительных участков мозговой ткани нарушенные функции могут восстанавливаться.

В лаборатории И. П. Павлова проводили удаление, раздражение различных участков коры и применяли метод условных рефлексов.

Оказалось, что у собаки, лишенной затылочных долей, можно выработать условный рефлекс, сочетая свет с подачей кормушки. Спустя некоторое время при действии света у собаки выделяется слюна. Но на более сложный зрительный сигнал — определенную форму предмета или перемещение его в пространстве — условный рефлекс у таких собак не вырабатывается даже после большого количества сочетаний. Подобные результаты были получены и после удаления височных долей, где лежит слуховая зона. На основании этих исследований И. П. Павлов разработал *учение о динамической локализации функций в коре больших полушарий*. Согласно этому учению, корковый конец каждого анализатора состоит из двух основных частей: ядра и периферических элементов. Клетки ядра, сконцентрированные в определенной зоне, высокоспециализированны, способны к очень тонкому различению соответствующих раздражителей (звуковых, зрительных и т. д.).

Наряду с ядром анализатора в коре рассеяны его отдельные элементы, значительно менее специализированные, неспособные к высшему анализу и синтезу (рис. 83). После повреждения ядра эти периферические элементы могут в какой-то мере выполнять его функции, но они никогда не заменяют ядро полностью. Таким образом, в коре больших полушарий высших животных и человека сочетается принцип высокой специализации нервных центров с их гибкостью и пластичностью, способностью к динамической перестройке своих функций.



А



Б

83 **Топография зрительной (А) и слуховой (Б) областей коры больших полушарий у собаки (обозначена точками); чем гуще точки, тем к более тонкому анализу способен данный участок коры**

УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ

Исследование функций коры больших полушарий И. П. Павлов начал с изучения слюноотделения, наступающего при виде, запахе корма, при действии звуковых раздражителей, связанных с приемом корма, и др. Эти явления ранее обозначали термином «психическая секреция». Павлов пришел к заключению, что психической секреции присущи все основные черты рефлекса, то есть это ответ организма на раздражение рецепторов, осуществляемый при участии центральной нервной системы. Выясняя характер условных рефлексов, ученый пришел к выводу, что они являются типичной формой деятельности коры больших полушарий.

Отличие условных рефлексов от безусловных. Все безусловные рефлексы врожденные и передаются по наследству. Только что вылупившийся из яйца цыпленок сразу же начинает клевать, новорожденный теленок — сосать и т. д. Это безусловный пищевой рефлекс.

Условные рефлексы вырабатываются в процессе всей жизни животного. Так, если щенят до определенного возраста кормить только одним молоком, то у них вырабатывается прочный условный рефлекс на молоко: при виде и запахе молока у них выделяется слюна и обнаруживается двигательная пищевая реакция. Хлеб и мясо никакой реакции не вызывают. Но стоит 1—2 раза покормить щенят

мясом, как на вид и запах мяса будет выделяться слюна.

Безусловные рефлексы — это видовые рефлексы. Все кошки при виде опасности, которой они не могут избежать, выгибают спину и фыркают. Собаки при нападении на них рычат и лают. Ежи свертываются в клубок. Это оборонительные безусловные рефлексы. У разных видов животных они проявляются по-разному, но у животных одного вида безусловные рефлексы одинаковы.

Условные рефлексы индивидуальны. Например, одно животное откликается на одну кличку, другое — на другую. Для каждой особи существует свой комплекс условных рефлексов, свой жизненный опыт.

Безусловные рефлексы могут осуществляться и при отсутствии высших отделов центральной нервной системы. Если у кошки или собаки удалить кору больших полушарий, а затем вливать в рот кислоту, то и в этом случае у них будет выделяться слюна. Все безусловные рефлексы после удаления коры сохраняются. Следовательно, они представляют собой результат деятельности низших отделов центральной нервной системы.

После удаления коры условные рефлексы пропадают. Собаки без коры больших полушарий не реагируют на кличку, не узнают хозяина, не проявляют двигательные и слюноотделительные реакции на вид и запах пищи и т. д. Условные рефлексы являются функцией высших отделов центральной нервной системы. У высших животных условные рефлексы служат формой деятельности коры больших полушарий. Это корковые рефлексы.

Безусловные рефлексы возникают при раздражении определенных рецепторных полей. Для каждого безусловного рефлекса имеется определенная рефлекторная дуга.

Условные рефлексы не имеют постоянных рефлекторных дуг. Животное не облизывается и не подбегает к кормушке при звуке колокольчика или зажигании лампочки, оно не проявит при этом и оборонительную реакцию. Но стоит начать безразличные раздражители сопровождать дачей корма или болевым раздражением лапы, как эти сигналы станут вызывать соответствующие реакции. Один и тот же условный рефлекс, например слюноотделительный, можно выработать при раздражении различных рецепторов: на свет лампочки, на звук колокольчика, на прикосновение к коже и т. д.

Методики выработки условных рефлексов у животных. И. П. Павлов изучал деятельность коры больших полушарий по условнорефлекторным реакциям слюнной железы, проток которой выводил наружу. Эта методика получила название *классической павловской слюноотделительной методики*. В качестве условных раздражителей можно использовать самые различные звуковые и световые сигналы, запахи, прикосновения к коже и т. д. Так как вид предметов в лаборатории, вид самого экспериментатора делаются условными раздражителями, то наблюдать за условнорефлекторной деятельностью животных нужно в изолированных звуконепроницаемых камерах.

Важное преимущество этой методики — возможность судить по количеству выделяющейся слюны о степени процессов возбуждения и торможения в соответствующих областях коры больших полушарий. Много выделяется слюны — значит, сильный процесс возбуждения; уменьшается количество слюны — слабее становится возбудительный процесс. Однако широкому применению этой методики препятствуют необходимость предварительной тонкой операции, тщательный послеоперационный уход за животными. Кроме того, собаки во время опытов должны находиться в неподвижном положении в специальном станке в звуконепроницаемой камере, отчего сравнительно быстро засыпают. Слюноотделительная методика применяется преимущественно на собаках в условиях эксперимента.

Двигательно-оборонительная методика, впервые разработанная для исследования на собаках В. М. Бехтеревым и В. П. Прото-

поповым, в дальнейшем была использована для изучения высшей нервной деятельности сельскохозяйственных животных. Слюноотделение у них имеет ряд особенностей, которые затрудняют применение слюнной методики. Поэтому для выработки условных рефлексов у лошади и жвачных используют двигательнo-оборонительную методику. Безусловным рефлексом в этом случае является оборонительный рефлекс сгибания конечности на раздражение ее индукционным током. Для нанесения раздражения током в области путового сустава передней конечности выстригают шерсть. Это место увлажняют изотоническим раствором хлористого натрия и на нем укрепляют электроды от вторичной индукционной катушки. Каждое болевое раздражение сопровождается оборонительной реакцией в форме сгибания конечности. Движение конечности записывают на ленте кимографа при помощи пневматической передачи. В качестве условных раздражителей можно использовать различные звуковые, зрительные, обонятельные, кожные раздражители.

Двигательно-пищевую методику используют для изучения высшей нервной деятельности у самых различных животных, начиная с самых мелких (мышей, крыс) и кончая крупными. Эта методика наиболее соответствует естественным условиям жизни животных и легко применима как в экспериментальной обстановке, так и на производстве. Животное находится в помещении, где оно может свободно двигаться. Безусловным раздражителем служит порция корма, которую кладут в кормушку. Многократное сочетание того или иного условного раздражителя (зажигание лампочки, стук метронома и т. д.) с безусловным приводит к тому, что только на стук метронома или зажигание лампочки животное идет к кормушке. Экспериментатор следит за его реакцией.

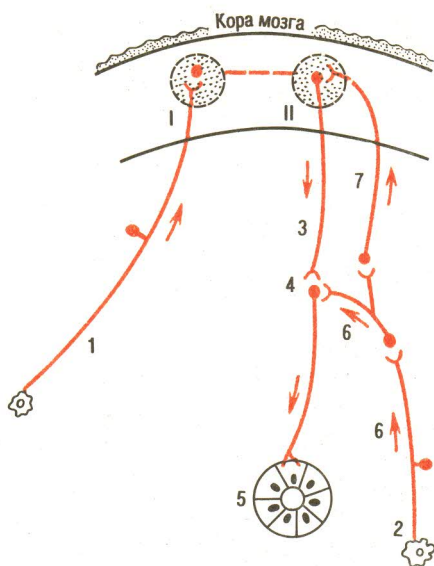
Процесс образования условного рефлекса. При выработке условного рефлекса нужно подействовать сначала условным раздражителем, например, зажечь лампочку, а затем дать корм — безусловный раздражитель. Такое сочетание условного и безусловного раздражителей приходится повторять много раз, прежде чем выработается прочный условный рефлекс и на зажигание лампочки будет выделяться слюна. В самом начале совместного применения условного и безусловного раздражителей у животного проявляется ориентировочная реакция, или, по образному выражению И. П. Павлова, рефлекс «что такое?». Он проявляется в торможении общей дви-

гательной активности, в повороте головы и глаз в сторону нового раздражителя, встораживании ушей, обонятельных движениях, а также в изменении дыхания и сердечной деятельности. По мере упрочения условного рефлекса эта реакция ослабевает, а затем исчезает. На первой же стадии выработки условного рефлекса ориентировочная реакция играет большую роль, так как способствует повышению активности клеток центральной нервной системы.

После ряда сочетаний условного и безусловного раздражителей возникают первые реакции на условный раздражитель. Но условный рефлекс в это время непрочен. Он появляется не на каждое применение условного раздражителя и носит обобщенный, генерализованный характер, то есть реакцию вызывает не только условный раздражитель, но и похожие на него раздражители, например, не только зажигание, но и мигание лампочки. В дальнейшем по мере повторного применения условного и безусловного раздражителей условный рефлекс становится прочным и специализированным: ответная реакция формируется при каждом применении условного сигнала, а все другие раздражители, даже очень похожие на него, перестают оказывать действие.

Механизм образования условного рефлекса заключается в замыкании временной связи между двумя пунктами коры больших полушарий. При образовании условного рефлекса в коре больших полушарий замыкается нервная связь между двумя возбужденными очагами: центром условного и центром безусловного раздражителей.

При выработке условного рефлекса, например слюноотделительного, на свет лампочки поступают следующим образом: зажигают лампочку, а затем через 10—15 с дают животному корм. Условный раздражитель (свет) вызывает возбуждение в рецепторах сетчатки. По аф-



84 Схема образования условного рефлекса:

I — зрительный центр; *II* — пищевой центр; *1* — афферентные пути; *2* — чувствительные нервные окончания ротовой полости; *3* — нисходящие пути; *4* — центр слюноотделения; *5* — слюнные железы; *6* — центроостремительные нервы; *7* — восходящие нейроны

ферентным путям (рис. 84, *1*) через подкорковые центры оно доходит до зрительного центра коры *I*. Почти одновременно с возбуждением зрительного центра возбуждается и пищевой центр коры *II* под действием пищевого безусловного раздражителя. Возбуждение, возникшее в чувствительных нервных окончаниях ротовой полости *2*, по центроостремительным нервам *6* передается в продолговатый мозг, в центр слюноотделения *4*, а оттуда по центробежным нервам — к слюнным железам *5*. Возбужденные слюнные железы выделяют слюну. Осуществляется безусловный слюноотделительный рефлекс. Возбуждение при этом не только достигает центра слюноотделения в продолговатом мозге, но и поднимается по восходящим нейронам *7* до пищевого центра коры больших полушарий. Раздражение любого рецепторного образования обязательно приводит к возбуждению

определенного пункта коры. Итак, в коре одновременно образуются два возбужденных пункта: зрительный и пищевой. Причем под влиянием безусловного раздражителя (корма) возникает более сильный очаг возбуждения, чем от действия света. Более мощный очаг возбуждения притягивает к себе возбуждение из менее сильного очага.

Если несколько раз повторять почти одновременное действие условного и безусловного раздражителей, то возбуждение из зрительного центра в пищевой будет проходить все лучше и лучше. Известно, что возбуждение, прошедшее несколько раз в определенном направлении, оставляет после себя след в виде повышенной возбудимости. И наконец наступает такой момент, когда действует только условный раздражитель (свет), а у животного выделяется слюна. Выработался условный рефлекс на зажигание лампочки. Теперь возбуждение от рецепторов сетчатки, дойдя до зрительного центра, по проторенным путям бежит к пищевому центру коры, затем по нисходящим путям 3 спускается в центр слюноотделения продолговатого мозга и по центробежным нервам подходит к слюнным железам, которые начинают выделять секрет.

Дуги безусловного и условного рефлексов имеют разное начало: безусловный и условный раздражители действуют на разные рецепторы, центростремительные пути от которых также различны. Центробежный же путь как условного, так и безусловного рефлексов один и тот же — из центра слюноотделения к слюнным железам. Эта общность центробежного пути обоих рефлексов и служит доказательством, что условный рефлекс может образовываться только на базе безусловного. Характер условного рефлекса зависит от того, на базе какого безусловного рефлекса он выработан. Если звук свистка подкреплять дачей корма, то свисток будет вызывать пищевой

условный рефлекс — слюноотделение. Если же свисток подкреплять болевым раздражением лапы собаки, то будет формироваться оборонительный рефлекс — отдергивание лапы.

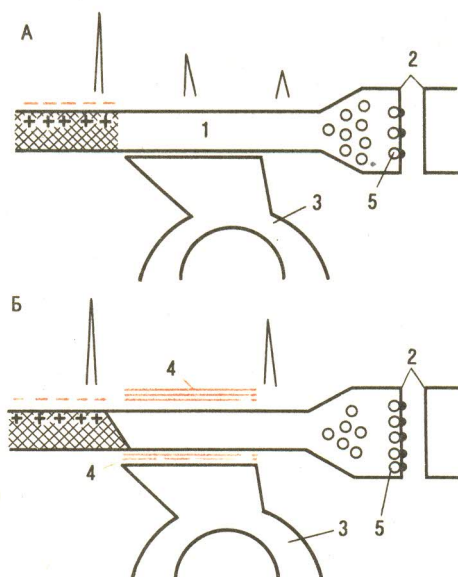
В образовании условных рефлексов большую роль играют также и подкорковые структуры, и в частности ретикулярная формация мозга. В процессе образования условного рефлекса повышение электрической активности в ретикулярной формации среднего и промежуточного мозга наступает раньше и отличается большей интенсивностью, чем в коре. Двустороннее разрушение неспецифических ретикулярных структур на уровне как среднего, так и промежуточного мозга препятствует выработке условных связей. Объяснить эти факты можно следующим образом. Так как ретикулярная формация получает коллатерали всех чувствительных путей, идущих к коре головного мозга, она возбуждается при раздражении любых рецепторов. При возбуждении ретикулярная формация оказывает активизирующее влияние на всю кору больших полушарий. Поддерживая возбужденное состояние клеток коры мозга, сетчатая формация обеспечивает оптимальные условия для замыкания временной связи.

Условная связь между разными участками коры может устанавливаться не только через внутрикортикальные нервные структуры, но и через подкорковые образования. В каждой корковой зоне наряду с афферентными в большом количестве имеются эфферентные пути, по которым осуществляется связь с подкорковыми исполнительными аппаратами. Было высказано предположение, что временная связь может замыкаться в коре между афферентными и эфферентными элементами одной и той же зоны. Таким образом, когда импульсы, вызванные условным раздражителем, поступят по афферентным путям через таламус

и ретикулярную формацию в соответствующую чувствительную зону коры больших полушарий, после переработки они выйдут по временной связи на эфферентные пути, спустятся по ним в подкорковые образования, а оттуда вновь возвратятся в кору уже в корковое представительство безусловного рефлекса. Следовательно, образование условного рефлекса идет по так называемым вертикальным связям: кора — подкорка — кора. При этом не исключаются и горизонтальные непосредственные связи между двумя пунктами коры — центрами условного и безусловного раздражителей.

В основе физиологического механизма процесса замыкания временной связи лежат явления доминанты, проторения и суммации. При выработке условного рефлекса очаг возбуждения в корковом представительстве безусловного рефлекса становится доминантным. Он притягивает нервные импульсы из более слабого очага возбуждения, вызванного условным раздражителем. В корковом центре происходит суммация поступающих импульсов безусловного рефлекса, а это приводит к повышению возбудимости и лабильности в данном пункте коры. При повторении сочетаний условного и безусловного раздражителей повышение возбудимости и лабильности достигает определенного максимального уровня, при котором замыкается связь между обоими очагами возбуждения. Поэтому возбуждение из центра условного рефлекса может беспрепятственно переходить на корковое представительство безусловного рефлекса и вызывать этот рефлекс.

При сочетании условного и безусловного раздражителей происходит длительная деполяризация мембран пресинаптических окончаний и нейроглиальных клеток, окружающих нейроны. Одна из функций глиальных клеток — процесс миелинизации, который стимулируется



85 Схема процесса образования временной связи:

А — «потенциальный синапс»; Б — образование временной связи (превращение «потенциального» синапса в «актуальный»); 1 — пресинаптический участок нервного окончания; 2 — синаптическая щель; 3 — олигодендроцит; 4 — миелиновая оболочка; 5 — медиатор (по А. И. Ройтбаку)

длительной деполяризацией. При этом пресинаптический участок окончания замыкается в отростке глиальной клетки и окружается миелином. В результате создаются благоприятные условия для распространения возбуждения. До синапсов будет доходить более интенсивное возбуждение, оно вызовет выделение большого количества медиатора, достаточного для достижения критического уровня деполяризации постсинаптической мембраны. Это обеспечивает передачу возбуждения через синапс. Так, синапс из непроходимого (потенциального) превращается в проходимый (актуальный). По мере увеличения количества слоев в образовавшейся миелиновой оболочке эти связи становятся все более прочными (рис. 85).

Другое объяснение механизма образования временной связи дал П. К. Анохин. Он полагал, что при

сочетании условного и безусловного раздражителей наступают определенные изменения в расположении оснований молекул рибонуклеиновой кислоты и вследствие изменения кода РНК в аксоплазме образуются новые своеобразные белковые молекулы, особо чувствительные к определенным нервным импульсам. Эти молекулы служат «хранителями» образовавшейся связи между двумя возбуждениями.

В создании стойкого состояния постоянной проводимости в образовавшихся временных связях большое значение имеет циркуляция импульсов по кольцевым системам коры. Например, пирамидные клетки пятого слоя от своего нисходящего аксона отдают боковые веточки, которые поднимаются в верхние слои коры и оканчиваются у вставочных нейронов второго и третьего слоев. По этим путям импульсы от пирамидной клетки могут частично возвращаться к вставочным нейронам и через них повторно возбуждать пирамидную клетку. По-видимому, выход импульсов в эти боковые замкнутые круги происходит при достаточной интенсивности возбуждения или при повышенной возбудимости нервных элементов данного пути. Это происходит при сочетании условного раздражителя с безусловным, когда сливаются два потока импульсов.

Установившаяся непрерывная циркуляция возбуждения по такой замкнутой кольцевой системе будет, в свою очередь, поддерживать состояние повышенной возбудимости и тех нейронов, в синапсах которых замыкается временная связь.

Концепция П. К. Анохина (1964) о формировании поведенческих реакций. Согласно этой концепции любая поведенческая реакция начинается с формирования афферентного синтеза (рис. 86). Для его формирования необходимы: 1) условный раздражитель, имеющий сигнальное значение, оптимальной средней силы;

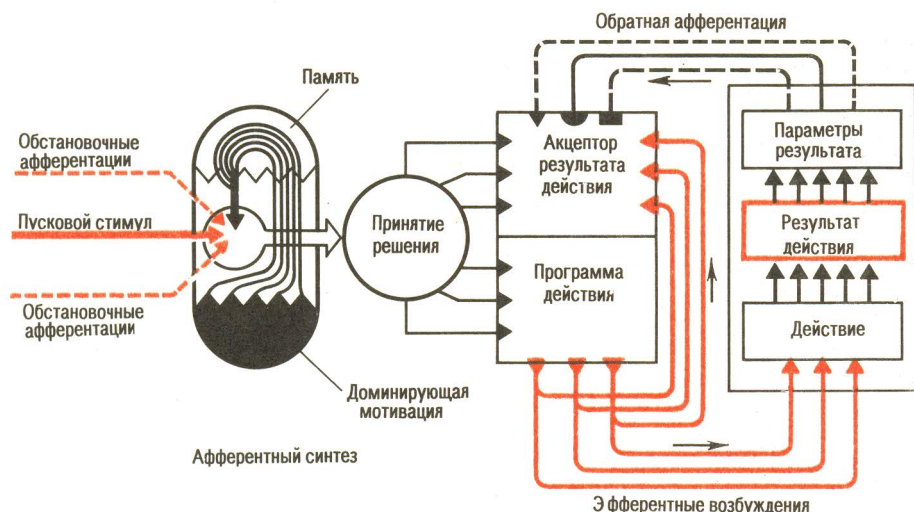
2) обстановка афферентации — поступление импульсов в кору больших полушарий мозга от соответствующих рецепторов, воспринимающих обстановку, в которой действует условный раздражитель; если обстановка представляет опасность для животного, раздражитель не будет иметь сигнального значения; 3) исходная биологическая мотивация — при выработке, например, пищевых условных рефлексов необходимо возбужденное состояние пищевого центра; 4) кратковременная память на условный раздражитель.

Афферентный синтез осуществляется во всех центрах коры мозга, куда приходят афферентные импульсы. На базе афферентного синтеза принимается решение. У животного это бессознательный акт. При этом ограничивается свобода действий. От структур афферентного синтеза поток нервных импульсов идет, например, при выработке двигательных условных рефлексов к определенным моторным центрам, и в них происходит перераспределение мышечного тонуса, подготовка к двигательному акту.

Затем подготавливается программа действий. Формирование ее идет в двух видах: эфферентной программы системы команд на эффекторы — рабочие органы и акцептора результатов действия — воображаемого результата будущего действия, эффекта, который нужно получить, то есть модели ожидаемого результата.

Реализация эфферентной программы приводит к определенному действию. После совершения действия получают результаты. Они имеют параметры, по которым их можно оценить. Обратная афферентация информирует организм об этих параметрах, то есть о полученном эффекте.

Важнейшее значение имеет последующее сравнение информации, полученной посредством обратной афферентации, с акцептором резуль-



86 Схема целенаправленного поведенческого акта (по П. Анохину, 1968)

татов действия. Оно позволяет организму оценить, достигнут ли ожидаемый эффект. Если он не достигнут, если имеется несогласованность между обратной афферентацией и акцептором результатов действия, то строится новая эфферентная программа. Так продолжается до тех пор, пока цель, поставленная афферентным синтезом, не будет достигнута.

Вместо разомкнутой дуги рефлекса имеется рефлекторное кольцо с обратной связью. Для построения схемы общей структуры поведения здесь использован кибернетический принцип саморегуляции. Сформулировано представление об организме как о саморегулирующейся функциональной системе.

Общие закономерности условно-рефлекторной деятельности. При выработке условного рефлекса условный раздражитель всегда должен несколько предшествовать безусловному. При обратной ситуации условный рефлекс не образуется. Для образования условных рефлексов чрезвычайно важно деятельное состояние больших полушарий. Если экспериментальное животное нахо-

дится в сонливом состоянии, то образование условного рефлекса или очень затягивается, или делается совершенно невозможным.

Большое значение имеет и степень возбудимости центра безусловного раздражителя. Так, если собака сыта, возбудимость центра безусловного пищевого рефлекса понижена и выработать условный пищевой рефлекс у такого животного очень трудно.

Если животное нездорово, в коре головного мозга появляется новый очаг возбуждения, связанный с патологическим процессом, что препятствует образованию условных связей. Кроме того, при заболевании снижается возбудимость клеток коры.

При выработке условных рефлексов имеет значение и сила условного раздражителя. Так, на раздражитель слабой силы условный рефлекс вырабатывается труднее. Наименьшее количество сочетаний требуется для условного раздражителя средней силы. Очень сильный условный раздражитель применять нельзя, так как он вызывает процесс запредельного торможения и условный рефлекс не образуется.

Классификация условных рефлексов. В основу классификации условных рефлексов положено название

тех безусловных рефлексов, на базе которых они выработаны: пищевой, оборонительный, половой и т. д. Условные рефлексы различают по названию анализатора или того органа, где находятся рецепторы, воспринимающие условный сигнал: зрительный, слуховой, обонятельный, вкусовой, кожный, с мочевого пузыря, желудка, кишечника и т. д. Условные рефлексы обозначают по эффектору, с которого они проявляются: двигательные и секреторные. В зависимости от энергии условного раздражителя различают звуковые, световые и температурные условные рефлексы.

Условные рефлексы могут быть *экстероцептивными* (образуются при раздражении внешних рецепторов — кожи, глаза, уха, полостей рта, носа), *интероцептивными* (возникают при раздражении рецепторов внутренних органов, кровеносных сосудов, рецепторов мышц, сухожилий). Рефлексы, начинающиеся с рецепторов мышц, сухожилий, выделяют в самостоятельную группу *проприоцептивных*.

Существуют условные рефлексы *первого порядка* и *высших порядков*. Первые вырабатываются на базе безусловных рефлексов. Рефлексы второго порядка, или вторичные условные рефлексы, образуются при помощи хорошо выработанного условного рефлекса. Так, при сочетании механического раздражения кожи с электрокожным раздражением был выработан двигательно-оборонительный рефлекс первого порядка. При сочетании этого условного рефлекса с бульканьем образовался условный рефлекс второго порядка, а при сочетании тона «до» с бульканьем — условный рефлекс третьего порядка. Условные рефлексы более высокого порядка у собак выработать не удается. У детей может быть выработан условный рефлекс пятого и шестого порядков.

Таким образом, в процессе эволюции нервной системы возникла воз-

можность построения цепных временных связей, когда один условный рефлекс образуется при помощи другого условного рефлекса, то есть при отсутствии непосредственной связи с безусловным раздражителем. Однако первое звено в этой цепи обязательно должно образоваться на базе безусловного рефлекса.

Подражательные условные рефлексы легко вырабатываются у животных, особенно стадных и стайных, как в природе, так и в лаборатории. Например, у одной обезьяны образовался двигательный пищевой условный рефлекс на вид у других обезьян. Если затем какую-либо из обезьян-зрителей помещали в опытную клетку, у нее сразу же возникала соответствующая реакция на условный раздражитель.

У животных могут быть выработаны условные рефлексы на относительные признаки раздражителей — *условные рефлексы на отношение* (больше — меньше, чаще — реже, короче — длиннее и т. д.). Например, кролику показывали одновременно два квадрата, один меньше другого. Если животное хватало зубами кольцо под малым квадратом, в кормушку падал кусочек моркови, а реакция на большой квадрат не подкреплялась. После того как выработался положительный условный рефлекс на малый квадрат, а на большой — дифференцировка, использовали другие пары раздражителей, например малый и очень малый квадрат или большой и очень большой квадрат. В этих случаях реакция проявлялась только на квадрат, меньший по размерам.

Если животное попадает в помещение, в котором оно получало пищу или болевое воздействие, то начинают проявляться пищевые или оборонительные реакции. Этот вид рефлексов получил название *условный рефлекс на обстановку*, или *обстановочный*.

Ситуационные рефлексы возникают в связи с экспериментальной

ситуацией: принятие той или иной позы на определенном месте, отряхивание, лизание лапочки и т. д.

Экстраполяционный рефлекс описан Л. В. Крушинским (1960). Животное улавливает, экстраполирует направление, по которому передвигается пищевой или вредящий объект. Развитие этого рефлекса связано с условиями жизни животного. Например, охотничья собака бежит не по следам петляющего зайца, а выходит ему наперерез.

Биологическое значение условных рефлексов. В процессе эволюции у животных выработался особый механизм, который дает возможность реагировать не только на безусловные раздражители, но и на массу индифферентных (безразличных) раздражителей, совпадающих во времени с безусловными раздражителями. Благодаря этому механизму возникновение индифферентных раздражителей сигнализирует о приближении тех агентов, которые имеют биологическое значение; связи животного с внешним миром расширяются, становятся более совершенными, более тонкими. Животное лучше приспосабливается к разнообразным, очень изменчивым условиям существования (см. гл. «Адаптация»).

Оборонительные условные рефлексy помогают животному заранее подготовиться к защите и избежать грозящей ему опасности. Звуки, издаваемые хищником, его запах, следы лап на земле — все это раздражители, которые вызывают оборонительные рефлексy у животных. Ягненок, который еще не приобрел соответствующих условных связей, не спасается бегством при приближении хищника и гибнет. Взрослая овца при первых признаках появления хищника убегает. Следовательно, условные рефлексy как сигнальные необходимы для жизни животного.

При помощи условных рефлексy происходит передача информации от

одного поколения к другому. Жизненный опыт, всю совокупность приобретенных условнорефлекторных связей старшее поколение передает молодому. Чем богаче опыт родительского поколения, тем будет богаче и опыт молодого поколения благодаря условнорефлекторному механизму. Передача происходит с помощью подражательных рефлексy, имеющих условнорефлекторную природу. Подражательные рефлексy легко вырабатываются у многих видов. Например, канарейки в течение трех с половиной столетий разведения в домашних условиях утратили рефлекс расклевывания стручков. Они не способны разрывать стручки и выбирать оттуда семена. Но, если посадить птенца кенаря к чижам, которые умеют это делать, он будет расклевыывать стручки.

У всех классов позвоночных животных (рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих) образуются условные рефлексy по одному принципу, но в формировании временных связей принимают преимущественное участие различные отделы головного мозга. У рыб такими отделами служат средний мозг и мозжечок. У рептилий и птиц замыкательную функцию выполняют полушария головного мозга, в выполнении этой функции значительную роль играет и промежуточный мозг.

ВИДЫ ТОРМОЖЕНИЯ В КОРЕ МОЗГА

Нормальная деятельность коры головного мозга осуществляется в результате взаимодействия процессов возбуждения и торможения. Возбуждение ведет к выработке и проявлению условных рефлексy, а торможение — к их подавлению.

Различают два основных вида торможения условных рефлексy: безусловное и условное.

Безусловное торможение. Оно возникает быстро, без предварительной выработки и удерживается срав-

нительно недолго. Безусловное торможение имеет две разновидности: внешнее и запредельное.

Внешнее торможение возникает всегда, когда в коре головного мозга появляется новый очаг возбуждения (табл. XIII). Его возникновение зависит от действия как внешних, так и внутренних раздражителей. Например, у собаки выработан прочный слюноотделительный рефлекс на звонок. Зазвенел звонок, а в это время громко хлопнули дверью. Слюна не потечет. Не проявится прочный условный рефлекс и в том случае, если у животного что-то болит или переполнен мочевой пузырь.

Запредельное торможение образуется при увеличении силы или продолжительности действия раздражителя. Например, если выработать условный слюноотделительный рефлекс на звонок, а затем звонок сделать очень сильным, то слюна отделяться не будет. То же самое произойдет, если звонок средней силы сделать очень продолжительным. Это происходит потому, что нервные клетки имеют предел работоспособности. Когда данный предел превзойден, процесс возбуждения в нервных клетках сменяется процессом торможения. Запредельное торможение — это защитный механизм. У животных с ослабленной нервной системой (кастрированные, старые) оно возникает под действием даже слабых условных раздражителей.

Условное, или внутреннее, торможение. Это особый вид торможения, специфический для нервных клеток коры. Он присущ только коре больших полушарий.

Условное торможение вырабатывается постепенно и сохраняется относительно долго. Оно формируется обычно при систематическом неподкреплении условного раздражителя безусловным. Неподкрепляемый раздражитель вызывает процесс торможения в тех же самых клетках коры, в которых он раньше

вызывал процесс возбуждения. Центр условного раздражителя затормаживается не из другого центра, а торможение возникает внутри этого же центра, поэтому этот вид торможения и называют внутренним.

В зависимости от того, как осуществляется неподкрепление условного раздражителя безусловным, различают четыре вида внутреннего торможения: угасание, дифференцировка, условный тормоз и запаздывание.

Угасание. Если условный раздражитель повторять через короткие промежутки времени несколько раз без сопровождения безусловного раздражителя, то величина условного рефлекса будет все меньше и меньше, и наконец условный рефлекс исчезнет совсем. Теперь действие условного раздражителя в центре условного рефлекса вызывает не процесс возбуждения, как раньше, а процесс торможения.

Если после полного угасания сделать перерыв в применении неподкрепляемого условного раздражителя, то условный рефлекс на этот раздражитель появится снова. Восстановление условного рефлекса произойдет без особого воздействия — не потребуется ни одного подкрепления условного раздражителя безусловным. Очевидно, при угасании условный рефлекс не исчезает, а происходит временное выключение условнорефлекторной связи процессом внутреннего торможения.

Дифференцировка. Если использовать неподкрепляемый раздражитель, близкий по своей природе к условному раздражителю, то он вызовет условный рефлекс почти такой же величины, как и условный раздражитель. Но если данный раздражитель применить несколько раз без подкрепления, то это приведет не к возбуждению, а к торможению. Например, у собаки выработан условный рефлекс слюноотделения на зажигание лампочки. Затем начинают подавать новый раздражи-

тель — мигание лампочки, но пищей его не подкрепляют. После нескольких повторений мигание лампочки перестает вызывать слюноотделение. Мигание лампочки становится тормозным условным раздражителем. Под действием этого раздражителя в коре головного мозга образуется торможение. Следовательно, дифференцировка вырабатывается при повторном подкреплении одного сигнала и неподкреплении другого. Чем ближе по своим свойствам эти раздражители, тем тоньше дифференцировка. В лаборатории И. П. Павлова было установлено, что собаки способны отличить 100 ударов метронома в минуту от 96, отдифференцировать тоны, отличающиеся один от другого на $\frac{1}{8}$, и т. д.

Условный тормоз. Если к раздражителю, при помощи которого выработан положительный условный рефлекс, прибавить еще какой-нибудь агент и эту комбинацию не подкреплять, то она постепенно становится недействительной. Например, у собаки сформирован слюноотделительный условный рефлекс на вид вертящегося предмета (вертушки). Начинают применять вертушку вместе с тоном «до», и эту комбинацию не подкрепляют. Вначале благодаря прочно выработанному рефлексу на вертушку животное дает положительную реакцию. Затем развивается внутреннее торможение и собака начинает отличать положительный раздражитель от неподкрепляемой комбинации. По механизму возникновения условный тормоз принципиально не отличается от дифференцировки. И здесь происходит анализ раздражителей, в какой-то степени сходных и в какой-то степени отличных.

Внутреннее торможение типа условного тормоза вырабатывается лишь в том случае, если прибавочный агент и положительный условный раздражитель сливаются друг с другом во времени. Если дейст-

вие этого агента прекращать раньше чем за 10 с до начала действия положительного условного раздражителя, то на него образуется условный рефлекс второго порядка.

Запаздывание. Когда между началом действия условного раздражителя и подкреплением проходит более или менее значительное время (2—3 мин), то условный рефлекс отодвигается к моменту безусловного подкрепления. В этом случае эффект от действия условного раздражителя состоит из двух фаз: начальной — недействительной и второй — действительной. В недействительную фазу в корковом центре условного раздражителя развивается внутреннее торможение, которое получило название запаздывания. Так, если при выработке слюноотделительного условного рефлекса на звонок подкрепление кормом производить через 3 мин после начала звучания звонка, то слюноотделение будет начинаться тоже через такое же время.

ВЗАИМООТНОШЕНИЕ ВОЗБУЖДЕНИЯ И ТОРМОЖЕНИЯ В КОРЕ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ

Иррадиация и концентрация возбуждения и торможения. Распространение процессов возбуждения или торможения из очага их возникновения на другие области коры называют *иррадиацией*. Если эти процессы, достигнув определенной границы распространения, могут вновь возвращаться в исходный пункт, то говорят о *концентрации* возбуждения или торможения.

Примером иррадиации процесса возбуждения служит явление генерализации условных рефлексов. В начале выработки условного рефлекса не только условный раздражитель вызывает реакцию, но и другие посторонние раздражители. Происходит это потому, что возбуждение,

вызванное условным раздражителем, иррадирует на значительные области коры и во временную связь с корковым центром безусловного раздражителя вступают многие пункты коры. При дальнейшей выработке условного рефлекса иррадиация возбуждения все больше и больше ограничивается. Возбуждение сосредоточивается, концентрируется в группе клеток условного раздражителя. Этот процесс концентрации возбуждения происходит в результате неподкрепления всех других раздражителей, кроме условного, и развития внутреннего торможения, которое ограничивает возбуждение.

И. П. Павлов обнаружил иррадиацию возбуждения из одного центра коры больших полушарий в другой при анализе сложного поведения животных. У одной из подопытных собак проявлялась сильная агрессивная реакция на всех посторонних людей, входивших во время опыта. Особенно сильно этот рефлекс был выражен на сотрудника, который когда-то ударил эту собаку, чтобы ее усмирить. И вот после замены экспериментатора этим сотрудником условный раздражитель вызвал гораздо более обильное слюноотделение, чем раньше. Это связано с тем, что «агрессивное» возбуждение стремительно иррадиировало по коре и усиливало возбуждение пищевого центра.

Движение нервных процессов по коре больших полушарий зависит и от состояния клеток коры, которые встречает на своем пути иррадирующий процесс. Если нейроны находятся в заторможенном состоянии, это препятствует распространению на них процесса возбуждения, и наоборот, если они находятся в состоянии возбуждения, торможение их охватывает труднее. На скорость иррадиации и концентрации нервных процессов оказывают влияние и тип нервной системы, ее индивидуальные особенности.

Положительная и отрицательная индукция корковых процессов. В коре больших полушарий, так же как в низших отделах центральной нервной системы, возможна индукция, то есть взаимодействие торможения и возбуждения. Между ними возникает определенный баланс, вследствие чего проявляется либо положительная, либо отрицательная индукция.

Примером *положительной индукции* может служить следующий опыт. У собаки выработан условный пищевой рефлекс на механическое раздражение кожи передней лапы. Механическое раздражение задней лапы животного сделано тормозным. Если положительный условный раздражитель применять непосредственно после тормозного, наступает резкое увеличение условного рефлекса (слюноотделение возрастает в полтора раза).

Очаг торможения в коре, вызванный раздражением задней лапы, резко повышает возбудимость соседнего участка коры, связанного с раздражением передней лапы.

Примером *отрицательной индукции* может быть внешнее торможение, вызванное ориентировочной реакцией. При любом внезапном действии побочного раздражителя не проявляются даже хорошо выработанные условные рефлексы. В этом случае очаг внезапного возбуждения индуцирует тормозное состояние в других центрах коры, препятствуя осуществлению условнорефлекторной деятельности.

Индукция по своему проявлению противоположна иррадиации. Если иррадиация состоит в распространении однозначного процесса, то индукция, наоборот, создает влияние противоположного характера и ограничивает иррадиацию. Она способствует концентрации нервных процессов.

АНАЛИТИКО-СИНТЕТИЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Анализ и синтез. В течение своей жизни животное образует многочисленные условные рефлексy на базе безусловных рефлексов и в сочетании с разнообразными условными раздражителями. При этом условные раздражители (сигналы) могут быть либо отдельными элементами окружающей среды, либо представлять сложные комплексы из данных элементов. Эти сигналы обращены к различным органам чувств, они сообщают об изменениях температуры окружающей среды, освещенности, форме, движении и удаленности предметов, звуках различной громкости и т. д. Все указанные раздражения, воспринятые периферическими отделами анализаторов — рецепторами, по центростремительным нейронам передаются в кору больших полушарий, которая из массы поступающих сигналов способна выделять отдельные элементы, отличать их друг от друга, следовательно, она обладает способностью к анализу. Из всех воспринятых сигналов животное отбирает лишь те, которые имеют непосредственное отношение к той или иной функции организма: к добыванию корма, сохранению целостности организма, размножению и т. д. В ответ на эти раздражения передаются импульсы соответствующим эффекторным органам (двигательным или секреторным).

Анализ и синтез раздражителей в простейшей форме способны осуществлять и периферические отделы анализаторов — рецепторы. Поскольку рецепторы специализированы в восприятии определенных раздражителей, следовательно, ими производится их качественное разделение, то есть анализ определенных сигналов из внешней среды. При сложном строении рецепторного аппарата, например органа слуха, его

структурными элементами могут различаться звуки неодинаковой высоты. Вместе с этим создается и комплексное восприятие звуков, что ведет к их синтезу в одно целое.

Восприятие раздражителей, вызвавшее процессы анализа и синтеза в рецепторном аппарате, обуславливает соответствующие реакции организма, главным образом безусловно-рефлекторные. Анализ и синтез, осуществляющиеся периферическими концами анализаторов, называют *элементарным анализом и синтезом*. Но возбуждение с рецепторов поступает также к центральным корковым концам анализаторов, где происходят более сложные формы анализа и синтеза. Здесь возбуждение в процессе образования условного рефлекса входит в контакт с многочисленными очагами возбуждения в других областях коры, что способствует объединению многочисленных раздражителей в единый комплекс, а также позволяет более тонко различать элементарные раздражители. Анализ и синтез, осуществляемые корковыми концами анализаторов, называют *высшим анализом и синтезом*.

В основе аналитической деятельности коры лежит процесс торможения, ограничивающий иррадиацию возбуждения. В результате анализа воспринимаемых раздражений возможна их дифференциация. Животное может дифференцировать раздражители, не только обращенные к разным анализаторам, но и к одному, если эти раздражители качественно или количественно отличаются один от другого.

В окружающей среде постоянно меняется биологическое значение ее отдельных элементов (раздражителей) и связь этих элементов с другими. В связи с этим в коре головного мозга постоянно меняются соотношения между анализом и синтезом. Оба процесса постоянно взаимосочетаются, и поэтому их рассматривают как единый аналитико-синтетический

процесс, единую аналитико-синтетическую деятельность коры головного мозга.

Синтетическая деятельность коры делает возможным образование условных рефлексов на комплексы раздражителей и условных рефлексов второго и более высоких порядков.

Динамический стереотип. Воздействие окружающей среды на организм обычно осуществляется с помощью комплексов раздражителей, действующих в определенной последовательности. Многократно повторяясь, такие стереотипные комплексы раздражителей вызывают в коре больших полушарий целую мозаику очагов возбуждения и торможения, которые включаются в строго определенном порядке. Следовательно, стереотипное воздействие раздражителей ведет к возникновению системности в работе коры больших полушарий, или, как говорил И. П. Павлов, динамического стереотипа. На одну и ту же систему раздражителей животное отвечает одинаковой, прочно закрепившейся деятельностью. Примером может служить факт, часто вызывающий недоумение у неопытных дрессировщиков служебных собак: после команды, скажем, «сидеть» собака садится, затем самостоятельно ложится и прыгает через барьер туда и обратно. Объясняется это тем, что дрессировщик многократно давал команды именно в такой последовательности, в связи с чем образовался динамический стереотип и первая поданная команда стала служить сигналом для целой серии движений собаки. Другие команды, подаваемые дрессировщиком, не сразу могут нарушить закрепившийся стереотип, и лишь постепенно собака начинает правильно реагировать на отдельные команды в любой последовательности.

Динамический стереотип вырабатывается вследствие синтезирующей деятельности коры и представляет собой нелегкую задачу для нервной системы, но если стереотип устано-

вился, то поддержание его не представляет затруднений для животного, нарушить же стереотип или переделать иногда бывает очень нелегко. Известно, что переучиваться чему-нибудь, то есть ломать установившийся стереотип и создавать новый, значительно труднее, чем учиться заново. Переделка прочного динамического стереотипа в некоторых случаях может оказаться невыполнимой и поведет к расстройству высшей нервной деятельности животного. Поэтому при работе с молодыми животными, при приучении их к определенному режиму содержания и работы очень важно следить за правильным выполнением ими всех предъявляемых требований, так как небрежность в этом отношении в дальнейшем может сильно затруднить практическое использование животных и снизить их хозяйственно полезные качества.

СОН И ГИПНОЗ

Сон. Непрерывная деятельность клеток коры головного мозга ведет к их утомлению и истощению. Сон ограждает корковые клетки от полного истощения и создает условия для восстановления. Сон, или состояние покоя, свойствен для всех живых существ. Это универсальное явление живой природы, его наблюдают не только у высших, но и у низших животных, не имеющих центральной нервной системы, причем последние отдыхают в течение коротких промежутков покоя (как сердечная мышца).

И. П. Павлов, проводя эксперименты с собаками по методу условных рефлексов, обратил внимание на то, что развитие внутреннего торможения ведет к вялости и сонливости подопытных животных. Иногда собаки погружались в сон во время выработки дифференцировки или при частом применении тормозных раздражителей. Таким образом, по И. П. Павлову, сон и торможе-

ние — это один и тот же процесс. В работающих клетках коры головного мозга при предельной степени утомления возникает процесс торможения, прекращающий деятельность данных клеток. Это торможение иррадирует, охватывая всю кору и даже распространяясь на подкорковые центры, в результате чего наступает новое качественное состояние нервных клеток — сон. Во время сна снижается возбудимость органов чувств, урежаются дыхание и пульс, ослабляется работа пищеварительных желез и т. д.

Сон, по И. П. Павлову, не бездеятельное состояние нервных клеток, а процесс, направленный на обеспечение обмена веществ нейронов с целью восстановления их работоспособности во время бодрствования.

И. П. Павлов различал два вида сна: *активный* — внутреннее торможение, разливающееся по коре и спускающееся в подкорковые центры, и *пассивный*, формирующийся при резком уменьшении притока возбуждений, поступающих в большие полушария от рецепторов. В лаборатории ему удалось воспроизвести пассивный сон, ранее наблюдавшийся клиницистами. После того как у собак были разрушены три дистантных рецептора (обонятельный, слуховой и зрительный), они почти все время спали, просыпаясь лишь под влиянием сигналов, поступающих из пустого желудка или переполненного кишечника и мочевого пузыря.

В коре больших полушарий головного мозга постоянно присутствуют очаги возбуждения и торможения. Во время сна раздражения, исходящие из внутренней и внешней среды, могут повышать или понижать активность отдельных очагов. При глубоком разлитом торможении возникающие очаги возбуждения подавляются и сон не прерывается. Отдельные пункты коры сохраняют возбудимость даже во время глубо-

кого сна. И. П. Павлов назвал такие пункты «сторожевыми», так как они дают возможность своевременного и быстрого пробуждения при воздействии жизненно важных раздражителей. Например, пробуждение в определенный час — рефлекс на время, не угасающий во время сна, — объясняется наличием сторожевых пунктов в коре.

Торможение клеток коры головного мозга предохраняет их от разрушения, способствуя восстановлению веществ, расходуемых в деятельном состоянии. Во время сна изменяется электрическая активность головного мозга. Для состояния бодрствования характерна энцефалограмма с преобладанием β -ритма, а при развитии сна начинают преобладать δ -волны (медленные волны), что указывает на торможение.

В развитии сна участвуют также подкорковые образования. При бодрствовании неспецифические возбуждающие влияния ретикулярной формации активируют клетки коры и препятствуют наступлению сна. Если же активирующее влияние снять или подавить, то наступит сон.

Сон возникает также при раздражении электрическим током переднего гипоталамуса, перегородки и определенных ядер таламуса. При этом животное проделывает все ритуалы, характерные для его естественного сна (облизывание, мышечное расслабление, зевота), и затем наступает сон, а на энцефалограмме появляются синхронные, ритмичные, медленные волны. Вся совокупность этих структур получила название синхронизирующей, гипногенной, то есть вызывающей сон, системы.

Согласно концепции П. К. Анохина, торможение в коре, происходящее во время начала развития сна, снимает с гипоталамических центров сна сдерживающее влияние корковых клеток: активность гипоталамических центров увеличивается, распространяется на другие отделы ствола мозга, блокирует на уровне

таламуса восходящие центростремительные импульсы, активирующие кору больших полушарий. От этого тонус коры понижается, что обеспечивает глубокий сон. Начавшийся как активный процесс, сон становится пассивным. Следовательно, смена бодрствования сном, углубление сна осуществляются при сложных взаимоотношениях коры, гипоталамуса и таламо-ретикулярной системы.

Электроэнцефалографическими исследованиями установлены два типа сна. Один из них характеризуется медленными волнами (ν - и δ -волны) электрической активности мозга. Он получил название *медленного*, или *ортодоксального*, сна. При таком сне урежаются дыхание, пульс и т. д. Но 4—5 раз за ночь медленный сон сменяется *быстрым*, или *парадоксальным*, сном. В электроэнцефалограмме появляются быстрые низковольтные волны, как при бодрствовании, но сон не прерывается, а становится более глубоким. При этом сне снижается тонус скелетных мышц, но резко усиливаются вегетативные процессы: пульс и дыхание учащаются, повышается кровяное давление, усиливается гормональная активность. Парадоксальный сон короткий, продолжается у животных всего 3—4 мин. Затем снова наступает медленный (ортодоксальный) сон, длящийся 50—80 мин. При парадоксальном сне создаются условия, способствующие возникновению некритически воспринимаемых ощущений, галлюцинаций, возникают сновидения; при этом у животных наблюдаются подергивание лап, хвоста, движение усов, ушей.

У сельскохозяйственных животных — лошадей, крупного и мелкого рогатого скота, свиней — продолжительность сна в среднем составляет 5—7 ч в сутки. Они спят в сутки 7—8 раз. Лошади могут спать стоя. Летом в табуне большая часть сна у них приходится на жаркие полуден-

ные часы, а зимой в конюшне — на ночные. В одной табуне спит лишь часть лошадей, а остальные бодрствуют. У крупного рогатого скота большая часть сна приходится на ночное время. Во время сна и дремоты изменяются многие вегетативные функции: урежаются пульс, дыхание и пр. У жвачных замедляются движения рубца.

Парадоксальный сон у взрослых животных в процентах от всего сна составляет у собаки 10—15, у свиньи — 8—9, у жвачных — 3—4. У молодняка парадоксальный сон более продолжителен. Например, у 8-дневных ягнят он составляет около 16 %, а у 12-дневных лишь 3,7 % от всего суточного сна.

Гипноз. Экспериментальное изучение сна позволило И. П. Павлову дать физиологическое объяснение явлениям гипноза. В его основе, так же как и сна, лежит иррадиация торможения, но если при глубоком сне торможение разливается почти по всей коре и даже переходит на средний мозг, то в гипнотическом состоянии торможение иррадирует лишь на определенные области коры. В переходном состоянии от сна к бодрствованию И. П. Павлов обнаружил ряд последовательных фаз, которые он назвал гипнотическими; они сходны с фазами процесса парабיוза. В гипнотическом состоянии большая часть коры больших полушарий находится в заторможенном состоянии и раздражители, исходящие от гипнотизера (жесты, слова, прикосновения), вызывают сильное возбуждение лишь в определенных участках коры. Вследствие взаимной индукции заторможенные участки еще более усиливают такое возбуждение, а отрицательная индукция в очаге возбуждения усиливает торможение в остальных участках коры.

Поэтому слово гипнотизера, то есть вызванное им возбуждение, оказывается совершенно изолированным от всех влияний и действует необы-

чайно сильно. Во время гипноза не полностью заторможенная кора находится в парадоксальной фазе и более слабые (по сравнению с непосредственными) словесные раздражители начинают оказывать более сильное действие. Благодаря наличию ультрапарадоксальной фазы гипнотизируемому можно внушить ощущения, диаметрально противоположные реальному (сладкое вместо горького, теплое вместо холодного), необычайные картины и т. д.

Гипноз животных проявляется в виде обездвиживания, замирания при опасности. Он развился в процессе эволюции как приспособительная реакция, «самоохранительный рефлекс» (по И. П. Павлову). Это сходное явление с гипнозом человека.

Таким образом, гипноз — это частичный сон, когда бодрствуют только определенные области коры больших полушарий, остальные же погружены в сон.

ДВЕ СИГНАЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ ДЕЙСТВИТЕЛЬНОСТИ

Высшая нервная деятельность животных протекает при непрерывном влиянии разнообразнейших раздражителей — сигналов из внешней и внутренней среды. Животные анализируют и синтезируют конкретную обстановку и обладают конкретным мышлением. И. П. Павлов указывал, что для животного действительность сигнализируется почти исключительно раздражениями и их следами в больших полушариях, непосредственно приходящими в специальные клетки зрительных, слуховых и других рецепторов организма. Такую деятельность мозга он назвал *первой сигнальной системой действительности*, общей для животных и человека.

Но есть и другая форма деятельности мозга, свойственная только человеку и названная И. П. Павловым *второй сигнальной системой*

действительности. Она основана на словесной сигнализации. Слово является «сигналом сигналов». Чтобы вызвать реакцию у животного, необходим сигнал физического или химического свойства, непосредственно действующий на его рецепторы; у человека таким сигналом может служить, кроме того, и словесное его обозначение, которое для него является таким же условным раздражителем, как и все остальные. У человека появились, развились и чрезвычайно усовершенствовались сигналы второй степени, сигналы первичных сигналов — в виде слов, произносимых, слышимых и видимых.

Таким образом, отличительная особенность высшей нервной деятельности человека состоит в наличии второй сигнальной системы действительности, сложившейся на основе первой. Но первая сигнальная система у человека не перестала существовать. У нас нет специальных рецепторов для слов, они воспринимаются теми же слуховыми клетками, что и все остальные звуки. Так, незнакомый иностранный язык воспринимается так же, как и любой звук, первой сигнальной системой, и лишь после его изучения, то есть когда он превратится в ряд понятных слов, этот язык, воздействуя на те же слуховые клетки, приобретает значение второй сигнальной системы. Следовательно, слово действует не своим звуком, а понятием, которое в него вложено.

Вторая сигнальная система социально детерминирована, это результат взаимоотношений, в которых находится человек с окружающей его общественной средой. Словесная сигнализация, речь, язык развились у людей в процессе общения и коллективного труда. Без общения с другими людьми вторая сигнальная система не формируется. На какой бы высокой ступени развития ни стояло животное, будь то человекообразная обезьяна, слон, лошадь или собака, оно не в состоянии адекватно реаги-

ровать на сложные словесные раздражители. Если прохожий спрашивает дорогу и ему расскажут, как пройти, он, следуя полученному указанию, попадет в нужное место. Животное же сможет найти дорогу лишь в том случае, если получит информацию в виде запаха, жеста, звука и пр., то есть через первую сигнальную систему, но не по словесному описанию.

Вторая сигнальная система человека имеет одну особенность — большую быстроту образования условных связей: иногда достаточно один раз услышать или прочесть о чем-либо, чтобы это запомнилось на долгое время без дополнительного подкрепления.

ТИПЫ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Один и тот же раздражитель или комплекс раздражителей у животных одного вида вызывает однородную реакцию. Однако если присмотреться к каждому животному в отдельности, то окажется, что в их реакции существуют значительные индивидуальные различия. Например, стоящие в конюшне лошади, услышав звяканье замка на ларе с овсом, начинают ржать и беспокоиться. Этот звук стал условным пищевым раздражителем, так как за ним всегда следовало безусловное подкрепление — раздача овса. У лошадей сформировался условный рефлекс на звяканье замка. Если пройти по конюшне, когда отпирают ларь с овсом, и внимательно наблюдать за лошадьми, то окажется, что они не все одинаково реагируют на этот звук. Одни из них спокойно ходят по деннику или начинают через стенку драться с соседними лошадьми, бьют копытами в дверь, другие настороженно смотрят в ту сторону, откуда должны принести овес, и не обращают внимания на других лошадей, людей, звуки и пр. Часть животных стоит неподвижно, иные отходят от решетки, возвра-

щаются к ней и снова отходят. Это различие в реакции животных определяется свойствами нервной системы животного, или, как говорил И. П. Павлов, типом его высшей нервной деятельности.

Свойства нервных процессов. В коре головного мозга постоянно протекают два процесса: возбуждение и торможение. Вся высшая нервная деятельность животных протекает при взаимодействии этих двух процессов. Но не у всех животных процессы возбуждения и торможения одинаковы. Они отличаются по силе, уравновешенности и подвижности.

Различные соотношения этих свойств нервных процессов обуславливают типологические особенности высшей нервной деятельности.

Сила нервных процессов определяется работоспособностью клеток коры головного мозга, то есть их способностью выносить длительную и напряженную работу. Нервные процессы могут быть *сильными* и *слабыми*. Если во внешней среде возникнут чрезвычайно сильные раздражители, то животное с сильными нервными процессами сможет ответить на них соответствующей деятельностью или, наоборот, затормозить и сгладить влияние такого раздражителя.

Уравновешенность нервных процессов зависит от соотношения сил возбуждательного и тормозного процессов, которые могут быть одинаковыми (уравновешенными) либо один из них заметно преобладает по силе над другим (неуравновешенными). Животные с сильной нервной системой, но с преобладанием процесса возбуждения характеризуются большой возбудимостью, нервные процессы у них явно неуравновешенны.

Подвижность нервных процессов характеризуется скоростью их возникновения и движения, скоростью смены возбуждения торможением и, наоборот, скоростью изменения поведенческой реакции при изменении

внешней среды. Нервные процессы могут быть *подвижными* (лабильными) или *инертными*. Высокая подвижность нервных процессов обеспечивает своевременное приспособление к быстро меняющимся условиям внешней среды.

Свойства нервных процессов зависят от индивидуальных особенностей организации нервных клеток данного животного. Нервные клетки, по И. П. Павлову, располагают различным запасом функционального вещества, которое расходуется клетками при их деятельности (при возбуждении). Сильные нервные клетки обладают значительным запасом функционального вещества, и они способны работать долго и напряженно на высоком уровне. Слабые нервные клетки отличаются низкой работоспособностью, расход вещества происходит уже при небольшом напряжении нервных процессов. Эти клетки скорее достигают предела своей работоспособности и даже могут пострадать при непосильной нагрузке.

Степень подвижности определяет различную способность нервных клеток к переключению с процесса возбуждения на процесс торможения и наоборот.

Подвижность нервных процессов (а следовательно, и в какой-то степени тип нервной деятельности) обуславливается не только организацией и свойствами нервных клеток, но и состоянием тонуса вегетативной нервной системы и соответствующими гуморальными механизмами.

Подвижность, уравновешенность и сила нервных процессов в комплексе определяют типологические особенности нервной системы, которые проявляются в поведенческих реакциях организма, его общем тонусе, работоспособности и продуктивности.

Основные типы высшей нервной деятельности. По соотношению силы, уравновешенности и подвижности нервных процессов И. П. Павлов

различал четыре основных типа высшей нервной деятельности: три типа — варианты с сильными нервными процессами, один — со слабыми.

Сильные типы делятся на неуравновешенные и уравновешенные, сильные уравновешенные могут быть с подвижными и инертными нервными процессами. *Слабые* типы характеризуются слабостью как раздражительного, так и тормозного процесса.

Павловская классификация типологических особенностей высшей нервной деятельности совпадает с классификацией темпераментов по Гиппократу (табл. XIV). Возможны различные комбинации трех основных свойств нервных процессов.

Сила нервного процесса определяется выносливостью, пределом работоспособности, а также динамичностью. Основным признаком динамичности — легкость, быстрота, с которыми нервная система генерирует возбуждение и торможение (Б. М. Теплов, 1964).

Нервные процессы могут быть уравновешенными не только по силе, но и по подвижности. Сила нервных процессов связана с их реактивностью: чем ниже предел работоспособности нервных клеток, тем больше их чувствительность. Установлены также случаи преобладания как возбуждения, так и торможения.

Ярко выраженные представители четырех типов встречаются сравнительно редко. В основном животные представляют собой различные варианты или переходные стадии от одного типа к другому.

Большое число вариаций дает слабый тип нервной системы. Слабость нервных процессов животных этого типа может существовать в различных градациях. Однако определение нервных свойств этих животных затрудняется их сильной тормозимостью и легко возникающими нарушениями нервной деятельности при различных испытаниях.

И. П. Павлов часто говорил о «природном типе». Первоначальная тонкая структура нервной клетки, какой она сложилась до рождения, с физико-химическими, морфологическими и функциональными свойствами и с их закрепленными особенностями — все это можно включить в понятие «природный тип». Однако после рождения в процессе индивидуального существования животные постоянно приспосабливаются к окружающей среде. Различные факторы влияют на дальнейшее развитие нервной системы, которое к моменту рождения еще далеко не закончено, особенно у высших животных.

Типологические особенности высшей нервной деятельности животных закладываются уже в раннем возрасте, но совершенствование нервных процессов возможно и в дальнейшем. Наиболее лабильна в этом отношении подвижность нервных процессов, которая может значительно улучшаться в процессе обучения. Благодаря пластичности, присущей нервной системе животных, их поведение приобретает новые черты.

Наиболее совершенный из основных типов — *сильный уравновешенный подвижный*, так как животное этого типа может быстро и точно приспособиться к изменениям окружающей среды. Сила нервных процессов позволяет ему адекватно ответить на сильные раздражители, уравновешенность — затормозить действие одних раздражителей и должным образом реагировать на другие, а подвижность обеспечивает быструю реакцию на любые раздражители.

Животные, обладающие *сильными уравновешенными инертными нервными процессами*, могут выдерживать воздействие сильных раздражителей, но им труднее приспосабливаться к быстро меняющимся условиям.

Животные с *сильными неуравновешенными нервными процессами*

(*безудержные*) могут переносить действие сильных раздражителей, но неспособны к тонким дифференцировкам и в ситуациях, требующих внутреннего торможения, сильно возбуждаются, легко доходят до невротического состояния и перестают различать воздействующие на них раздражители, то есть у них расстраивается анализаторная функция коры головного мозга.

Слабый тип отличается слабостью обоих основных нервных процессов. Животные этого типа, так же как и сильного, обладают различными степенями уравновешенности и подвижности, но слабость процесса возбуждения сглаживает значение этих различий. Они проявляют высокую чувствительность, но низкую работоспособность и выносливость, с трудом приспосабливаются к условиям окружающей среды, часто болеют, у них легко развиваются неврозы под влиянием сильных раздражителей.

Первоначальная неуравновешенность у животных безудержного типа может быть в значительной степени сглажена под влиянием соответствующего воспитания и тренировки тормозного процесса. В некоторой мере воспитанием можно усилить и нервные процессы у животных слабого типа, но это удастся лишь в особо благоприятной, неменяющейся, как говорил И. П. Павлов, «оранжерейной» обстановке.

Связь типа высшей нервной деятельности с продуктивностью животных. Типологические особенности нервной системы в большой мере определяют оптимальный режим использования быков-производителей и характер лактации коров. Процесс образования молока, рефлекс молокоотдачи, количество молочного жира у коров в значительной степени зависят от качества нервных процессов. Устойчивый высокий уровень молочной продуктивности характерен для животных с сильными уравновешенными подвижными про-

цессами. Коровы такого типа лучше приспособляются к условиям содержания и кормления, лучше используют корма, и от них получают больше молока по сравнению с коровами, принадлежащими к другим типам. Коровы с неуравновешенными нервными процессами редко обладают устойчивым высоким уровнем лактации.

Для коров со слабыми нервными процессами характерен более низкий уровень лактации, быстрое падение лактационной кривой, иногда кончающееся самозапуском. У них могут значительно изменяться удои и процент молочного жира в течение суток.

У быков слабого типа в новой обстановке долго не проявляются половые рефлексы в связи с сильным внешним торможением, и получить от них сперму трудно. При использовании таких быков их нужно тщательно оберегать от действия факторов, вызывающих внешнее торможение, и повышенной половой нагрузки; следует точно соблюдать время и распорядок получения спермы, так как животные данного типа работоспособны лишь в строго определенных, неменяющихся условиях. Такой тип быков-производителей нежелателен.

Быки с сильной, но неуравновешенной нервной системой предрасположены к срывам и заболеваниям нервной системы в связи с ее перенапряжением. От таких быков можно получать сперму в любых новых для них условиях и в любое время. Они не подвержены сонно-гипнотическому торможению в однообразной обстановке, но у них часто развивается злобность. При неправильном использовании производителей данного типа у них может наступить полное половое истощение. Спермопродукция таких производителей обычно невысокая по качественным показателям и объему.

Быки с сильными уравновешенными и подвижными нервными про-

цессами хорошо и быстро приспособляются к меняющимся условиям внешней среды, но при длительном их использовании в однообразной обстановке или при неправильной технике получения спермы у них развивается сонно-гипнотическое состояние или же они становятся злобными и непослушными.

Быки сильного уравновешенного инертного типа при получении спермы возбуждаются медленнее, но обычно дают эякулят хорошего качества. Такие производители наиболее работоспособны. При правильном кормлении и достаточном мочиионе их можно использовать с повышенной нагрузкой.

У лошадей также ярко выражена зависимость пользовательных качеств от типа высшей нервной деятельности. Животным сильного уравновешенного и подвижного типа высшей нервной деятельности свойственна работоспособность при всех видах использования. Лошади сильного неуравновешенного (безудержного) типа высшей нервной деятельности проявляют высокую работоспособность на рыси с пониженной силой тяги. Но при повышенной силе тяги они менее работоспособны. Лошади слабого типа высшей нервной деятельности отличаются пониженной работоспособностью.

В свиноводстве наиболее пригодны матки сильного уравновешенного подвижного типа. Они спокойны и меньше реагируют на посторонние раздражители. Такие животные дают наилучшие показатели по крупноплодию, многоплодию и молочности. Их поросята имеют наибольшую массу при отъеме и лучшие приросты.

ЭТОЛОГИЯ — НАУКА О ПОВЕДЕНИИ ЖИВОТНЫХ

Термин «этология» происходит от греческого слова «этос» и означает поведение, характер. Поведение —

это совокупность проявлений внешней, преимущественно двигательной активности животного, необходимых для связи организма со средой. Этология как наука о биологических закономерностях поведения значительное развитие получила лишь на рубеже XIX и XX столетий, но наблюдение за поведением животных велось с давних пор.

Одним из родоначальников этологии считают Ч. Дарвина (1809—1882), опубликовавшего труд «Выражение эмоций у животных и человека» (1882), в котором он утверждал, что человек и животные обладают весьма сходными чувствами, инстинктами и эмоциями.

Значительным этапом в науке о поведении было появление в конце прошлого века нового направления — *бихевиоризма* (от английского слова «behavior» — поведение). Основоположник бихевиоризма американский психолог Э. Торндайк (1874—1949) изучал поведение цыплят, кошек, собак, обезьян объективным методом. Животное помещали в ящик, и оно могло выйти из него к пище или на свободу, выучившись открывать дверцу. Торндайк обратил внимание на связь между стимулом и реакцией как основу поведения животных. Его последователи усложнили эти эксперименты, используя лабиринтные методики. Был накоплен большой и интересный материал относительно скорости обучения различных животных, длительности сохранения навыков и т. д. Однако бихевиористы, проводя эксперименты, не обращали внимания на самое главное — на мозговые процессы, возникающие в результате действия стимула, вследствие которых и развивается ответная деятельность организма.

Иной подход к изучению психических явлений связан с направлением, получившим название *гештальтпсихологии*. Один из его основоположников Р. Кёллер (1887—1967) изучал поведение шимпанзе в условиях, в которых они могли научиться применять «орудия» (палки и т. д.), чтобы достать пищу, находившуюся в клетке или подвешенную к потолку. Анализируя опыты, он пришел к выводу, что шимпанзе обладают разумной деятельностью типа человеческой. С точки зрения гештальтистов, психике изначально присуще свойство образовывать образы (гештальты). Но хотя они и критиковали бихевиористов за механицизм, сами также не пытались связать свои представления с конкретными механизмами мозговой деятельности, как это сделал И. П. Павлов.

И. П. Павлов и его последователи изучали физиологические механизмы, лежащие в основе высшей нервной деятельности, — условные рефлексы. Но вместе с тем они признавали огромную важность полного изучения всех нервных реакций организма, лежа-

щих в основе адаптивного поведения животных. Наши знания о врожденных, генетических, безусловных рефлексах (инстинктах) очень малы. Павлов считал, что инстинкты лежат в основе формирования индивидуального приобретенного поведения. Но любой акт поведения является и реакцией на внешние раздражения. Следовательно, все поведенческие реакции формируются при участии генетических факторов и под влиянием внешней среды.

Начиная с конца XIX в. ученые стали исследовать общее поведение животных, как врожденное, так и приобретенное. Первая работа была проведена и опубликована в 1894 г. Л. Морганом, наблюдавшим за поведением своей собаки. Обобщенные результаты своих исследований он опубликовал в книге «Привычка и инстинкт», вышедшей в русском переводе в 1899 г.

В 20—30-х годах XX в. сложилась так называемая *объективистская школа*, которая основное внимание уделяла наблюдению в естественных условиях, вне стен лаборатории. Выдающиеся ее представители — К. Лоренц, Н. Тинберген, К. Фриш изучали инстинктивное поведение животных и его развитие в онто- и филогенезе. Их считают основоположниками этологии.

Существенный вклад в науку о поведении животных вносят советские ученые. Элементарной рассудочной деятельности животных посвящены работы Л. В. Крушинского, поведению птиц — А. Н. Промптова; особенности поведения млекопитающих, обусловленных запахами сигналами (феромонами), изучаются под руководством В. Е. Соколова; широко известны работы А. Д. Слонима, исследовавшего поведенческие реакции животных в различных условиях существования; Л. М. Баскин изучает вопросы поведения копытных; проводится много других исследований.

В этологии поведение рассматривается как многообразное взаимодействие животного с окружающей средой. В результате наблюдения за организмом устанавливается в основном внешнее проявление его реакций. Физиология изучает нервные механизмы деятельности мозга, обеспечивающие поведение животных. Этологами, в основном зоологами, собраны многочисленные материалы, характеризующие поведение многих видов животного мира.

Применение в практике животноводства результатов научных исследований поведения сельскохозяйственных животных позволяет значительно повысить их продуктивность

в результате более целесообразного, экономичного содержания, кормления и разведения.

Формы поведения. Поведение включает в себя любой вид активности, проявляемой индивидуумом. Для характеристики поведения Л. В. Крушинский (1960) предложил два понятия: «унитарная реакция» и «биологическая форма поведения». Унитарная реакция — это целостный акт поведения, формирующийся в результате объединения (интеграции) условных и безусловных рефлексов, соотношение которых может иметь некоторые вариации. Данный акт направлен на выполнение одиночного приспособительного действия, которое при различных способах своего осуществления имеет определенный шаблон. Унитарная реакция — это элементарная частица поведения. На основе интеграции указанных поведений образуются «биологические формы поведения» животных. Эти многоактные поведения обеспечивают основные биологические потребности организма. Например, для собаки характерно лакать воду и жидкий корм стоя, с опущенным хвостом. Твердую пищу она кусает и жует лежа, придерживая кусок передними лапами и отрывая зубами от него небольшие части.

Виды поведений классифицируют по приспособительному эффекту. Различают поведения: половое, родительское, пищевое, оборонительное, исследовательское, доминирование и т. д.

На различных этапах эволюции можно выделить следующие врожденные адаптивные реакции: таксисы, рефлексы и инстинкты. К приобретенным формам, более изменчивым, относят обучение и мышление.

Таксисы — простейшая форма поведения, определяющая взаимодействие организма со средой у простейших и многоклеточных. На последующих ступенях эволюции роль таксисов резко падает и они заме-

няются другими, более совершенными механизмами адаптации. Таксисы представляют собой ориентацию по отношению к некоторым факторам среды. В простейшем случае таксис является ориентацией или движением, в котором адаптация организма есть простой врожденный автоматический ответ на стимул. В других случаях таксис может быть лишь элементом сложного поведения.

Рефлекс — тоже вид адаптивного поведения. Здесь он рассматривается как безусловнорефлекторная реакция, служащая одним из главных видов адаптации в животном мире.

Инстинкт — более высшая форма врожденного поведения, сформировавшаяся на протяжении истории вида. Это наследственные комплексы реакций на определенные воздействия. Инстинктивное поведение, как и все другие формы поведения, имеет определенную направленность — всегда служить целям сохранения и развития организма в условиях, характерных для жизни этого вида животных. У высших животных трудно выделить в поведении врожденные элементы и быть уверенным, что обучение не повлияло на поведение. Например, у кошек ловля мышей считается инстинктивной реакцией, но часто котята, прежде чем научиться ловить мышей, должны увидеть, как это делают взрослые кошки. Чисто безусловнорефлекторным поведенческий акт может быть только в первый раз в жизни, а затем на него наслаивается масса условных рефлексов.

Обучение — процесс, благодаря которому жизненный опыт влияет на поведение каждого индивидуума и который позволяет животному развить новые приспособительные реакции с учетом прошлого опыта, а также видоизменять те реакции, которые оказались неадаптивными.

Существует много видов обучения, варьирующих от простейших модификаций врожденного поведе-

ния до сложнейших процессов, собственных умственной деятельности человека. Приводим некоторые из них.

Запечатление — импринтинг. Понятие о запечатлении впервые было дано К. Лоренцом (1937). Это явление впервые было описано у птиц, впоследствии его обнаружили у овец, коз, оленей, лошадей и других животных, детеныши которых сразу после рождения способны передвигаться (зрелорождающиеся). У птенцов или детенышей возникает особая «привязанность» к первому движущемуся объекту, который они увидели, и они реагируют на него так, как если бы это была их мать.

Запечатление заключается в установлении характерной связи животного с объектом внешней среды в определенный период его жизни. Эта связь может проявляться в следовании за любым движущимся объектом, в приближении к этому объекту, вступлении с ним в контакт, прикосновении, лизании, подаче звуков низкого тона (звуков довольства), высокого тона (дистресс-реакции). Примером этого может служить поведение только что родившегося ягненка. Если в данный момент удалить его от матери и стать перед ним, а затем пойти, ягненок будет двигаться за человеком.

Объектом запечатления на протяжении последующей жизни могут быть и другие предметы и явления, как-то: особо опасные предметы, тревожные звуки и пр. Импринтинг в корне отличается от условного рефлекса, так как очень быстро запоминается и реакция на запечатленный объект длительно сохраняется, образуется он в определенный «критический» период развития жизни и не угасает (К. Лоренц, 1971). Однако эти отличия не абсолютны. Импринтинг имеет большое значение в формировании поведения животного, при этом быстро и прочно запоминаются важные объекты и

явления. В истолковании механизма явления импринтинга нет единства мнений. Некоторые исследователи причисляют импринтинг к одной из форм ранней памяти (А. Г. Понугаева, 1973), другие относят импринтинг к суммационным рефлексам — самой простой форме обучения, основанной на процессах сенсibilизации (Л. Г. Воронин, 1969).

Одна из наиболее изученных форм поведения — *условный рефлекс*, открытый и разработанный И. П. Павловым. Метод условных рефлексов при изучении поведения животных самый плодотворный и объективный.

Условная реакция — это сложный адаптивный ответ животного на определенный условный раздражитель. Она возникает в том случае, если вслед за условным раздражителем дается безусловный. Условный рефлекс — основная форма обучения.

Некоторыми зарубежными исследователями школы бихевиористов рефлекторная теория И. П. Павлова трактуется по схеме «стимул — реакция», что, по существу, может быть распространено весьма ограниченно на рефлекторную деятельность низшего уровня. Схема «стимул — реакция» не отображает всей сложности структуры даже безусловного рефлекса, не говоря уже о дугах условного рефлекса, где связь между раздражителем и реакцией непостоянна.

Отличие *инструментального условного рефлекса* от так называемого классического условного рефлекса состоит в том, что индифферентный раздражитель, например звонок, подкрепляется пищей не каждый раз, а только в том случае, если животное нажимает на рычаг. Но если однажды эта реакция будет выполнена при включении звонка, а за ней сразу последует подкрепление пищей, то вероятность того, что животное вновь нажмет на рычаг, увеличится. Примером инструментального условного рефлекса

может служить процесс питья воды из автопоилки. Животное нажимает мордой клапан, вода поступает в резервуар поилки, и корова пьет. В данном рефлексе выявляются причинно-следственные отношения, а факт безусловного подкрепления зависит от действия самого животного.

Метод проб и ошибок — усложненный инструментальный рефлекс, при котором задача решается в результате слепого поиска.

Подражание — одна из форм обучения. Случаи подражания у животных наблюдают очень часто. Иногда подражание происходит в виде автоматических реакций, близких к импринтингу — рефлексу следования. При погрузке лошадей в вагоны некоторые из них сопротивляются и не входят в вагон. Но стоит лишь на глазах такой лошади ввести другую, спокойно входящую в вагон, как вслед за ней строптивая лошадь входит значительно спокойнее. Кроме освоения полезных рефлексов, животные путем подражания могут выработать у себя различные дурные привычки.

К видам обучения относится *инсайт* — внезапное осуществление новой реакции без предварительных проб и ошибок. Пример инсайта — использование животными орудий.

Так, шимпанзе ставят ящики один на другой или соединяют две палки, чтобы достать высоко подвешенный банан, и этими приемами пользуются без предварительного обучения. Инсайт можно рассматривать как выражение способности к образному мышлению.

Мышление — высшая форма поведения, доминирующая у человека. У высших животных доказано наличие элементарной рассудочной деятельности. Примером может служить инсайт. Иногда после ряда неудачных попыток и наступившей затем паузы животное внезапно изменяет тактику своего поведения и решает задачу. Следовательно, в мозге

животного произошла оценка ранее предпринятых попыток и внесен корректив в план дальнейших действий.

У высших животных существуют и в эволюционном плане развиваются элементы рассудочной деятельности. Это доказывается решением животными сложных задач.

Рассмотренные формы приобретенного поведения — обучение и мышление — возникают на высших ступенях эволюции. Обучение становится доминирующим у млекопитающих. Поведение их определяется реакциями, врожденными и приобретенными в результате обучения.

Формирование поведения животных. У лошадей, крупного и мелкого рогатого скота и свиней молодняк рождается настолько зрелым, что может следовать за кормящей самкой иногда на довольно большие расстояния. Развитие его в естественных условиях происходит в табуне и стаде, совершающих ежедневно значительные переходы по пастбищам.

Эмбриональное развитие у этих животных протекает таким образом, что новорожденному обеспечена возможность выживания при соответствующих условиях существования. У копытных забота о выживании новорожденных в значительной мере предоставлена самим животным. Однако и то обстоятельство, что новорожденный может самостоятельно ходить, не устраняет необходимости наблюдения за ним, создания условий, адекватных для его нормального развития.

Для организации правильного развития молодняка необходимы знание всех потребностей новорожденных, учет особенностей формирования их поведения, обучения и приобретения ими навыков, необходимых для жизни. Поведение взрослого животного в каждый данный момент, его реакции на те или иные раздражители в значительной мере зависят

от истории формирования его поведения в молодом возрасте.

У самок еще до родов выделяемый гипофизом гормон пролактин вызывает материнскую доминанту — проявление инстинкта материнства, обеспечивающего выращивание и защиту приплода. Самки, находящиеся вне помещения (в табуне, отаре, стаде), перед родами удаляются от стада, выбирают укромное место, где и происходят роды. Если не подготовлено логово или кругом очень шумно, роды могут задержаться. Они обычно проходят в ночное время, когда в помещении тихо и спокойно. Тотчас после родов самки беспокоятся, часто кричат, обнюхивают новорожденных и начинают их облизывать. Облизывание, продолжающееся длительное время, иногда часами, массирует кожу, что способствует нормальному кровообращению. Считают, что в первые часы после родов самки запоминают запах и облик своих детенышей. С первых же часов после родов самки становятся агрессивными по отношению к другим животным и людям. Главная роль в охране детенышей принадлежит матери, причем при защите потомства родители часто проявляют самоотверженность.

В поведении новорожденных уже в первые часы или даже минуты после рождения можно проследить ряд врожденных рефлексов. Пищевой рефлекс у млекопитающих проявляется в виде сосания. Новорожденные тянутся к соскам матери и активно высасывают молозиво. При этом они энергично подталкивают вымя, способствуя выделению молока.

Стимулом появления сосательного рефлекса у телят, жеребят и особенно у ягнят служит затемнение, когда мать станет над детенышем. Это затемнение вызывает реакцию ягненка, он поднимает морду вверх, касается шерсти брюха и находит соски.

Уже через несколько минут после

рождения новорожденные начинают проявлять настороженность, пугливость. И. П. Павлов назвал этот страх первичным, временным рефлексом биологической осторожности. Пугливость и осторожность обычно дольше сохраняются у новорожденных, содержащихся изолированно, чем у содержащихся вместе и усваивающих опыт других животных. Страх может возникнуть и в последующие этапы развития животного при изменении обстановки, появлении новой одежды у пастухов, доярок и пр. И. П. Павлов писал, что при первом знакомстве с новой средой неизбежно ожидать последствий всякого нового раздражения. Формируется оборонительное поведение, которое выражается пассивными и активными оборонительными реакциями, охраняющими животное от вредных факторов.

Пассивная оборонительная реакция у многих животных в первый момент выражается оцепенением, неподвижностью. Животные некоторых видов при сигнале опасности быстро разбегаются, прячутся и затаиваются. Оцепенение и затаивание связано с полным внешним торможением при доминировании пассивных оборонительных реакций (Л. Крушинский, 1943).

При *активной оборонительной реакции* животные изменяют позу. Например, быки копают ногами землю, режут, выставляют вперед рога и бросаются на подходящего к ним человека или животного. Лошади прижимают уши к голове, оскалывают морду, храпят, взвизгивают, пытаются укусить, лягнуть задними ногами, а иногда ударить и топтать передними конечностями.

Большое значение в поведении животных имеют *ориентировочные реакции*. При вводе в новое помещение, появлении незнакомых людей у животных устанавливается характер стимулов, которые могут привести к проявлению той или иной активности: оборонительной, пище-

вой, половой и т. д. Они осматриваются, прислушиваются к голосам других животных, людей, обнюхивают землю, предметы, приносятся к доносящимся запахам, и в соответствии с данными ориентировки определяется то или иное поведение. Ориентировочные реакции особое место занимают в поведении молодых животных, у которых чаще, чем у взрослых, ориентировка сопровождается «любопытностью», рефлексом «что такое?». *Исследовательская активность* молодняка часто ведет к выработке новых навыков, которые затем осваиваются и взрослыми. Следовательно, элементы исследовательской активности прогрессивны и могут вести к совершенствованию поведения данной популяции животных.

Всем животным, особенно в молодом возрасте, свойственны игры — проявление игрового инстинкта. Проявление этого инстинкта важно для животных: давая выход избыточной энергии, игры служат тренировкой организма и развития тех форм поведения, которыми животное еще не обладает. Во время игры можно наблюдать и вспрыгивание молодых животных друг на друга. Это тоже является тренировкой к будущему маутингу — вспрыгиванию самца на самку во время спаривания. Строение тела копытных, их «жесткость» конструкции ограничивают разнообразие движений.

В связи с этим у лошадей, коров, овец, свиней и других копытных животных невозможно обхватывание тела самки (обнимательный рефлекс) и сразу происходит вспрыгивание (маутинг).

В формировании поведения особую роль играет подражание одного животного другому. Подражая движениям матери, других животных, молодое животное обучается кормиться, передвигаться, осматриваться и т. д. Подрастая, животные совершенствуют свои приемы добы-

вания корма и другие необходимые для жизни действия.

Копытные животные, в том числе и сельскохозяйственные, в естественных условиях живут определенными группами. Поведение животных в больших группах определяется *законом стадной иерархии*, согласно которому каждое из них занимает свое ранговое место в группе. Такая организация помогала диким предкам животных выжить в борьбе за существование. Хотя условия существования современных домашних животных значительно изменились, все поведение скота, лошадей, свиней и овец при групповом содержании также определяется законами стада; всегда устанавливается иерархия — порядок подчинения нижестоящих особей вышестоящим по строго определенным ступеням (иерархическая лестница).

При формировании стад и табунов лидирующих животных сначала может быть несколько, но потом из них выделяется вожак, причем установление субординации происходит в ранговых боях. Ранг животного зависит от его силы, размеров, возраста.

Но во многих случаях, особенно у диких животных, лидером (вожаком) становится особь с большим житейским опытом. Знание закона стадной иерархии позволяет наиболее рационально формировать стада животных, производить перегруппировки.

Типы высшей нервной деятельности и поведение животных. Тип нервной деятельности И. П. Павлов рассматривал как наследственную основу нервной деятельности — генотип, совокупность черт типа и изменений, обусловленных внешней средой, — фенотип. Животным каждого типа нервной деятельности свойственны различные черты поведения, обусловленные воспитанием в онтогенезе, условиями, в которых формируется деятельность организма.

Опыты по изолированному воспитанию щенков показали, что пассивные и активные оборонительные реакции, двигательная активность, злобность и другие показатели поведения могут сочетаться с различными типами нервной деятельности.

Различное воспитание не влияет на основные свойства нервных процессов: силу, уравновешенность и подвижность, но при изолированном воспитании чаще и интенсивнее проявляется пассивное оборонительное поведение, а активное оборонительное — реже.

Пассивное оборонительное поведение встречается у животных с сильными и слабыми нервными процессами, но слабость нервной системы служит фоном, более благоприятным для образования пассивного оборонительного поведения, которое усиливается изолированным воспитанием.

Свойства нервной системы не определяют никаких форм поведения, но составляют почву, на которой одни формы поведения складываются легче, другие — труднее.

Но в конфликтной ситуации и в экстремальных условиях животные разных типов неодинаково реагируют на обстановку, отвечая реакцией, свойственной качествам их нервной системы.

Применение учения И. П. Павлова и этологии в животноводстве. Условные рефлексы у животных приобретают практическое значение с первого дня жизни. Например, у поросят вырабатывают условные рефлексы на сосание одного определенного соска свиноматки. Это вызвано тем, что молочная продуктивность разных сосков у свины бывает неодинакова, поэтому для успешного выращивания поросят слабых целесообразно подсаживать к более молочным — передним, а более сильных — к задним соскам; таким образом вырабатывают условный ре-

флекс на сосание определенного соска. Этот рефлекс формируется очень быстро.

При помощи условных рефлексов можно облегчать процесс выращивания поросят-сосунов и отъемышей. Например, у поросят вырабатывают пищевой рефлекс на условный раздражитель — звук вентилятора. Для выработки и закрепления этого условного рефлекса достаточно одних суток. На звук вентилятора поросята встают, подбегают к дверце станка, поднимают визг, стремясь выйти и бежать к свиноматке. Кормление по сигналу проходит быстро и организовано. Опытные чабаны, учитывая способность коз быстро вырабатывать различные условные рефлексы, держат их в отарах овец в качестве вожаков. У коз вырабатывают условные рефлексы на специальные словесные (звуковые) команды, в соответствии с которыми козы-вожаки изменяют направление своего движения при пастьбе, а овцы, обладающие близорукостью и пониженным слухом, но хорошо выраженным стадным инстинктом, следуют за ними. В результате вся отара движется в нужную сторону. Чабаны используют и другую поведенческую особенность овец, заключающуюся в том, что овцы ночью не покидают заслеженную территорию. Чтобы ночью овцы не разбрелись и не ушли, вечером отару несколько раз прогоняют по периметру пастбищного участка. В результате образуется заслеженная территория, за границы которой при ночной пастьбе овцы не заходят.

В коневодстве все производственные процессы: уход за лошадьми, тренинг и использование их в работе — построены на выработке многочисленных и многообразных условных рефлексов. Например, учитывая легкость образования двигательных условных рефлексов у лошадей на звуковые раздражители, табунщики для управления табуном

на пастбище применяют словесные приказания и свистки. Выгон лошадей на пастбище и пригон их обратно сопровождаются свистком. Подгон уходящих из табуна лошадей связывается с другим сигналом. Условные рефлексы на различные звуковые сигналы вырабатываются очень быстро и облегчают труд табунщика.

Более сложный метод обучения животных в целях управления их поведением — дрессировка — выработка новых целеустремленных навыков. При дрессировке животное систематически тренируют, поощряя требуемые двигательные реакции и снижая нежелательные. В результате у животных в ответ на определенные сигналы образуются прочные двигательные акты, достигающие большой сложности. Дрессированные лошади выполняют многие сложные требования человека при хозяйственных работах и при классических видах конного спорта: преодоление препятствий (конкур), троеборье и выездка (высшая школа верховой езды).

Большое влияние на поведение животных оказывает плотность их размещения. При содержании на пастбище между животными обычно мало столкновений, так как животные низшего ранга могут свободно уступать дорогу другим, более агрессивным. Однако в помещении, особенно при беспривязно-бوكсовом содержании, при большом числе животных таких условий нет.

Столкновения и драки свойственны всем видам животных. От драк страдают не только дерущиеся, но и все окружающие их животные в результате сильного возбуждения. Драчливость зависит от состояния нервной системы: чем более у животного преобладает процесс возбуждения над процессом торможения, тем быстрее оно приходит в ярость под действием внешних раздражителей. Агрессивное поведение животных по отношению друг к другу наносит

большой ущерб производству животноводческой продукции. Лучший способ устранения агрессии — содержание животных весь период их использования в неизменных группах и стадах.

Ориентация на экономичность при постройке комплекса без учета физиологических потребностей животных неблагоприятна для нормального их существования. Например, недостаточное количество кормомест для коров, малые боксы, в которых крупные животные с трудом помещаются, ведут к нарушению физиологической ритмики, ухудшению состояния и к понижению продуктивности животных. Возникает перенапряжение нервной системы, о чем свидетельствует возрастание агрессивности у коров, пробывших в комплексе два-три года.

Для правильного функционирования всех своих систем организм должен получать достаточно отдыха. Необходимо, чтобы животные могли свободно встать, лечь, повернуться, протянуть ноги и пр.

Интенсивное ведение промышленного животноводства значительно увеличивает физиологическую нагрузку на организм животных, и в первую очередь на их нервную систему. В условиях крупных механизированных ферм концентрация большого поголовья, изменение формы и составных частей рациона, принудительное изменение суточной ритмики поведения, высокий уровень шумов — все это требует максимального напряжения всех физиологических систем организма. Некоторые животные, и в первую очередь слабого типа высшей нервной деятельности, не выдерживают такой нагрузки, продуктивность их становится низкой, содержание невыгодным.

Лишь животные сильного типа нервной системы могут приспособиться к жестким условиям содержания.

Для промышленного животноводства важно проведение отбора животных, имеющих высокую скорость адаптации к новым условиям, устойчивость к заболеваниям и мало подверженных стрессовым состояниям. Такой отбор является основой профилактической ветеринарии.

Контрольные вопросы

1. Понятие о высшей нервной деятельности и методы ее изучения.

2. Условные рефлексы, их классификация, методики выработки у животных, механизм образования. Биологическое значение условных рефлексов.
3. Виды торможения в коре мозга.
4. Взаимоотношение возбуждения и торможения в коре больших полушарий.
5. Аналитико-синтетическая деятельность коры головного мозга.
6. Сон и гипноз.
7. Две сигнальные системы действительности.
8. Типы высшей нервной деятельности и их связь с продуктивностью животных.
9. Поведение животных и его формы.