

## НЕКОТОРЫЕ АКТУАЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ ГЕНЕТИКИ ПОВЕДЕНИЯ И ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ\*

Исследования по генетике поведения начались почти с самого начала нынешнего столетия, когда законы Менделя стали достоянием широких кругов биологов.

При этом выяснилось, что признаки поведения и особенности высшей нервной деятельности как животных, так и человека наследуются по тем же **законам**, по которым наследуются морфологические, физиологические и биохимические особенности организма. Они наследуются по законам Менделя. Однако чрезвычайно большая зависимость формирования поведения от внешней среды и ряда модификаторов затрудняла обнаружение путем гибридологического анализа **монофакториального** характера наследования особенностей поведения животных.

Тем не менее при помощи этого классического метода генетики удалось установить, что наследование некоторых нормальных и патологических форм поведения осуществляется посредством одного или двух генов.

Примером монофакториального наследования патологической формы поведения может служить различная чувствительность мышей к действию звукового раздражителя в исследованиях Коллинса и Фуллера (Collins, Fuller, 1968).

Повышенная чувствительность к звуку соответствует модели монофакториального рецессивного наследования.

Дальнейший анализ показал, что локус, контролирующий этот признак, коррелирует с VIII группой сцепления, в которую входит несколько известных локусов (Collins, 1970). Приведенные примеры показывают, что даже у млекопитающих возможен подход к выяснению хромосомной локализации генов, контролирующих определенные формы поведения.

Имеются основания считать, что эффект положения генов или другие тонкие механизмы хромосомных перестроек могут влиять на особенности поведения.

Исследования, проводимые Отделом эмбриологии Института экспериментальной медицины АМН СССР совместно с Лабораторией физиологии и генетики поведения МГУ, выявляют у мышей с транслокацией  $T_1$  ИЭМ лучшую способность к решению элементарной логической задачи, построенной на необходимости экстраполирования, чем у мышей, у которых отсутствует эта транслокация (Крушинский и др., 1976). Если это подтвердится, то значение транслокаций для популяционной генетики и эволюции может быть рассмотрено с новых позиций.

Несмотря на то что при изучении генетики поведения в отдельных случаях удается установить относительно простую зависимость между генетическим аппаратом и особенностью поведения, тем не менее в

большинстве случаев фенотипическое выражение определенного акта поведения в чрезвычайно большой степени зависит от внешней среды и многообразия генетических влияний на исследуемый признак поведения (Fuller, Thompson, 1960; Крушинский, 1966; Broadhurst, Jinks, 1966; Hirsch, 1967; McClearn, DeFries, 1973).

Какова же основная причина, которая привела к тому, что большинство актов поведения находится под очень большим влиянием многообразных условий генотипических и **средовых** факторов? Если принять положение, что поведение является одним из тех признаков организма, посредством которых он приспосабливается к весьма широким вариациям в среде обитания, и что поведение играет большую роль в видообразовании, то можно принять и другое положение, выдвинутое выдающимся отечественным невропатологом и генетиком С.Н. Давиденковым (1947). Это положение сводится к **тому**, что те признаки организма, которые **принимают** не столь значительное участие в эволюции, как, например, группы крови человека или полосатость раковины у некоторых видов улиток, оказываются в меньшей степени подверженными многообразному влиянию генотипических факторов, чем те признаки, которые играют большую роль в видообразовании.

По поводу таких признаков С.Н. Давиденков писал следующее: "Если они подвергались творческой работе естественного отбора, они неизбежно должны были обрастать столь большим числом генов-модификаторов и столь глубоко и интимно увязываться со всем генотипом как с целым, что выявить их изолированный первоначальный эффект большей частью уже невозможно" (Давиденков, 1947. С. 81–82).

Это положение С.Н. Давиденкова, высказанное им более тридцати лет назад, вполне соответствует современным взглядам генетиков, которые считают, что поведенческие акты **контролируются** совокупностью ряда полигенных **коадаптированных** систем (Frank, 1974). Контролирование адаптивных признаков полигенными системами, несомненно, очень затрудняет применение к ним классических методов генетического анализа.

Даже больше того, при рассмотрении эволюции тех структур или функций организма, в основе формирования которых лежат полигенные системы, необходимо помнить, что их генотипическая архитектоника зависит в большей степени от генетической структуры популяции, чем от генетической природы самого признака. При генетическом анализе полигенных систем и выявлении эволюционной значимости отдельных генов встают большие трудности. Эволюционный принцип прост до тех пор, пока рассматривается пара аллелей, однако он делается чрезвычайно трудным, когда начинает учитываться генофонд в целом (Caspari, 1967).

Если встать на эту точку зрения, делается понятным, почему при изучении генетики поведения возникают большие трудности. Признаки поведения, как правило, имеют чрезвычайно широкую норму реакции, которая лежит в основе пластичности и высокой адаптивности организма (Lorenz, 1965; Caspari, 1967; Hirsch, 1967; Астауров, 1971; Беляев, 1972).

\*Физиологическая генетика и генетика поведения. Л.: Наука, 1981. С. 6–18.

Играя огромную роль в видообразовании, особенности поведения контролируются в большинстве случаев **коадаптированной** полигенной системой и в своем формировании находятся под очень большим влиянием внешних факторов (Крушинский, 1960; Digler, 1965; Lorenz, 1965). Несмотря на ряд трудностей, стоящих на пути изучения поведения, это направление биологии прогрессивно развивается. Даже более того, генетика поведения делается той наукой, в которой соприкасаются важнейшие проблемы ряда других фундаментальных биологических наук: генетики, физиологии, этологии, биологии развития, молекулярной биологии и эволюционного учения. Трудно сомневаться в том, что это соприкосновение превратится в глубокий синтез **указанных**, а возможно, и ряда других научных дисциплин.

Один из наиболее трудных вопросов, которые вынуждены решать те, кто занимается генетикой поведения, - это выбор объекта исследования.

Классический объект физиологических исследований - собака, поведение и высшая нервная деятельность которой изучены наиболее полно, оказалась трудным объектом для генетических исследований. Исследования, начатые в лаборатории генетики высшей нервной деятельности в Колтушах (**Павлово**) по инициативе И.П. Павлова, прекратились в начале 60-х годов. Точно так же генетические исследования особенностей поведения собак, проводившиеся в лаборатории Джексона в США Скоттом и Фуллером, после получения **2-3** поколений собак были прекращены.

Тем не менее исследования, проводившиеся на собаках, показали ряд закономерностей в наследовании и формировании сложных актов поведения у этих животных. В опытах на собаках выявились ценность фенотипического анализа при изучении формирования особенностей поведения (Крушинский, 1938).

В исследованиях выявился эффект селекции, ведущейся в направлении различных типологических особенностей у этих животных (Зевальд и др., 1947; Крушинский, 1947).

Селекция оказалась эффективной при отборе собак по силе и слабости их нервной деятельности. Параметр силы нервной системы отражает уровень работоспособности нервных клеток (по терминологии И.П. Павлова).

Несомненно, генетически детерминирован и другой параметр высшей нервной деятельности, определенной И.П. Павловым как подвижность нервных процессов. Основной индикатор при оценке подвижности нервной системы - быстрота смены возбуждения и торможения. Исследование показало, что из всех исследованных в Институте физиологии имени И.П. Павлова собак наиболее плохой подвижностью нервной системы обладают среднеазиатские (**туркменские**) овчарки (**Бурдина**, Мелихова, 1962).

Исследования по фенотипике поведения показали, что проявление и выражение активно- и пассивно-оборонительных реакций у собак находится в ясной зависимости от уровня возбудимости животного, оцениваемой по двигательной активности собаки: чем выше уровень возбудимости животного, тем интенсивнее выражение агрессии и пугливости. При наличии генотипически обусловленной трусости и агрессии, но малой

возбудимости эти акты поведения могут не проявляться. Однако при повышении возбудимости (введением фармакологических или гормональных препаратов) оборонительная реакция проявляется (Крушинский, 1960).

Значение уровня возбудимости в проявлении и выражении как нормальных, так и патологических особенностей поведения универсально. Многолетние исследования, проводимые Л.В. Крушинским и его сотрудниками, показали огромную роль уровня возбудимости в проявлении различных актов поведения у животных и, видимо, у человека (Крушинский, 1977). Они могут объяснить причину корреляции между талантливостью и **нервно-психическими** заболеваниями у человека.

Исследования, проводившиеся на собаках Скоттом и Фуллером (Scott, Fuller, 1965), выявили четкие **генотипические** различия в уровне межвидовых агрессивных отношений у собак разных пород. Эти исследования представляют значительный интерес для понимания роли поведения в механизме дифференциации популяции на отдельные родственно-кастовые группы. Возможность смешивания отдельных родственных групп лимитируется уровнем агрессии, которая контролируется генотипом.

Опыты по изучению роли генотипических факторов в решении предъявляемых собакам задач ("problem solving") были проведены на пяти породах собак: шотландских овчарках, жесткошерстных фокстерьерах, коккер-спаниелях и африканских охотничьих собаках (бассенджи). Исследование показало, что все четыре породы охотничьих собак имеют несколько более высокие показатели в решении предъявляемых задач, чем шотландские овчарки. Скотт и Фуллер (Scott, Fuller, 1965) считают, что это различие в поведении обуславливается тем, что шотландских овчарок в течение длительного времени селекционировали на выполнение тех команд, которые им подавал хозяин. Собаки этой породы как бы ждут от экспериментатора помощи в выборе тактики своего поведения. Несмотря на небольшие различия в поведении собак разных пород, исследователи пришли к выводу, что собаки всех изученных ими пород имеют одинаковый уровень развития интеллекта.

Исследования, проводившиеся на собаках, выявили исключительно большую роль условий воспитания на проявление пассивно-оборонительного (трусливого) поведения. Собаки, воспитанные в изоляции, как это было впервые показано в лаборатории И.П. Павлова, сохраняют "естественный рефлекс осторожности" по отношению ко всяким объектам (**Выржиковский**, Майоров, 1933). Это боязливое отношение к незнакомым условиям изживается с очень большим трудом и сохраняется почти на всю жизнь (Зевальд, 1938).

Последующие исследования, проведенные на собаках разных пород, показали, что предрасположенность к сохранению боязливого отношения к незнакомым объектам (и в том числе к человеку) контролируется генотипическими факторами. Частота проявления и степень выраженности трусости у немецких овчарок значительно выше, чем у эрдельтерьеров, несмотря на воспитание собак обеих пород в условиях, ограничиваю-

**щих** возможность восприятия всего многообразия внешней среды (Крушинский, 1960).

Сходные результаты были получены также Скоттом и Фуллером в их исследованиях на собаках в лаборатории Джексона. Таким образом, генетические исследования, проводившиеся на собаках, несомненно, самом удобном объекте для исследования высшей нервной деятельности и сложных форм поведения, позволили установить ряд важнейших закономерностей роли генотипических факторов в поведении и высшей нервной деятельности. Они представляют особенно большой интерес для фенотипического направления изучения поведения.

Широкие физиолого-генетические исследования проводятся под руководством Д.К. Беляева на серебристо-черных лисицах. Показано, что оборонительные реакции этих животных контролируются генотипом. Д.К. Беляевым и Л.Н. Трут (1964) показано **плейотропное** действие генов окраски шерсти на оборонительное поведение и размножаемость этих животных. **Селекция** на хорошую приручаемость лисиц к человеку привела к большому полиморфизму селекционированной группы лисиц. Этот факт подтверждает гипотезу Д.К. Беляева, что отбор по признакам поведения может привести к дезинтеграции сбалансированных полигенных систем, лежащих в основе **морфофизиологических** признаков (Беляев, 1972). Отбор, действующий в обратном направлении **стабилизирующему** отбору (**Шмальгаузен**, 1946), согласно гипотезе Д.К. Беляева, должен увеличивать фенотипическое разнообразие, приводя к увеличению крайних вариантных форм в популяции.

Указанные исследования представляют значительный интерес для понимания закономерностей одомашнивания диких видов животных.

Лабораторным объектом, широко использованным для изучения генетики поведения, являются крысы. Относительная **быстрота** размножения и простота содержания делают крыс, несомненно, более удобным объектом для генетических исследований поведения млекопитающих, чем собаки. Однако по многообразию и пластичности поведения крысы значительно уступают собакам.

Одним из первых исследований по генетике поведения была работа М.П. Садовниковой-Кольцовой (1931), выполненная на крысах. Это исследование было начато с целью выяснения роли генотипических факторов в способности к обучению. При изучении способности к обучению в лабиринте "**Хемптон-Курт**" из 840 крыс путем селекции удалось вывести две линии: быстро и медленно обучающуюся. Индекс (логарифм времени, затраченного на 10 счетных опытов) в группе крыс быстро обучающейся линии оказался выше, чем индекс в группе крыс медленно обучающейся линии (разница индексов обеих групп в 20 раз превышала вероятную ошибку). Дальнейший тщательный анализ показал, что найденные различия между обеими линиями крыс определяются не различием в их способности к обучению, а большой пугливостью одной из линий крыс, происходящей в значительной степени от диких норвежских (*Rattus norvegicus*). При обучении в аппарате Стона, в котором крыса подгонялась

захлопывающимися дверцами и потому не имела возможности забиваться от испуга в угол лабиринта, обучение обеих линий шло с одинаковой скоростью.

Проведенное исследование показало, что обнаруженные различия в скорости обучения обеих линий крыс обуславливаются не различиями в их способности к выработке условных рефлексов, а различной пугливостью; селекция хотя и велась на скорость обучения, однако фактически отбор шел на разную степень пугливости крыс в лабиринте.

Этот пример чрезвычайно поучителен. Проводя изучение генетики поведения, экспериментатор должен четко знать, с какой формой поведения он имеет дело. Для проведения исследования необходимо выделить наиболее элементарные акты поведения, которые проявляются в ответ на действие строго специфических раздражителей. В отличие от любых других исследований при изучении генетики поведения экспериментатор должен ясно отдавать себе отчет, что изучаемый им признак - одно из проявлений интегративной деятельности мозга, находящейся в зависимости от ряда параметров функциональной активности и зависящей в чрезвычайно большой степени от воспитания и ряда непредвиденных условий, в которые помещается животное при оценке особенностей его поведения.

Крысы оказались весьма удобным объектом для проведения физиолого-генетических исследований тех патологических нарушений, которые возникают у них при действии звукового раздражителя.

В 1924 г. Дональдсон (Donaldson, 1924) впервые описал развитие у крыс судорожных припадков при бряцании ключей. Одновременно с ним Е.Н. Ганике в лаборатории И.П. Павлова отмечал такую же патологическую реакцию у мышей.

Наиболее всестороннее физиолого-генетическое изучение этого феномена у крыс было проведено в Лаборатории физиологии и генетики Московского государственного университета. В популяции лабораторных крыс линии Wistar около **10–15%** особей дают судорожные припадки в ответ на действие звукового раздражителя (звонок **100–120 дБ**). Л.В. Крушинскому и Л.Н. Молодкиной (Крушинский, 1959) удалось вывести линию (отбор по чувствительности к действию звукового раздражителя без строгого инбридинга), в которой при звуковой экспозиции **98–99%** особей давали судорожные припадки.

Исследование Л.Г. Романовой (1975), проведенное методом диаллельного скрещивания, показало, что чувствительность к звуковому раздражителю обуславливается рецессивными факторами.

В сложном комплексе реагирования крыс на действие звукового **раздражителя** ясно выделилась одна особенность, имеющая довольно простую картину наследования. Этим свойством оказалось затяжное возбуждение животного после прекращения звукового воздействия. Оно выражается в том, что после нескольких минут звуковой экспозиции (стандарт - 8 мин), несмотря на прекращение действия раздражителя, крысы продолжают находиться в состоянии сильного двигательного возбуждения, которое

иногда длится в течение нескольких десятков минут. На фоне затяжного возбуждения у животных развивается целый ряд тяжелых патологических состояний. Наиболее ярко выступают сердечно-сосудистые нарушения, которые в ряде случаев имеют летальный исход (Крушинский, 1960).

Проведенный Л.В. Крушинским и Л.Н. Молодкиной (Крушинский, 1959) гибридологический анализ дает основание к допущению, что **затяжное** возбуждение контролируется двумя рецессивными генами, не имеющими **100%** пенетрантности (Крушинский, 1966). **Физиолого-генетическое** изучение генезиса патологических нарушений, возникающих при звуковой экспозиции крыс, выявило ту же закономерность, которая была обнаружена при изучении формирования **нормальных** реакций поведения у собак: степень развития патологической реакции является функцией уровня возбудимости; чем выше уровень возбудимости и чем сильнее возбуждение, тем ярче проявляются различные патологические состояния организма. Из ряда изученных в нашей лаборатории патологических реакций организма только канцерогенез (индуцированные опухоли путем инъекции под **кожу 9,10-диметил-1,2-бензатроцена**) не оказался связанным с состоянием возбуждения (Крушинский и др., 1954).

Однако, несмотря на несомненную ценность крыс как объекта экспериментального изучения генетики поведения, более удобным объектом являются мыши.

К настоящему времени известно свыше 100 линий мышей с мутациями, контролирующими развитие и функцию периферической и центральной нервной системы. Ряд мутаций приводит к нарушениям нервной деятельности, которые напоминают наследственные болезни человека (Sidman et al., 1965; Конюхов, 1969; Дыбан, 1974).

**Гистолого-физиологические** исследования показывают, что отдельные мутации поражают специфические отделы нервной системы (например, клетки Пуркинье мозжечка).

Эти факты, как справедливо указывает А.П. Дыбан (1974), говорят о том, что, несмотря на большую сложность самого процесса развития нервной системы, осуществляющегося при взаимодействии и под контролем многих генов, есть основание надеяться, что будут найдены **те локусы**, которые оказывают ведущее влияние на дифференциацию определенных популяций нервных клеток, детерминирующих их функциональные свойства.

И все же, несмотря на то что среди позвоночных животных генетика мышей изучена лучше всего, тем не менее исследование элементарных процессов, лежащих в основе простых поведенческих актов, гораздо удобнее проводить на еще более просто организованных животных.

Уже несколько десятков лет назад муха дрозофила привлекла внимание генетиков как возможный объект для изучения генетики поведения.

Одно из первых генетических исследований, проведенных на *Drosophila melanogaster*, принадлежит Р.А. Мазинг (1945). Работа, начатая перед самой войной в **Колтушах**, не прекращалась и в период блокады Ленинграда. Р.А. Мазинг изучала влияние генотипических факторов на фотореакцию и избирательную способность самок дрозофил к яйцекладке в различные

среды. Исследования показали, что путем селекции можно вывести линии мух, выбирающих разную среду для яйцекладки. Эти различия обуславливаются аддитивными наследственными факторами (Мазинг, 1945). Изучение фотореакции показало, что особенности поведения мух нормальной линии доминирует над особенностями фотореакции линий **white** и **vestigial**. Путем селекции было доказано, что слабая фотореакция мух этих мутантных линий не является результатом плейотропного действия данных генов. При замене генотипической среды мух **vg** и **w** генотипической средой дикой линии их фотореакция оказывалась идентичной той, которая характерна для мух дикого типа. Эти исследования указывают на то, что тип поведения, характерный для линии мух, может быть отдифференцирован от морфологических особенностей той линии, в которой он наблюдается.

За последние годы изучения генетики поведения на дрозофилах, а также медоносных пчелах ведется рядом исследователей. В Советском Союзе весьма плодотворные исследования проводятся в Институте физиологии имени И.П. Павлова и в Ленинградском государственном университете. За рубежом, особенно в США, рядом генетиков проводятся интенсивные исследования поведения. Инициатива изучения генетики поведения принадлежит Бензеру.

Уникальность изучения генетики поведения на насекомых заключается в том, что у них в отличие от позвоночных животных мозаичный, а не **регуляторный** тип развития. Среди насекомых встречаются мозаичные (или **гинандроморфные**) особи, у которых участки тела имеют **XX** (самковую) и **ХО** (самцовую) ткань. Такие особи появляются иногда случайно в популяции насекомых. Уайтинг (Whiting, 1932) описал аномалии в поведении мозаичных особей у *os* (*Habrobracon juglandis*).

У дрозофил гинандроморфные особи могут быть получены по желанию экспериментатора. Это достигается при использовании линии мух, имеющей кольцевую **X-хромосому**, которая очень часто теряется в процессе онтогенетического развития, особенно на ранних его этапах.

Исследования **Конопки** и **Бензера** (Конопка, Benzer, 1971) показали, что на **гинандроморфных** особях можно анализировать даже относительно сложные формы поведения у дрозофил. Исследовался **циркадный** ритм. Первый этап работы показал, что ткань головы ответственна за осуществление суточного ритма. Биологические часы каждой линии мух определяются генетической особенностью ткани головы. Муха, имеющая мутантную голову, подчиняется суточному ритму, характерному для данной мутации, если даже ее тело имеет гены нормальной (дикой) мухи. В том случае, если голова мухи наполовину мутантная, а наполовину нормальная, муха может не подчиняться ни тому, ни другому ритму, а подчиняется некоему более сложному новому ритму. Такая модель, как указывает Бензер, может способствовать пониманию того, как взаимодействуют оба "полушария" мозга мухи при формировании нормального поведения.

Чрезвычайно важны данные, полученные при изучении генетики поведения у дрозофил Икедой и Капланом (**Ikeda, Kaplan, 1970a,b**). Эти исследова-

ния имеют самое непосредственное отношение к пониманию природы функциональной активности мозга. Они дали прямое доказательство зависимости функциональной активности нейрона от одного гена. Авторами была выведена линия мух *D. melanogaster*, у которых при выходе из эфирного наркоза наблюдалось подергивание лапок. Ген, обуславливающий эту особенность, оказался локализованным в **X-хромосоме**. В ту же хромосому были введены маркеры, изменяющие окраску тела мухи. Изучение мозаичных мух этой линии показало, что гиперкинез, вызываемый данным геном, связан только с грудным ганглием мухи. Мотонейроны каждой стороны тела функционируют независимо друг от друга.

При записи биопотенциалов единичных мотонейронов было обнаружено, что аномальная двигательная активность лапки, определяемая действием гена **Hk<sup>1p</sup>**, полностью соответствует появлению характерной биоэлектрической активности в нейроне.

Перерезка периферических нервов (нервных отростков) не отразилась на характере импульсной активности. Эти данные указывают на **то**, что биоэлектрическая активность, регистрируемая в момент гиперкинеза, имеет афферентную природу и связана с наличием в нейроне гена **Hk<sup>1p</sup>**.

Трудно переоценить значение этой работы. В ней дается прямое доказательство **того**, что биоэлектрическая активность нейрона зависит от его, генетического **аппарата**.

Этот факт дает основание для совершенно нового подхода к рассмотрению роли нейронов в осуществлении поведенческого акта.

В настоящее время имеются все основания для рассмотрения нейрона как единицы, функциональная активность которой интимно связана с ее генетическим аппаратом. Принятие этого положения объясняет одну из сторон хорошо известного всем физиологам факта: наличие в различных отделах мозга нейронов, специфически отвечающих изменением своей электрической активности на действие раздражителей разной модальности.

В самых различных отделах мозга существуют специфические нейроны, изменяющие биоэлектрическую активность в ответ на любые раздражители, связанные с основными параметрами окружающего мира: пространством, временем и движением.

Генетические исследования дают основания для пересмотра распространенного среди физиологов мнения о том, что активность нейронов определяется их местоположением в нервной сети. Приведенные данные дают все основания для изучения электрической активности отдельных нейронов в зависимости от их генетической детерминированности, которая сформировалась в процессе индивидуального развития нервной системы.

За последние годы выяснилось, что удобными объектами для изучения генетики поведения могут служить *Escherichia coli*, коловратки, нематоды, парамеции и другие относительно просто организованные организмы.

Весьма интересные исследования по генетике поведения были проведены на парамеции (***P. aurelia***).

Преимущество парамеций для физиолого-генетических исследований заключается в том, что в результате аутогамии гарантируется проявление рецессивных мутаций во всех хромосомных локусах.

При аутогамии процессы, осуществляющиеся в хромосомном аппарате клеток, приводят к объединению гаплоидных наборов хромосом. В результате такого самооплодотворения в культуре без длительного инбридинга поддерживаются гомозиготная линия. Использование мутагена индуцирует в колонии аутогамию и тем самым позволяет сохранять в гомозиготном состоянии появляющиеся **мутантные** особи, прежде чем они оказываются отсортированными экспериментаторами.

Весьма плодотворные исследования проводятся в настоящее время Кунгом (**Kung**, 1975) и сотрудниками Лаборатории молекулярной биологии **Висконсинского** университета. Они подошли к реальному расчленению генетическим методом вызванного мембранного потенциала у ***P. durelia***.

Наличие чистых линий, поддерживаемых благодаря аутогамии, дает возможность проведения гибридологического анализа. Поскольку у парамеций, помимо аутогамии, происходит и конъюгация, между отдельными **мутантными** формами может быть получено поколение **F<sub>1</sub>**, а в результате последующей аутогамии - **F<sub>2</sub>**. С помощью такого своеобразного гибридологического анализа получена информация о комплементарности, аллельности, сцеплении, доминантности, а также эпистазе тех генов, которые контролируют поведение парамеции. Двигательная активность парамеций, как это установлено, управляется их мембранным потенциалом.

Проводимые исследования показывают, что электрические явления, сопровождающие процесс возбуждения у парамеций, могут быть изменены рядом мутаций, которые оказывают влияние на их поведение.

У парамеций дикого типа происходит спонтанная разрядка мембранного потенциала при помещении их в среду, богатую ионами **Na<sup>+</sup>**. Этот **Na-триггерный** процесс состоит из серии эпизодов, характерных для потенциала действия дикого типа парамеций. После быстрой деполяризации (начинающейся с потенциала покоя - 20 мВ) наблюдается серия **спайковых** колебаний, длящихся в течение нескольких сотен миллисекунд. После этого периода спайковой активности мембрана реполяризуется. Оказывается, поведение (реакция избегания) соответствует отдельным эпизодам потенциала действия. Такой вывод можно сделать на основании сравнения характера потенциалов действия на один и тот же раздражитель у различных **мутантных** линий парамеций.

Так, **например**, у мутации Fast-2, которая является нечувствительной к ионам **Na<sup>+</sup>**, вообще не наблюдается Na-триггерной деполяризации при помещении их в раствор с повышенным содержанием натрия. У особей этой линии специфически нарушена реакция на проницаемость через мембрану ионов **Na<sup>+</sup>**. В результате происходит блокирование деполяризации на самых первых этапах развития этого процесса.

У мутации Pawn характеризующая ее кривая деполяризации по времени соответствует таковой у особей нормального типа. Однако у мутантных парамеций отсутствует спайковая активность. Эта мутация связана

с дефектом активации ионами  $\text{Ca}^{2+}$ , что проявляется около вершины негативной волны, в том ее участке, где начинается спайковая активность у особей дикого типа. Нарушение поведения особей этой линии характеризуется тем, что у них не происходит обратного биения ресничек, вследствие чего они не обходят препятствия, а двигаются только вперед. Мутация "параноик" обуславливает затяжной характер процесса реполяризации, который может длиться в течение более одной минуты вместо нескольких сот миллисекунд. Имеются основания считать, что эта мутация блокирует механизм реполяризации.

В настоящее время описаны десятки мутаций, нарушающих поведение и процесс деполяризации мембраны у *P.aurelia*.

Трудно переоценить значение этих работ для синтеза физиологических основ поведения клеток с данными молекулярной биологии и генетики. Значение генетического метода, позволяющего расчленить сложный биологический процесс на отдельные компоненты, особенно ясно выступает в названных выше работах.

Несмотря на то что эти исследования проведены на **животных**, не имеющих нервной системы, тем не менее на них удастся выявить и начать изучение роли генетического аппарата в контроле важнейшего биологического процесса - деполяризации мембраны и появления потенциала действия.

Названные работы интересны также в эволюционном аспекте. Они указывают на то, что механизм потенциала действия сформировался в процессе исторического развития еще у одноклеточных животных и лежал в основе их поведения.

Электрохимические процессы на мембране **одноклеточных** являются, видимо, той молекулярной основой, на которой в процессе эволюции, идущей в течение многих миллионов лет, развились поразительно адаптивные формы поведения многоклеточных животных. Поэтому для понимания молекулярных основ физиолого-генетических процессов, протекающих в мозге, неопределимую роль играют исследования на беспозвоночных и даже одноклеточных организмах.

В настоящее время физиологические проблемы высшей нервной деятельности должны разрешаться не только физиологическими, но и **генетико-молекулярными** методами. Синтез физиологии с генетикой и молекулярной биологией - это уже задача не будущего, а настоящего. Физиологи должны ясно понять эту ситуацию, сложившуюся на стыке фундаментальных биологических дисциплин: как бы ни были велики достижения физиологии в частных вопросах, физиология высшей нервной деятельности не сможет развиваться без синтеза с генетикой. Однако и для генетиков синтез с физиологией и наукой о поведении является реальностью. В настоящее время генетико-популяционное направление едва ли может успешно развиваться без учета этого физиологического закономерностей.

Как ни интересны и важны все направления генетики поведения, изучаемые на различных животных, надо помнить, что основная задача генетики поведения - познание роли генетического аппарата в поведе-

нии человека. Мы еще слишком мало знаем об истинном удельном весе генотипа в формировании личности человека. Точное знание тех физиолого-генетических механизмов, которые лежат в основе поведения человека, несомненно, окажет огромное влияние на усовершенствование системы воспитания и обучения детей. Исключительно большое значение физиолого-генетических механизмов поведения должно иметь для исследования механизмов врожденных патологических нарушений поведения.

Трудно представить себе, что без синтеза данных физиологии, генетики, и молекулярной биологии могут быть достигнуты крупные успехи в этой столь важной для всего человечества области.

## ЭВОЛЮЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА\*

Известно, что одним из открытий И.П. Павлова явилось обнаружение патологии поведения животных (а также человека) при чрезмерном напряжении высшей нервной деятельности. Большой вклад в исследование патологии высшей нервной деятельности был сделан также С.Н. Давиденковым, который вместе с И.П. Павловым, а затем Л.А. Орбели изучал патологические формы поведения и сделал оригинальные обобщения по ряду фундаментальных проблем высшей нервной деятельности в эволюционно-генетическом аспекте (Давиденков, 1947). Ряд широких обобщений, сделанных С.Н. Давиденковым, ставит его имя рядом с именами таких крупных теоретиков-биологов, как А.Н. Северцев, И.И. Шмальгаузен и др.

Из трех параметров, лежащих в основе всего многообразия типологических особенностей человека и животных, выделенных И.П. Павловым, С.Н. Давиденков наибольшую роль отводил подвижности нервных процессов как фактору эволюции. Эти представления лежат в основе его интерпретации явлений навязчивости и различных ритуальных действий.

Вполне понимая всю логическую бессмысленность последних, С.Н. Давиденков считает, что они оказывают в ряде случаев благотворное влияние (в результате отрицательной индукции) на патологические очаги застойного возбуждения, которые сформировались в результате тревожных мыслей и прямой опасности, угрожающей человеку. Конечно, человек прибегает к магии или ритуалам в основном в том случае, если не может дать причинного объяснения окружающим его явлениям природы. Появление ритуалов у некоторых народностей и ритуальных действий у больных людей вполне понятно, и оно прекрасно объяснено С.Н. Давиденковым на основе учения И.П. Павлова. Однако ритуальные действия, имеющие совершенно неуместный характер, широко распространены не только у людей, но и у животных. Например, при испуге или агрессии у мно-

\*Журн. невропатологии и психиатрии. 1982. Т. 82, вып. 3. С. 18-22.

гих видов животных внезапно появляется половая или пищевая реакция, вернее, ее имитация. Так, **например**, дерущиеся петухи в промежутках между агрессивными действиями обычно клюют траву или подбирают несъедобные предметы (которые тут же выкидывают из клюва). Этологами описаны самые разнообразные ритуальные действия животных, многие из которых приобрели биологическое значение.

Широко распространены у животных ритуальные движения. Они лежат в основе образования **семейно-кастовых** сообществ, а последние, в свою очередь, - в основе группового отбора.

Весьма вероятна гипотеза, что ритуальные движения у животных в значительной степени формируются на основе образования вторичных очагов возбуждения. Они весьма напоминают замещающие движения. Электрофизическое исследование показало, что во время действия **сильного** раздражителя возникает очаг повышенной возбудимости, обладающий свойствами доминанты. Из этого очага возбуждение распространяется в разные отделы мозга, в которых могут образоваться вторичные очаги возбуждения. Неуместные движения и являются внешним (поведенческим) выражением возбуждения тех центров мозга, которые в данный момент обладают низким порогом (Крушинский, Семиохина, 1973).

Ритуальные движения у многих животных приобрели весьма сложный и многообразный характер. Иногда они проявляются в сложной конструктивной деятельности. Так, беседковые птицы Австралии и Новой Гвинеи в период токования строят беседки, которые украшают цветками, камешками и раковинами улиток. Самцы некоторых видов даже разрывают стены шалашей "кисточками", которые они делают из листьев. В качестве краски используются сок из давленных ягод и собственная слюна, окрашенная древесным углем. Можно с большой вероятностью допустить, что принципиальное различие между ритуальными движениями животных и человека заключается в **том**, что у первых они возникают произвольно в результате иррадиации возбуждения из основного очага, возникшего в результате биосоциальных взаимоотношений, а затем отрабатываются естественным отбором.

У человека ритуальные движения появляются, видимо, по другому механизму. Вторичный очаг возбуждения возникает произвольно. Сам факт его формирования имеет чисто физиологическое значение, **оказывая** тормозящее влияние на первичный очаг возбуждения, который связан в основном с психофизиологическим состоянием страха. Нам кажется, что у истоков физиологического объяснения механизмов ритуальных движений как человека, так и животных должно быть поставлено имя С.Н. Давиденкова.

Уже при физиологическом анализе ритуальных движений, сделанном С.Н. Давиденковым, видна та огромная роль, которую он придавал степени и подвижности основных нервных процессов. Он считал, что если в объяснении механизма экспериментальных неврозов животных ведущую роль надо отдать слабости нервных процессов, то в отношении человека преимущественную роль играет их инертность.

Несмотря на то что функциональная пластичность мозга явилась

огромным приобретением человека, она в то же время представляет собой источник того явления, которое было названо С.Н. Давиденковым парадоксом нервно-психической эволюции. Суть этого явления сводится к следующему. Все более совершенствуясь под действием естественного отбора, пластичность мозга достигла у современного человека высочайшей степени совершенства, что легло в основу поведения *Homo sapiens*. И тем не менее какие-то элементы инертности продолжают сохраняться в поведении людей. Этот феномен отмечался и рядом других исследователей. Так, Я.Я. Рогинский указывает, что кора больших полушарий головного мозга отличается, с его точки зрения, от подкорковых структур значительно большей ранимостью, неустойчивостью, **истощаемостью** и предрасположенностью к самым различным формам неврозов (Рогинский, 1938). С.Н. Давиденков, не во всем соглашаясь с тем, как трактует механизм нарушений нормальных функций мозга человека Я.Я. Рогинский, выдвинул свое объяснение тому явлению, которое он и назвал парадоксом нервно-психической эволюции. Одна из первых причин его, по мнению С.Н. Давиденкова, наиболее позднее развитие некоторых функциональных особенностей нервной системы.

Второе условие, способствовавшее появлению нервно-психического парадокса, - это уменьшение роли естественного отбора и увеличение значения различных форм преемственности в поведении, что способствовало накоплению мутаций. Высказав свою гипотезу, С.Н. Давиденков привлекает обширный материал основ эволюционного учения для подтверждения правильности этой гипотезы. Ссылаясь на Ч. Дарвина, А.Н. Северцова и И.И. Шмальгаузена, он приводит ряд положений и примеров из работ классиков эволюционного учения, подтверждающих правоту выдвинутой им гипотезы. В качестве одного из примеров ученый приводит корову Стеллера (*Rhytina borealis* Steller) - крупное животное, обитавшее в районе островов Медного и Беринга и обнаруженное в XVIII в. русскими моряками. Коровы Стеллера были полностью истреблены за 2,5 десятилетия, так как они совершенно не боялись человека, охотившегося за ними. Совершенно иначе вели себя морские бобры (каланы), жившие в том же районе. Уже на следующий год после того, как за ними начали охотиться, эти животные стали пугливыми и не подпускали к себе людей на сотни метров. С.Н. Давиденков высказывает предположение, что основной причиной, погубившей корову Стеллера, явилась малопластичная, инертная высшая нервная деятельность этих животных.

В какой степени современные данные согласуются с гипотезой С.Н. Давиденкова о том, что основным путем прогрессивного развития мозга является повышение подвижности основных процессов нервной системы?

Исследования хотя и показали различия в обучаемости (переделка сигнального значения раздражителей и вероятностное подкрепление), тем не менее не позволили обнаружить существенного различия между крысами и приматами по этому параметру. Макбрайд и Хебб, одними из первых начавшие изучение поведения дельфинов, столкнулись при этом с большими трудностями. Авторы обнаружили, что в ряде случаев метод

обучения нельзя положить в основу оценки высшей нервной деятельности; крысы обучались не хуже, чем дельфины. Таким образом, способность к обучаемости не может служить надежной характеристикой уровня развития высшей нервной деятельности и следует искать новые критерии.

Большие различия между разными таксономическими группами животных удается выявить при изучении их элементарной рассудочной деятельности, при помощи которой улавливаются логические связи между отдельными компонентами среды. Элементарная рассудочная деятельность животных - это способность к улавливанию простейших эмпирических законов, связывающих предметы и явления окружающей среды, и оперирование этими законами при построении программы поведения животного в новых ситуациях. Критерием наличия или отсутствия этой формы высшей нервной деятельности является решение предлагаемой задачи при первом ее предъявлении, без специального обучения. Животные способны улавливать следующие эмпирические законы: 1) закон движения, на основе которого проявляется способность к экстраполяции (т.е. вынесение известной функции на отрезке за его пределы); 2) закон вмещаемости, т.е. понимание того, что объемная приманка может быть помещена только в объемную, а не в плоскую фигуру (оперирование размерностью).

Исследование способности животных к улавливанию и оперирование вышеуказанными законами среды выявило огромные различия между животными, стоящими на разных уровнях филогенетического развития. Эти различия оказались очень большими в пределах классов (голуби и вороновые) и даже в пределах близко стоящих в систематическом отношении групп. Проведенные исследования с несомненностью показали, что пластичность поведения претерпела существенные изменения в процессе эволюции. Однако увеличение пластичности поведения сопровождалось в какой-то степени и увеличенной предрасположенностью животных к развитию патологических нарушений их высшей нервной деятельности. Последние появляются при необходимости принятия решения и в момент самого решения. На поведенческом уровне они возникают в развитии ярко выраженной боязни обстановки опыта, появления стереотипных форм поведения, иногда резкого возбуждения или, наоборот, ступорозного состояния. Перерыв в работе или применение транквилизаторов нормализовало поведение животных.

Регистрация электрической активности мозга во время решения задачи на экстраполяцию, проводимая на крысах и черепахах, выявила **значительные** изменения ЭЭГ. У некоторых животных удалось зарегистрировать высоковольтные разряды (до 600 мкВ) и комплекс пик-волна, **характерный** для эпилептического припадка, после 2-6 правильных решений задачи подряд. Существенно отметить, что нарушение поведения и появление патологической активности в мозге были обнаружены после первого или первых предъявлений задачи. Изменения биопотенциалов появлялись как в коре, так и в подкорковых структурах.

Наши исследования показали, что решение предъявляемых задач - трудный для животного процесс, который может приводить к развитию

ряда патологических сдвигов. В сущности, мы имеем перед собой в модельном опыте на животных то явление, которое было названо С.Н. Давиденковым парадоксом нервно-психической эволюции. Ведь по мере прогрессивного развития высших отделов переднего мозга животных у них появляется элементарная рассудочная деятельность, а ее напряжение при решении трудных задач, необходимое для быстрой адаптации к новым условиям среды, может приводить к срыву высшей нервной деятельности. Парадоксальность этого явления несомненна: чем на более высоком уровне филогенетического развития находится животное, тем больше вероятность появления патологического состояния в процессе адаптации при помощи поведения к многообразным условиям существования. Именно виды животных, способные быстро оценить ситуацию, в которой они находятся, наиболее предрасположены к развитию у них патологических форм поведения, имеющих четкое электрографическое выражение. Мы полагаем, что перед нами в яркой форме выступает парадокс нервно-психической эволюции (Крушинский, 1977).

Как С.Н. Давиденков, так и Я.Я. Рогинский основной акцент при рассмотрении нервно-психического парадокса делали на состоянии клеток коры полушарий головного мозга. Впоследствии нами было установлено, что при развитии патологических состояний в этот процесс вовлекаются как корковые, так и подкорковые структуры, т.е. мозг в целом, что хорошо отражает ЭЭГ (Крушинский, 1977). Поэтому мы сомневаемся в том, что нервно-психический парадокс является филогенетически недавним приобретением эволюции. Скорее, надо думать, что это явление имеет гораздо более древнюю природу. Очевидно, оно развилось параллельно со способностью животных к элементарной рассудочной деятельности.

Какова степень вреда для организма от развивающихся патологических симптомов, возникающих в результате напряженного решения какой-либо адаптивной задачи? Исходя из полученных нами на большом количестве различных животных данных, можно предположить, что она минимальна. Во-первых, уже в самом поведении животного нередко проявляется несомненный защитный механизм. После правильного решения задачи нередко у них возникает боязнь обстановки опыта. Это предохраняет животных от дальнейших попыток решения трудной для них задачи. Особенно ясно в наших опытах фобия обстановки опыта проявилась у птиц из семейства вороновых. После нескольких правильных решений совершенно ручные птицы вдруг начинали избегать экспериментальной обстановки, что делало невозможным последующее предъявление им задач. Кроме того, необходимо помнить, что в естественных условиях своего существования животным нет необходимости часто решать даже самые простые логические задачи. Несомненно, инстинкты и различные формы поведения, сформировавшиеся на основе обучения, имеют чрезвычайно большой удельный вес в их поведении. У животных, ведущих общественный образ жизни, решение какой-либо адаптивной нестандартной задачи выпадает на долю лишь отдельных членов сообщества; остальные выполняют уже принятые ими решения.

В одном из проливов Калифорнии был установлен плавучий барьер из



вертикально расположенных алюминиевых трубок, необходимых для какого-то эксперимента. Случайно в этот пролив заплыла группа дельфинов. Обнаружив при помощи эхолокации заслон, дельфины остановились невдалеке. Один из них направился к заграждению и проплыл вдоль него; когда он вернулся, животные стали пересвистываться, затем к барьеру поплыл другой дельфин, и лишь после этого вся группа, выстроившись в ряд, миновала барьер. На этом примере видно, что принятие решения к выполнению определенных действий в сообществе животных осуществляется не всеми его членами, а отдельными особями. Характерной чертой поведения этих животных является не конкуренция, а взаимопомощь.

В последние годы накапливается большое количество новых сведений об огромной роли сотрудничества и взаимопомощи в общественной жизни животных. При этом отчетливо выступает связь между многообразием форм общественных отношений и степенью развития уровня рассудочной деятельности у позвоночных. Видимо, можно сделать вывод, что степень многообразия и пластичности форм общественных отношений, в которых взаимопомощь и сотрудничество играют существенную роль, определяется уровнем развития их рассудочной деятельности. Едва ли случайно, что у наиболее "умных" животных, какими являются приматы и дельфины, описаны и наиболее сложные формы общественных отношений, построенные на взаимопомощи, сотрудничестве и совместном контроле общественных отношений в **кастово-групповых** объединениях. Видимо, при отсутствии взаимопомощи и сотрудничества животные с высоко развитым уровнем рассудочной деятельности находились бы под большим влиянием парадокса нервно-психического процесса эволюции, что могло способствовать развитию патологических состояний их нервной системы и **поведения**.

Таким образом, идеи, которые были высказаны С.Н. Давиденковым в книге "**Эволюционно-генетические** проблемы в невропатологии", нашли экспериментальное подтверждение.