**Физиологические основы поведения (по И.П.Павлову)**

В основе поведения всех многоклеточных животных, за исключением самых примитивных, лежит деятельность нервной системы. Все раздражения, идущие как из внешнего мира, так и из организма самого животного, воспринимаются нервными окончаниями, передаются по нервам к определенным нервным центрам, перерабатываются там и направляются оттуда по другим нервам к мышцам (или железам), результатом чего является определенное действие, выполняемое животным. Таким образом, в основе поведения животного лежит деятельность его нервной системы с ее наиболее сложным отделом - головным мозгом. Поэтому для понимания закономерностей формирования поведения животных необходимо знание основных физиологических процессов, лежащих в его основе. Данные процессы подробно изучаются в специальном учебном курсе "Физиология центральной нервной системы", поэтому мы кратко остановимся лишь на самых основных его понятиях.  
          В 1902 г., в процессе изучения нервной регуляции процесса пищеварения, [И.П. Павлов](http://www.ido.edu.ru/psychology/animal_psychology/biograf61.html) обнаружил, что отделение слюны у подопытных собак начиналось еще до попадания пищи в рот, а сразу как только они оказывались в экспериментальной камере. Данный феномен был назван "психическим слюноотделением" и лег в основу фундаментального учения об [условных рефлексах](javascript:void(0);).  
          На основе изучения слюнных условных рефлексов у собак И.П. Павлов осуществил настоящий переворот в естествознании, создав новое направление в физиологии, которое он назвал "учением о Высшей нервной деятельности". Оно представляет собой глобальную концепцию о физиологических основах поведения человека и животных, получившую широчайшее распространение в России. Дальнейшую разработку этого учения, в основе которого лежал так называемый [рефлекторный](javascript:void(0);) принцип, успешно развивали и продолжали многочисленные ученики и последователи И.П. Павлова, представлявшие так называемую "павловскую школу".  
          С момента создания Павловым его учения физиология мозга сделала гигантские шаги. Нейрофизиологи научились вживлять в мозг электроды и записывать биоэлектрические импульсы как от отдельных нейронов, так и от целых "ансамблей" нервных клеток. Исследованы физиология и биохимия отдельных частей [нейрона](javascript:void(0);), выяснены многие интимные стороны его деятельности. Тем не менее, несмотря на явные успехи физиологии, основные представления о механизмах образования условных рефлексов до сих пор не разгаданы. Основной проблемой является замыкание временной связи. Таким образом, несмотря на то, что от классических павловских экспериментов нас отделяет почти столетие, до полного раскрытия всех тайн физиологии Высшей нервной деятельности (ВНД) фактически так же далеко, как и в те далекие времена. Поэтому мы считаем, что основы физиологии ВНД вполне правомочно и наиболее доступно изучать именно по И.П. Павлову, поскольку его учение остается в силе и по сей день.

## 4.1. Безусловные рефлексы

В основе поведения животных лежат простые и сложные врожденные реакции - *безусловные рефлексы*, стойко передающиеся по наследству. Животное для проявления безусловных рефлексов не нуждается в обучении, оно рождается с готовыми для их проявления рефлекторными механизмами, включающими определенный проводниковый аппарат, т.е. готовый нервный путь - рефлекторную дугу, обеспечивающий прохождение нервного раздражения от [рецептора](javascript:void(0);) к соответствующему рабочему органу (мышце или железе) при воздействии определенного раздражителя. Так, если нанести болевое раздражение на конечность собаки, она ее непременно отдернет. Данная реакция *безусловно* проявится со строгой закономерностью у любой собаки, поэтому реакции такого типа И.П. Павлов назвал ***безусловными рефлексами***.  
          Самые первые врожденные реакции новорожденного детеныша: дыхание, сосание, мочеотделение и другие физиологические акты - все это безусловные рефлекторные реакции, обеспечивающие первое время существование организма. Они возникают под воздействием раздражений, идущих в основном от внутренних органов: переполненный мочевой пузырь вызывает мочеотделение, наличие кала в прямой кишке вызывает потуги, приводящие к испражнению и т.д. По мере роста и созревания животного появляется ряд других, более сложных безусловных рефлексов. Таков, например, половой рефлекс. Запах самки, готовой к размножению, вызывает у самца безусловно-рефлекторную реакцию, которая проявляется в виде последовательности довольно сложных, но в то же время закономерных действий, направленных на совершение полового акта. Вся разница между половым рефлексом и отдергиванием лапы при болевом раздражении заключается лишь в различной их сложности.  
          В проявлении сложной безусловно рефлекторной реакции участвует целый ряд простых безусловно-рефлекторных актов. Так, например, пищевая реакция новорожденного щенка осуществляется при участии целого ряда более простых актов - сосания, глотательных движений, рефлекторной деятельности слюнных желез и желез желудка. При этом, поскольку предыдущий безусловно-рефлекторный акт является стимулом для проявления последующего, говорят о ***цепном характере безусловных рефлексов***. Практически наблюдать единичный простой [безусловный рефлекс](javascript:void(0);) возможно только в лабораторных условиях, нанося точечное раздражение на одно единственное нервное окончание и наблюдая ответ одной [рефлекторной дуги](javascript:void(0);). В естественных условиях, даже в случае простого укола пальца булавкой, всегда бывает задействовано несколько чувствительных нейронов и в отдергивании руки принимает участие целый пучок двигательных нейронов, иннервирующих соответствующие мышцы. Поэтому в процессе изучения поведения животных более корректным вместо термина "безусловный рефлекс" является употребление термина "безусловно-рефлекторная реакция".

## 4.2. Условные рефлексы

Сразу же после рождения детеныш млекопитающего, еще будучи связанным пуповиной с матерью, ползет к ее соскам и начинает сосать. Не вполне четкие вначале, его действия уже в течение первых часов становятся более уверенными. Сосательные движения делаются четче и результативнее, он запоминает запах матери, облегчающий ее поиск. Вскоре детеныш научается отыскивать самые молочные соски. Таким образом, его врожденная безусловная реакция сосания, как снежный ком, обрастает приобретенными реакциями - *условными рефлексами*. По определению И.П. Павлова, ***условный рефлекс*** *- это временная нервная связь бесчисленных агентов окружающей животное среды, воспринимаемых рецепторами данного животного, с определенными функциями организма*. Таким образом, условный рефлекс является ответным действием животного на определенный раздражитель, приобретаемый в процессе индивидуальной жизни.  
          Экспериментальная работа по изучению механизмов образования условных рефлексов проводилась в лаборатории [И.П. Павлова](http://www.ido.edu.ru/psychology/animal_psychology/biograf61.html) в Колтушах, вблизи Санкт-Петербурга. Для того чтобы избавиться от влияния многочисленных случайных раздражителей, мешающих выработке условного рефлекса, работу с собаками проводили в изолированных звуконепроницаемых камерах, в так называемой "Башне молчания". Экспериментатор находился вне камеры и наблюдал за собакой через небольшое отверстие со специальной системой стекол, не дающей возможности животному видеть экспериментатора. Кроме того, собаку фиксировали в специальном станке, ограничивающем возможность ее лишних движений.  
          До начала работы собаке делали операцию, при которой один из протоков слюнных желез выводился на щеку. После этой операции часть слюны попадала не в полость рта, а через фистулу выводилась наружу, что позволяло фиксировать начало слюноотделения, количество и качество выделившейся слюны. В камере находился ряд приборов, при помощи которых можно было подавать собаке различные сигналы: звуковые (звонки, удары метронома, треск трещотки и т.д.), световые (вспышки лампочки, проекция разных фигур на экране и т.д.). На кожу собаки могли при помощи специальных аппаратов подаваться прикосновения разной частоты, различные температурные раздражения и т.д. Автоматически собаке подавалась кормушка с подкормкой, обычно в виде мясо-сухарного порошка.  
          Классический "павловский" эксперимент по выработке условных рефлексов проводился следующим образом. Собаке, находящейся в камере и в станке, автоматически подавалась пища ***(безусловный раздражитель)***, затем появлению пищи начинал предшествовать *"условный раздражитель"*, или *"условный сигнал"*, в виде звонка, вспышки лампочки или звука метронома. Реакция собаки на безусловный раздражитель в виде пищи сопровождается безусловно-рефлекторным отделением слюны. Предъявление безусловного стимула вслед за условным в процессе эксперимента, называется "подкреплением". Если при выработке условного рефлекса применяется подкрепление, соответствующее имеющейся у животного мотивации (например, пищевое подкрепление у голодного животного), то оно называется "положительным". Возможна выработка условного рефлекса и с применением "отрицательного подкрепления" (наказания), т.е. такого воздействия, которого животное стремится избегать. В эксперименте в качестве отрицательного подкрепления чаще всего используют удары электрического тока, заставляющие животное перебегать в безопасное отделение камеры или вызывающие у него [безусловно-рефлекторное](javascript:void(0);) отдергивание конечности. Примером отрицательного подкрепления может быть действие воздушной струи, направленной на роговицу глаза, вызывающей мигательный рефлекс.  
          **Физиологический механизм** условно-рефлекторной пищевой реакции у собаки осуществляется следующим образом: пища, попадая в полость рта, раздражает вкусовые рецепторы, при этом в нервных окончаниях чувствительного нерва возникает возбуждение, передающееся по центростремительным нервам к слюноотделительному центру, находящемуся в [продолговатом мозгу](javascript:void(0);). Из него по центробежным нервам нервное возбуждение направляется к слюнным железам, вызывая отделение слюны. Но одновременно с этим от слюноотделительного центра возбуждение передается и к пищевому центру коры полушарий головного мозга, в котором временно возникает очаг повышенного возбуждения. Если одновременно или немного раньше дачи пищи перед собакой начнет вспыхивать электрическая лампочка, в нервных окончаниях, находящихся в сетчатке, возникает возбуждение, которое дойдет до затылочной доли коры больших полушарий (зрительного коркового центра). Таким образом, в коре полушарий при этом образуются два очага возбуждения: в пищевом корковом центре и в зрительном корковом центре. Более сильный очаг возбуждения пищевого коркового центра притягивает к себе возбуждение из зрительного коркового центра. В результате этого между обоими центрами устанавливается связь.  
          При систематическом одновременном возбуждении обоих центров между ними происходит упрочение связи. При загорании лампочки очаг возбуждения в зрительном корковом центре будет самостоятельно направляться к пищевому корковому центру. Даже если собака не получила пищи, вспышка лампочки будет возбуждать пищевой корковый центр, а из него возбуждение пойдет к продолговатому мозгу, в котором возбудится слюноотделительный центр и передаст, в свою очередь, возбуждение слюнным железам, а последние ответят на это секрецией слюны. Такова упрощенная схема механизма образования условного рефлекса.  
          Условный рефлекс, по Павлову, - целостная реакция животного, требующая для своего осуществления участия многих нейронных объединений сложноорганизованного мозга, тогда как по представлениям нейрофизиологии рефлекс - достаточно элементарный механический акт, осуществляемый любым отделом центральной нервной системы.  
          Выработка условных рефлексов, поскольку она требует определенного структурного совершенства нервной системы, происходит лишь у животных, обладающих достаточно развитым мозгом. Есть основания предполагать, что среди беспозвоночных их образование возможно начиная с высших кольчатых червей, а у позвоночных - с акул и скатов. У высших моллюсков, ракообразных и насекомых, а в ряду позвоночных (уже с костистых рыб) условные рефлексы становятся основным видом индивидуально приобретаемых поведенческих реакций.

## 4.3. Условия образования условных рефлексов

В процессе работы [И.П. Павлов](http://www.ido.edu.ru/psychology/animal_psychology/biograf61.html) открыл и сформулировал ряд условий, необходимых для образования условных рефлексов.  
          **1. Условный и безусловный раздражители должны совпадать во времени**. Например, если звук звонка или загорание лампочки соединить с кормлением, то эти, ранее безразличные раздражители через несколько сочетаний начинают вызывать у собаки пищевую реакцию. Эта реакция на ранее ***безразличный раздражитель***, который приобрел теперь ***сигнальное значение*** для проявления пищевой реакции, и есть условный рефлекс.  
          **2. Условный раздражитель должен несколько упреждать безусловный.** Например, при обучении собаки хождению рядом словесная команда "рядом" должна несколько (на 1-2 секунды) предшествовать рывку поводком, вызывающему ответную безусловно-рефлекторную реакцию. Если раздражитель, который должен стать условно-рефлекторным сигналом, предшествует действию безусловного раздражителя, вызывающего безусловный рефлекс не на 2-3 секунды, то такой условный рефлекс называют *совпадающим*. [Условный рефлекс](javascript:void(0);) может быть выработан и если условный раздражитель упреждает безусловный, и на более длительное время (до 2-3 минут). Такой условный рефлекс носит название *запаздывающего*. Он будет вырабатываться медленнее, чем совпадающий. В качестве примера выработки подобного рефлекса можно привести тот факт, что многие современные городские собаки спустя некоторое время после установки в квартире домофона начинают лаять на его сигнал, больше напоминающий звонок телефона, чем дверной, хотя между этим сигналом и приходом в квартиру посторонних людей проходит некоторое время. Звонок телефона при этом обычно не вызывает у собак никакой реакции.  
          **3. Полушария головного мозга животного во время выработки условного рефлекса должны быть свободны от других видов деятельности.** Если производить дрессировку кобеля на небольшом расстоянии от суки в период течки или на участке, где побывала такая сука, половой безусловный рефлекс неизбежно будет затруднять выработку условного. Если перед началом занятий не погулять с собакой и не дать ей возможность опорожнить мочевой пузырь и прямую кишку, раздражения, идущие от этих внутренних органов, будут также затормаживать выработку условных рефлексов.  
          **4. Сила безусловного раздражителя при выработке условного рефлекса должна быть большей, чем сила условного раздражителя.** Так, например, условный раздражитель большой силы (например, сильный звук, окрик и т.п.) может затормозить у собаки проявление безусловного рефлекса (например, пищевого). Безусловный рефлекс в это время должен быть в ***достаточно возбудимом состоянии***. Если условный рефлекс вырабатывается на основе пищевого, необходимо, чтобы собака была достаточно голодна; накормленная собака будет слабо реагировать на пищевое подкрепление, и условный рефлекс будет вырабатываться медленнее, чем у голодной.  
  
          Под контролем коры головного мозга находятся все общие физиологические функции организма, например газообмен, обмен веществ, теплорегуляция, величина кровяного давления. Они могут изменяться под влиянием условно-рефлекторных раздражителей.  
          Условные рефлексы могут базироваться не только на безусловных, но и на условных рефлексах. Если, например, выработать оборонительный рефлекс на вспышку лампочки, а затем производить сочетание ее со звуком звонка, не производя при этом подкрепления током, то через некоторое время один звук звонка начнет вызывать оборонительную реакцию. Это ***рефлекс второго порядка***. На его фундаменте, хотя и с большим трудом, может быть выработан в некоторых случаях таким же образом условный ***рефлекс третьего порядка, четвертого и далее порядков***. Условные рефлексы высшего порядка, как правило, бывают менее прочными, чем рефлексы первого порядка.  
          Основное в условно рефлекторной деятельности - *принцип сигнальности*. Условный раздражитель "сигнализирует" о предстоящем начале действия безусловного раздражителя, о наступлении тех или иных событий, подготавливая организм к ним, вызывая в нем все те реакции, которые обычно возникают при действии соответствующего безусловного раздражителя. Выработка условных рефлексов - приобретение животным элементарных знаний об окружающей его среде, о существующих в ней закономерностях. Условный рефлекс обеспечивает высокую степень обобщения: условный раздражитель как бы обобщается с безусловным и может теперь вызывать все те реакции, которые раньше вызывал только безусловный раздражитель. Брянчание миски, из которой обычно кормят собаку, или звонок, вслед за которым всегда следует мясо, обобщаются с пищей, вызывая секрецию слюны и другие проявления пищевой реакции. Следовательно, в условном раздражителе качества или свойства объектов внешнего мира превращаются в их признаки. В то же время условный рефлекс обеспечивает высокую степень отвлечения от действительности. Ведь звуковой условный пищевой раздражитель (звонок или стук миски, вызывающие пищевую реакцию) - лишь звуковые сигналы, а не сама пища. Таким образом, условный рефлекс, имеющий, несомненно, физиологическую природу, представляет собой одновременно и психическое явление, элементарный психический акт. Поэтому, изучая условно рефлекторную деятельность, исследователи в то же время познают и психологию подопытных объектов.

## 4.4. Возбуждение и торможение

Стержнем представлений И. П. Павлова о механизмах деятельности центральной нервной системы является взаимодействие основных нервных процессов -возбуждения и торможения. Любая реакция организма обусловлена возбуждением определенных групп нервных клеток, а ее прекращение - развитием торможения.  
          Эти процессы могут быть как врожденными, так и приобретенными. Врожденными свойствами нервной системы являются ***безусловное возбуждение и безусловное торможение***, а приобретенными: ***условное возбуждение и условное торможение***. Кроме того, И.П. Павлов разделял все типы торможения на *внешнее и внутреннее*.  
          **1. Внешнее торможение.** Если во время классического павловского эксперимента производить шум, стук и т.д., то у стоящей в станке собаки возникает ориентировочная реакция, которая тормозит условный рефлекс. Переполненный мочевой пузырь, жажда, недомогание и другие раздражения, идущие от внутренних органов, также оказывают тормозящее действие на скорость выработки условных рефлексов.  
          Каков бы ни был раздражитель, он приведет к возникновению нового очага возбуждения в коре головного мозга, и этот очаг ослабит или усилит условно-рефлекторную деятельность. Это так называемое *внешнее торможение*, так как новый очаг возбуждения, возникший в коре, является внешним по отношению к дуге выполняемого рефлекса. Раздражители, вызвавшие развитие торможения, могут идти как из внешнего мира, так и от внутренних органов животного. Внешнее торможение относится к врожденному безусловному свойству нервной системы.

* Оно бывает двух родов:
  + ***гаснущее***, когда действующий во время работы собаки раздражитель постепенно перестает вызывать ориентировочный рефлекс у животного;
  + ***неугасающее***, возникающее при наличии какой-либо физиологической потребности или наличия в организме патологического процесса.

К безусловному торможению относится и ***запредельное торможение***, возникающее в нервной системе в ответ на очень сильные раздражители. Оно возникает в том случае, когда наступает предел работоспособности нервных клеток. В связи с тем, что тормозной процесс предохраняет нервные клетки от истощения, этот вид торможения называется еще и ***охранительным***. Запредельное торможение часто проявляется в виде отказа собаки от выполнения простейших команд, замирании в одной позе, засыпании.  
          **2. Внутреннее торможение.** Наряду с образованием положительных условных рефлексов, в индивидуальной жизни животного образуется *внутреннее торможение*, служащее основой тормозных, или отрицательных, условных рефлексов. Такое торможение называют активным, или условным.

* Выделяют три вида условного торможения:
  + угасательное;
  + дифференцировочное;
  + запаздывательное.

***Угасательное торможение*** возникает в том случае, если условный раздражитель не сопровождается подкреплением. Он постепенно теряет свое сигнальное значение, и рефлекс на него угасает.  
          Разные условные рефлексы без подкрепления угасают с неодинаковой скоростью. Более "молодые" и непрочные условные рефлексы угасают быстрее, чем "старые", прочные условно-рефлекторные связи. При угасании условного рефлекса происходит не просто разрыв условно-рефлекторной связи, а развивается активный тормозной процесс в коре головного мозга, который и подавляет условно-рефлекторную связь. Это положение подтверждается тем, что полностью угашенный условный рефлекс через некоторое время вновь восстанавливается.  
          Угасание условных рефлексов - биологически важное приспособление. Благодаря ему организм перестает напрасно тратить энергию - реагировать на сигнал, утративший свое значение. В силу данного обстоятельства, термин "условный рефлекс" в физиологии часто заменяется термином "временная связь".  
          Дифференцировочное торможение развивается в коре головного мозга в том случае, если живвотное должно отдифференцировать один внешний раздражитель, являющийся для него условно-рефлекторным сигналом, от другого, сходного с ним раздражителя, который сигналом не является.  
          Дифференцировочное торможение участвует в образовании любого условного рефлекса. Оно же играет исключительную роль и в том случае, когда вырабатываются два двигательных рефлекса на два различных раздражителя. Например, необходимо добиться, чтобы подопытная собака в ответ на свет лампы нажимала передней лапой на педаль, а в ответ на звонок схватывала зубами кольцо и тянула его к себе. Следовательно, животное должно дифференцировать внешние раздражители - звонок и свет - и два различных движения. Сначала собака будет совершать много неправильных движений, но так как эти движения не подкрепляются пищей, то количество их будет постепенно уменьшаться и, наконец, останутся только правильные.  
          ***Дифференцировочное торможение*** имеет большое биологическое значение. Благодаря ему животные и человек в процессе индивидуальной жизни выделяют из окружающей среды огромное количество благоприятных и неблагоприятных сигналов, различают их и реагируют на них соответствующим образом.  
          Известно, что волки при охоте на копытных очень быстро прекращают преследование здорового животного, которое способно убежать от них. Больное или слабое животное они гонят до тех пор, пока оно не обессилит, часто на достаточно большое расстояние. Умение отдифференцировать животное - потенциальную жертву - от животного, преследование которого бесполезно, приходит с личным опытом зверя.  
          ***Запаздывательное торможение.*** При выработке запаздывающих условных рефлексов (*отсроченных реакций*) пищевая условно-рефлекторная реакция у собаки проявляется только к тому моменту, когда дается соответствующее пищевое подкрепление, хотя условно-рефлекторный раздражитель давался раньше. В тот промежуток времени, когда условно-рефлекторный раздражитель уже воздействовал, а пищевой реакции еще нет, в коре головного мозга собаки развивается запаздывающее торможение. Биологическое значение этого вида торможения состоит в том, что оно предохраняет организм от преждевременной траты энергии. Например, хищники часто подолгу лежат, притаившись и подкарауливая свою жертву. Было бы неэкономно для организма, если бы на действие натуральных раздражителей (запахи, следы и т.д.) у зверя все время осуществлялись бы секреторные процессы (слюноотделение, выделение желудочного сока и т.д.).  
          Скорость образования внутреннего торможения зависит от разных причин. У возбудимых животных оно образуется труднее, чем у тормозных. В процессе возрастного формирования высшей нервной деятельности у собаки скорость образования тормозных рефлексов нарастает, а к старости снижается. Образование торможения зависит и от силы раздражителя чем сильнее раздражитель, тем быстрее он становится тормозным.  
          Иногда постороннее раздражение, вызывающее сильную оборонительную реакцию, препятствует развитию внутреннего торможения и способствует проявлению угашенных условных рефлексов. Это явление называется ***растормаживанием***.  
          Возбуждение и торможение являются теми процессами, которые лежат в основе высшей нервной деятельности, в основе поведения. Взаимодействие этих процессов, их движение по коре полушарий и их последовательная смена составляют ту сложность и многообразие, которыми характеризуется [высшая нервная деятельность](javascript:void(0);).  
          Если в каком-либо участке коры головного мозга возник очаг возбуждения или торможения, то возбуждение или торможение вначале непременно будут распространяться из пункта своего возникновения, захватывая соседние участки коры. Например, проявление собакой активно-оборонительной реакции способствует усилению ее пищевой возбудимости. Это происходит из-за того, что возбуждение из части коры мозга, связанной с проявлением агрессии, распространилось (иррадиировало) и на участки мозга, связанного с пищевыми реакциями. Процесс возбуждения распространяется примерно в четыре раза быстрее, чем процесс торможения. После ***иррадиации*** происходит обратное явление - ***концентрация***, состоящее в том, что возбуждение (или торможение) начинает сосредотачиваться в той части мозга, в которой оно возникло и из которой распространилось.  
  
          Таким образом, кратко резюмируя учение о Высшей нервной деятельности, его можно свести к следующим положениям.  
          ***Высшая нервная деятельность*** *представляет собой результат взаимодействия двух основных нервных процессов - возбуждения и торможения*.  
          Под воздействием *условного сигнала* в коре головного мозга *формируется очаг возбуждения*. Из этого очага возбуждение иррадиирует по коре головного мозга. Внешнее проявление *иррадиации* возбуждения называется процессом ***генерализации***, который заключается в возможности появления условно рефлекторной реакции не только на данный стимул, но и на близкие к нему по параметрам раздражители (например, не только на звуковой тон определенной высоты, который использовался при обучении, но и на другие звуки близких диапазонов).  
          Свойством генерализации обладает и тормозной процесс. Очаги возбуждения и торможения обладают свойством ***отрицательной индукции***, благодаря которому на периферии очага возбуждения в коре появляется очаг торможения, а на периферии очага торможения соответственно очаг возбуждения.  
          Процессы возбуждения и торможения взаимодействуют на основе не только их иррадиации, но и концентрации; если иррадиации нервных процессов соответствует явление генерализации, то концентрация процесса возбуждения проявляется в формировании ***дифференцированных условных рефлексов***.  
          Сам процесс формирования условного рефлекса заключается в образовании связи между двумя очагами возбуждения, вызванными [условным](javascript:void(0);) и [безусловным раздражителями](javascript:void(0);).

## 4.5. Проблема наследования условных рефлексов

Несмотря на то, что вопрос о наследовании приобретенных признаков в современной [генетике](javascript:void(0);) казалось бы давно "снят с повестки дня", проблема, связанная с наследованием условных рефлексов, постоянно всплывает на поверхность. В частности, она представляет собой одну из "болевых" точек практического собаководства. В большинстве руководств по служебному собаководству можно прочитать, что если собак производителей не дрессировать, то от них будут рождаться глупые щенки. При этом авторы часто ссылаются на эксперименты И.П. Павлова, якобы доказавшего, что условные, т.е. приобретенные рефлексы передаются по наследству.  
          **Школа И.П. Павлова.** В действительности дело обстояло следующим образом. В 20-х гг. прошлого столетия в лаборатории И.П. Павлова был проведен эксперимент на мышах, целью которого было выяснение возможности передачи по наследству навыка ориентироваться в лабиринте. Данный эксперимент проводился следующим образом. Мышей обучали пробегать лабиринт. От обученных мышей получали потомство, которое снова обучали. Подобным образом продолжали действовать на протяжении 10 поколений. В результате проведенных опытов оказалось, что скорость пробегания лабиринта от поколения к поколению постепенно увеличивалась, и потомки 10-го поколения обучались заметно быстрее, чем мыши исходного. В результате этой работы были сделаны выводы том, что условные рефлексы могут передаваться по наследству, о чем в 1924 г. была опубликована статья, получившая довольно широкую известность.  
          Однако спустя некоторое время у И.П. Павлова возникли сомнения в правомочности полученных результатов и выводов, сделанных из них.  
          Сотрудники его лаборатории тщательно проанализировали методику проведения эксперимента и пришли к выводу, что скорость пробегания мышами лабиринта в большой степени зависела от поведения экспериментатора. В ходе опыта мышь сначала вылавливали из жилой клетки, затем помещали в стартовую камеру, с треском открывали задвижку при входе в лабиринт. Все эти действия пугали зверька, поэтому требовалось некоторое время для его адаптации и угашения возникшей у него вследствие испуга пассивно оборонительной реакции. В процессе работы экспериментатор постепенно научался действовать все более и более аккуратно и стал меньше пугать мышей перед опытом и в ходе его. В результате мыши стали тратить меньше времени на адаптацию и стали обучаться быстрее. Таким образом, И.П. Павлов пришел к выводу, что различия в скорости обучения пробежки в лабиринте у мышей разных поколений были вызваны погрешностью в методике проведения эксперимента.  
          Позже данный эксперимент был повторен в автоматизированном варианте и, как показали опыты, никакой разницы между мышами первого и последнего поколений не обнаружилось. В связи с этим великий ученый опубликовал свое отношение к этому вопросу в письме, напечатанном в "Правде" (13 мая 1927 г. № 106): "Первоначальные опыты с наследственной передачей условных рефлексов у белых мышей при улучшении методики и при более строгом контроле до сих пор не подтверждаются, так что я не должен причисляться к авторам, стоящим за эту передачу". К сожалению, это письмо оказалось быстро забыто.  
          Проблема наследования условных рефлексов интересовала и ряд других ученых. Эксперименты, связанные с последовательным, от поколения к поколению, обучением были проведены на животных целого ряда видов и показали аналогичные результаты. Поэтому в настоящий момент разногласия среди большинства ученых по этому вопросу практически отсутствуют.  
          Вопрос о *наследовании условных рефлексов* - индивидуальных приспособительных реакций организма, осуществляющихся посредством нервной системы, - частный случай идеи о наследовании любых приобретенных признаков организма. Эта идея - некогда предмет ожесточенных дискуссий - ныне окончательно отвергнута. Все опыты, которые проводились для доказательства наследования приобретенных признаков, при проведении правильно поставленных экспериментов не подтвердились.

* Те различия в способности обучения, которые наблюдаются у животных связаны со многими факторами:
  + типологическими особенностями их высшей нервной деятельности;
  + способностью к определенным формам обучения;
  + степенью выраженности оборонительных реакций и т.д.

Необходимо отметить, что обучаемость является наследственно обусловленным фактором. Поэтому отбор собак по рабочим качествам служит исключительно важным моментом племенной работы.  
          Несомненным аргументом против наследования условных рефлексов может служить, например, тот факт, что, несмотря на изучение многими и многими поколениями людей школе таблицы умножения, [вундеркиндов](javascript:void(0);), знающих ее от рождения, до сих пор не описано. То же самое можно сказать и о многих других навыках.  
          **Другие физиологические школы**. Помимо школы И.П. Павлова, успешно развивающей условно-рефлекторную теорию и в наше время, существует целый ряд других направлений. Так, например, весьма широко известна физиологическая школа ученика И.П. Павлова, академика [П.К. Анохина](http://www.ido.edu.ru/psychology/animal_psychology/biograf1.html), обосновавшего и развившего принцип системной организации деятельности организма - ***теорию функциональных систем***.  
          Среди многих проблем, разработкой которых занимался П.К. Анохин и его ученики, важное место занимал вопрос о системной работе ЦНС в условиях формирования ответа организма на внешние раздражители. Экспериментальные данные, полученные в условно рефлекторных экспериментах, при параллельной регистрации суммарной электрической активности ряда структур мозга и активности отдельных нейронов, позволили ему сформулировать концепцию "*функциональной системы*". Еще в 1937 г. П.К. Анохин дал этому понятию такое определение: "группа нервных образований с соответствующими рабочими органами на периферии, которые выполняют специфическую и четко определенную функцию". В дальнейших исследованиях понятие функциональной системы претерпело определенные, однако, не принципиальные изменения. Одним из первых в отечественной и мировой физиологии Анохин привлек внимание к феномену "*обратной афферентации*", который в дальнейшем стал известен как *принцип отрицательной обратной связи* (этот же принцип представляет собой краеугольное понятие [кибернетики](javascript:void(0);)). Важным этапом развития взглядов П.К. Анохина было введение им представления о ***системогенезе***, т.е. о закономерностях развития функциональных систем ([Анохин, 1948](javascript:void(0);)).  
          В концепции функциональной системы условный рефлекс рассматривается в качестве результата сложного многокомпонентного процесса. Ведущим системообразующим фактором считается достижение определенного "конечного" результата, соответствующего потребностям организма в данный момент. Начальный узловой механизм функциональной системы - "*афферентный синтез*". Это комплекс физиологических процессов, состоящий из нескольких "*функциональных блоков*" - доминирующей мотивации, обстановочной афферентации (всей суммы внешней и внутренней стимуляции, получаемой мозгом в обстановке эксперимента), так называемой "*пусковой афферентации*" и памяти. В результате интеграции этих процессов происходит "принятие решения". Именно оно определяет "*конечный результат*" процесса: на основе "[афферентного синтеза](javascript:void(0);)" выбирается один из множества вариантов ответа организма. Как следствие этого, уменьшается число степеней свободы в действии функциональных систем других уровней и формируется программа действий. Параллельно с ней создается так называемый "акцептор результатов действия", т.е. нервная модель будущих (ожидаемых) результатов, некий идеальный образ. Возникающее на следующей стадии эфферентное возбуждение ведет к определенному действию и результату. Информация о параметрах результата через обратную связь (обратную афферентацию) воспринимается *акцептором результатов действия* для сопоставления с ранее сформированной ("идеальной") моделью. Если параметры результата не соответствуют предсуществующей модели, то возникает новое возбуждение, которое должно произвести соответствующую коррекцию. [Акцептор](javascript:void(0);) результатов действия направляет активность организма вплоть до момента достижения желаемой цели.  
          **Структура поведенческого акта**. Поведенческий акт может быть различной степени сложности, а формируясь и осуществляясь в конкретных условиях, он не может не зависеть от них. В процессе научения животные усваивают новые формы поведения.

* С точки зрения [П.К. Анохина](http://www.ido.edu.ru/psychology/animal_psychology/biograf1.html), структура поведенческого акта представляет собой последовательную смену следующих стадий:
  + афферентного синтеза;
  + принятия решения;
  + акцептора результатов действия;
  + эфферентного синтеза;
  + формирования самого действия;
  + оценки достигнутого результата.

Стадия афферентного синтеза представляет собой анализ совокупности информационных сигналов, поступающих в ЦНС и дающих основание животному принять решение о возможном поведении. Во время этой стадии учитывается наличие потребности организма в чем-либо, а также возможных путей ее удовлетворения, имеющихся в памяти животного; воздействие разнообразных факторов внешней среды (обстановочная афферентация); и сигналов, запускающих поведение (пусковая афферентация).  
          Любой поведенческий акт направлен на удовлетворение какой-либо потребности организма.  
          Доминирующая потребность активирует соответствующие отделы памяти, хранящие информацию о возможных путях удовлетворения данной потребности, а также активизирует двигательные системы организма, способствующие ее скорейшему удовлетворению. Кроме наличия соответствующей потребности, возможность осуществления поведенческого акта зависит также от условий, в которых приходится действовать животному. Факторы внешней среды, или обстановочная афферентация, влияют на проявление и характер поведенческого акта, а иногда и сами могут вызывать привычное для данной ситуации поведение. Значение обстановочной афферентации заключается в том, что, создавая скрытое возбуждение, она приурочивает поведение к определенному месту, наиболее целесообразному для удовлетворения соответствующей потребности. Как правило, поведение в несвойственной для него обстановке, не связанное с удовлетворением данной потребности, протекает менее выраженно, неполно или неэффективно. В результате взаимодействия информации о потребности, обстановке и данных памяти формируется готовность организма к определенному действию, которое запускается соответствующими сигналами или стимулами, т.е. пусковой афферентацией. Пусковая афферентация привязывает поведение к конкретному времени, конкретной обстановке и конкретной ситуации. Стадия афферентного синтеза завершается переходом в стадию принятия решения, которая определяет тип и направление поведения. При этом формируется так называемый акцептор результата действия, представляющий собой образ будущих событий, результата, программы действия и представление о средствах достижения необходимого результата.  
          На стадии [эфферентного](javascript:void(0);) синтеза формируется конкретная программа поведенческого акта, которая переходит в действие - с какой стороны забежать, какой лапой толкнуться и с какой силой. Полученный животным результат действия по своим параметрам сравнивается с [акцептором](javascript:void(0);) результата действия. Если происходит совпадение, удовлетворяющее животное, поведение в данном направлении заканчивается; если нет - поведение возобновляется с изменениями, необходимыми для достижения цели.  
          Большую роль в целенаправленном поведении играют эмоции. Если параметры выполненного действия не соответствуют *акцептору действия* (поставленной цели), то возникает отрицательное эмоциональное состояние, создающее дополнительную мотивацию к продолжению действия, его повторению по скорректированной программе до тех пор, пока полученный результат не совпадет с поставленной целью (акцептором действия). Если же это совпадение произошло с первой попытки, то возникает положительная эмоция, прекращающая его.  
          Таким образом, наиболее важным компонентом, определяющим поведение, является достижение биологически полезного результата, удовлетворение ведущих биологических потребностей: голода, жажды, агрессии, половой, родительской и т.п. Только при наличии биологически важной цели поведение становится целесообразным для животного, необходимым для него и повторяющимся с большой вероятностью в будущем. Согласно теории [функциональных систем](javascript:void(0);), хотя поведение и строится по [рефлекторному](javascript:void(0);) принципу, оно определяется как последовательность или цепь условных рефлексов. Действие животных определяется не только внешними раздражителями, но и внутренним потребностями и возникает на основе опережающего отражения действительности - программирования, а ведущим фактором организации поведения, его целью является получение биологически полезного результата.  
          Теория функциональной системы [П.К. Анохина](http://www.ido.edu.ru/psychology/animal_psychology/biograf1.html) расставляет акценты в решении вопроса о взаимодействии физиологических и психологических процессов и явлений. Она показывает, что те и другие играют важную роль в совместной регуляции поведения, которое не может получить полное научное объяснение ни на основе только знания физиологии высшей нервной деятельности, ни на основе исключительно психологических представлений. Для многочисленных учеников и последователей П.К. Анохина теория функциональных систем служила и служит теоретической канвой для формулировки определенных физиологических задач и для объяснения полученных в экспериментах результатов, однако ее прогностические возможности оказываются, как правило, невысокими, по-видимому, в связи с чрезвычайно общим характером исходных формулировок. Тем не менее концепция функциональной системы была и остается одним из широко распространенных в отечественной науке подходов к рассмотрению механизмов целостного поведения.

## 4.6. Срывы высшей нервной деятельности у животных

Предъявление животному непосильной задачи как в лабораторной обстановке, так и в естественной среде его обитания может вызвать у него ***срыв высшей нервной деятельности***, который проявляется в различных отклонениях условно-рефлекторной деятельности. Он может быть проходящим или очень глубоким и длительным, и сопровождаться [трофическими нарушениями](javascript:void(0);) во многих системах и органах. [И.П. Павлов](http://www.ido.edu.ru/psychology/animal_psychology/biograf61.html) понимал под ***неврозом*** то, что "животное не отвечает, как следует, условиям, в которых оно находится".

* **Формы проявления неврозов.** [Неврозы](javascript:void(0);) у животных проявляются в трех основных формах:
  1. невроз в форме возбуждения;
  2. невроз в форме торможения;
  3. невроз в форме фобии.

***Невроз в форме возбуждения*** проявляется в резком повышении возбудимости, дифференцировки оказываются сорванными, животное не в состоянии затормаживать свои условные рефлексы. При этом условные рефлексы могут быть значительной величины, но дифференцировки, как правило, бывают нарушены. Наблюдается хаотическая двигательная возбудимость, может наблюдаться усиленное слюноотделение.  
          ***Невроз в форме торможения*** проявляется в том, что вся условно-рефлекторная деятельность полностью или почти полностью отсутствует, животное становится вялым, заторможенным.  
          ***Невроз в форме фобии*** можно определить как навязчивые переживания страхов в определенной обстановке. Имеют специфические поведенческие проявления, цель которых - избегание предмета страха, в том числе и обстановки, связанной с ним, или уменьшение страха с помощью навязчивых действий.  
          **Причины возникновения неврозов.** Чаще всего неврозы развиваются вследствие *перенапряжения возбудительного процесса*, которое может возникнуть в результате действия сильных раздражителей на психику животного.  
          Перенапряжение данного процесса с последующим развития невроза в лаборатории И.П. Павлова наблюдалось в следующих случаях.  
          В эксперименте у собак вырабатывали положительный рефлекс на отрицательный условный раздражитель, т.е. пищевое подкрепление собака получала после нанесения раздражения электрическим током. Сначала ток был слабым, но его постепенно усиливали. Несмотря на большую силу тока, у собак происходило условное слюноотделение. Однако, когда электроды стали прикладывать к конечностям, близким к костям, у собак развился срыв нервной деятельности. Теперь даже самый слабый ток стал вызывать у них бурную оборонительную реакцию. Вся условно-рефлекторная деятельность собак оказалась нарушенной на длительное время. В этом случае слишком сильный условный раздражитель привел к развитию невроза.  
          Невроз может развиться под воздействием сильных раздражителей, вызывающих [безусловно-рефлекторную](javascript:void(0);) реакцию. Возникновение неврозов в определенной "травмирующей" обстановке характеризуется очень быстрым образованием "патологических" условных рефлексов, вероятно по типу доминанты, связывающих состояние организма с отдельными раздражителями окружающей среды или их совокупностью. Очень характерным примером этому служит невроз, явившийся следствием наводнения 1924 г. в Ленинграде, во время которого были затоплены помещения, в которых находились подопытные собаки И.П. Павлова и его сотрудников. Собак пришлось с большим трудом вытаскивать из залитых водой клеток, через затопленные дверцы, погружая их для этого в воду целиком. Конечно, это сверхсильное воздействие вызвало у собак значительное потрясение нервной системы, в результате чего у некоторых из них развился невроз, который отразился на условно-рефлекторной деятельности собак. Потребовались недели, чтобы условно-рефлекторная деятельность собак возвратилась к норме. Но и тогда, когда [условные рефлексы](javascript:void(0);) восстановились, стоило пустить струю воды под дверь камеры, в которой работали с собакой, как у нее вновь нарушалась условно-рефлекторная деятельность.  
          С точки зрения физиологии [высшей нервной деятельности](javascript:void(0);), чрезмерно сильные раздражители вызывает в нервных клетках возбудительный процесс чрезмерной интенсивности, что приводит к его перенапряжению.  
          Под понятием ***сверхсильный раздражитель*** подразумевают не какую-то определенную его физическую силу, а лишь то обстоятельство, что эта сила превышает возможности нервных клеток реагировать на нее соответствующим максимальным возбуждением. Если клетки ЦНС ослаблены (утомлением, болезнью или другими причинами), тогда даже обычный раздражитель умеренной силы может оказаться "сверхсильным". Поэтому систематическое переутомление, напряженная работа без отдыха в трудных условиях может вызвать так называемый ***невроз истощения***. При этом наблюдается периодичность в работоспособности ЦНС - условные рефлексы то появляются, то исчезают.  
          1. Причиной развития невроза также может служить и *перенапряжение тормозного процесса*.

* Перенапряжение тормозного процесса может происходить по следующим причинам:
  + при дифференцировке слишком близких (похожих) раздражителей;
  + при затягивании действия отрицательных раздражителей;
  + при длительной отсрочке подкрепления.

Весьма неблагоприятно действуют: отсрочка подкрепления на неопределенное время и ожидание отрицательного подкрепления. Для некоторых животных наибольшую трудность представляет выработка внутреннего торможения. К перенапряжению тормозного процесса и срывам высшей нервной деятельности у них могут приводить: удлинение времени действия тормозных раздражителей, выработка запаздывающего торможения в системе коротко отставленных рефлексов, суммация разных форм внутреннего торможения, образование тонких и сложных дифференцировок. Например, продление времени действия дифференцировочного раздражителя приводит к напряжению тормозного процесса, вызывая длительный его срыв, что проявляется в резком хаотическом возбуждении, в развитии различных отклонений в поведении животного, появлении каких-либо фобий (страхов).  
          Срыв торможения может быть получен у животного при предъявлении ему заданий, связанных с трудной и тонкой дифференцировкой.  
          Так, в опытах, проведенных в павловской лаборатории (1921), длительные нарушения высшей нервной деятельности были получены при установлении предела дифференцирования зрительных раздражителей. Вначале у собаки вырабатывалась грубая дифференцировка круга от эллипса с соотношением полуосей 2:1. Постепенно приближая форму эллипса к форме круга, удалось выработать дифференцировку круга от эллипса с соотношением полуосей 9:8. Однако попытка упрочить эту дифференцировку привела к нарушению различения круга и эллипса даже с соотношением полуосей 2:1. Изменилось и общее поведение собаки: она лаяла, визжала, срывала капсулу для регистрации слюны, грызла резиновые трубки и т.п.  
          [Неврозы](javascript:void(0);), возникшие вследствие тонкой дифференцировки, оказываются весьма упорными, так, в описанном выше эксперименте условнорефлекторная деятельность животного восстанавливалась только после двухмесячного перерыва в работе. Дифференцировку удалось выработать вновь лишь при постепенной тренировке процесса торможения путем применения более простых тормозных раздражителей.  
          2. *Перенапряжение подвижности нервных центров* происходит при быстрой смене тормозного раздражителя положительными, или наоборот. Такая ***сшибка*** процессов возбуждения и торможения также может привести к развитию невроза. Перенапряжение подвижности нервных процессов может произойти, когда клетки больших полушарий вынуждены слишком быстро переходить из возбужденного состояния в тормозное и наоборот. Перестройка функционального состояния нервных клеток требует определенного времени и тренированности. Попытки насильственного ускорения такой перестройки могут вести к серьезным нарушениям функции, что и проявляется в срыве подвижности.

* Такой срыв может произойти в следующим случаях:
  + при экстренной обратной переделке сигнального значения условных раздражителей;
  + при сшибке возбудительного и тормозного процессов путем вызова одного из них до того, как закончится другой (положительные и отрицательные условные раздражители подаются сразу один за другим без перерыва);
  + при ломке прочно выработанного стереотипа раздражителей.

В условиях ослабления клеток больших полушарий у подопытных собак оказалось возможным вызвать неврозы резким изменением привычного для них стереотипа раздражителей. Неспособные к столь быстрой перестройке своего функционального состояния клетки коры теряли нормальную подвижность, что вело к развитию невроза.  
          Невроз в результате "сшибки" был получен впервые на собаке, у которой тормозной раздражитель (12 прикосновений к коже на 30 секунд) непосредственно сменяли применением положительного раздражителя (24 прикосновения к коже на 30 секунд). Это привело к длительному отклонению поведения собаки от нормы с полным или почти полным отсутствием условных рефлексов (срыв в сторону торможения). Ненормальная условно-рефлекторная деятельность наблюдалась у нее в общей сложности в течение 5 недель.  
          Описаны неврозы, возникающие при *выработке условных рефлексов на чрезмерно сложные комплексные раздражители и дифференцировок к ним, на применение раздражителей с вероятностным подкреплением (например, подкрепление каждого третьего-четвертого применения раздражителей); при выработке рефлексов на цепи последовательных раздражителей или других сложных систем условных связей*. Описаны также *информационные неврозы* - их возникновение было наглядно показано при перегрузке оперативной памяти собак.  
          Возникновение неврозов в виде торможения или [фобий](javascript:void(0);) неоднократно отмечалось у животных разных видов при предъявлении им логических задач в процессе исследования элементарной рассудочной деятельности. Интересно отметить, что невротические состояния у животных обычно проявлялись на следующий день после успешных решений задач.  
          **Профилактика неврозов**. Изучение экспериментальных неврозов показало, что повторное воздействие чрезвычайных факторов или создание условий, вызывающих невроз, в одних случаях ведет к дальнейшему нарушению высшей нервной деятельности, в других - к ее улучшению, нормализации.  
          В случаях, когда невроз возникает вследствие перенапряжения нервных процессов, лечение, в первую очередь, должно включать предоставление отдыха нервной системе и исключение из опытов тех раздражителей, которые привели к срыву.  
          Для предотвращения неврозов и фобий прежде всего необходимо соблюдать постепенность тренировки нервных процессов: постепенное увеличение сложности навыков, силы раздражителей, длительности занятий и т.п.  
          С.Н. Выржиковским, Ф.П. Майоровым и [Л.В. Крушинским](http://www.ido.edu.ru/psychology/animal_psychology/biograf36.html) было показано, что отсутствие тренировки, особенно в раннем детском возрасте, которую нервная система ежедневно получает в разных жизненных ситуациях, лишает животное возможности приспособления не только к трудным нервным задачам, но и к относительно простым ситуациям (ранняя [сенсорная депривация](javascript:void(0);)).  
          Постепенность усложнения задач, предъявляемых нервной системе, чередование отдыха и тренировки нервных процессов - важнейшие принципы совершенствования работы мозга.

## 4.7. Представления о типах высшей нервной деятельности

С давних времен люди отмечали индивидуальные особенности в поведении друг друга и животных. Еще с древнегреческого периода сохранились известные и в наше время названия четырех [темпераментов](javascript:void(0);): холерический (от слова "холе"- желчь), сангвинический ("сангвис" - живая кровь), флегматический ("флегма" - слизь) и меланхолический ("меланхоле" - черная желчь).

* На основании изучения условно-рефлекторной деятельности собак И.П. Павлов создал свое учение о типах высшей нервной деятельности. В основу деления собак по типам ВНД была положена оценка:
  + силы основных нервных процессов возбуждения-торможения;
  + уравновешенности этих процессов;
  + подвижности этих процессов.

На основании представлений о силе нервных процессов было введено понятие сильного и слабого [типа нервной деятельности](javascript:void(0);).  
          К **слабому типу** относятся собаки, мало приспособленные к напряженной нервной деятельности. Вследствие слабости процессов возбуждения и торможения их нервная система имеет низкую работоспособность. Слишком сильные раздражители вызывают у них запредельное торможение. В обычной жизни это трусливые собаки, легко тормозимые всякими изменениями в окружающей среде. Из-за большой слабости торможения об уравновешенности и подвижности их нервных процессов говорить не приходится.  
          Собаки с **сильным типом** высшей нервной деятельности неодинаковы. У животных, обладающих очень сильным процессом возбуждения, положительные условные рефлексы вырабатываются быстро и прочно, в то время как тормозные вырабатываются медленно, а часто растормаживаются. У других собак и положительные, и тормозные условные рефлексы образуются одинаково быстро и оказываются весьма стойкими. При этом одни собаки оказываются более возбудимыми и подвижными, а другие - малореактивными и медлительными.

* Таким образом, И.П. Павловым было выделено четыре типа высшей нервной деятельности:
  1. слабый тип ***(меланхолики)***, имеющий низкий предел работоспособности нервных клеток;
  2. сильный уравновешенный подвижный ***(сангвиники)*** - собаки с сильными и хорошо уравновешенными процессами возбуждения и торможения и хорошей их подвижностью;
  3. сильный уравновешенный инертный ***(флегматики)*** - с сильными процессами возбуждения и торможения и плохой их подвижностью;
  4. сильный возбудимый, безудержный ***(холерики)*** - с сильным процессом возбуждения, но со слабым - торможения.

Эти четыре типа высшей нервной деятельности в крайнем выражении встречаются весьма редко. Кроме них, выделяют так называемые промежуточные типы. Так, например, когда собаку по характеристике одного свойства нервных процессов можно отнести к сильному типу, а по характеристике другого - к слабому, то говорят о слабой вариации сильного типа или о сильной вариации слабого типа. Теоретически, на основании комбинаций трех свойств возбуждения и торможения можно выделить 96 вариаций типов ВНД. Промежуточные типы относятся к этим возможным комбинациям ([Воронин, 1965](javascript:void(0);)).  
          Для определения этих качеств нервной системы в лаборатории [И.П. Павлова](http://www.ido.edu.ru/psychology/animal_psychology/biograf61.html) был разработан стандарт испытаний, требующий применения целого ряда методик и фармакологических препаратов. Определение типов ВНД при помощи этих тестов занимает период от 6 до 18 месяцев, в зависимости от того, какое количество тестов необходимо для определения каждого свойства нервных процессов. С практической целью, например в служебном собаководстве, такой способ определения типов ВНД из-за длительности неприемлем.  
          Таким образом, понятие "тип высшей нервной деятельности" оказывается весьма расплывчатым, и в настоящее время чаще говорят лишь о ***типологических особенностях*** животного.  
          Тем не менее, представление о типологических особенностях животных является очень важным при практической работе с ними. Животные с разными типологическими особенностями могут требовать совершенно разных подходов к дрессировке, обладать различной устойчивостью к стрессам, иметь разную агрессивность и так далеее. Очень большое значение может иметь и психологическая совместимость животных друг с другом, а также животного и человека, также в огромной степени зависящая от типологических особенностей отдельных представителей.

## 4.8. Нейрогуморальная регуляция поведения

**Регулирующая роль эндокринной и нервной систем в живом организме.** В процессе эволюции в наиболее выгодном положении оказывались существа, имевшие совершенную систему команд, управляющих организмом. Любые частично дополняющие друг друга системы давали их носителям преимущества в жестоких доисторических условиях. В настоящее время все высшие организмы имеют дополняющие друг друга системы регуляции функций. Примером могут служить эндокринная и нервная системы, осуществляющие регуляцию основных жизненно важных функций организма.  
          Принцип работы нервной системы основан на преобразовании внешних раздражений в электрохимические импульсы и, далее, в ответную реакцию организма. Деятельность всех желез внутренней секреции, с самого их возникновения, не была автономной, а регулировалась центральной нервной системой по нервным проводникам, продуктами [нейросекреции](javascript:void(0);) или посредством [гормонов](javascript:void(0);) других эндокринных желез, выведение которых в кровь происходило в результате нервных импульсов. Поэтому говорить о самостоятельной гормональной, независимой от нервной регуляции совершенно некорректно. У всех многоклеточных животных, начиная с низших червей, регуляцию и интеграцию всех функций организма осуществляет центральная нервная система. Нервная система обеспечивает ответные реакции целостного организма на все воздействия внешней или внутренней среды, вызывающие раздражения [рецепторов](javascript:void(0);). Однако воздействия центральной нервной системы на эффекторы могут осуществляться двумя путями: путем передачи импульсов возбуждения по эфферентным нервам ( нервно-проводниковый путь) и путем введения в кровь или лимфу гормонов и других физиологически активных веществ ( гуморальный путь).  
          В настоящее время, рассматривая особенности жизнедеятельности организма животного, в том числе нервной регуляции функций, мы видим, что некоторые части нервной системы - головного мозга, обладают дополнительными функциями, выделяя гормоны - вещества, обладающие физиологической активностью и регулирующие целый ряд функций организма, например деятельность щитовидной железы, половых желез и т.д. Это наиболее эволюционно древние участки мозга, к которым относятся [гипофиз](javascript:void(0);) и [гипоталамус](javascript:void(0);), одновременно входящие в состав [эндокринной](javascript:void(0);) системы. Нервные клетки, обладающие секреторной активностью, в настоящее время обнаруживаются у всех беспозвоночных и позвоночных животных. Некоторые продукты обмена веществ нервной клетки, так называемые нейросекреты, приобрели сигнальный характер и взяли на себя регуляторные функции. При этом отдельные группы нервных клеток специализировались на выработке медиаторов нервного возбуждения.  
          Взаимодействие с окружающей средой и обитающими в ней организмами часто осуществляется через систему гормональной регуляции. Так, например, особые вещества, называемые феромонами, интенсивно выделяемые самками в окружающую среду в период эструса, оказывают влияние на особей своего вида, привлекая самца к самке, готовой к размножению. Самцам некоторых видов, для того чтобы почувствовать запах самки, бывает достаточно нескольких молекул феромона на один кубический метр воздуха.  
          Железы внутренней секреции образованы скоплениями железистого эпителия, пронизанного большим количеством кровеносных и лимфатических сосудов, а также нервных окончаний. Выделяемые ими гормоны оказывают регулирующее влияние на определенные ткани или органы. Для осуществления действия гормона необходимо выполнение следующих условий: осуществление синтеза гормона, его активация (созревание), доставка к месту "работы" и наличие в органах или тканях, на которые оказывается влияние клеток-мишеней со специфическими рецепторами данного гормона.  
          Регуляторная деятельность желез внутренней секреции выражается в их взаимовлиянии, воздействии на органы-мишени, а также в антагонистическом действии некоторых гормонов на функции органов мишеней. В настоящий момент известно свыше пятидесяти подобных регуляторов, обеспечивающих нормальное функционирование организма.  
          Деятельность желез внутренней секреции подвержена ритмическим колебаниям, как суточным, так и сезонным, что отражает приспособленность к существованию данного вида в определенной экологической нише. Широко известны колебания активности половых желез в связи с циклами размножения или щитовидной железы в связи с адаптацией к зимним условиям. В эксперименте показано существование также ритмов связанных с фазами Луны. Цикличность биологических процессов обеспечивает максимальную эффективность работы организма и обеспечивается также циклическими изменениями деятельности эндокринной системы. Подобная периодичность в нарастании уровня тех или иных гормонов в крови способствует формированию в ЦНС очагов возбуждения - [*доминант*](javascript:void(0);), "запускающих" инстинктивное поведение.  
          Активность эндокринной системы меняется в течение жизни от этапа становления секреторной функции железы, который формируется в зависимости от железы, или в эмбриональный период (гипофиз), или позже (половые железы), через этап полноценного функционирования к постепенному угасанию.  
  
          **Влияние нервной системы на функционирование желез внутренней секреции**. Влияние нервной системы на функционирование желез внутренней секреции может осуществляться как опосредованно, через изменение концентрации определенных веществ, влияющих на эти железы, так и непосредственно, путем нервной регуляции. Некоторые гормоны секретируются в кровь только в результате возбуждения гормонообразующих клеток, наступающего рефлекторно в ответ на раздражение определенных рецепторов. Секреция других гормонов, напротив, систематически тормозится нервными импульсами и происходит только после прекращения их поступления из ЦНС, вызванного воздействием определенного комплекса факторов окружающей среды.  
          В качестве примера стимулирующего действия нервных импульсов можно привести тот факт, что механическое раздражение сосков сосущим детенышем рефлекторно вызывает поступление в кровь [гормона окситоцина](javascript:void(0);), выделяемого задней долей [гипофиза](javascript:void(0);). Окситоцин, в свою очередь, стимулирует сокращение миоэпителиальных клеток молочной железы и гладких мышечных клеток в стенках молочных протоков, что способствует молокоотдаче.  
          Тормозящее воздействие нервных импульсов на секрецию гормона хорошо иллюстрирует следующий пример. У самок тараканов особые эндокринные железы, так называемые прилежащие тела, вырабатывают [гонадотропный гормон](javascript:void(0);), стимулирующий рост [ооцитов](javascript:void(0);) в яичниках. Однако нервные импульсы, идущие из мозга, тормозят функцию прилежащих тел и секрецию этого гормона. Погружение сперматофора в совокупительную сумку самки во время спаривания рефлекторно прекращает тормозящее действие нервных импульсов на прилежащие тела, что ведет к выведению в [гемолимфу](javascript:void(0);) их гормона, вызывающего рост ооцитов и поступление в них желтка. Это способствует росту и развитию оплодотворенных яйцеклеток.  
  
          **Влияние гормонов на нервную систему**. Гормоны могут действовать на все отделы нервной системы от высших нервных центров до рецепторов и эфферентных нервных окончаний. Обычно их действие выражается в изменении возбудимости нервных образований. Некоторые безусловные рефлексы могут осуществляться только при достаточном содержании определенных гормонов в крови. Например, у взрослых самцов лягушки "обнимательный рефлекс", ярко выраженный в период спаривания, исчезает после [кастрации](javascript:void(0);) и восстанавливается после инъекции экстрактов семенников или препаратов мужского полового гормона. Чувствительность нервных клеток к гормонам неодинакова в различном возрасте и при разных функциональных состояниях организма и при разнообразных воздействиях факторов окружающей среды.  
          Влияние гормонов на высшую нервную деятельность собак изучалось сотрудниками школы [И.П. Павлова](http://www.ido.edu.ru/psychology/animal_psychology/biograf61.html).  
          Так, например, было установлено, что удаление [щитовидной железы](javascript:void(0);) у щенков вызывает общую задержку развития и роста. У них практически не выражен половой тип, половой инстинкт отсутствует. Выработка условных рефлексов у таких животных затруднена и требует многократных повторений для закрепления. Очень трудно бывает выработать и дифференцировочное торможение. Серьезные нарушения поведения после [тиреоидэктомии](javascript:void(0);) наступают и у взрослых собак. Введение гормона щитовидной железы, напротив, значительно повышает возбудимость нервных клеток коры больших полушарий.  
          Серьезные изменения в организме животных наступают после удаления половых желез. Как показали опыты И.П. Павлова, после кастрации самцов собак, у них наблюдается некоторое нарушение условнорефлекторной деятельности, причем особенно сильно нарушается процесс торможения. У собак сильных типов ВНД нормальная работы коры головного мозга спустя некоторое время восстанавливается. Введение мужского полового гормону повышало величину условных рефлексов как у кастрированных, так и у [интактных животных](javascript:void(0);).  
          Глобальные повреждения [высшей нервной деятельности](javascript:void(0);) с нарушением процессов возбуждения и торможения, а также со снижением устойчивости к сильным раздражителям вызывает у животных удаление надпочечников. Введение малых доз [кортизона](javascript:void(0);) или [дезоксикортикостерона](javascript:void(0);) ведет к усилению процессов возбуждения и внутреннего торможения в коре больших полушарий. Однако введение больших доз этих гормонов нарушает как положительные, так и отрицательные условные рефлексы, и развивается запредельное торможение.  
          [Адреналин](javascript:void(0);) сужает кровеносные сосуды кожи и внутренних органов, за исключением сосудов головного мозга и сердца, учащает сердечные сокращения. Адреналин действует возбуждающим образом на [симпатическую нервную систему](javascript:void(0);) и восходящую и нисходящую части ретикулярной формации. Это приводит к повышению возбудимости нервной системы; продуцируются специфические возбуждающие вещества - симпатины. Животное проявляет усиленную двигательную активность, увеличивается его агрессивность и т. д.  
          **Роль нейрогуморальной регуляции в процессе адаптации организма к условиям окружающей среды**. Параллельное развитие систем регуляции привело к образованию двух самостоятельных систем, дополняющих друг друга и способных как к экстренной, так и тонкой длительной регуляции. Обе эти системы - нервная и гуморальная, или, иначе, [эндокринная](javascript:void(0);), - осуществляя [нейрогуморальную регуляцию](javascript:void(0);), играют важную роль в процессах *адаптации организма к условиям окружающей среды*.  
          При воздействии различных экстремальных факторов, как физических (жара, холод, травма), так и психических (опасность, конфликт, радость), в организме возникает общая неспецифическая нейрогормональная реакция организма, т.е. так называемый ***стресс***.  
          Факторы, вызывающие состояние [стресса](javascript:void(0);), Г. Селье (1974) назвал ***стрессорами***, а совокупность изменений, происходящих в организме под воздействием стрессоров, - ***адаптационным синдромом***. Ученые выделяют свыше двадцати видов стресса, например: эмоциональный, социальный, гипокинетический, репродуктивный, вакцинальный, лекарственный, инфекционный, пищевой, транспортировочный, гипоксический, болевой, температурный, световой, шумовой и т.д.

* В развитии адаптационного синдрома выделяют четыре фазы:
  + тревоги (активации);
  + сопротивления (компенсация);
  + истощения (декомпенсации);
  + восстановления.

Выраженность адаптационного синдрома зависит от силы воздействующих факторов и от функционального состояния многих физиологических систем, а также от характера поведения животного. Так, например, стрессором для собаки может быть испуг, перенапряжение при дрессировке, смена хозяина, часто появление новой собаки или нового члена семьи, перемена места жительства и т.д. Причем один и тот же фактор для одного животного не играет никакой роли, а для другого может оказаться сильнейшим стрессором.  
          В качестве стрессоров могут выступать как отрицательные, так и положительные воздействия. Без некоторого уровня стресса невозможна никакая активная деятельность. Стресс может быть не только вреден, но и полезен для организма, он мобилизует его возможности, повышает устойчивость к отрицательным воздействиям (инфекциям, кровопотере и др.), может приводить к облегчению и даже полному исчезновению многих соматических заболеваний. Вредный стресс, возникающий вследствие чрезмерной интенсивности стрессорного фактора или вследствие неадекватной реакции гормональной системы при любом, в том числе слабом, воздействии факторов, снижает сопротивляемость организма, вызывая возникновение и ухудшение течения многих заболеваний.  
          Важное значение для характера последствий действия стресса имеют поведенческие реакции на стрессовую ситуацию. Активный поиск способов изменения стрессовой ситуации способствует устойчивости организма и не ведет к развитию заболеваний. Отказ от активного поиска приводит к развитию фазы истощения и, в тяжелых случаях, может привести организм к гибели. Индикатором этих типов поведения и важным механизмом их регуляции является уровень [катехоламинов](javascript:void(0);) в мозге. Таким образом, [нервно-гуморальная система](javascript:void(0);) определяет характер реагирования организма на стресс.  
          При повышении плотности популяции возрастает степень конкуренции между ее членами за территорию, пищу и т.д. Увеличивается число социальных контактов, в том числе отрицательных, между животными. В результате у них происходит нарастание признаков адаптационного синдрома, увеличивается уровень [кортикостероидов](javascript:void(0);) в крови, гипертрофируются надпочечники, разрушается иммунная система, что, в первую очередь, проявляется в процессах размножения. Увеличивается [эмбриональная смертность](javascript:void(0);), снижающая численность пометов, нарушается процесс [лактации](javascript:void(0);), что ведет к гибели подсосного молодняка. У наиболее предрасположенных к стрессу особей затормаживаются процессы [сперматогенеза](javascript:void(0);) и [онтогенеза](javascript:void(0);), и они выпадают из размножения. Кроме того, в популяции увеличивается число заболеваний, являющихся прямым следствием стресса, в том числе сердечно-сосудистой и пищеварительной систем. Снижение иммунного статуса делает животных менее защищенными от инфекционных заболеваний. Если в популяции не оказывается особей, способных противостоять стрессу, то она может полностью погибнуть. За счет отбора, способствующему выживанию особей, более устойчивых к его воздействию, [стресс](javascript:void(0);) может приводить к изменению генетической структуры популяции. Таким образом, стресс играет как отрицательную - деструктивную, так и положительную - конструктивную роль и его можно рассматривать как один из мощных механизмов естественного отбора.

## Словарь терминов

1. Безусловный рефлекс
2. Условный рефлекс
3. Безусловный раздражитель
4. Условный раздражитель
5. Условный сигнал
6. Условия образования условных рефлексов
7. Совпадающий условный рефлекс
8. Запаздывающий условный рефлекс
9. Условный рефлекс второго ( третьего, четвертого и т.д.) порядка
10. Возбуждение
11. Торможение
12. Безусловное торможение
13. Безусловное возбуждение
14. Условное возбуждение
15. Условное торможение
16. Внешнее торможение
17. Внутреннее торможение
18. Гаснущее торможение
19. Неугасающее торможение
20. Запредельное торможение
21. Охранительное торможение
22. Угасательное торможение
23. Дифференцировочное торможение
24. Запаздывательное торможение
25. Отсроченные реакции
26. Растормаживание
27. Иррадиация возбуждения
28. Иррадиация торможения
29. Концентрация возбуждения
30. Концентрация торможения
31. Отрицательная индукция
32. Функциональная система
33. Обратная афферентация
34. Принцип обратной связи
35. Пусковая афферентация
36. Акцептор действия
37. Акцептор результата действия
38. Обстановочная афферентация
39. Пусковой стимул
40. Срыв ВНД
41. Невроз
42. Фобия
43. Сверхсильный раздражитель
44. Типы ВНД
45. Нейрогуморальная регуляция