

ГЕНЕТИКА И ФЕНОГЕНЕТИКА ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ*

Генетические исследования поведения имеют существенное значение для ряда областей биологии и медицины. Во-первых, они должны быть той базой, на которой только и могут развиваться некоторые области физиологии высшей нервной деятельности. Учение об индивидуальных различиях высшей нервной деятельности (в том числе учение о ее типах) и выяснение относительной роли врожденных и индивидуально приобретенных компонентов поведения невозможны без генетического анализа. Вполне понимая это, И.П. Павлов создал в Колтушах лабораторию генетики высшей нервной деятельности.

Во-вторых, генетика дает возможность при помощи скрещиваний разъединять и соединять в гибридном потомстве те и другие особенности поведения с различными морфофизиологическими свойствами организма и выяснять корреляционные зависимости между теми и другими. Это открывает новый тонкий метод изучения зависимости формирования поведения от морфофизиологических свойств организма, который невозможен при помощи современного хирургического или физиологического метода.

В-третьих, изучение генетики поведения имеет большое значение для ряда проблем эволюционного учения. Генетически обусловленные особенности поведения животных играют роль в структуре популяций. Наследственные различия в поведении обуславливают образование изолированных популяций различной численности, что имеет большое значение для темпа эволюционного процесса.

В-четвертых, изучение генетики поведения животных важно для отыскания новых методов наиболее рационального одомашнивания хозяйственно полезных животных. Это имеет особенно большое практическое значение для пушно-звероводческих хозяйств.

В-пятых, генетика поведения необходима для создания экспериментальных моделей нервных болезней. У мышей описано несколько десятков неврологических наследственных болезней, которые изучаются в качестве экспериментальных моделей болезней человека. Генотипически обусловленная модель эпилепсии широко изучается на грызунах во всех странах. В 1961 г. этому вопросу был посвящен интернациональный коллоквиум во Франции.

Генетические исследования особенностей поведения начались вскоре после вторичного открытия законов Менделя. Накопившийся к настоящему времени материал показывает, что многие особенности поведения наследуются по законам Менделя, однако в большинстве случаев ряд факторов изменяет картину их наследования.

Для генетических исследований поведения удобной моделью оказались оборонительные реакции у животных. Этому вопросу посвящен ряд исследований.

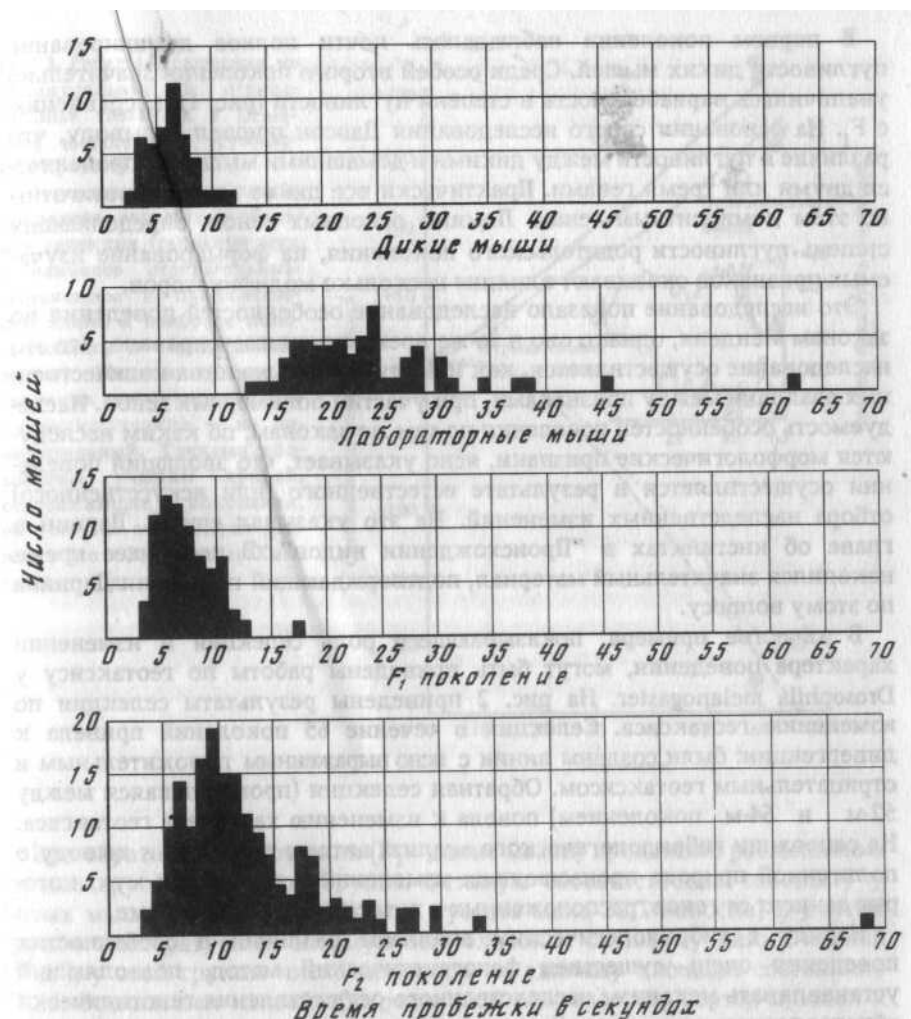


Рис. 1. Наследование пугливости у мышей

В 1932 г. Давсоном были проведены исследования способа наследования резко выраженной пугливости диких мышей по сравнению со слабой выраженностью этого признака у лабораторных мышей. Всего было исследовано 3376 особей. Использовался объективный метод регистрации: время пробежки по коридору (длиной 24 фута) при пугании мыши передвигающимся движком. Предварительное исследование выявило высокую корреляцию ($r = +0,92 \pm 0,003$) между отдельными испытаниями одних и тех же мышей, указывающую на значительную стабильность изучаемых признаков поведения. Среднее время пробежки для диких мышей составляло 5 с, для домашних - 20 с.

*Актуальные вопросы современной генетики. М.: Изд-во МГУ, 1966. С. 281-301.

В первом поколении наблюдалось почти полное доминирование пугливости диких мышей. Среди особей второго поколения **значительно** увеличилась вариабельность в степени пугливости (рис. 1) **по сравнению** с F_1 . На основании своего исследования Давсон пришел к выводу, что различие в пугливости между дикими и домашними мышами определяется двумя или тремя генами. Практически все дикие **мыши** гомозиготны по этим доминантным генам. Помимо основных генов, **определяющих** степень пугливости родительского поколения, на формирование изучаемых признаков оказывают влияние несколько **модификаторов**.

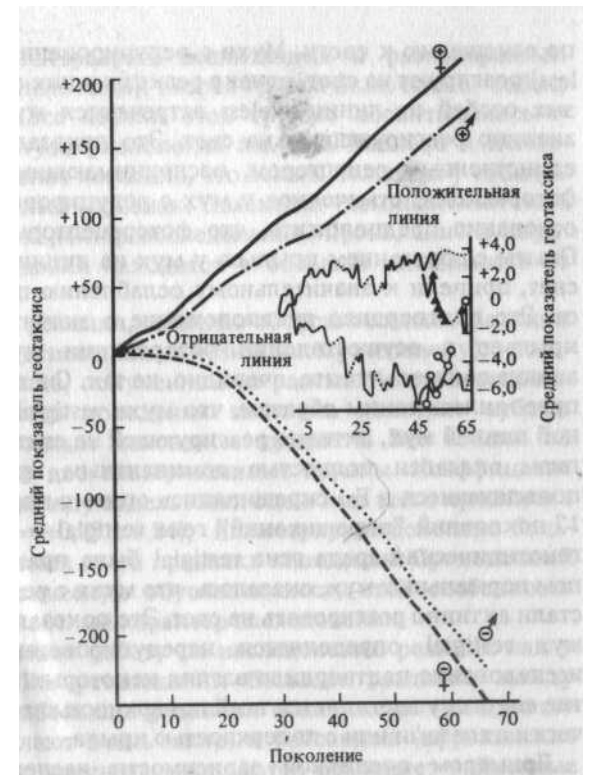
Это исследование показало наследование особенностей поведения по законам Менделя, однако оно в то же время проиллюстрировало, что это наследование осуществляется, как и в случае большинства количественных различий между признаками, при участии полимерных генов. Наследуемость особенностей поведения по тем же законам, по каким наследуются морфологические признаки, ясно указывает, что эволюция поведения осуществляется в результате естественного (или искусственного) отбора наследственных изменений. На это указывал еще Ч. Дарвин в главе об инстинктах в "Происхождении **видов**". В настоящее время накопился значительный материал, подтверждающий воззрения Дарвина по этому вопросу.

В качестве примера, показывающего роль селекции в изменении характера поведения, могут быть приведены работы по геотаксису у *Drosophila melanogaster*. На рис. 2 приведены результаты селекции по изменению геотаксиса. Селекция в течение 65 поколений привела к дивергенции: были созданы линии с ясно выраженным положительным и отрицательным геотаксисом. Обратная селекция (проводившаяся между 52-м и 64-м поколением) повела к изменению характера геотаксиса. На основании гибридологического анализа авторы приходят к выводу о полигенной природе произошедших изменений в поведении мух, которые зависят от генов, расположенных в аутосомах и X-хромосоме.

Наряду с гибридологическим анализом различий в особенностях поведения очень существен феногенетический метод, позволяющий устанавливать механизм наследственного осуществления генотипически обусловленных признаков. Примером простой зависимости наследования различных особенностей поведения от морфологических признаков является выбор **температурного** оптимума у мышей. Так, например, в работах Гертера было показано, что дикие мыши и альбиносы выбирают различную температуру во время отдыха. Оказалось, что температурный оптимум диких мышей - $37,36^\circ$, белых - $34,63^\circ$. Обнаружена простая картина наследования этого оптимума. Изучение показало, что температурный оптимум определяется густотой меха и толщиной эпидермиса на коже живота мыши. У белых мышей густота меха меньше, чем у диких (число волосков на единицу площади 45:70, а толщина эпидермиса больше - отношение **23:14**). Особенно ясная зависимость установлена между температурным оптимумом и густотой шерсти. У гибридов F_1 температурный оптимум близок к оптимуму белых мышей: он равен $34,76 \pm 0,12^\circ$, густота шерсти - 43,71 волоска на единицу площади.

Рис. 2. **Результат** селекции на положительный и отрицательный геотаксис у *Drosophila melanogaster* (суммарные кривые)

В уменьшенном масштабе приведены **результаты** обратной селекции (селекция мух с наиболее **отрицательным** геотаксисом в положительной линии и наиболее **положительным** в отрицательной линии). Жирные кривые — селекция на **отрицательный** геотаксис; тонкие — на **положительный**. Точками обозначены участки кривой, отображающие поколения, по которым отсутствуют **данные** (по Эрленмайер-Кимлинг и др., 1962)



При обратном скрещивании (F_1 × дикие мыши) произошло расщепление на две группы. У одной группы оптимум соответствовал таковому у белых мышей ($+34,56^\circ \pm 0,12$) при густоте меха 52,7 волоска, в другой группе температурный оптимум был близок к оптимуму диких мышей ($37,6^\circ$); у этой группы число волосков на единицу площади составляло 70,94. Воспитывая мышей при различной **температуре**, Гертер пришел к выводу, что, помимо наследственно обусловленной толщины эпидермиса и густоты шерсти, определяющих температурный оптимум, наблюдается и модификационное приспособление каждой мыши к той температуре, в которой она воспитывается. Это модификационное приспособление может изменить характерный для данной особи оптимум выбора места отдыха. Этот пример ясно показал зависимость формирования адаптационной реакции поведения от генотипически обусловленных морфологических признаков организма.

Примером, в котором при помощи генетического метода удалось дифференцировать наследование типа поведения от наследования морфологических признаков, явилась работа Мазинг по изучению фотореакции у *Drosophila melanogaster*. Исследование показало, что путем отбора в течение 26 поколений не удалось выделить линию, в которой бы все особи реагировали или не реагировали на свет. Это указывает на неполное проявление генов, обуславливающих разную активность мух

по отношению к свету. Мухи с редуцированными глазами (*Vaf*, *Vag eyeless*) реагируют на свет, однако реакция у них замедленная. Среди безглазых особей из линии *eyeless* встречаются мухи, которые **оказываются** активно реагирующими на свет. Это показало, что глаза **не** являются единственным рецептором, воспринимающим свет. **Резко** ослабление фотореакции, отмеченное у мух с редуцированными крыльями, давало основание предположить, что фоторецепторы **расположены** на крыле. Опыты с обрезанием крыльев у мух из линии, активно реагирующей на свет, привели к значительному ослаблению положительного фототаксиса. Это подтвердило предположение о значительной **роли** поверхности крыльев в осуществлении фотореакции мух. Однако генетический анализ показал, что это, очевидно, не так. Система генетического анализа проводилась таким образом, что мухи *vestigial* **скрещивались** с нормальной линией мух, активно реагирующей на свет. Положительный **фототропизм** оказался полностью доминантным признаком. Мухи *vestigial*, появляющиеся в F_2 , скрещивались опять с нормальными мухами. После 17 поколений **"вкращиваний"** гена *vestigial* в нормальную линию, когда генотипическая среда гена *vestigial* была практически заменена генотипом нормальных мух, оказалось, что мухи с редуцированными крыльями стали активно реагировать на свет. Это показало, что слабая фотореакция мух *vestigial* определяется нередуцированностью крыльев. Данное исследование подтвердило взгляд некоторых энтомологов, что восприятие света осуществляется всей поверхностью тела, а не связано специфически с глазами или с поверхностью крыла.

Примером очевидной зависимости наследственно обусловленного поведения от различий активности половых желез могут служить исследования Мак-Гилла и Бляйта, в которых было показано, что наступление времени половой активности самцов, приводящее к спариванию после предыдущего спаривания (с эакуляцией), чрезвычайно различно в разных линиях мышей. У мышей линии *C57BL/6* это время составляло в среднем 96 ч, а в линии *DВА/2* - 1 ч. Быстрое восстановление половой активности доминантно. При обратном скрещивании $F_1 \times C57 BL/6$ время восстановления половой активности равнялось в среднем 12 ч; при этом наблюдалась большая вариация, указывающая на расщепление по этому признаку.

При изучении оборонительных реакций удалось обнаружить зависимость наследственного осуществления признаков поведения от различного функционального состояния организма. Исследования, проведенные на собаках, показали, что пассивно-оборонительная реакция (пугливость, трусость), проявляющаяся по отношению к различным внешним факторам, обусловлена генотипом.

В наших работах изучалось оборонительное поведение у собак по отношению к человеку. У взрослых собак при одинаковых условиях это свойство является довольно константным. Коэффициент корреляции между двумя оценками, сделанными с промежутком 1-2 года, равен $+0,87 \pm 0,04$. Материалом для генетического исследования послужили две группы собак: первая группа (224 особи) состояла в основном из

немецких **овчарок** и эрдельтерьеров, воспитанных в разнообразных условиях (питомники и частные лица); вторая группа включала 89 собак, в **основном** беспородных. Все собаки этой группы воспитывались в условиях питомника Института физиологии им. И.П. Павлова в Колтушах. Проведенное исследование показало, что боязнь человека у собак - **генотипически** обусловленный признак, имеющий доминантный или неполностью доминантный характер наследования. Проявление и выражение этого **свойства** поведения находится в большой зависимости от ряда условий.

Другая оборонительная реакция, активно-оборонительная (реакция агрессии или злобности по отношению к незнакомому человеку), исследовалась нами на 121 потомке, полученном от разных типов скрещиваний. Критерием агрессивного поведения являлось хватание зубами протянутого собаке незнакомым человеком предмета. Все собаки по этому признаку делятся на две альтернативные группы. Коэффициент **корреляции**, вычисленный между отдельными оценками этого признака с промежутками 1-2 года ($r = +0,79 \pm 0,04$), иллюстрирует довольно большую константность проявления этого признака поведения. Проведенный анализ указывает на генетическую обусловленность этой особенности поведения, имеющей доминантный характер наследования.

Скотт в 1964 г. опубликовал работу по наследованию реакции лая у различных пород собак. Им установлены большие различия между отдельными породами. Наибольшие различия обнаружены между коккер-спаниелями, которые лают очень часто, и бейсенджи (африканские охотничьи собаки), которые почти не лают. Автор объясняет найденные различия разным порогом реакции собак на внешние раздражители. У спаниелей он очень низок, у бейсенджи **высок**. Гибриды F_1 по своей реакции лая близки к спаниелям. Это указывает на доминантный характер наследования данного свойства. Характер расщепления гибридов показал, что найденные различия легче всего объяснить наличием одного доминантного гена, обуславливающего низкий порог реакции лая на внешние раздражители. Однако, помимо наследования основного гена, на формирование данного признака поведения оказывают влияние большое количество модификаторов и внешние условия.

Пассивно- и активно-оборонительная реакции наследуются независимо. Если они проявляются у одной и той же особи, то формируется своеобразное злобно-трусливое поведение. При резком выражении один из этих компонентов поведения может полностью подавить проявление другого. Это было показано применением гибридологического анализа с параллельным использованием фармакологических препаратов, меняющих степень выражения отдельных компонентов оборонительного комплекса злобно-трусливых собак.

Анализ наследственного осуществления оборонительных реакций поведения показал, что их проявление и выражение находятся в **большой** зависимости от степени общей возбудимости животного. Оказалось, что генетически обусловленные реакции поведения могут не проявиться в фенотипе животного при малой его возбудимости. Однако потомство,

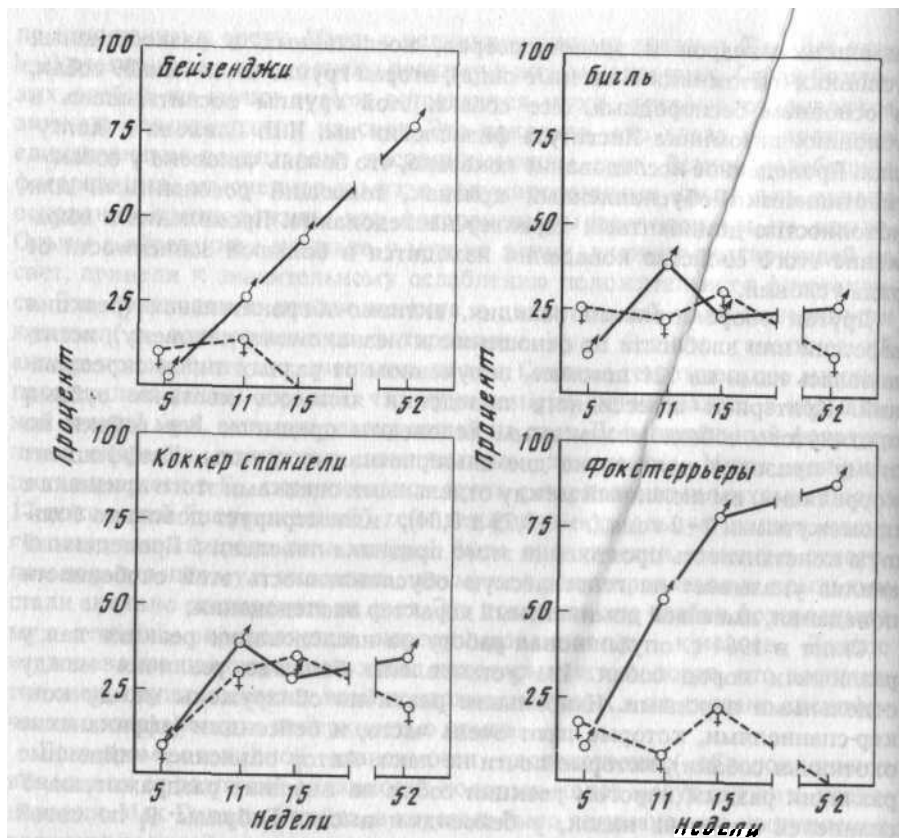


Рис. 3. Формирование с возрастом различной степени "преобладающего" поведения одного пола над другим у собак разных пород

По оси абсцисс - возраст собак; по оси ординат - процент преобладающего поведения собак одного пола над другим, вычисляемого на основании времени завлечения костью, даваемой двум разнополым собакам, находящимся в помещении для испытания в течение 10 мин (по Павловскому, Скотту, 1956)

полученное при скрещивании таких животных с возбудимыми особями, проявляет ясно выраженное оборонительное поведение.

Повышенная возбудимость наследуется, как это было показано на разных животных, как доминантный или неполностью доминантный признак. У собак повышенная возбудимость наследуется как доминантный или неполностью доминантный признак. Повышенная двигательная активность крыс является генотипически детерминированным признаком и наследуется в качестве неполностью доминантного признака. У кур породы леггорн, по данным Головачева, порог долгосрочной возбудимости (реобазы) двигательных нервных волокон седалищного нерва превосходит таковой у кур породы австролорп и является доминантным признаком, зависящим от ограниченного числа генов.

Зависимость проявления трусливого поведения у собак от разной степени возбудимости можно проиллюстрировать, на примере скрещивания немецких овчарок с гиляцкими лайками. Маловозбудимые нетрусливые гиляцкие лайки были скрещены с возбудимыми нетрусливыми немецкими овчарками. Все потомки этого скрещивания ($n = 25$) обладали повышенной возбудимостью и резко выраженной трусостью (рис. 3). В этом скрещивании генотипически обусловленная пассивно-оборонительная реакция была унаследована от гиляцких лаек, у которых она не проявлялась из-за недостаточно высокой возбудимости их нервной системы. Наличие у них подпороговой пассивно-оборонительной реакции было доказано искусственным повышением возбудимости их нервной системы. После введения кокаина у гиляцких лаек проявилась пассивно-оборонительная реакция. Но не только проявление, но и степень выражения наследственно обусловленной реакции поведения животных находится в зависимости от степени общей возбудимости их нервной системы. Изменяя состояние возбудимости нервной системы, можно изменять и выражение оборонительных реакций поведения. При повышении степени возбудимости в результате введения фармакологических или гормональных препаратов (гормона щитовидной железы) параллельно с увеличением возбудимости происходит и усиление оборонительного поведения. И наоборот, удаление щитовидной железы, уменьшающее степень возбудимости животного, приводит к ослаблению оборонительных реакций.

Зависимость проявления и выражения генов, определяющих данные формы поведения, от генотипически детерминированной активности желез внутренней секреции была изучена нами на примере наследования пугливости диких (норвежских) крыс при скрещивании их с лабораторными крысами. При использовании в качестве теста быстроты пробежки 6-метрового коридора при пугании крысы звуковым раздражителем было установлено, что пугливость диких крыс почти полностью доминировала у гибридов F_1 . При обратном скрещивании ($F_1 \times$ лабораторные альбиносы) происходило ясное расщепление. Дикие (норвежские) крысы имеют по сравнению с лабораторными относительно больший вес надпочечников за счет более сильно развитого кортикального слоя. У гибридов F_1 относительный вес надпочечников до 3-месячного возраста оказался промежуточным между размером надпочечников родителей. В более старшем возрасте относительный размер надпочечников приближается к размерам надпочечников лабораторных крыс. К этому возрасту уменьшается повышенная возбудимость и пугливость гибридов F_1 . Удаление надпочечников, а также гипофиза, приводящее к редукции надпочечников, приводило к ослаблению или даже полному устранению пугливости у полуторамесячных гибридов F_1 . Это ослабление пугливости происходило на фоне резкого снижения общей возбудимости. Таким образом, помимо наследования генов пугливости диких крыс, происходит, видимо, наследование повышенной функциональной активности коры надпочечников, которая обуславливает повышенную возбудимость гибридов F_1 . Этот пример иллюстрирует наличие некоторых генотипически обусловленных

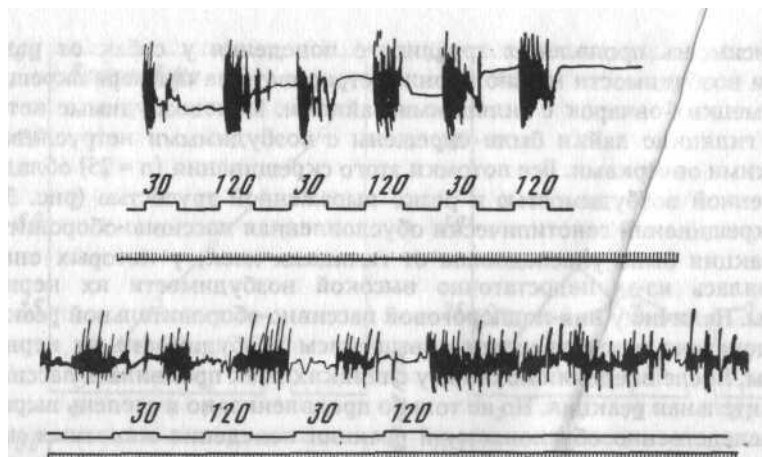


Рис. 4. Затяжное двигательное возбуждение крысы после звуковой экспозиции (нижний рисунок) и его отсутствие (верхний рисунок)

Нижняя кривая — отметка действия раздражителей (20 - слабый, 130 - сильный); верхняя кривая — запись двигательной активности животного (по Савинову и др., 1964)

морфофизиологических взаимоотношений, которые обуславливают наследственное осуществление признаков поведения.

Биохимический анализ наследственного осуществления оборонительного поведения и степени общей активности у мышей проводится Масом. В этом исследовании изучались две линии мышей: C57 BL/10 и BALB/C. Мыши первой линии проявляют большую активность, меньшую пугливость и более высокую степень агрессивности по отношению к особям своего вида, чем мыши второй линии. Исследовалось содержание серотонина (5-гидрокситриптамин) и норадреналина - медиаторов возбуждения нервной системы. Исследование показало, что в стволе мозга (мост, средний и промежуточный) у линии C57 BL/10 содержится меньше серотонина, чем у BALB/C. У первых - $1,07 \pm 0,037$ мг/г, у вторых - $1,34 \pm 0,046$ мг/г; разница статистически достоверна: $P < 0,01$). Достоверных различий в содержании норадреналина не обнаружено. Уровень содержания серотонина в определенных отделах мозга (особенно в гипоталамусе) играет роль в "эмоциональном" поведении животного. Опыты с введением фармакологических препаратов, которые меняют различные звенья обмена серотонина, показали, что найденные генетические различия в содержании серотонина у обеих линий мышей связаны с различными механизмами связывания этого нейrogормона нервной тканью. У мышей линии BALB/C происходит более быстрое освобождение серотонина нервной тканью, чем у мышей линии C57 BL/10. Эти исследования интересны в том отношении, что указывают новые пути возможной биохимической реализации генотипа в формировании особенностей поведения.

Как ни велико значение гуморальных факторов и взаимоотношения отдельных физиологических систем в наследственном осуществлении

признаков поведения, однако определенный тип поведения детерминирован уже на клеточном уровне. Уайтингом в 1932 г. описаны различия в половом поведении паразитических ос *Nabrobracon*. Самки этих ос парализуют жалом личинок мельничной огневки *Ephestia*. Самцы не реагируют на личинок *Ephestia*, а ухаживают за самками *Nabrobracon*. Такое половое различие в поведении обуславливается хромосомным набором клеток мозга. Это видно из того, что половые мозаики ведут себя по отношению к *Ephestia* в зависимости от генетической конституции мозга, а не в зависимости от половых желез. В том случае, если в ткани мозга осы наблюдается гинандроморфизм (участки клеток самцового типа перемешаны с участками клеток самок), то поведение таких особей резко нарушается: они пытаются ухаживать за личинками *Ephestia* и жалить самок *Nabrobracon*. Такое нарушение полового поведения происходит в результате полного извращения реакции гинандроморфных особей на внешние раздражители.

Чрезвычайно существен для феногенетики поведения вопрос о взаимоотношении индивидуально приобретенных и врожденных факторов. Принципиально этот вопрос не отличается от одной из основных проблем феногенетики: влияния генотипа и внешних факторов на формирование морфологических признаков.

Удобным примером для рассмотрения относительной роли врожденных и индивидуально приобретенных факторов в формировании поведения являются оборонительные реакции собак. Первой работой, выполненной сотрудниками И.П. Павлова в Колтушах в 1933 г., было изучение влияния на поведение собак различных условий их воспитания. Выржиковский и Майоров, разделив два помета щенков беспородных собак на две группы, воспитали их в различных условиях. Одна группа воспитывалась в изоляции, другая - в условиях полной свободы. В результате выросшие собаки первой группы обладали резко выраженной трусостью, собаки второй группы ею не обладали. И.П. Павлов давал этому факту следующее объяснение: щенки обладают "рефлексом естественной осторожности" по отношению ко всем новым раздражителям; этот рефлекс постепенно затормаживается по мере знакомства со всем многообразием внешнего мира. Если щенок не встречается с достаточным количеством многообразных раздражителей, он остается на всю жизнь трусливым (одичалым).

Последующие исследования по изучению влияния генотипа на проявление и выражение трусости в зависимости от условий содержания, проведенные нами на собаках, показали взаимодействие генотипических и внешних факторов в формировании оборонительного поведения. Материалом для этого исследования послужили немецкие овчарки и эрдельтерьеры ($n = 272$). Собаки обеих пород воспитывались в разных условиях: одна группа - у частных лиц, где имелась возможность соприкасаться со всем многообразием внешнего мира, другая - в питомниках, где собаки находились в значительной изоляции от внешних условий.

В табл. 1 приведены данные по проявлению и выражению трусости у этих собак. При изолированном воспитании процент особей, имеющих

Таблица 1. Проявление и выражение пассивно-оборонительной реакции у собак разных пород, воспитанных в различных условиях

Степень выражения пассивно-оборонительной реакции	Эрдельтерьеры				Немецкие овчарки			
	в условиях свободы у частных лиц		в условиях изоляции (питомники)		в условиях свободы (у частных лиц)		в условиях изоляции (питомники)	
	число	%	число	%	число	%	число	%
Отсутствует (T = 0)	34	83,0	65	58,5	32	51,5	7	12,0
Очень слабо выражена (T = 1)	3	7,5	21	19,0	6	10,0	1	2,0
Слабо (T = 2)	4	9,5	16	14,5	14	22,5	11	19,0
Ясно (T = 3)	—	—	6	5,5	7	11,5	10	17,0
" (T = 4)	—	—	3	2,5	1	1,5	10	17,0
Резко (T = 5)	—	—	—	—	2	3,0	11	19,0
" (T = 6)	—	—	—	—	—	—	8	14,0
Всего	41	100	111	100	62	100	58	100

пассивно-оборонительную реакцию, увеличивается в обеих группах. Однако среди немецких овчарок по сравнению с эрдельтерьерами значительно возрастает количество трусливых особей с резким выражением этого свойства поведения (это различие статистически достоверно).

Приведенные данные свидетельствуют о том, что проявление и степень выражения трусливого поведения собак, воспитывающихся в изоляции, осуществляются в зависимости от генотипа животного. Таким образом, та "одичалость" собак, которая выражается в пугливости особей, воспитанных в изолированных условиях, является определенной нормой реакции нервной системы, обусловленной генотипом, на условия их воспитания. Несмотря на то что одомашнивание собаки началось не позднее 8000–10 000 лет тому назад (Scott, Fuller, 1965), современная собака сохранила генотипически обусловленную тенденцию к одичалости, которая легко выявляется даже при незначительно изолированных условиях воспитания.

Вывезенные в ненаселенную человеком территорию собаки дичают, как это произошло, например, на Галапагосских островах, куда они были доставлены испанцами для уничтожения коз, которые являлись источником пищи для английских пиратов. Эта популяция одичалых собак существует в настоящее время. Отловленные человеком щенки легко приручаются.

Различие в форме выражения пассивно-оборонительной реакции свободно живущих популяций в зависимости от разного генотипа было описано Леопольдом в 1944 г. Исследовались дикие индейки, домашние и гибридная популяция. Эта популяция была получена от скрещивания

диких и домашних индеек и свободно жила в штате Миссури. Дикие индейки, обнаружив на большом расстоянии опасность, сейчас же улетают. Особи гибридной популяции, обнаружив опасность, близко подпускают к себе пришельца и, отлетев на две сотни ярдов, начинают спокойно пастись. Птенцы диких индеек имеют резко выраженную тенденцию к затаиванию при приближении врага. У гибридной популяции эта форма поведения ослаблена: птенцы имеют тенденцию убежать или улетать при приближении к ним на близкое расстояние. Студнитцем описаны также различия в степени боязни человека у одних и тех же видов птиц, живущих в разных географических стациях. Наиболее ярким примером такого различия боязни человека являются дрозды-дерябы (*Turdus viscivorus*). В Англии они совершенно не пугливы, в Северной Европе очень пугливы, хотя и не преследуются человеком.

Наличие в популяции генотипических различий, обуславливающих формирование пассивно-оборонительной реакции поведения, является, несомненно, одним из важнейших факторов быстрой перестройки оборонительного поведения при появлении врага. Такой пример был описан Ф. Нансеном. В 1876 г., когда первые суда норвежского промыслового флота проникли глубоко на Север, к берегам Гренландии, тюлени (*Cystophaga cristata*) настолько не боялись людей, что их убивали ударом по голове. Однако по прошествии нескольких лет они стали пугливы: не всегда подпускали даже на ружейный выстрел.

Подобный процесс усиления боязни человека происходит почти всегда там, где человек проникает в ранее ненаселенную территорию и начинает охоту за животными местной популяции. Конечно, помимо отбора особей с наиболее резко выраженной пассивно-оборонительной реакцией и особей, которые легче других научились бояться человека, большую роль при указанной выше перестройке оборонительного поведения в популяции может играть традиция. Все многообразные сигналы тревоги, прямое подражание поведению родителей могут явиться наряду с отбором системой ненаследственной перестройки поведения популяции. Однако, если нет наследственно обусловленных предпосылок к проявлению пассивно-оборонительной реакции, один традиционный опыт, видимо, не в состоянии обусловить боязнь врага, истребляющего данную популяцию. Такой случай описан Ю. Гексли на примере гусей Фольклендских островов. Несмотря на интенсивное истребление человеком, они проявляли лишь небольшие признаки боязни человека, не предохраняющие популяцию от истребления. Наличие генотипических различий в формировании пассивно-оборонительной реакции является предпосылкой для перестройки оборонительного поведения популяции. Установлено, что усиление пассивно-оборонительной реакции происходит не за счет прямого наследственного закрепления реакций испуга уцелевших особей, а за счет естественного отбора наиболее трусливых особей или тех, которые имели генотип, способствующий наиболее быстрому формированию пугливости при их преследовании.

Без специального генотипического анализа трудно отдифференцировать наследственную и ненаследственную изменчивость поведения,

традиции от поколения к поколению. Это издавна создавало условия для необоснованных допущений прямого наследования приобретенных навыков. Даже такой строгий и объективный исследователь, как И.П. Павлов, в очень осторожной форме допускал возможность наследования результатов индивидуального опыта. В 1913 г. он писал: "... можно принимать, что некоторые из условных вновь образованных рефлексов позднее наследственностью превращаются в безусловные" (С. 273). К тому же периоду относится его более определенное высказывание по этому вопросу в "Лекциях по физиологии": "Передаются ли условные рефлексы по наследству? Точных доказательств этому нет, до этого наука еще не дошла. Но надо думать, что при длительном периоде развития прочно выработанные рефлексы могут становиться врожденными" (С. 85)¹. В начале 20-х годов И.П. Павлов поручил своему сотруднику Студенцову изучить наследование условных рефлексов у мышей. На эти опыты, не давшие положительных результатов, часто ссылались, причисляя И.П. Павлова к сторонникам наследования приобретенных признаков. Это вынудило И.П. Павлова в письме к Гуттену изложить свое отношение к этому вопросу (Правда. 1927. 13 мая). В течение всей дальнейшей жизни И.П. Павлов стоял на строго генетических позициях. Им была создана в Колтушах лаборатория по изучению генетики высшей нервной деятельности, перед зданием которой рядом с памятником Декарту и Сеченову был поставлен памятник Грегору Менделю. В качестве постоянного консультанта в своих генетических исследованиях И.П. Павлов пригласил крупнейшего генетика-невропатолога С.Н. Давиденкова, он консультировался также с Н.К. Кольцовым.

Генетическая работа велась путем селекции в отдельных семействах собак по поведенческим особенностям их высшей нервной деятельности. Результаты этих исследований, показавшие роль генотипа в формировании типологических свойств высшей нервной деятельности, были опубликованы после смерти Павлова. Эти исследования показали, что генотипические факторы играют значительную роль в формировании типологических особенностей высшей нервной деятельности. В различных семействах собак, в которых производилась селекция в направлении степени силы (или слабости) процесса возбуждения, наблюдалась корреляция по этим особенностям нервной деятельности между братьями и сестрами в отдельных пометах собак: $r = +34 \pm 0,1$.

Результаты скрещиваний между собаками с сильной и слабой нервной системой, которые были начаты еще при жизни И.П. Павлова, сведены в табл. 2.

Степень силы нервной системы связана с полом: самцы (n = 31) обладают более сильной нервной системой, чем самки (n = 22). Вероятность соответствия $P(\chi^2)$ оказалась меньше 0,05, что может быть признано статистически значимым. Вопрос о роли генотипических факторов в обучаемости исследуется начиная с известных работ Иеркс и Багга. Иеркс

изучала обучаемость двух линий крыс: одну неинбридированную, другую инбридную из института Уистара. Результаты этой работы показали, что среднее время обучаемости неинбридированных линий несколько меньше, чем инбридных (52,25 урока у первых и 65,00 у вторых). Багг исследовал индивидуальные и семейные различия в поведении мышей при нахождении пути в довольно простом лабиринте. Сравнивалась

Таблица 2. Данные по наследованию сильного и слабого типа нервной деятельности у собак*

Типы родителей	Число потомков		Число пометов
	сильного типа	слабого типа	
Сильные сильные	16	4	6
Сильные слабые	7	5	3
Слабые слабые	0	6	1

*Несмотря на то что по степени силы наблюдается непрерывная изменчивость между исследованными особями, в приведенной таблице все собаки разделены на две альтернативные группы: слабые и сильные.

линия белых мышей, которую Багг основал в 1913 г. (линия С, в настоящее время BALB/C), с линией желтых мышей. Оказалось, что среднее время обучаемости белых мышей за 15 опытов составляло $27,5 \pm 2,0$ с с 9 ошибками за урок; время обучаемости желтых мышей равнялось $83,0 \pm 7,0$ с с двумя ошибками за урок. Наблюдалось сходство в обучаемости особей одних и тех же пометов.

Детальное исследование роли генотипических факторов в выработке УСЛОВНЫХ рефлексов было проведено Викари. В этом исследовании была изучена обучаемость японских танцующих мышей (*Mus Wagneria asiatica*) (инбридинг 20 лет), трех линий обычных мышей (*Mus musculus*), альбиносов Багга (инбридинг 14 лет), ослабленно-коричневых (инбридинг 17 лет) и ненормальноглазых (abnormal x-ray eyed) (инбридинг 6 лет). Оказалось, что каждая линия мышей имеет характерную для нее кривую обучаемости. Скрещивание между особями отдельных линий показало, что быстрая обучаемость доминирует над более медленной обучаемостью. Автор Указывает, что характер расщепления во втором поколении позволяет предположить, что различие в обучаемости между коричневыми и альбиносами Багга обусловлено монофакторально, хотя нельзя отрицать и возможности более сложной картины наследования. Различия в обучаемости между линией Багга и японскими танцующими мышами обуславливаются, по мнению автора, наличием нескольких наследственных

¹Павлов И.П. Лекции по физиологии. Л., 1952.

факторов. Проведенное исследование (выполненное на 900 мышах) указывает на большую роль генотипических факторов в быстроте обучения у мышей.

Однако найденные различия при анализе такого комплексного признака, каким является быстрота обучаемости, еще не доказывают генотипически обусловленных различий в интимных механизмах мозга, связанных с самим процессом обучения. Наличие генотипически обусловленных различий в безусловнорефлекторных реакциях изучаемых линий может в значительной мере определить найденные различия в обучаемости. В качестве подобного примера можно привести исключительно тщательную работу М.П. Садовниковой-Кольцовой. Проведя изучение обучения в лабиринте (хамптонкурт) у 840 крыс, автор путем селекции вывел две линии: одну быстро обучающуюся, другую медленно. Индекс быстро обучающихся крыс (логарифм времени, затраченного на 10 счетных опытов) равен $1,657 \pm 0,025$, медленно обучающихся - $2,642 \pm 0,043$. Разница между обоими индексами ($D = 0,985 \pm 0,05$) оказалась в 20 раз больше вероятной ошибки.

Дальнейший анализ показал, что найденные различия между обеими линиями крыс обуславливаются не различиями в их способности к выработке условных рефлексов, а большей пугливостью второй линии крыс (которая происходила в значительной мере от диких норвежских крыс). При обучении в аппарате Стона, в котором крыса подгонялась захлопывающимися дверцами и потому не могла из-за пугливости забираться в угол лабиринта, обучение обеих линий шло одинаково.

Таким образом, селекцией отбирались не генотипы, способствующие более или менее быстрому обучению, а генотипы, обуславливающие различную степень пугливости, которая и изменяла кривую обучаемости. Со сходным примером зависимости наследования скорости образования положительных условных рефлексов кур и осетровых рыб от безусловных рефлексов мы встречаемся в работе Пономаренко, Маршина и Лобашова. Наследование особенностей возбудительного процесса, который является одним из основных параметров при выработке условных рефлексов, авторы объясняют их корреляцией с характером безусловных рефлексов. У рыб имеется ясная зависимость скорости образования условных рефлексов от уровня возбуждения пищевого безусловного центра, зависящего, в свою очередь, от наследственно обусловленного темпа роста. Эти примеры показывают, что при генетическом анализе такого общего комплексного свойства, каким является обучаемость, необходим самый тщательный и, если это возможно, параллельно проводимый физиологический анализ.

В течение многих лет генетикам известно, что некоторые гены оказывают **плейотропный** эффект на морфологические признаки и особенности поведения. В 1915 г. **Стертевант** обнаружил, что рецессивный ген, расположенный на одном конце **X-хромосомы** у *Drosophila melanogaster* и вызывающий желтую окраску тела вместо нормальной серой, уменьшает также копулятивную способность самцов.

Дальнейшие исследования показали, что редуцированная половая

активность **самцов** этой линии связана с нарушением времени и способа "ухаживания" за самками перед копуляцией. Желтые самцы, подсаженные к самкам, начинают ухаживать за ними в среднем через **9,6** мин, нормально окрашенные — через 4,9 мин. Для того чтобы началась копуляция, самцы желтой линии ухаживают в среднем в течение 10,5 мин, нормальные - в течение 6,0 мин. Помимо этого, у самцов желтой линии нарушается один из основных признаков ухаживания за самками — вибрация крыла, направленного в сторону самки. Этот акт поведения самца является необходимым ритуалом, который самка воспринимает посредством своей антенны для того, чтобы быть подготовленной к копуляции. У самцов желтой линии вибрационные удары слабее, чем у нормальных самцов, и осуществляются с более длинными интервалами.

В линиях желтых мух у самок наблюдается повышенная (статистически достоверная) готовность к копуляции по сравнению с нормальными **самками**, являющаяся компенсаторным приспособлением для возможности нормального спаривания. Эта повышенная готовность к спариванию у желтых самок не является **плейотропным** эффектом гена желтой окраски. Она определяется селекцией других генов, снижающих порог копулятивной готовности. Этот пример интересен в том отношении, что показывает, как в результате одной мутации с плейотропным эффектом, меняющим реакцию поведения, и последующего отбора создается линия, которая, как считает автор этой работы Басток, может привести к возникновению физиологически изолированного экотипа.

Яркий пример плейотропного действия генов на морфологические признаки и особенности поведения крыс описаны Килером и Кингом. Изучая различные мутации окрасок шерсти, проявляющиеся у диких (норвежских) **крыс**, содержащихся в течение многих поколений в неволе, авторы обнаружили, что **мутантные** особи отличаются от диких по своему поведению. Особенно резко по своему оборонительному поведению отличались мутантные особи с черной окраской шерсти. Такие крысы не кусались. Авторы считают, что полученные ими данные указывают на один из возможных путей, по которому шла domestикация диких крыс. Они предполагают, что лабораторные альбиносы возникли не в результате длительной селекции мелких мутаций, изменивших их "дикое" поведение, а в результате нескольких мутаций, некоторые из которых имели плейотропный эффект на окраску шерсти. Значительную роль в domestикации крыс сыграл отбор гена черной окраски шерсти в комбинации с геном пегости. У большинства лабораторных альбиносов эти гены находятся в криптомерном состоянии и не проявляются из-за отсутствия у альбиносов основного фактора пигментации.

Исследования, выявившие наличие широкого плейотропного эффекта генов, влияющих на поведение, проводятся Беляевым и Трут на лисах. Исследования на серебристо-черных лисицах, разводимых в звероводческих хозяйствах, показали большую гетерогенность популяции по оборонительным реакциям поведения. Выделено три основных типа оборонительного поведения: активно-оборонительное (агрессивное), пассивно-оборонительное (пугливое) и спокойное (отсутствие обоих

типов оборонительного поведения). Результаты поставленных скрещиваний показали, что наибольший процент лисиц с тем или другим характерным поведением наблюдается в потомстве родителей, характеризующихся таким же типом поведения: наибольший процент агрессивных лисиц рождается в потомстве от скрещивания агрессивных особей; трусливые потомки обнаруживаются в наибольшем проценте при скрещивании между собой трусливых родителей. Селекция на "спокойное" поведение оказалась эффективной. Существенно отметить, что проведенный анализ не позволяет говорить о влиянии того или другого типа оборонительного поведения матери на характер поведения **потомства**, которое могло сформироваться в результате подражания. Значительный процент особей в звероводческих хозяйствах составляют особи с трусливым поведением, что является вероятным результатом изолированного воспитания (клеточное содержание) лисиц.

Исследование половой активности самок (время наступления течки) и их плодовитости показало, что у спокойных самок течка наступала во всех возрастных группах раньше, чем у агрессивных особей. В большинстве групп эта разница была статистически достоверной. Найдена также зависимость между характером оборонительного поведения и плодовитостью самок. Наибольшая плодовитость обнаружена у спокойных самок, наименьшая - у злобно-трусливых. Разница между этими группами статистически достоверна. Статистически достоверные различия (в первый год спаривания) обнаружены и между числом потомков спокойных самок по сравнению с числом щенят, рождающихся от злобных и трусливых самок. Обнаружена интересная зависимость между **особенностями** поведения и окраской. Наибольшее количество серебристого (зонарно окрашенного) волоса оказывается у лисиц с той или другой формой оборонительного поведения. Среди злобных лисиц оказался наименьший процент особей с низким содержанием серебристых волос. Среди лисиц, селекционируемых по спокойной форме поведения (такая селекция оказалась эффективной), встречались особи с аномалиями в строении мехового покрова. Поскольку количество серебра в мехе лисиц увеличивает ценность шкурки, делается понятным, почему в хозяйствах сохраняются злобные и трусливые особи (менее удобные при уходе за ними) и почему отбор лисиц по времени наступления у них течки, который ведется в звероводческой практике, не дает достаточного эффекта. Проводимое Беляевым исследование показывает значение изучения генетики поведения в селекции по хозяйственно полезным признакам в звероводческих хозяйствах, открывает новые пути подхода к проблеме одомашнивания животных и показывает роль поведения в формировании морфофизиологических особенностей популяции.

Выше были изложены данные, показывающие роль действия генов на формирование поведения особи на разных уровнях ее индивидуального развития. Однако генотипические факторы, как это выяснено в настоящее время, оказывают свое влияние на поведение животных также посредством установления различных взаимоотношений между особями в отдельных сообществах. Одним из наиболее хорошо изученных путей,

посредством которого генотип оказывает влияние на групповое поведение, является степень выраженности агрессии по отношению к особям своего вида. В каждом сообществе позвоночных животных в результате агрессивности к особям своего вида устанавливается поведенческая иерархия: одни особи оказываются "преобладающими", другие "подчиненными"; "подчиненные" особи боятся "преобладающих". Иерархическая система поведения сообщества зависит от многих факторов. Как правило, молодые особи оказываются подчиненными более старым. Самцы вне периода размножения оказываются преобладающими над самками. Однако в сезон размножения, как это показано на птицах, самки начинают преобладать над самцами. Самцы, стоящие на самой низкой ступени иерархии сообщества, не выбираются самками птиц для спаривания. Самки, которые стоят на низкой ступени иерархии сообщества, если они спариваются с агрессивными, преобладающими самцами, сами начинают занимать преобладающее положение в сообществе.

Большую роль в том месте, которое займет данная особь в системе иерархии в сообществе, как показал ряд исследований, играют генотипические факторы. Это было отчетливо показано на мышах. Мыши различных **инбредных** линий имеют разную степень агрессивности, определяющей иерархию в сообществе этих животных. Так, например, из этих линий мышей мыши линии C57BL/10 (черные) имеют наибольшую тенденцию занимать преобладающее положение, затем идут мыши линии СЗН (**зонарно-серые**) и наиболее подчиненными оказываются мыши линии BALB (белые).

Однако, несмотря на ясную роль генотипа, определяющую структуру сообщества у мышей, выяснилась и большая роль условий воспитания для степени агрессивности каждой мыши. Оказалось, что мыши легко подчиняемых линий при изолированном воспитании делаются более агрессивными и начинают подчинять мышей тех линий, которые воспитывались в сообществе. Однако если мышь из малоагрессивной линии воспитывается вместе с мышами агрессивной линии, ее агрессивность повышается. Помещенная затем в сообщество малоагрессивных мышей, она займет высокое место в иерархии подчинения.

Большую роль в формировании иерархической структуры сообщества в семействе хищных оказывает генотип. Исследования, проведенные Павловским и Скоттом, показали, что степень выраженности преобладания у собак определяется генотипом и чрезвычайно различна среди разных пород. Это различие выступает в яркой степени начиная с **11-недельного** возраста. Наиболее ясное преобладание (особенно самцов над самками) обнаружено у африканских охотничьих собак (бейсенджи) и фокстерьеров. У бигль и коккер-спаниелей это преобладание носит весьма стертый характер (рис. 4). Резко выраженная иерархия поведения в сообществе собак делает чрезвычайно затруднительным вступление в это сообщество новых особей. Слабо выраженная иерархия поведения у бигль и спаниелей является, по мнению авторов, результатом длительного искусственного отбора, при котором выбраковывались наиболее агрессивные особи, не дававшие возможности включения в стаю новых собак. Резкая **выра-**

женность иерархии в сообществе семейства собачьих наблюдается у диких видов, например у волков и у наименее одомашненных пород собак, и имеет большое биологическое значение в борьбе за территорию обитания.

Так, в эскимосских поселках образуется несколько сообществ лаек. Щенки, как правило, могут безнаказанно ходить по всему поселку. Однако после наступления половой зрелости, когда они начинают спариваться, каждая собака примыкает к какому-либо сообществу и после этого загрызается, если заходит на территорию, занимаемую другим сообществом (Тинберген).

У диких животных обычно образуется сообщество, состоящее из различного числа членов. Это может быть семейство или стадо, не связанное непосредственным родством. Одна из основных причин, определяющая образование таких сообществ, это защита занимаемой территории от проникновения на нее членов других сообществ. Число особей, входящих в сообщество, в значительной степени определяется генотипом, как это было показано в работе Леопольда на индюках. Оказалось, что дикие индейки образуют более мелкие стаи, чем особи гибридной популяции.

Таким образом, генотипически обусловленная агрессивность по отношению к особям своего вида имеет биологическое значение. Во-первых, она способствует образованию физиологически изолированных групп биотипов, что является важнейшим условием видообразования. Во-вторых, **создавая** иерархическую систему поведения, агрессивность ставит наиболее слабых особей в наименее выгодные условия для размножения, что благоприятствует отрицательному отбору наименее приспособленных особей. И **наконец**, в-третьих, агрессивность по отношению к особям своего вида **приводит**, как это было в яркой форме **показано** К. Лоренцом на примере борьбы за существование, **осуществляемой** среди рыб коралловых рифов, к равномерному распределению особей одного и того же вида по всей территории обитания, что обуславливает ее наиболее рациональное использование.

Таким образом, специфика действия генов сводится к тому, что они не только играют важнейшую роль в формировании поведения отдельной особи, но и в значительной степени определяют взаимоотношения животных в пределах отдельных сообществ, оказывая тем самым влияние на формирование структуры популяции и ход эволюционного процесса.

Применение генетических методов для изучения физиологических механизмов, лежащих в основе патологических нарушений высшей нервной деятельности, ясно видно по интенсивному изучению во многих странах мира наследственных заболеваний нервной системы у животных.

Наиболее широко изучаемой генетической моделью болезни нервной системы является экспериментальная эпилепсия грызунов. В 1907 г. была обнаружена мутация у кроликов породы венские белые, у которых эпилептические припадки развивались при действии различных неспецифических внешних раздражителей. Нахтсхейм путем инбридинга **добился** появления припадков у 75% кроликов своей линии. Он пришел к выводу, что предрасположенность к судорожным припадкам определяет-

ся одним **рецессивным** геном. Однако на наследственное осуществление этой особенности поведения оказывают тормозящее влияние несколько модификаторов. Линия кроликов Нахтсхейма погибла во время второй мировой войны.

В настоящее время выведена линия, в которой почти 100% особей отвечают судорожными припадками в ответ на действие сильных звуковых раздражителей.

Широкое распространение в качестве экспериментальной модели эпилепсии получили судорожные припадки мышей и крыс. Вит и Холл исследовали генетику судорожных припадков (так называемой аудиогенной или рефлекторной эпилепсии) у мышей, получаемых действием звукового раздражителя (обычно используется звук электрического звонка силой 100-120 Дб). Авторы производили скрещивание двух **инбредных** линий: C57 BL, у которых в ответ на звуковое раздражение судорожные припадки развиваются в 5% случаев, с линией DBA, у которых припадки развиваются у 95% особей. Они пришли к выводу о том, что повышенная предрасположенность к судорожным припадкам определяется одним доминантным геном. Однако последующие исследования, проведенные на тех же линиях мышей, не подтвердили монофакториальной картины исследования. Гинзбург и Старбук-Миллер в результате своих многолетних наследований приходят к выводу, что сходное фенотипическое выражение судорожных припадков, наблюдаемое в разных сублиниях мышей (C57 BL/6 и C57 **BL/10**, DBA/1 и DBA/2), имеет разную генетическую основу. Наиболее вероятно, что "чувствительные" к судорожным припадкам сублинии DBA имеют генетическую формулу AABV, а малочувствительные сублинии C57 BL имеют два рецессивных аллеля aавv. Каждый из этих генов расположен в разных аутосомах. Наиболее вероятное различие в степени доминирования и соотношения чувствительных и нечувствительных особей в F₂ и обратных скрещиваниях объясняется различием каждой из использованных линий по ряду генов модификаторов.

Физиологические исследования, проведенные параллельно с генетическим анализом, показали, что предрасположенность к эпилептическим припадкам у мышей связана с их общей предрасположенностью к действию **стресс-факторов**¹. Особенно большое значение при этом, по-видимому, имеют окислительно-фосфорилирующие механизмы, которые различны у исследованных линий мышей.

Фенотипическое появление и выражение судорожной готовности мышей находятся под большим влиянием различных внешних факторов. Ярким примером такого влияния является увеличение судорожной готовности мышей линии DBA/1 и их гибридов, полученных от скрещивания с мышами C57 BL при действии очень небольших доз радия. Мыши, которые с момента рождения в течение месяца подвергались хроничес-

¹Под стресс-факторами понимаются различные неспецифические раздражители, которые приводят к глубоким нарушениям регуляторных механизмов организма.

кой экспозиции гамма-лучей (общая доза 0,14 рад), оказались **повышенно** чувствительными к действию звукового раздражителя.

Изменение общего фона радиации оказывает также влияние на чувствительность мышей к действию звукового раздражителя. С мая по октябрь 1957 г. у мышей линии DBA/1 в F₁, полученного от скрещивания с C57 BL, Старбук-Миллер обнаружила значительное увеличение числа судорожных припадков при звуковой экспозиции. По данным комиссии по атомной энергии, этот период совпал с повышением общего уровня радиации в Америке.

Развитие судорожных припадков у крыс под влиянием звукового раздражителя обусловлено также генотипически. В популяции лабораторных крыс и линии крыс Уистар около 10–15% особей дают судорожные припадки в ответ на звуковой раздражитель (звонок 100–120 Дб).

В результате селекции нам удалось получить линию крыс, дающих судорожные припадки при звуковой экспозиции у 98-99% особей. Несмотря на ясную генотипическую детерминированность этой патологической реакции крыс, точная картина ее наследования неясна. Опубликованные различными авторами данные противоречивы. Полученные нами с Л.Н. Молодкиной данные указывают лишь на очевидное неполное доминирование повышенной чувствительности крыс к действию звуковых раздражителей. При скрещивании крыс нашей линии с нечувствительными неселекционированными крысами и крысами линии Уистар в первом поколении оказалось чувствительных особей 93 (69,9%), нечувствительных 40 (30,1%).

На основании характера расщепления в последующих поколениях пока трудно сделать вывод о количестве наследственных факторов, контролирующих развитие данной патологии. Однако в сложном комплексе реакции крыс на звуковой раздражитель удалось выделить более просто наследуемые особенности нервной деятельности. Таким свойством оказалось затажное возбуждение. Оно выражается в том, что крыса после нескольких минут (по нашему стандарту 8) звуковой экспозиции, несмотря на выключение раздражителя, продолжает находиться в состоянии сильного двигательного возбуждения, длящегося иногда десятки минут (рис. 4). Это свойство в яркой форме было обнаружено у одного самца нашей чувствительной линии. В результате селекции и инбридинга эта особенность нервной деятельности была закреплена. Затажное возбуждение оказалось рецессивным признаком по отношению к отсутствию этого функционального свойства нервной деятельности: все 68 чувствительных к звуковому раздражителю гибридов F₁, полученных от скрещивания крыс нашей линии с неселекционированными крысами и крысами линии Уистар, у которых это свойство отсутствует, оказались без затажного возбуждения. При обратном скрещивании F₁ с линейными крысами, обладающими затажным возбуждением, из 93 чувствительных к звуковому раздражителю особей 70 оказались без затажного возбуждения и 23 - с затажным. Это расщепление согласуется с гипотезой о том, что затажное возбуждение обуславливается двумя рецессивными генами. При этом ожидаемое расщепление

должно быть **69**, 75:23, 25. Однако при скрещивании между собой крыс с затажным возбуждением, полученных от этого скрещивания, наряду с крысами, обладающими затажным возбуждением, рождаются и особи без него. Это указывает на то, что анализируемый признак контролируется более сложно, чем двумя рецессивными генами, проявляющимися в 100% случаев. Выведение высокочувствительной к звуковому раздражению линии крыс, обладающих затажным **возбуждением**, явилось важнейшим шагом для возможности проведения патофизиологических исследований. У крыс нашей линии, помимо эпилептических припадков, развивается целый ряд патологий: важнейшие из них касаются сердечно-сосудистой системы - это смерть от кровоизлияний в головной мозг, изменение кровяного давления, функциональные нарушения (аритмии) сердечной деятельности и др. Основной причиной развития всех этих патологий является возбуждение мозга под влиянием действия звукового раздражителя. Генотипическая детерминированность порога возбуждения и силы защитно-тормозных процессов, с одной стороны, и функциональное состояние нервных центров, зависящее от ряда внешних факторов, - с другой, определяют картину развивающегося возбуждения. Однако, несмотря на множественность факторов, принимающих участие в развитии данной патологии, относительно простые отношения между процессом возбуждения и торможения определяют все многообразие наблюдаемых стадий этого процесса. Эти отношения, как было показано Савиновым, Крушинским, Флессом и Валлерштейн, очевидно, сводятся к тому, что возбуждение в течение времени действия звукового раздражителя растет, приближаясь к кривой, имеющей линейный характер, а тормозной процесс, ограничивающий это возбуждение, растет по экспоненте.

Исследованиями, проводимыми по генетике поведения, установлен ряд фактов.

Во-первых, показано, что многие акты поведения контролируются небольшим числом генов, наследуясь по законам Менделя. В результате комбинации независимо наследуемых актов поведения формируются более **сложные**, целостные в своем проявлении и выражении формы поведения, которые могут быть расчленены как генетическими, так и физиологическими методами. В то же время сложный морфофизиологический комплекс, как, например, **одомашненность**, может обуславливаться отбором небольшого (даже одного) числа генов, оказывающих **плейотропный** эффект на поведение и морфологические признаки.

Во-вторых, генный контроль поведения осуществляется на самых различных уровнях организации. Найдены различия в поведении, которые контролируются генами, действующими на клеточном уровне, генами, контролирующими биохимические и физиологические процессы, лежащие в основе разных типов поведения, и, наконец, **генами**, действующими на поведенческом уровне, определяя тем самым разную структуру популяции. С выяснением той роли, которую играют генотипические

факторы, контролирующие поведение в формировании отдельных изолированных микроботипов в популяции, и установлением роли генотипических факторов в разных типах активности открывается новое направление в изучении роли генетики в эволюции и биогеоценологии.

В-третьих, наследственное осуществление реакций поведения находится в чрезвычайно большой зависимости от индивидуального опыта. Сходные по своему внешнему проявлению акты поведения могут обуславливаться различными причинами. В одних случаях они формируются под ведущим влиянием врожденных факторов, в других - под ведущим влиянием индивидуального опыта. Трудность в разграничении без специального генотипического анализа наследственной и ненаследственной изменчивости поведения и возможность передачи путем подражания определенных традиций от поколения к поколению издавна создавали условия для необоснованных допущений прямого наследования индивидуально приобретенных навыков.

В-четвертых, установлена генотипическая обусловленность патологических реакций нервной деятельности, сходных с болезнями человека. Обнаруживаются определенные генотипически обусловленные сдвиги в общих биохимических и физиологических системах, которые могут лежать в основе широкого круга патологических реакций организма. Это открывает возможность для изучения в модельных опытах на животных с определенным генотипом биохимических и физиологических механизмов, лежащих в основе развития ряда патологий, с которыми встречается клиника.

Нет никакого сомнения в том, что сближение генетики и физиологии высшей нервной деятельности не только обогатит обе эти науки, но и окажет большое влияние на ряд других разделов биологии.

НЕКОТОРЫЕ АКТУАЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ ПОВЕДЕНИЯ*

ВВЕДЕНИЕ

Биология развития поведения как научная дисциплина начала развиваться на рубеже XIX и XX вв. Наиболее существенные исследования в этом направлении выполнены Когхиллом (Coghill, 1929), работавшим на амблистомах. Когхилл приходит к ряду принципиальных положений, важных для эмбриологии, физиологии и науки о поведении. Основной вывод, который он делает, сформулирован следующим образом: тип поведения в процессе индивидуального развития с самого начала охватывает полностью все животное; частные типы поведения, формирующиеся в процессе онтогенеза, всегда остаются в подчинении у организма как целого. Из этого положения делается вывод, что элементар-

ной единицей поведения является общий интегрированный, спонтанно проявляющийся тип поведения, а специфические реакции, к которым относятся рефлексы, надо считать частным проявлением целостного типа поведения. Экспериментальные исследования и обобщения, сделанные Когхиллом, оказали существенное влияние на направление изучения поведения на Западе. Его представления о формировании поведения в значительной степени перекликаются с идеями школы **гештальт-психологов**, сформировавшейся в 20-х годах в Германии.

Идея, высказанная Когхиллом, о том, что общий тип поведения, который он рассматривает в качестве элементарной функциональной единицы, имеет спонтанную природу, принимается большинством современных исследователей. Спонтанность инстинктивных поведенческих актов является основным положением этологов (Lorenz, 1935, 1937; Tinbergen, 1942, 1951; Eibl-Eibesfeldt, 1967; Hinde, 1970; и др.).

Исследования, проведенные современными физиологическими методами, подтверждают положение Когхилла о том, что спонтанная активность является наиболее существенной и элементарной характеристикой эмбрионов, "они активны еще до того, как станут реактивными" (Hamburger, 1971).

Проведено множество исследований по изучению онтогенеза сенсорных функций на птицах и млекопитающих, показавших большое различие во времени созревания отдельных **рецепторных** систем у разных таксономических групп животных (Vолохов, 1968; Scherrer, 1968; Gottlieb, 1971; и др.).

П.К. Анохин (1968) поднял вопрос о роли гетерохронии отдельных функциональных систем в онтогенезе. Согласно данным его школы, те системы, которые будут иметь адаптивное значение у новорожденного детеныша, претерпевают в эмбриогенезе ускоренное развитие. Как справедливо указывает **Готтлиб**, концепция Анохина о системогенезе вносит определенную поправку в представление о гомохронии сенсорных систем в онтогенезе. Системогенез, или феномен гетерохронии, является частной приспособительной реакцией вида, которая нарушает общий процесс гомохронии, характерный для развития сенсорных систем в течение эмбрионального развития.

Исследование в онтогенезе времени созревания сенсорных систем пока не внесло ничего принципиально нового в фундаментальную концепцию Когхилла. Особенно важны для общей концепции биологии развития поведения его представления о том, что общий тип первичного нервного механизма поведения заложен уже до того, как созрели сенсорные системы. Эти представления, которые в **какой-то** мере перекликаются с современными физиолого-генетическими данными, в значительной степени противоречат представлениям американской школы **бихевиористов**, которые недооценивают роль врожденных компонентов в формировании поведения.

Важной проблемой биологии развития поведения является вопрос роста нейронов. Когхилл придавал исключительно большое значение росту нейронов в процессе онтогенеза. При исследовании ранних ста-

*Проблемы экспериментальной биологии. М.: Наука, 1977. С. 311–330.

дий развития амблистомы было обнаружено, что центральные механизмы, лежащие в основе выполнения поведенческого акта, развиты значительно выше, чем это необходимо для осуществления эффекторной деятельности. В процессе развития центральных механизмов, по мнению Когхилла, лежит переизбыточность роста нейронов. Переизбыточность роста нейронов, **согласно** его мнению, обуславливает возможность образования условных рефлексов и установки их на будущее.

Вопрос о значении роста **аксодендритных** разветвлений нейрона для поведения поднимался рядом ведущих морфологов и физиологов (Бериташвили, 1969; Поляков, 1973). Согласно мнению И.С. Бериташвили и Г.И. Полякова, рост концевых нейронных разветвлений может лежать в основе запечатления событий, воспринимаемых организмом в процессе индивидуальной жизни. Значение роста нейронных разветвлений для осуществления поведенческих актов взрослого организма надо считать на сегодняшний день все еще гипотетическим.

За последние годы в связи с успехами, достигнутыми в области изучения генетики и молекулярной биологии, с одной стороны, и все нарастающим познанием закономерностей поведения животных - с другой, биология развития поведения становится одной из весьма актуальных дисциплин, в которой теснейшим образом начинают переплетаться проблемы генетики, молекулярной биологии, онтогенеза, физиологии и этологии.

Задачей настоящей работы является рассмотрение некоторых аспектов биологии развития инстинктов, обучаемости, рассудочной деятельности.

ИНСТИНКТЫ

Наиболее характерной особенностью инстинктов является выполнение животным определенных стереотипных действий, которые имеют адаптивное значение. Эти действия выполняются спонтанно или в ответ на специфические внешние раздражители. В одних случаях инстинктивная реакция осуществляется **только** в ответ на строго специфические (ключевые) **раздражители**, в других случаях - на те раздражители, с которыми животные (и, видимо, человек) встретились в определенный период своего индивидуального развития.

В настоящее время едва ли правильно использовать термины "врожденные" или "наследственно обусловленные" для характеристики актов поведения, которые могут быть отнесены к инстинктам. Генетические факторы контролируют любые акты поведения. Условные рефлексы, которые часто характеризуются термином "индивидуально приобретенные", могут формироваться только на основе определенной врожденной структурной организации животного. Совершенно очевидно, что у тутового шелкопряда на стадии имаго невозможно выработать пищевой условный рефлекс, но он легко вырабатывается у всех животных, у которых имеется пищевой рефлекс.

Рассматривая вопрос о противопоставлении наследственности и среды, отмечая, что этот вопрос снят в своей "качественной" постановке,

Б.Л. **Астауров**(1971) писал, что эта проблема перестала быть областью домыслов, а стала предметом точных наук. Принципиальное решение вопроса одно: и наследственность и среда. Однако удельный вес каждого из них при формировании разных признаков может быть очень разным и доступен количественной оценке.

Роль генотипических и внешних факторов в формировании поведения должна рассматриваться с позиций понятия о норме реакции. Норма реакции является генотипически обусловленной реакцией организма на все многообразие внешних условий. Она выражается совокупностью фенотипов, которые формируются под влиянием внешних условий. Норма реакции характеризуется генотипически обусловленной шириной своего действия.

Различные акты поведения имеют различную широту нормы реакции. Видимо, можно сказать, что норма реакции инстинктов уже, чем норма реакции других форм поведения. Однако и среди актов поведения, которые подходят под определение инстинктов, встречаются такие, которые имеют в течение своего онтогенеза весьма широкую норму реакции. Это различие норм реакций детально изучено этологами.

Примером инстинктивного поведения с узкой нормой реакции является формирование песни у многих видов примитивно поющих птиц. А.Н. **Промптов** (1944) нашел, что у зеленушек (*Chloris choris* L.) овсянок обыкновенных (*Emberiza citrinella* L.), лесных коньков (*Anthus trivialis* L.), пеночек-трещоток (*Phylloscopus sibilator* Bechst.), пеночек-теньков (*Phylloscopus collybitus*) нормальное формирование песни происходит без всякого влияния со стороны "учителя". Их песнь слагается несмотря на то, что в течение своего **индивидуального** развития они никогда не слышали самцов своего вида. Однако у большинства видов птиц их норма реакции шире: нормальная песнь не может сложиться без имитации песни взрослых самцов своего вида. У выкормышей, выросших в изоляции от птиц, формируется абортивное пение, иногда весьма отличающееся от песни особей своего вида. Для формирования нормальной песни необходимо, чтобы птенец с первых дней вылупления имел возможность слышать поющего неподалеку самца. Стереотипно **повторяющиеся** близости звуки песни и голоса других птиц молодой птенец быстро включает в свое щебетание и **строит** из них свой индивидуальный своеобразный напев. При отсутствии же в окружающей среде поющих самцов ювенильное щебетание сохраняется очень долго, по наблюдению А.П. Промптова, до трех лет.

К настоящему времени произведен детальный анализ формирования пения разных видов птиц с использованием спектрографического метода. Результаты этих исследований обобщены в ряде сводок (Thorpe, 1954, 1958; Hinde, 1970; Marler, **Mundinger**, 1971; (Davis, 1973).

Исследования формирования пения птиц неразрывно связано с широкой проблемой - формированием в процессе индивидуального развития системы сигнализации у животных. При невероятном многообразии способов посылки и приема сигналов как при внутривидовых, так и межвидовых отношениях (**Bukhardt et al.**, 1966; **Eibl-Eibesfeldt**, 1967;

Wickler, 1971) едва ли возможно дать какое-либо обобщение о закономерности формирования системы сигнализации в животном мире. Практически все исследования в этом направлении сводятся в основном к выяснению относительной роли генотипических и внешних факторов в формировании той или другой системы сигнализации у разных видов животных и к выяснению того чувствительного периода, в котором внешние факторы детерминируют ее формирование в онтогенезе. В сущности все эти работы проводятся в основном, в плане изучения норм реакции отдельных систем сигнализаций.

Важнейшим шагом в изучении биологии развития инстинктов явились работы Лоренца (Lorenz, 1935, 1937) и Тинбергена (Tinbergen, 1951), связанные с исследованием формирования общественных отношений у животных. Здесь в чрезвычайно яркой форме выступило детерминирующее влияние на все последующее поведение детеныша - его первые встречи с особями своего вида, а при изолированном воспитании - с животными других видов и даже неживыми двигающимися моделями. В этих первых встречах на всю жизнь определяется групповая принадлежность животного. Так, например, если утенок королинской утки (*Anas sponosa* L.) сразу после своего **вылупления** увидел утку другого вида, например кряковую (*Anas platyrhynchos*), то он будет реагировать на нее как на свою мать. При этом, когда он достигнет половой зрелости, его половая реакция будет направлена только на кряковую утку. На особей своего вида он не будет реагировать как на половых партнеров. Даже **цыпленок**, выведенный под уткой, после своего полового созревания выбирает сообщество уток, а не кур. Явление установления общественных отношений в процессе постнатального онтогенеза может быть определено на русском языке термином **"запечатление"** (**"Prägung"**, **"Imprinting"**).

Правомерность введения специального термина для обозначения раннего обучения (запечатления) широко дискутировалась. В процессе обсуждения выявилась необходимость его сохранения, и этот термин сохранился для описания важнейшего феномена биологии развития поведения (Bateson, 1973).

Наиболее характерным свойством процесса запечатления, отличающим его от обучения, является то, что запечатление возможно только в очень короткий период раннего постнатального онтогенеза. После прохождения этого периода запечатление уже невозможно.

Специфической особенностью запечатления, отличающей его от обучения, является то, что оно осуществляется на всю жизнь и не угасает. Обучение же со временем может угаснуть.

Весьма важным фактором в формировании поведения, помимо имитации и запечатления, является ознакомление животного в процессе постнатального онтогенеза с многообразием внешнего мира.

В начале 30-х годов по инициативе И.П. Павлова был поставлен опыт по изучению влияния изолированного воспитания щенят на их поведение. В этом эксперименте, проведенном **Выржиковским** и **Майоровым** (1933), щенки были разделены на две группы: одна воспитывалась на полной свободе, другая в изоляции; щенки этой группы имели возмож-

ность к общению только друг с другом и обслуживающим персоналом. При таком воспитании они резко отличались по поведению от собак, воспитанных на свободе. Собаки, воспитанные в изоляции, были чрезвычайно трусливыми, их пассивно-оборонительное поведение сохранялось в течение всей жизни. Указанные опыты были в дальнейшем подтверждены на значительном числе собак Скоттом и Фаллером (Scott, Fuller, 1965). И.П. Павлов (1949) придавал очень большое значение многообразию той среды, в которой воспитываются не только животные, но и люди.

Большую роль в формировании поведения играют генотипические факторы. Изучение роли генотипических факторов в формировании оборонительного поведения собак было проведено Л.В. Крушинским (1938, 1946, 1960), Торне (Thome, 1944) и Витни (Whitney, 1959). Эти исследования показали, что развитие оборонительного поведения находится под несомненным контролем генотипа.

Наследуется не оборонительная реакция как **таковая**, а лишь определенная норма реакции организма на окружающие условия. Малообогатенная среда является важнейшим условием для формирования трусости, а обогатенная среда - для формирования агрессивного поведения. Генотипические различия обуславливают разную норму реакции в формировании оборонительного поведения. На примере формирования оборонительного поведения видно, как трудно определить в терминах, используемых физиологами и зоопсихологами, к какой из групп поведения - индивидуально приобретенной или врожденной (инстинктивной) - надо отнести оборонительные реакции. Поэтому нами введено понятие унитарных реакций поведения (Крушинский, 1948). Под последними мы понимаем единые, целостные акты поведения, в которых интегрированы врожденные (нормы реакции) и индивидуально приобретенные компоненты поведения.

Введением понятия унитарной реакции поведения вся гамма актов деятельности животных, каждый из которых формируется при различном сочетании врожденных и индивидуально приобретенных компонентов, охватывается общим термином.

Важное направление в изучении формирования реакций поведения и некоторых физиологических функций организма проводится **Д.К. Беляевым** на серебристо-черных лисицах. Оборонительные реакции этих животных формируются под ясным контролем генотипа и условий воспитания (Беляев, Трут, 1964). Обнаружено, что у зверей спокойного поведения, не проявляющих агрессивности или трусости, воспроизводительная функция в сезон размножения наступает раньше, а плодовитость у них **выше**, чем у трусливых и особенно агрессивных животных. Кроме того, выяснилось, что селекция, ведущая на **приручаемость** лисиц к человеку и к условиям их клеточного содержания, привела к сдвигу в наступлении течки в сезоне размножения. У наиболее ручных лисиц течка наступала раньше, чем у неселектируемого на **"приручаемость"** поголовья. У наиболее ручных лисиц зафиксированы отчетливые признаки половой активности осенью - вне сезона размножения. Эти

данные позволили Д.К. Беляеву (1962) обосновать представление о том, что наследственное преобразование функции от **моноэстричности** к диэстричности осуществляется при участии функциональной активности мозга.

Вероятнее всего, что ведущую роль при этом играет гипоталамус, который непосредственно связан с оборонительным поведением и воспроизводительной функцией. Можно предположить, что у спокойных животных в процессе их индивидуального развития гипоталамические центры, связанные с воспроизводительной функцией, не затормаживаются связанными с оборонительным поведением центрами, которые постоянно находятся в состоянии повышенной возбудимости.

Исследования Д.К. Беляева вскрывают сложную систему корреляционных отношений, реализующихся в процессе индивидуального развития у животных. При этом факторы поведения играют чрезвычайно существенную, а возможно, и ведущую роль. Подводя итог сказанному о закономерностях формирования в процессе индивидуального развития инстинктивных актов поведения, можно высказать несколько соображений.

Во-первых, несмотря на то что инстинкты характеризуются большой шаблонностью в своем выражении, они тем не менее формируются под очень сильным влиянием тех условий, в которых находилось животное в период своего индивидуального развития.

Во-вторых, можно, видимо, выделить три основных пути, по которым идет формирование инстинктивных актов поведения.

1. Подражание особям своего вида, а иногда животным других видов. Несомненно, подражание в формировании инстинктов является одной из форм установления определенных типов традиций, передающихся от поколения к поколению у животных.

2. Запечатление — своеобразная форма образования общественных отношений у животных, в основе которой лежит, видимо, образование жестких структурных контактных соединений между нейронами, которые сохраняются в течение всей жизни.

3. Угашение боязни многообразия раздражителей внешней среды и, наоборот, развитие определенных компонентов инстинктивного поведения под влиянием **средовых** факторов. Наиболее существенные изменения характера выражения видоспецифических инстинктивных актов наблюдаются в ювенильном периоде индивидуального развития особи.

ОБУЧАЕМОСТЬ

При рассмотрении биологии развития обучаемости нужно ясно представлять себе, что формирование способностей к обучаемости является функцией ряда органов и функций организма как целого. Можно выделить по крайней мере три фактора, которые оказывают существеннейшее влияние на процесс обучаемости.

Во-первых, созревание самой нервной системы. В этом случае особенно большое влияние оказывает процесс миелинизации отростков нейронов, который продолжается и в постнатальном периоде.

Во-вторых, развитие той врожденной (инстинктивной) основы, на базе которой формируется обучение.

В-третьих, формирование типологических особенностей нервной системы (соотношение процессов возбуждения и торможения), которые, в свою очередь, находятся в большой зависимости от ряда гормональных и гуморальных факторов.

Поскольку собака является классическим объектом изучения условно-рефлекторной деятельности, мы рассмотрим кратко вопрос о созревании центральной нервной системы только у семейства собачьих. Процесс миелинизации ЦНС протекает в постнатальном периоде развития этих животных в два этапа (Фох, 1971). В течение первого этапа (от рождения до 3-недельного возраста) происходит градуальное увеличение содержания миелина в спинном мозге (особенно в его шейном отделе). Затем идет миелинизация подкорковых структур.

Процесс миелинизации разных отделов новой коры не осуществляется синхронно. Наиболее рано (в возрасте 4 недель) начинается миелинизация сомато-сенсорной области; в шестинедельном возрасте она распространяется на другие области коры, такие, как зрительная и слуховая. Процесс миелинизации лобной области имеет наиболее градуальный характер. Несмотря на то что миелин обнаруживается во всех областях коры у 10-недельных щенков, тем не менее его количественное увеличение продолжается до начала периода полового созревания, т.е. приблизительно до 9-месячного возраста.

Ряд исследований, проведенных по изучению биохимического состава мозга и его метаболизма, дают дополнительные данные о сроках созревания мозга собак. Уровень содержания РНК и ДНК (Mandel et al., 1962), так же как уровень содержания аминокислот (Dravid et al., 1965), достигает стабильности состояния к 5-недельному возрасту.

С процессом морфо-биохимического созревания коррелирует и созревание поведения щенят. Щенок достигает определенной степени созревания к 4 неделям постнатального развития, хотя к этому возрасту у него еще недостаточно развита способность к удержанию равновесия в той степени, в которой это осуществляется у взрослых собак.

В возрасте 3,5–4 недель у щенков начинают устанавливаться общественные отношения с окружающими собаками и человеком (Skott, Fuller, 1965; Фох, 1971). Однако **внутригрупповые** иерархические отношения складываются в окончательном виде в возрасте 52 недель (Pawlowski, Scott, 1956).

Условные рефлексы, согласно данным А.А. Волохова (1959), могут начать образовываться еще в неонатальном периоде жизни щенка (обонятельные, вкусовые, тактильные и вестибулярные), однако условные рефлексы на дистантные раздражители (зрительные и слуховые) не образуются в течение первого месяца жизни щенка.

Сложные условные рефлексы, связанные со зрительным восприятием глубины или с различением четности и нечетности в подаче условно-рефлекторного раздражителя, могут быть образованы лишь после 4-6-недельного возраста щенка (Фох, Spence, 1969).

Приведенные данные указывают на очевидную зависимость способности к образованию **условнорефлекторных** связей от морфофизиологического процесса созревания в онтогенезе центральной нервной системы, которая продолжает развиваться после рождения.

Зависимость обучаемости от генотипических факторов и условий воспитания животного показана в работе Хендерсона (Henderson, 1970), выполненной на линейных мышах. Использование метода диаллельного анализа не дало возможности выявить различия в успехе выработки двигательного навыка мышами различного генотипа, **содержавшимися** в стандартных лабораторных условиях. Однако это различие ясно обнаружилось на мышах, воспитанных в обогащенной среде ($p < 0,001$). Таким образом, генетический анализ, выполненный методом диаллельного скрещивания, показал, что ограниченные условия содержания популяции не выявляют роли генетических факторов в выработке навыка добывания пищи, однако это различие ясно выступает у животных, воспитанных в обогащенной среде.

Дальнейшее исследование (Henderson, 1973) **показало**, что у мышей, выращенных в обогащенной среде, наблюдается тенденция к увеличению размера мозга по сравнению с мышами, выращенными в стандартных условиях клеточного содержания.

Изучение проблемы обучаемости производилось в школе И.П. Павлова в свете его учения о типологических особенностях высшей нервной деятельности.

Мы остановимся только на одном из параметров, определяющем типологические особенности поведения собак, - степени выраженности силы нервной **деятельности**. Нами (**Крушинский**, 1947) было проведено исследование на собаках Института эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности имени И.П. Павлова (Колтуши) о роли некоторых факторов в формировании степени силы нервной системы. Проведенный анализ, выполненный на 38 потомках, полученных в 10 пометах от скрещивания собак, обладающих разной силы нервной системой, дает некоторое основание считать, что генотипические факторы играют роль в наследственной обусловленности типологических свойств (сила - слабость) нервной системы (коэффициент корреляции между братьями и сестрами $+0,34 \pm 0,10$).

Определенное влияние на степень силы нервной деятельности оказывает пол животного. Нервная система самцов оказалась сильнее, чем у самок ($p < 0,05$). Однако по степени выраженности трусости собаки разного пола исследованной популяции существенно не различались.

Типологические особенности свойств высшей нервной деятельности начинают формироваться у животных в раннем постнатальном периоде онтогенеза. Однако стабильного состояния они достигают в тот период, когда основные морфологические и биохимические процессы в коре мозга достигают уровня, характерного для взрослых животных (Образцова, 1964).

В настоящее время И.В. Равич-Церба (1974) с сотрудниками показали участие генотипа в формировании основных свойств нервной системы

человека. Проводится работа по сравнению моно- и **дизиготных** близнецов. Исследование показало, что наблюдаются статистически достоверные различия между моно- и **дизиготными** близнецами. Влияние генотипа на свойства нервной системы наиболее отчетливо обнаруживается в раннем школьном возрасте (9-10 лет) и у взрослых близнецов (35-50 лет). В подростковом возрасте (13-16 лет) различия между моно- и дизиготными близнецами оказываются менее четкими.

Подводя итог изложенному о биологии развития способности к обучению у животных, можно, **видимо**, сказать, что фактический материал по этой проблеме собирается пока в основном под углом зрения относительной роли генотипических и **средовых** факторов.

Биология развития человека является особой областью, в которой накоплен огромный материал. Специфическим фактором в возрастной психологии человека является общение ребенка при помощи речи. Наличие речи дает возможность ребенку получать колоссальную информацию как о материальных, так и об абстрактных понятиях действительности. Однако, как ни велика роль речи для формирования психики ребенка, тем не менее с первых дней рождения, когда фактор речи еще не может оказывать существенного влияния на формирование его поведения, большую роль начинают играть условные рефлексы (Lipsitt, 1969).

Согласно данным Папоусека (Papoušek, 1969), еще в **довербальный** период развития ребенка информационный процесс играет большую роль в формировании его психики. Ребенок способен к анализу и систематизации получаемой информации, к улавливанию простейших структурных отношений, схем и законов окружающей среды, адаптируя свое поведение в соответствии с ними.

Этот уровень поведения ребенка изучается объективными методами и, несомненно, окажется, как на это указывает Папоусек, весьма важным аспектом исследования путей формирования поведения человека.

РАССУДОЧНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

Экспериментальное изучение рассудочной деятельности на животных практически только начинается. Несмотря на то, что Ч. Дарвин еще в 1871 г. с совершенной определенностью высказал свое мнение о том, что животные обладают "рассуждающей способностью"¹ и что разум человека явился результатом эволюционного развития этого свойства животных, тем не менее эта проблема изучалась очень медленно.

Начало экспериментального изучения этой проблемы надо отнести к исследованиям В. Колера (Köhler, 1921), проведенным в основном на шимпанзе, где было показано, что обезьяны обладают элементарной рассудочной деятельностью.

Исследования, проведенные Келером (Koehler, 1949, 1960), дали возможность оценить способность животных к оперированию числом опознавательных знаков, сигнализирующих пищевое подкрепление. Выяснилось, что среди птиц вороны (**Corvus corax**), а среди млекопитающих бел-

ки способны улавливать большее число опознавательных знаков, чем другие виды изучавшихся животных.

Исследование элементарной рассудочной деятельности в нашей лаборатории проводится с использованием двух типов логических задач, которые предлагаются животным (Крушинский, 1958, 1968, 1973а; Крушинский и др., 1968). Первый тип задач выявляет способность животных к экстраполяции. Под экстраполяцией мы понимаем поведенческий акт, связанный с вынесением известной функции на отрезке за его пределы. В опытах изучалась способность животных к экстраполяции пути перемещения пищевого раздражителя. Второй тип задач выявляет способность животных к оперированию размерностью фигур. Для решения этих задач животное должно **понять**, что объемная приманка может быть вложена только в объемную, но не плоскую фигуру.

Оценка по обоим параметрам, проведенная более чем на 1500 позвоночных животных, дала возможность построить сравнительные ряды. Наиболее высокие показатели по способности к решению предъявляемых задач оказались у обезьян (*Cercopithecus*, *Sebus*), которые без всякого предварительного опыта решают наиболее сложные варианты предлагавшихся задач (Дашевский, 1972). Близкие результаты оказались и у дельфинов (*Tursiops truncatus*); они также сразу решают сложные задачи (Крушинский и др., 1972). Хищные млекопитающие занимают более низкое место; зайцеобразные и грызуны показали относительно низкие результаты по их способности к решению предлагавшихся задач. Среди птиц высокие показатели по способности к решению предлагавшихся задач обнаружены у представителей семейства вороновых. Черепахи (*Emys orbicularis*) и ящерицы (*Lacerta viridis*) решали наиболее простой вариант экстраполяционной задачи (Стешенко, 1969; Очинская, 1971), однако решение усложненного варианта задачи в большинстве случаев было трудно для них.

Исследования, проводимые на рыбах (*Cyprinus carpio*, *Hemichromis bimaculatus*, *Carassius auratus*, *C. carassius*, *Phoxinus phoxinus*), показывают, что эти животные без длительного обучения не в состоянии решать даже самый простой вариант экстраполяционной задачи (Очинская, 1969; Астаурова, 1972).

Проводимое изучение элементарной рассудочной деятельности у животных с неизбежностью ставит вопрос о биологии развития и этой формы высшей нервной деятельности.

Первый вопрос, который встал перед нами, — это роль **генотипических** факторов в формировании элементарной рассудочной деятельности животных. Исследования, проводимые Л.М. Дьяковой (1972), показывают, что крысы лабораторных линий (КМ, Август, Вистар) не в состоянии решать простейший вариант экстраполяционной задачи. Точно также не могут ее решать и гибриды F₁. КМ X Август. Только несколько особей из лабораторных линий были в состоянии решать предлагаемую задачу. Дикие крысы (*Rattus norvegicus*) в подавляющем большинстве решали при первом предъявлении экстраполяционную задачу. Гибриды первого поколения между дикими и лабораторными крысами также решали эту задачу ($p < 0,001$).

Оролито-генотипических факторов в степени развития рассудочной деятельности у лисиц говорят данные, полученные М.Н. Сотской (1974). Все проведенные исследования показали, что красные лисицы (*Vulpes vulpes*) решают экстраполяционные задачи лучше, чем черно-серебристые (*Vulpes fulvus*) и мутантные вариации этого вида лисиц¹ — платиновые и грузинские ($p < 0,001$). Можно предположить, что семидесятилетнее разведение черно-серебристых лисиц в клеточных условиях привело в результате отсутствия естественного отбора по рассудочной деятельности к распаду тех генотипических констелляций, которые контролируют наиболее высокий уровень этой формы высшей нервной деятельности.

Рассудочная деятельность является формой высшей нервной деятельности, посредством которой без специального обучения возможно решение многообразных задач, характеризующихся определенной логической связью элементов, лежащих в их основе. Посредством рассудочной деятельности улавливаются те законы, которые связывают явления и предметы окружающей среды. Несомненно, рассудочная деятельность является одной из форм поведения, посредством которой животное может наиболее адекватно реагировать на постоянно меняющиеся условия окружающей среды.

Возникает очень серьезный вопрос: возможно ли формирование такого механизма мозга, который без специального предшествующего обучения способен на основе элементарного здравого смысла улавливать наиболее адекватные решения в новой ситуации?

Нами высказана гипотеза, которая описывает возможный вариант такого механизма мозга (Крушинский, 1974). Эта гипотеза может быть сформулирована в виде пяти основных положений.

Положение первое. В основе улавливания эмпирических законов, связывающих предметы и явления окружающего мира, лежит способность отдельных нейронов мозга избирательно реагировать на специфические свойства раздражителей.

Хьюбелом и Визелом (Hubel, Wiesel, 1964) одними из первых в зрительной коре кошек были обнаружены нейроны, реагирующие на специфическое положение раздражителя в пространстве. В настоящее время специфические реагирующие нейроны обнаружены в самых различных отделах мозга. Можно сказать, что мозг построен из элементарных единиц, которые выделяют простейшие характеристики пространства, времени и движения.

Положение второе. Специфичность реакции нейронов определяется разной активностью их генетического аппарата в процессе онтогенетической дифференциации клеток. К настоящему времени ряд исследований указывает на то, что функциональная активность нейронов и определенные формы поведения связаны с генетическим аппаратом (Whiting, 1932; Hotta Benzer, 1970; Ikeda, Kaplan, 1970 a, b; и др.). Например, показано, что циркадный ритм двигательной активности у дрозофил контро-

¹ Исследования (*Vulpes fulvus*) выполнены на животных питомника Института цитологии и генетики Сибирского филиала АН СССР.

лируется одним геном. Мутации одного гена в X-хромосоме привели к возникновению нескольких аллеломорфов. Мухи, гомозиготные (или **ге-мозиготные**) по этим **мутантным** генам, обладали разным **циркадным рит-мом двигательной** активности (Konopka, Benzer, 1971).

Положение третье. Переизбыточное число нейронов в мозге является необходимым условием для возможности восприятия всех многообразных деталей окружающей среды при улавливании тех законов, которые лежат в их основе. Большие размеры мозга являются также существенным условием, необходимым для упорядоченности его функций при рассудочной деятельности.

На необходимость наличия большого числа нервных элементов в мозге для осуществления процесса мышления неоднократно указывали многие исследователи (Вагнер, 1896; Северцов, 1922; Rensch, 1960). Однако успехи нейрофизиологии и генетики последних лет, о которых указывалось при изложении первого и второго положений, а также **некоторые** положения современной физики, дают возможность поставить по-новому вопрос о роли переизбыточного числа нейронов в процессе мышления (Крушинский, 1967, 1974).

Если физиологическая активность нейронов детерминирована генетически, то наиболее вероятный путь, по которому шла эволюция мозга у животных, обладающих рассудочной деятельностью, - это переизбыточность нейронов мозга.

Если для осуществления инстинктивного акта достаточно определенного количества нейронов с избирательной способностью к реакции на специфические раздражители, которые объединяются в определенные ядра, то для осуществления рассудочного акта такой механизм недостаточен. Ведь осуществление инстинктивных актов происходит, как правило, в ответ на небольшое число специфических (ключевых) раздражителей, рассудочный же акт выполняется как адаптивная форма высшей нервной деятельности по отношению к условиям внешней среды.

Путь, по которому шла эволюция нервной системы, обеспечивающий возможность образования любых форм условно-рефлекторной **деятельности**, в основе которой лежит перестройка реактивности нейронов под влиянием индивидуально приобретенного опыта, едва ли мог привести к формированию рассудочной деятельности. Ведь основным правилом образования условного рефлекса является необходимость сочетания во времени действия раздражителей, вызывающих проявление безусловно-рефлекторной реакции (инстинкта) и индифферентных раздражителей. Только после определенного числа сочетаний индифферентные раздражители приобретают свойства сигнализировать собой во времени и пространстве действие безусловно-рефлекторного раздражителя. Рассудочный акт поведения в отличие от условного рефлекса может осуществляться без всякого специального обучения.

На основании этого мы считаем, что для возможности осуществления рассудочной деятельности необходимым условием **является** наличие большого числа нейронов. С увеличением размеров мозга чрезвычайно увеличивается возможность к улавливанию всех деталей окружающей

среды. Мозг **человека**, состоящий приблизительно из 10^{10} нейронов, каждый из которых имеет многообразную систему контактных соединений, имеет практически безграничные возможности для восприятия и синтеза **всего** многообразия внешнего мира.

Вероятно, не случайно, что такие животные, как дельфины и обезьяны, которые оказались в наших исследованиях способными без всякого **предварительного** обучения к решению наиболее сложных вариантов **предлагавшихся** задач, обладают также весьма большим конечным мозгом.

Какой механизм мог лежать в основе того, что в **процессе** эволюции создался орган, который в своих возможностях решения сложнейших задач выходит далеко за пределы той необходимости, которая была у предков современного человека? Ведь наши далекие и близкие предки вынуждены были решать более простые задачи, чем это выпало на долю современного человека!

Оно, рассматривая генетические механизмы прогрессивной эволюции, и в том числе эволюцию интеллекта, проводит аналогию с переизбыточностью молекул антител, которая обеспечивает защиту организма против антигенов, даже не существующих в природе, а созданных человеком. Согласно его мнению, такая система возникла в результате генетической избыточности, обуславливаемой **дубликацией** генов. В процессе индивидуального развития в множественных копиях генов происходит дивергенция последовательностей **оснований**, которые возникают в результате накопления мутаций и внутренней рекомбинации. Таким образом, может возникнуть система, несущая огромный резерв переизбыточности, который может быть использован при действии тех агентов, с которыми предки существующих видов не встречались в течение своего филогенеза.

Сходный механизм можно представить и в отношении эволюции количества нейронов конечного мозга. Однако в этом случае, видимо, резерв переизбыточности нейронов, несущих множественные копии генов тех нервных элементов, которые осуществляли более примитивные функции, закреплялся естественным отбором. Эволюция, идущая по пути образования мозга с переизбыточным количеством нейронов, видимо, шла с ранних этапов филогенеза этого органа.

При решении любых логических задач правильность принятия решения является вероятностной. Животные, обладающие даже наиболее развитой рассудочной деятельностью, делают ошибки при принятии решения.

По существующим представлениям, физические процессы, в основе которых лежат дискретные **единицы**, происходят с тем большей упорядоченностью, чем большее число единиц принимает участие в данном процессе. Приложимость этого принципа к биологическим процессам, в частности к мышлению, была показана **Шредингером**. Он исходил из положения, что при восприятии мозгом структурной организации среды, процессы, происходящие в мозге, должны быть упорядоченными. Поэтому, чем большее число нейронов принимает участие в процессе мышления, тем большая вероятность в его упорядоченности.

Положение четвертое. Для восприятия отдельных структурных элементов среды и существующих между ними отношений, которые необходимы для решения каждой логической задачи, отдельные нейроны конечного мозга должны объединяться в функциональные констелляции. Такое объединение осуществляется системой контактов (аксодендритными разветвлениями) между нейронами мозга. Сопоставление степени сложности системы контактных соединений между нейронами конечного мозга животных с разной степенью развития их рассудочной деятельности показало четкое совпадение этого параметра развития мозга со степенью развития рассудочной деятельности в пределах классов позвоночных животных (Крушинский, 1970). Физиологическое значение образования функциональных констелляций между нейронами мозга было показано в ряде работ (Hebb, 1949; Ливанов, 1962; и др.)

Как ни велико значение числа нейронов и степени сложности контактных соединений между ними в процессе рассудочной деятельности, этими параметрами мозга, очевидно, можно объяснить только степень многообразия сенсорных возможностей мозга при выполнении рассудочного акта. Важнейшая функция в выполнении рассудочного акта должна принадлежать фактору отбора тех нейронных констелляций, которые лежат в основе наиболее полного улавливания структуры той среды, которая имеет биологическое значение в текущий момент.

Существеннейшим вопросом понимания механизма рассудочной деятельности является рассмотрение тех систем мозга, которые осуществляют отбор наиболее адекватных решений.

Положение пятое. Отбор функциональных констелляций нейронов, необходимых для решения логической задачи, осуществляется при участии сознания. Биологическая значимость решаемой задачи оценивается эмоциями. Сознание (conscious) мы отождествляем с ощущением. Потеря сознания ведет к потере ощущений.

Под сознанием мы понимаем ту функцию мозга, которая связана с восприятием текущих событий окружающей действительности. Это прежде всего сенсорная функция мозга. Сознание в физиологическом понимании не имеет ничего общего с общественным сознанием человека. Это то сознание, которое человек или животное теряют во время наркоза и которое возвращается после его прекращения. На основе сознания происходит синтез восприятия текущих событий в окружающей среде со следами всего пережитого.

Исследования физиологов (в основном монреальской школы) открыли новые пути к изучению тех структур мозга, которые связаны с сознанием. При проведении операций на мозге людей, находящихся в полном сознании, выяснилось, что удаление различных областей коры больших полушарий мозга никогда не приводит к потере сознания. Однако если происходит блокирование путей, соединяющих кору мозга с промежуточным мозгом (в основном с таламусом) или самого промежуточного мозга, то сразу наступает потеря сознания у пациента. Эти факты дали основание Пенфильду и Джасперу считать, что сознание связано со струк-

турами промежуточного мозга. Пенфильдом (Penfield, 1966) было введено понятие центрэнцефалической системы.

Введение понятия центрэнцефалической системы, в которой происходит интеграция функциональной активности передних отделов ствола мозга с деятельностью коры, внесло новые возможности в изучение участия сознания в высшей нервной деятельности.

Мы полагаем, что при помощи того уровня сознания, которое обозначается понятием "я", осуществляется отбор функциональных констелляций нейронов коры мозга, принимающих участие в восприятии тех законов, которые лежат в основе структурной организации среды. В результате такого отбора происходит принятие решения для выполнения наиболее адекватного поведенческого акта в сложившейся ситуации. Однако при выборе наиболее адекватных способов решения задачи необходима информация о ее биологической значимости. Есть все основания считать, что такая информация получается от структур мозга, которые объединяются под названием лимбическая система, придающих поступающей информации эмоциональную окраску.

Морфологически лимбическая система окружает кольцом таламус. Лимбическая система, таламус и кора мозга соединены друг с другом многообразной системой приводящих путей (Powel, 1973).

Эмоции не только приводят к интенсификации поведенческих реакций, как указывал Шеррингтон (Sherrington, 1947), но принимают непосредственное участие в выборе решения.

Таким образом, согласно высказанной нами гипотезе, при выполнении рассудочного акта можно выделить две основные взаимодействующие системы. Во-первых, центральный аппарат восприятия информации (корковые концы анализаторов) и улавливания элементарных законов окружающего мира (ассоциативные поля или зоны перекрытия). Этот отдел мозга состоит из огромного числа нейронов, обладающих разной физиологической активностью, которая формируется в процессе онтогенетической дифференциации генетического аппарата клеток. Во-вторых, фактор отбора и формирование наиболее адекватных программ поведения в ситуации, сложившейся во внешней среде. Фактор отбора складывается из трех основных компонентов: сознания (связанного с сенсорной функцией мозга), памяти о всем пережитом (интеграция сознания и памяти является основным ядром того, что обозначается понятием "я") и эмоций (при помощи которых осуществляется оценка биологической значимости для организма поступающей информации).

Изложенная схема взаимоотношения указанных систем мозга при выполнении рассудочного акта открыла возможности для конкретного физиолого-генетического изучения рассудочной деятельности и позволяет взглянуть на перспективы и пути биологии развития этой формы высшей нервной деятельности.

Имеющиеся у нас данные по морфофизиологии мозга согласуются с высказанной гипотезой. Во-первых, сопоставление успеха решения предлагавшихся задач с нейронной организацией конечного мозга показало, что чем из большего числа нейронов построен мозг и чем совершеннее

система контактных соединений между ними, тем большая **вероятность** того, что животное обладает более высокоразвитой рассудочной **деятельностью** (Крушинский, 1970).

Во-вторых, экстирпация **префронтального** отдела лобной **области** у кошек и собак, проведенная О.С. Адриановым и Л.Н. Молодкиной (1969, 1972), показала, что животные, лишённые этого отдела **ассоциативной** коры, на которой происходит конвергенция информации, идущей от всех корковых анализаторов и таламо-лимбической системы, оказываются не в состоянии решать экстренно предложенные **экстраполяционные** задачи. Однако они могут быть научены их решению. Эти и другие литературные данные указывают на то, что **префронтальный** отдел лобной области - одна из важных структур мозга, принимающих непосредственное участие в выборе решения при осуществлении рассудочного акта.

В-третьих, самораздражение слабым электрическим током лимбических отделов мозга, которое осуществляют крысы через вживленные в мозг электроды путем нажатия на отодвигающуюся педаль, значительно улучшает успех решения им экстраполяционной задачи по сравнению с движением пищевого раздражителя (Семиохина, Забелин, 1974). Эти данные иллюстрируют роль эмоционального возбуждения в успехе выполнения элементарного рассудочного акта. Высказанная гипотеза о физиолого-генетических механизмах рассудочной деятельности дает основание для рассмотрения некоторых вопросов биологии развития поведения под углом зрения основных положений этой гипотезы.

, Поскольку в основе рассудочной деятельности, согласно высказанной нами гипотезе, лежит взаимодействие нескольких систем головного мозга, развитие способностей к полноценной рассудочной деятельности, очевидно, возможно только после созревания каждой из них.

Как было указано выше, функциональная активность коры больших полушарий мозга осуществляется в соответствии с процессом созревания морфологических и биохимических компонентов этого отдела нервной системы. Этот процесс захватывает относительно поздние этапы онтогенеза, заканчиваясь к периоду полового созревания.

Очевидно, сознание - основной компонент фактора отбора адекватных решений - включается у млекопитающих животных с первым вдохом новорожденного. Однако для того чтобы сформировался полноценный фактор отбора, организм должен получить информацию о своем месте в среде обитания. Для этого необходим индивидуальный опыт.

У животных с разной степенью развития рассудочной деятельности время для улавливания элементарных законов, лежащих в основе организации среды, весьма различно. Животные с хорошо развитой рассудочной деятельностью, поступая в наши опыты, оказываются вполне способными к оперированию теми элементарными законами, которые необходимы для решения предлагаемых задач. Животным со слабо развитой рассудочной деятельностью необходим длительный индивидуальный опыт для того, чтобы они научились решать их. Основное различие между обеими группами таких животных сводится к различию в степени развития конечного мозга. У животных с хорошо развитым конеч-

ным мозгом, например у кошек, лисиц (с их достаточно **высокодифференцированной** корой больших полушарий) и **врановых** птиц (с их высоко развитым стриатумом по сравнению с большинством семейств птиц), **изолированные** условия воспитания не оказали существенного влияния на успех решения экстраполяционной задачи по сравнению с животными, **воспитанными** в менее ограниченных условиях и даже отловленных в диком состоянии (Крушинский и др., 1974).

В формировании полноценного фактора отбора адекватных решений существенное значение имеет, конечно, время созревания эмоций. В этом процессе, помимо формирования лимбической системы, большое влияние, несомненно, должны оказывать эндокринные факторы. Особенно большая роль должна принадлежать периоду активности половых гормонов.

И.П. Павлов указал на огромную роль рефлекса цели для формирования психики человека. Этот специфический рефлекс, в основе которого лежит влечение человека к преодолению трудностей, встающих при достижении намеченной цели, несомненно, играет огромную роль в культурной эволюции человечества. В индивидуальном развитии рефлекс цели, появляясь еще в детстве, несомненно, достигает своего полного развития в зрелом возрасте и может сохраниться до глубокой старости.

Этот рефлекс вместе с ориентировочно-исследовательским рефлексом, который имеется у животных и появляется в раннем детстве у человека, составляет важнейшую основу для стремления к познанию окружающего мира.

Человек со своей высоко развитой корой большого мозга, хранящей огромную информацию, с рефлексом цели, лежащим в основе преодоления любых жизненных препятствий, с огромным разнообразием эмоций является уникальным творением природы. Он способен не только познать законы природы, но и подчинить ее своим целям.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Если проанализировать идейную основу, при воздействии которой шло изучение биологии развития поведения, можно выделить два основных пути исследования этой проблемы.

Первый путь - это выяснение роли целого и части в формировании поведения. Когхилл (Coghill, 1929) ясно сформулировал идею о том, что целостная функциональная организация нервной системы является первичным, ведущим фактором, обуславливающим формирование поведения в онтогенезе. Отдельные частные реакции формируются в процессе развития из первичной целостной формы общего поведения, продолжая оставаться под контролем тотальной формы поведения.

В противоположность этой точке зрения высказывается мнение, что **Функция** нервной системы развивается как последовательное включение локальных рефлекторных актов, которые объединяются в сложные **Двигательные реакции** (Bacroft, **Barron**, 1939: и др.).

Исследования А.А. Волохова (1951) показали, что решение вопроса о

роли целого и части в формировании поведенческих актов в большей степени зависит от филогенетического уровня животного. В эволюции онтогенез саматической деятельности шел в направлении от спонтанных миогенных реакций к спонтанным нейромоторным реакциям, на базе которых развивается рефлекторная деятельность. Последняя рассматривается в качестве общей целостной формы поведения, которая, в свою очередь, дробится на отдельные рефлексы, приспособляющие поведение к конкретным условиям среды обитания организма.

Второй путь изучения биологии развития поведения - это выяснение относительной роли врожденных и индивидуально приобретенных компонентов в формировании поведения. Этот путь изучения онтогенеза базируется на генетических исследованиях поведения. Каспери (Kaspari, 1971), исходя из этого метода изучения биологии развития поведения, указывает на то, что формирование поведения осуществляется под контролем генотипа по тем же закономерностям, по которым формируется развитие других морфофизиологических признаков организма. Несмотря на бесспорность высказанного Каспери положения, тем не менее мы думаем, что феногенетический подход к изучению наиболее сложных форм поведения едва ли может быть исчерпывающим.

Мы полагаем, что в основе формирования сложных форм поведения, которые контролируются рассудочной деятельностью, лежит уникальная физиологическая функция мозга, качественно отличающая ее от любых других проявлений жизнедеятельности организма. Этой уникальной функцией является сознание, которое, согласно высказанной нами физиолого-генетической гипотезе рассудка, является центральным ядром фактора отбора наиболее адекватных программ выполнения поведенческих актов.

Можно думать, что сознание является весьма древним "изобретением" природы. Очевидно, основной предпосылкой возникновения сознания являлась необходимость восприятия себя живым организмом в качестве целостного элемента, отделимого от среды его обитания. Когда живой организм начал воспринимать себя в качестве корпускулярной единицы, у него должны были развиться потребности к активному взаимодействию с окружающей средой.

Можно думать, что такое восприятие себя как чего-то отличного от окружающей среды могло развиться в филогенезе у животных, обладающих нервной системой, воспринимающей как **интероцептивные**, так и **экстероцептивные** раздражения и обладающих центральным аппаратом, на котором может осуществляться конвергенция обоих типов восприятия. Очевидно, необходимым условием для восприятия себя как единицы, качественно отличающейся от окружающего мира, является сличение раздражений, идущих от внешнего мира с **интероцептивными** раздражениями.

Беспозвоночные животные, видимо, уже обладают такой возможностью. У многоклеточных беспозвоночных животных имеются уже достаточно развитые дистантные рецепторы и нервная система со сложно организованными ганглиями, на которых может осуществляться

конвергенция интероцептивных и экстероцептивных раздражений. Такая **конвергенция** является, как мы полагаем, первичным условием возникновения элементов сознания как физиологической функции даже у примитивно организованного мозга, каким являются нервные ганглии беспозвоночных животных.

Однако от того момента, когда живые организмы могли начать воспринимать себя как единицы, отличающиеся от окружающей среды, потребовались сотни миллионов лет прогрессивной эволюции нервной системы. Только после этого животные оказались в состоянии улавливать не только отдельные детали окружающей среды, но и структурную организацию внешнего мира и осознавать свое место в нем, как это выпало на долю *Homo sapiens*.

Одной из наиболее характерных черт прогрессивного развития в филогенезе поведения явилась, несомненно, все увеличивающаяся роль индивидуального опыта в **онтогенезе**, несмотря на наличие врожденной структурной организации мозга, имеющей все предпосылки для осуществления сложнейших форм поведения. Индивидуальный опыт, особенно в раннем периоде онтогенеза, может детерминировать разные типы поведения, которые сохраняются в течение всей последующей жизни. Несмотря на то, что сознание продолжает оставаться в процессе филогенеза важнейшей и, возможно, инвариантной функциональной системой организации поведения, колоссальное усложнение мозговых отделов сенсорной системы (анализаторов), зон перекрытия между **рецепторными** полями мозга, прогрессивное развитие лобных областей, развитие сложной структурной системы, обеспечивающей эмоциональные ощущения, колоссально увеличивает значение индивидуального опыта в онтогенезе поведения.

Ведь то важнейшее субъективное восприятие себя как материальной части мира предусматривает, как было указано выше, синтез сознания со всем пережитым, что хранится в памяти каждым индивидуумом. В основе этого восприятия и хранения памяти о пережитом хотя и лежит генетически детерминированное разнообразие функциональной активности нейронов, однако колоссальную роль в онтогенезе поведения играет образование функциональных констелляций нейронов, которые образуются в процессе улавливания текущих событий настоящего.

Поэтому нам представляется, что онтогенетическое изучение высших форм поведения, в основе которых лежит рассудочная деятельность, является одним из важнейших направлений биологии развития. Оно может внести не только существенный вклад в познание закономерностей формирования поведения отдельных индивидуумов, но должно подвести к чрезвычайно важной проблеме о роли рассудочной деятельности в формировании общественных отношений в животном царстве. Эта проблема, безусловно, относится к одному из важных разделов биологии развития. Первые существенные шаги в ее разработке были сделаны этологами, в основном Лоренцом (Lorenz, 1935), показавшим огромное значение индивидуального опыта в выборе того сообщества, в которое включается животное.

Другое направление изучения общественных отношений - это выяснение многообразия форм общественных отношений у **животных**, обладающих различной степенью развития и рассудочной деятельности. Имеются основания считать (Krushinskii, 1973), что развитие рассудочной деятельности является ведущим фактором, определяющим многообразие общественных отношений в сообществе позвоночных животных. Чем выше уровень рассудочной деятельности, тем многообразнее формы общественных отношений. В основе структурной организации сообщества лежат не только территориально-иерархические взаимоотношения, но появляются взаимопомощь, сотрудничество, элементы осмысленно альтруистических актов.

Таким образом, мы полагаем, что проблема биологии развития поведения является весьма многообразным разделом биологии, которая развивается на стыке ряда биологических дисциплин, далеко уходящих от тех вопросов, на которых начались первые этапы развития этой науки, - выяснения роли части и целого в онтогенезе поведенческих реакций и изучения удельного веса врожденных и индивидуально приобретенных компонентов в формировании поведения.

ФИЗИОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ СЛОЖНЫХ ФОРМ ПОВЕДЕНИЯ В НОРМЕ И ПАТОЛОГИИ*

Поведение высших позвоночных животных и человека чрезвычайно гетерогенно. С.Н. Давиденков (1947) указывал на то, что вопрос о "вариациях нормы" высшей нервной деятельности человека и отношение этих нормальных вариаций к патологии высшей нервной деятельности является основным **положением** невропатологии. На чрезвычайно большую гетерогенность как нормального, так и патологического поведения указывает также Оливеро (1975).

Генетика поведения является той наукой, в которой соприкасаются важнейшие проблемы ряда крупных дисциплин: генетики, физиологии, биохимии, биологии развития, эволюционного учения. Генетика поведения, без которой невозможно изучать гетерогенность поведения, является тем фундаментом, который лежит в основе невропатологии и психиатрии. Одной из важнейших задач, стоящих перед генетикой поведения, является **объективное** экспериментальное изучение рассудочной деятельности.

И.М. Сеченов настоятельно указывал на то, что при изучении основ мышления необходимо исследовать **простейшие** психические акты у животных.

Задача настоящей статьи - рассмотреть роль центральных механизмов

нервной системы в проявлении и выражении нормальных и патологических особенностей поведения.

Метод исследования - детальное изучение **феногенетики** признаков поведения с выделением элементарных поведенческих реакций и основных физиологических функций нервной системы, во взаимодействии которых осуществляется формирование поведения.

Сформулированная нами ранее гипотеза (Крушинский, 1938, 1960, 1977) и на сегодняшний день способствует пониманию интеграции нормального и патологического поведения как животных, так и человека. Конкретно эта гипотеза заключается в следующем: проявление и выражение любых генов, принимающих участие в формировании как нормальных, так и патологических поведенческих актов тем выше, чем выше общая возбудимость нервной системы; механизмом, препятствующим проявлению и выражению как нормальных, так и патологических признаков, является **тормозный** процесс.

Возбуждение и торможение контролируется генотипом и находится в относительно простых эпистатических **отношениях**¹. Результатом их взаимодействия определяется уровень возбудимости.

Положением о роли возбудимости в проявлении и выражении любых признаков поведения можно, по-видимому, объяснить, почему талантливые люди и их родственники нередко страдают различными формами нервно-психических заболеваний. Это может происходить потому, что в семьях повышенно возбудимых людей любые **особенности** поведения, как нормальные, так и патологические должны иметь наиболее яркую форму своего выражения.

Проблема генетической связи между талантливостью и нервно-психическими заболеваниями, обсуждаемая в течение нескольких десятилетий (Геккер, 1924; Ганушкин, 1934; Эфроимсон, 1976), до настоящего времени не получила экспериментального **физиолого-генетического** развития.

В основу настоящей работы положены результаты планомерного феногенетического анализа нормальных и патологических признаков поведения.

Отправной точкой экспериментального исследования послужила попытка объяснить причину появления чрезвычайно трусливого потомства при скрещивании двух пород собак: немецких овчарок и восточносибирских (гиляцких) лаек, которые **сами** не были трусливыми. Исследования показали, что в основе такого гетерозиса лежит комбинация повышенной возбудимости (передающейся от немецких овчарок) с генетически обусловленной трусостью, которая не проявлялась у гиляцких лаек. При повышении возбудимости в результате инъекций кокаина эти собаки делались трусливыми (Крушинский, 1938).

Дальнейшие исследования, проводимые на собаках и крысах, показали, что уровень возбудимости является весьма существенным фактором

¹**Эпистаз** — подавление одной аллельной пары другой, не аллельной. Эпистаз встречается на всех стадиях онтогенеза.

***Физиология** человека. 1979. Т. 5, № 3. С. 500-509.

в проявлении и выражении различных актов поведения, которые могут быть отнесены к категории безусловных рефлексов (инстинктов). Чем выше возбудимость, тем больше вероятность проявления различных особенностей поведения в фенотипе. Было **показано**, что акты поведения, формирующиеся под ведущим влиянием обучения, также в значительной степени зависят от уровня возбудимости нервной системы.

В наших экспериментах одним из показателей возбудимости служила двигательная активность собак. Была обнаружена положительная корреляция между успехом обучения и уровнем двигательной активности собак (Крушинский, 1960).

Большое значение в проявлении и выражении признаков поведения имеет сила нервной системы. Под силой нервной системы понимается "работоспособность нервной системы", определяемая пределом **возбуждения** нейрона мозга и, **как** показали наши исследования, возможностью тормозного процесса купировать застойное возбуждение (Крушинский, 1960).

В Институте физиологии им. И.П. Павлова нами была проведена обработка данных по исследованию силы нервной системы у собак. Анализ результатов скрещивания, а также вычисление коэффициентов корреляции между силой нервной системы братьев и сестер ($r = +0,34+0,10$) показал генотипическую обусловленность силы нервной системы. Уровень силы тормозного процесса как одного из компонентов возбудимости нервной системы связан с проявлением некоторых **генотипически** обусловленных форм поведения. Так, например, собаки, обладающие слабым типом нервной системы, в подавляющем большинстве (15:1) были трусливыми (Крушинский, 1947).

Сила нервной системы имеет значение и при выработке индивидуально приобретенных навыков. При легких условиях обучения (когда дни обучения чередуются с днями отдыха) между успехом обучения и силой нервной системы не наблюдалась положительная корреляция. Однако в более трудных условиях удавалось обнаружить положительную корреляционную связь.

Таким образом, на первом этапе проводимого нами исследования собранный фактический материал не опровергал гипотезу о значении уровня возбудимости и силы тормозного процесса в проявлении и выражении нормальных поведенческих актов, какими являются инстинкты и условные рефлексы.

Экспериментальное изучение роли возбуждения и торможения в патологии нервной деятельности было проведено нами на модели рефлекторной (или аудиогенной) эпилепсии крыс.

В результате **селекции**¹ нам с Л.Н. Молодкиной удалось вывести популяцию крыс (КМ), у которых практически в **100%** при действии звукового раздражителя развиваются интенсивные судорожные припадки (вместо **10–15%** у исходной популяции). Популяция крыс КМ дала возможность

¹Селекция ведется в течение 32 лет при стадном разведении с постоянным отбором высокочувствительных крыс к действию звукового раздражителя.

изучать в **модельных** опытах разные патофизиологические признаки: аудиогенную подкорковую эпилепсию, миоклонические корковые судорожные припадки и нарушения сердечно-сосудистой системы (с летальными исходами) при действии звуковых раздражителей.

Методом диаллельного скрещивания было показано, что высокая чувствительность крыс к действию звукового раздражителя обуславливается системой рецессивных генов (Романова, 1975).

Проведенное исследование различных патологий на полученной нами генетической модели подтвердило высказанную гипотезу о значении возбуждения и торможения в проявлении и выражении ряда тяжелых функциональных патологий мозга и сердечно-сосудистых нарушений. При звуковой эпилепсии крыс первым симптомом патологического процесса является бурное двигательное возбуждение, которое заканчивается судорожным припадком. Применение фармакологических препаратов, вызывающих возбуждение (кофеин, стрихнин), оказывало однозначный эффект: сокращение латентного периода двигательного возбуждения и усиление интенсивности судорожного припадка. Применение транквилизаторов и **седативных** средств (бром, люминал и др.) оказывало обратное действие.

Электрофизиологическое исследование показало наличие резких изменений биопотенциалов в коре и подкорковых структурах мозга. Патологическое возбуждение при судорожном припадке начинается в продолговатом мозге, откуда оно распространяется по специфическим (слуховым) и неспецифическим путям в верхние отделы центральной нервной системы. В коре больших полушарий патологическая активность регистрируется только во время миоклонических судорог, которые появляются после многократных звуковых воздействий. Проведенный физиолого-генетический анализ показал значение взаимодействия между возбуждением и торможением в формировании припадков рефлекторной эпилепсии, которое обуславливает **"фенотипический узор"** патологического процесса.

В развитии судорожного комплекса экспериментальной эпилепсии у крыс выступают основные компоненты фенотипического процесса, выделенного Н.В. Тимофеевым-Ресовским (1930): проявление, выражение и специфичность.

Важнейшим этапом в проводимой нами работе была селекция крыс линии КМ на затыжное возбуждение, которое продолжается после выключения звука в течение **20–30** мин. Когда путем селекции была выведена линия крыс с затыжным возбуждением, у них обнаружилась значительная гетерогения в реакции на применяемые звуковые раздражители. Эта гетерогения поведения выражалась в появлении фазовых состояний нервной системы. В норме реакция организма на внешний раздражитель подчиняется закону силовых отношений: в ответ на сильное раздражение возникает сильная реакция, на слабый - слабая. При резком возбуждении мозга закон силовых отношений перестает действовать и появляются новые отношения между раздражителями и ответной реакцией организма (Крушинский и др., 1952).

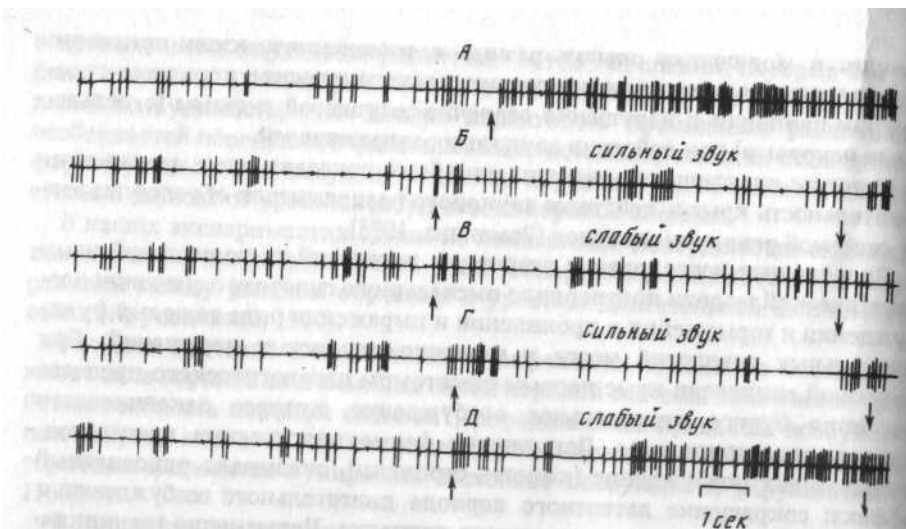


Рис. 1. Парадоксальная стадия при регистрации импульсной активности нейрона продолговатого мозга
 А — увеличение импульсации на звук при полутораминутной экспозиции; Б, В — силовые; Г, Д — парадоксальные отношения

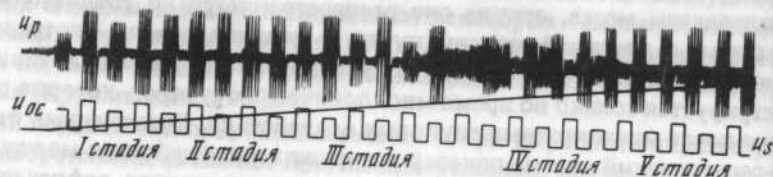


Рис. 2. Кривые, характеризующие изменения процессов возбуждения и торможения и их взаимодействующей

И.П. Павлов, обнаружив это явление на собаках, назвал его запредельным торможением и рассматривал в качестве защитной реакции нервной системы. Крупный отечественный психиатр В.Л. Осипов посредством запредельного торможения объяснял симптомокомплекс ряда тяжелых психических заболеваний человека, в том числе шизофрении (Ленц, 1925).

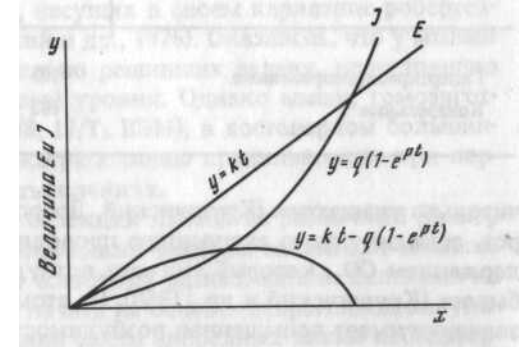
Полученная на крысах генетическая модель запредельного торможения открыла практически неограниченные возможности в изучении закономерностей развития перевозбуждения мозга и тех защитных механизмов, которые используются нервной системой против его вредоносного действия. Феногенетическое описание запредельного торможения на поведенческом уровне у крыс подтвердилось при изучении суммарной и импульсной активности нейронов продолговатого мозга (Семиохина, Цурита, 1974) (рис. 1). Можно предположить, что все многообразие фаз запредельного торможения, полученное на генетической модели,

сводится к простым количественным изменениям взаимоотношения между процессами возбуждения и торможения во времени.

Нами была высказана гипотеза, что многообразие фаз запредельного торможения может быть объяснено при допущении, что возбуждение по мере действия стимулирующего раздражителя нарастает в линейной зависимости от времени, а торможение, индуцируемое возбуждением, — по

Рис. 3. Осциллограмма, полученная на модели. Воспроизведение всех фаз парабоза, обнаруженных в опытах со звуковой экспозицией крыс

Стадии: I — силовая; II — уравнивательная; III — парадоксальная; IV — затяжное возбуждение; V — инвертированная



экспоненте (рис. 3). Возбудимость мозга, которая определяет все многообразие обнаруженных фаз запредельного торможения, выступает как разность уровней возбуждения и торможения. Проверка предполагаемых взаимоотношений между возбуждением и торможением была осуществлена при помощи построения математической модели Г.В. Савиновым (1962). Технически построенная модель была осуществлена на электронной машине.

На блоке усилителя набрана нелинейная характеристика, которая соответствует кривой изменения возбудимости во времени (см. рис. 3). На осциллограмме, полученной на модели (рис. 2), описанная схема воспроизводит зарегистрированные в опыте на животных взаимоотношения между раздражителем и ответной реакцией организма. Полученные данные с построением математической модели изменения функционального состояния системы по времени хорошо объясняют гетерогенность проявления и выражения нормальных и патологических реакций поведения в фенотипе и находятся в соответствии с высказанной рабочей гипотезой.

Нет необходимости говорить здесь о биологическом значении описанной системы саморегуляции. Она, несомненно, весьма целесообразна. Пока эта система работает сбалансированно, опасности для жизни организма практически нет. Однако когда эта сбалансированность нарушается, резкое возбуждение мозга может привести к летальному исходу. В наших опытах это достигалось в тех случаях, когда после звуковой экспозиции делался перерыв. В этом случае 12% подопытных животных гибнут от острых нарушений кровообращения. Почти у всех погибших особей наблюдаются тяжелые кровоизлияния в мозг (Крушинский, Флесс, Молодкина, 1952; Крушинский, Пушкарская, Молодкина, 1953). Если перед началом звуковой экспозиции повысить возбудимость нервной системы введением кофеина или тироксина, летальные исходы зна-

Таблица 1. Влияние гипертиреоидизации на частоту смертей при нервной травме

Группа животных	Число крыс в опыте	Из них погибло	
		абсолютное число	%
Гипертиреоидизированные	103	69	66,9
Контрольные	108	9	8,3

чительно учащаются (Крушинский, Доброхотова, 1957) (табл. 1). И наоборот, если звуковую экспозицию проводить в камере с повышенным содержанием CO_2 , который снижает возбудимость, летальных исходов не бывает (Крушинский и др., 1960). На этом примере хорошо видно, какое значение имеет повышенная возбудимость для течения патологического процесса: она является тем фоном, на котором проявляются самые различные патологии, связанные с функциональным состоянием нервной системы.

Экспериментальное изучение каких-либо генетических или физиологических проявлений талантливости в модельных опытах на животных невозможно. Однако животные, так же как и человек, обладают элементарной рассудочной деятельностью, уровень развития которой является важнейшим компонентом талантливости.

Наша лаборатория в течение 25 лет изучает объективными физиолого-генетическими методами биологические основы рассудка в экспериментах на животных. Предпосылкой для проведения таких исследований послужило то, что нам удалось определить наиболее существенные черты рассудочной деятельности. Мы считаем, что поведенческий акт может быть оценен как рассудочный, если он выполняется адекватно в новой обстановке в результате оперирования эмпирически уловленными законами, связывающими явления и предметы внешнего мира.

Нам удалось выделить три формы поведения, которые выполняются как человеком, так и животными на основе оперирования эмпирически уловленными законами природы: первая связана со способностью к экстраполяции (Крушинский, 1958); вторая - с оперированием пространственными отношениями между геометрическими фигурами (Крушинский, 1968); третья - с определением закономерности перемещения объекта в пространстве (Крушинский, Попова, 1978).

В результате проведенных исследований удалось изучить отдельных представителей всех классов позвоночных животных, от рыб до обезьян и дельфинов, и начать исследования на людях.

Исследование показало несомненную роль генотипических факторов в полиморфизме по рассудочной деятельности. Об этом говорят исследования, проведенные на крысах (Крушинский, 1977а). При сравнении

лабораторных крыс с пасюками и гибридами, несущими долю генотипа пасюков, наблюдаются ясные различия в успехе решения предъявляемого теста и развитие неврозов после правильного решения задачи.

Удобным объектом для изучения генетики поведения являются мыши различных инбредных линий. Нашей лабораторией совместно с отделом эмбриологии ИЭМ АМН СССР было проведено исследование на мышцах нормального кариотипа и мышцах, несущих в своем кариотипе робертсоновские транслокации (Крушинский и др., 1976). Оказалось, что у мышей разных линий доля особей, правильно решивших задачу, недостоверно отличается от 50%-ного (случайного) уровня. Однако мыши, гомозиготные по транслокации T, ИЭМ (Rb/8, 17/T, ИЭМ), в достоверном большинстве случаев решают задачу на экстраполяцию правильно как при первом, так и при многократных предъявлениях.

Исследования, проводимые по селекции мышей на различный размер мозга, также показали, что генотипические факторы оказывают влияние на способность к экстраполяции у животных разных линий. Селекция на большой и малый вес мозга была начата на основе гетерогенной популяции, полученной путем скрещивания шести инбредных линий лабораторных мышей. Критерием для селекции служила регрессия, связывающая два признака - все тела и вес мозга. Уже с четвертого поколения установилось достоверное ($p < 0,001$) различие среднего веса мозга у сублиний "большой" и "малый мозг". К 14-му поколению это различие достигло 63 мг. Доля правильных решений у сублинии "малый мозг" оказалась достоверно выше 50%-ного случайного уровня, но начиная с 13-го поколения селекции правильные решения у обеих сублиний снизились до 50%-ного случайного уровня. На основании проведенных исследований может быть сделан вывод, что различие в весе мозга не является ведущим фактором у особей, принадлежащих к одному виду, в решении элементарной логической задачи. Однако полученные данные указывают на изменение способности к экстраполяции у мышей селектированных линий.

Проведенные опыты на крысах, мышцах и сравнение способности к экстраполяции красных лисиц (*Vulpes vulpes*) и серебристо-черных (*Vulpes fulvus*) показали влияние генотипа на элементарную рассудочную деятельность у животных (Сотская, 1974). Сравнение уровня рассудочной деятельности диких и **доместицированных** форм показало, что **доместицированные** животные, как правил, обладают менее развитой рассудочной деятельностью, чем их дикие предки (Крушинский, 1977). Наиболее вероятной причиной такого различия является ослабление пресса естественного отбора у **доместицированных** животных. Ослабление действия естественного отбора приводит к увеличению изменчивости фенотипа и распаду полигенных систем, обеспечивающих наиболее высокие формы приспособления организмов к многообразным изменениям среды обитания. Такая дезинтеграция **коадаптированных** генетических систем является результатом дестабилизирующего отбора (Беляев, 1972).

При исследовании рассудочной деятельности у животных, которое проводится разными методами, мы столкнулись с неожиданным фактом:

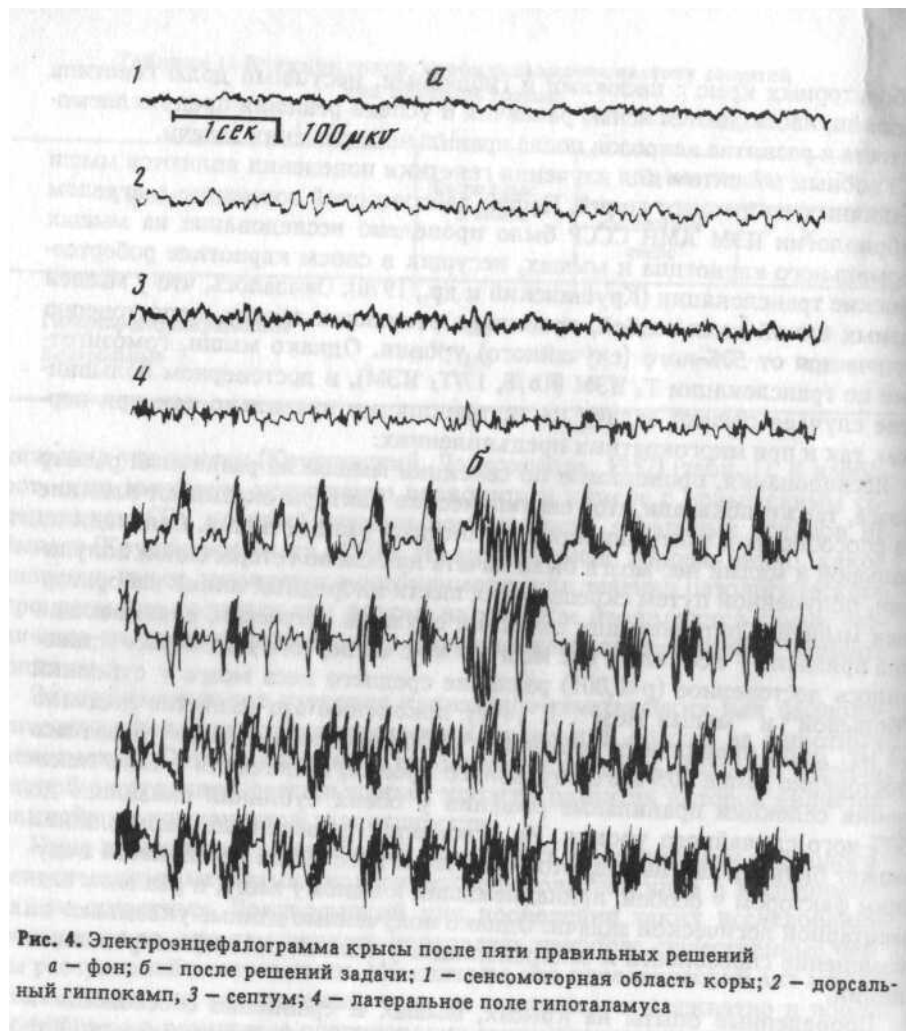


Рис. 4. Электроэнцефалограмма крысы после пяти правильных решений
 а — фон; б — после решений задачи; 1 — сенсомоторная область коры; 2 — дорсальный гиппокамп, 3 — септум; 4 — латеральное поле гипоталамуса

появлением при решении предъявляемых тестов неадекватных форм поведения. Практически среди животных всех исследованных таксономических групп встречаются особи, у которых после нескольких правильных решений поведение во время эксперимента настолько меняется, что дает основание предполагать развитие какой-то патологии.

Электрофизиологические исследования, проводимые на крысах и черепашках, показали, что при решении предъявляемых задач наблюдаются высоковольтные разряды и комплексы **пик-волна**, которые характерны для эпилептического припадка. Патологические разряды регистрировались одновременно как в корковых, так и подкорковых структурах мозга (Семиохина и др., 1976) (рис. 4).

Результаты этих исследований позволяют прийти к заключению, что при решении незнакомых для животных логических задач может разви-

Таблица 2. Правильные решения у серых крыс, селекционированных на высокий уровень способности к экстраполяции, %

Поколение	Число животных	Животные с правильными решениями, %		Поколение	Число животных	Животные с правильными решениями, %	
		одно предъявление	десять предъявлений			одно предъявление	десять предъявлений
P	61	65,6	30,5	F ₃	126	55,6	15,0
F ₁	144	66,0	17,4	F ₄	90	60,0	9,3
F ₂	115	65,2	10,5				

ваться резкое возбуждение мозга, которое широко иррадирует по отдельным мозговым структурам. Оно приводит к появлению неадекватных реакций поведения: животное начинает бояться экспериментальной обстановки, убегает от нее и т.д. Очевидно, можно предположить, что не только у животных, но и у людей напряжение рассудочной деятельности, которое неизбежно в период творческой работы, может привести к резкому возбуждению мозга и появлению ряда патологических симптомов.

Удивительная, но вполне объяснимая связь между рассудочной деятельностью и патологией выступает при селекции. В лаборатории постнатального онтогенеза ИБР АН СССР у двух **доместцированных** линий паюсков (*Rattus norvegicus*) **Н.Л. Крушинской** и **И.Л. Дмитриевой** ведется селекция на способность крыс к экстраполяции. Отбор проведен в четырех поколениях (см. табл. 2).

Никакого эффекта улучшения рассудочной деятельности не обнаружено. Наоборот, было установлено, что от поколения к поколению уменьшается число хорошо решающих крыс и увеличивается число особей, с которыми трудно проводить опыты. Доля правильных решений резко уменьшается после первого предъявления задачи. Это обусловлено большой "нервностью" крыс, которые плохо адаптируются к экспериментальной обстановке: стремятся убежать из нее или забиваются в угол камеры. Подобное же явление наблюдалось ранее и в нашей лаборатории.

Полученные данные о появлении невротиков в линиях крыс, селекционированных по признаку высокой рассудочной деятельности, едва ли случайны. Наиболее логичное объяснение этого факта сводится к следующему. При селекции на высокий уровень рассудочной деятельности отбираются в первую очередь наиболее возбудимые особи. Такие животные весьма предрасположены к всевозможным формам невротозов. Развитие невротозов мешает выявлению рассудочной деятельности, что и **выражается** в уменьшении процента в селекционируемых линиях крыс, хорошо решающих задачи. Сказанное предположение может быть проверено экспериментально. Если оно справедливо, то введение селекционированным крысам **седативных** средств должно уменьшить уровень возбудимости и ослабить или полностью купировать неадекватные формы их поведения.

Одним из ярких выражений неадекватности поведения явилась парадоксальная реакция на отодвигающийся за ширмой корм в опытах с **экстраполяцией**. В этом случае крысы шли не за кормом, а в противоположном направлении. Введение таким крысам мепробамата полностью купировало эту парадоксальную форму поведения. Ряд крыс начал адекватно решать предъявленную задачу.

Приведенные данные являются убедительной иллюстрацией значения уровня возбудимости как модификатора поведения и согласуются с высказанной рабочей гипотезой.

Таким образом, поднятая проблема о значении центральных механизмов нервной деятельности в фенотипическом выражении отдельных, частных, генотипически обусловленных особенностей переросла в более общую проблему — о регуляторном значении **центральных** механизмов нервной системы в фенотипической **гетерогении** поведения. В основе этой гетерогении лежит взаимодействие основных нервных процессов возбуждения и торможения, которое в каждый текущий момент определяет состояние возбудимости нервной системы.

Фенотипическая гетерогения поведения может быть разделена на две принципиально разные группы. К первой следует отнести гетерогению, являющуюся отражением взаимодействия основных нервных процессов: возбуждения и торможения. Основной характеристикой этого типа гетерогении являются парабитические стадии, которые проявляются при разном уровне возбудимости нервной системы. В этом случае защитные механизмы, приводящие к стабилизации системы, являются источником гетерогении поведения. Ко второй группе мы относим гетерогению, обусловленную тем, что разный уровень возбудимости нервной системы оказывает модифицирующее влияние на проявление и выражение специфических особенностей поведения.

Проведенное исследование показало огромную роль центральных физиологических механизмов в фенотипической изменчивости как нормальных поведенческих актов, так и патологических реакций организма. Вместе с тем оно дало возможность убедиться в том, что в основе фенотипической корреляции между нормальными и патологическими признаками поведения лежит универсальный центральный механизм нервной системы, интегральное выражение которого определяется уровнем ее возбудимости.

Вероятно, одним из наиболее актуальных направлений регуляции фенотипической изменчивости поведения как в норме, так и при патологии является управление центральными физическими механизмами функций нервной системы; управление уровнем возбудимости целого мозга.

Нам кажется, что эта проблема имеет не только научно-познавательное (теоретическое) значение, но может представлять интерес и для медицины. В связи с этим нами начаты исследования на людях по изучению элементарных компонентов невербальной формы мышления (Крушинский, Попова, 1976). Работа проводится в настоящее время в двух направлениях: во-первых, изучается феноменологическая структура логической задачи, которая может быть предъявлена как животным, так и человеку;

во-вторых, изучается роль генотипа в невербальной форме мышления человека. Для решения предъявляемой задачи человек или животное должны уловить закон перемещения предмета в пространстве. Задача состоит из двух основных компонентов: необходимо на основании проб и ошибок уловить закономерность перемещения объекта в пространстве при каждом последующем предъявлении задачи; определить **шаг** перемещения объекта. Первый этап — улавливание направления перемещения предмета осуществляется на основе способности к экстраполяции. Второй этап — улавливание шага перемещения объекта. Для этого индивидуум должен оперировать понятием размера ("больше", "меньше", "равно"). Оказалось, что улавливание шага перемещения является более трудной задачей, чем определение направления перемещения объекта.

Задача была предложена 1073 испытуемым в возрасте от 2 до 25 лет. Показано, что успех решения задачи зависит от возраста. Некоторые дети уже в возрасте от 3 лет начинают решать задачу. Постепенно доля испытуемых, решающих задачи, увеличивается и достигает к 17-20 годам 80% (у студентов). Следует отметить, что период школьного образования не оказывает существенного влияния на кривую успеха решения задачи от возраста.

Анализ проведен на 140 парах монозиготных и **дизиготных** близнецов и 70 парах неродственных особей, возраст которых соответствовал возрасту **близнецов**¹. Было обнаружено большое сходство в решении задач у близнецов. Статистически достоверное сходство в решении ($p < 0,001$) наблюдается лишь в монозиготных парах. **Результаты** анализа полученного материала дают основание допустить роль генотипических факторов в невербальном **мышлении** человека.

Необходимо подчеркнуть, что одной из важнейших задач физиолого-генетического исследования является экспериментальное изучение роли центральных физиологических механизмов нервной деятельности в проявлении и выражении как нормального, так и патологического поведения.

Уровень возбудимости мозга является важнейшим фактором, обуславливающим проявление и выражение различных форм поведения в фенотипе.

Несомненно, что перевозбужденный мозг — главнейший источник весьма тяжелых патологий (как нервно-психических, так и сердечно-сосудистых). Поэтому управление **уровнем** возбудимости мозга является важнейшей задачей, которая может быть решена только совместными усилиями специалистов в области физиологии, медицинской генетики, патофизиологии, биохимии и фармакологии.

Использование генетических моделей, полученных на животных, является важнейшим этапом в разработке методов управления уровнем возбудимости мозга.

¹В сборе **материала** принимала участие Т.Батракова.