

А. Н. Иноземцев А. Г. Королев

Инструментальное оборонительное поведение:
подходы и методы исследования

Часть 1

Учебное пособие

Москва

2023

УДК612.8

ББК 28.07

Рецензенты

Д.б.н. А. В. Латанов, профессор, заведующий кафедрой высшей нервной деятельности биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова

Д. психол. н. А. М. Черноризов, профессор, заведующий кафедрой психофизиологии факультета психологии МГУ имени М.В. Ломоносова

А. Н. Иноземцев, А. Г. Королев

Инструментальное оборонительное поведение: подходы и методы исследования.

Издание в трёх частях; часть 1.

Учебное пособие написано на основе лекций, читаемых более 10 лет для бакалавров кафедры высшей нервной деятельности биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова. Излагаются современные методы, включая оригинальные, и подходы к изучению формирования, стрессогенного нарушения и нейротропной коррекции оборонительного поведения у представителей различных классов позвоночных и высших беспозвоночных.

Для студентов биологических и психологических специальностей университетов, изучающих физиологию высшей нервной деятельности и нейробиологию, для психологов и специалистов в области экспериментальной психофармакологии

Рекомендовано к опубликованию решением Ученого и Учебно-методического советов биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

ISBN: 978-5-600-03496-9

ВВЕДЕНИЕ

В начале этого века мы отметили 100-летний юбилей знаменательного для русской науки события – вручение И. П. Павлову за работы по физиологии пищеварения первой в мире Нобелевской премии в области физиологии и медицины. Перед ученым были блестящие перспективы для продолжения работы именно в этой, признанной области науки. Однако И. П. Павлов с головой погружается в исследования в совершенно ином направлении с неопределенными перспективами, и поводом для этого послужил факт, суть которого ни у кого не вызывала особого интереса, – выделение слюны у собак, услышавших в коридоре шаги приносящего им пищу служителя. Изучение этого «психического слюноотделения» приведет нашего гениального ученого к созданию науки о высшей нервной деятельности. Слюноотделение, о котором задумался исследователь, сыграло ту же роль, что и яблоко, упавшее на голову И. Ньютона. Многие видели падавшие яблоки, но только И. Ньютон увидел в этом великий смысл, открыв всемирный закон тяготения. Равным образом наблюдение за слюноотделением стало для И. П. Павлова поводом для создания новой науки.

Намерение ученого заняться изучением этого факта раскололо лабораторию. Одни считали, что выделение слюны у собаки при звуке шагов служителя общеизвестно и изучать это банальное явление незачем. Другие, напротив, полагали, что психические явления недоступны для физиологического анализа. У большинства физиологов того времени было убеждение в существовании непреодолимой пропасти между физиологическим и психологическим. Пессимизм такого настроения хорошо выражен в словах крупного физиолога Дю Буа Реймона «*ignoramus et ignorabimus*» (не знаем и не узнаем).

Новое учение получило мировое признание. В 1912 г. учёному присуждают почётную степень доктора наук в Кембриджском университете. Во время торжественной церемонии с балкона актового зала студенты спустили в руки И. П. Павлову игрушечную собачку подобно тому, как Ч. Дарвина ранее чествовали игрушечной обезьянкой.

Положенная в основу анализа «психического слюноотделения» идея была гениально простой. В соответствии с ней выделение слюны до приема пищи есть такой же рефлекс, как и в ответ на действие самой пищи; и в том и другом случае рефлекс вызывается физиологическими раздражителями, возбуждение от которых достигает слюной железы, что в конечном итоге и вызывает данную реакцию

Для проверки идеи была создана экспериментальная модель, с помощью которой было показано, что выделение слюны на самом деле может быть вызвано индифферентным раздражителем. Модель оказалась очень успешной – многие закономерности высшей нервной деятельности были выявлены с ее помощью. Но, как и любая модель,

она не отражала всего возможного многообразия реальных отношений животного с внешним миром, в частности, взаимодействия условных двигательных оборонительных реакций. Их изучение также проводилось в Павловских лабораториях, но в существенно меньшем объёме, чем анализ классических секреторных условных рефлексов. Инструментальные условные оборонительные реакции не были в нашей стране предметом должного внимания.

В то же время они широко используются для изучения гностических и мнестических процессов, в частности, в экспериментальной психофармакологии. Зарубежные исследователи в этой области работают очень интенсивно, предлагая новые подходы, модели и интерпретации. В частности, пересматривается роль условного сигнала и подкрепления в формировании инструментальной оборонительной реакции, что в нашей литературе не получило должного анализа. Предлагаемая работа представляет собой попытку восполнить существующий пробел.

ГЛАВА 1. ОТ КЛАССИЧЕСКИХ ДО ИНСТРУМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВНЫХ ОБОРОНИТЕЛЬНЫХ РЕФЛЕКСОВ

Приспособительное значение классического условного рефлекса. Опережающее отражение действительности по П. К. Анохину. Результаты применения классической методики для выработки двигательного оборонительного рефлекса. Причины неудач опыта В. П. Протопопова. Необходимые условия для обеспечения адаптивного значения двигательных оборонительных рефлексов. Методика С. Е. Старицина и В. П. Петропавловского. Отражение идей этих авторов в современных методиках выработки инструментальных условных оборонительных реакций.

У истоков наших знаний о высшей нервной деятельности, в том числе об инструментальных условных оборонительных реакциях, лежат первые опыты И. П. Павлова, проведенные с помощью секреторной методики. Условные рефлексы, вырабатываемые с ее помощью, впоследствии получили название «классических».

Исторически это обусловлено тем, что именно данная методика, используемая ранее для изучения физиологии пищеварения, завершившегося в 1904 г. вручением Нобелевской премии, привела И. П. Павлова к постановке вопроса о «психическом слюноотделении». *«Этот выбор, – отмечал И. П. Павлов, – хотя сначала и случайный, на деле оказался очень удачным, прямо счастливым».*

На самом деле, слюноотделение оказалось четким, хорошо воспроизводимым и количественно регистрируемым физиологическим показателем работы ЦНС, удобным для создания экспериментальной модели, хорошо отвечающей требованиям объективного исследования

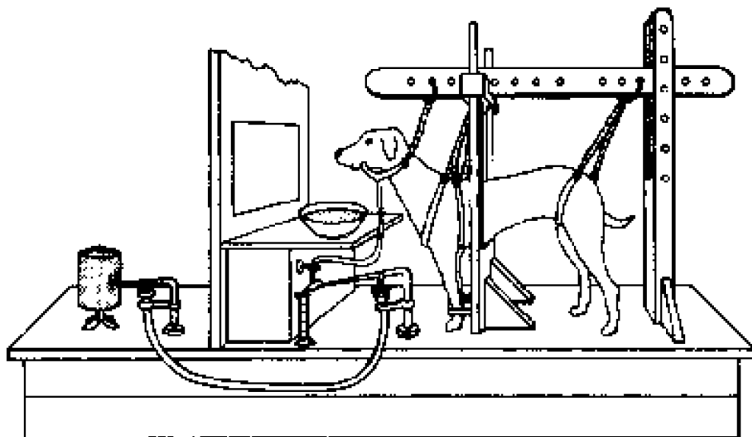


Рис.1.1. Установка для выработки классических условных рефлексов (объяснения в тексте).

высшей нервной деятельности. Опыты проводились на собаках с помощью хорошо известной установки, показанной на рис. 1.1. В ней животное крепилось с помощью лямок (так называемых «штанов»); установка обеспечивала подачу в кормушку подкрепления (в основном, мясо-сухарный порошок) и регистрацию секреции слюны. Схема выработки классических условных рефлексов проста:

ИР → БС → БУР (слюноотделение)

Сначала включается некоторый индифферентный раздражитель (ИР), которому предназначено стать условным раздражителем (в последнее время чаще используется понятие «условный стимул» – УС), а через несколько секунд к его действию присоединяется безусловный раздражитель (в последнее время чаще используется «безусловный стимул» – БС), который вызывает безусловный рефлекс (БУР). В качестве безусловного раздражителя, вызывающего слюноотделение, в лаборатории И. П. Павлова использовали мясо-сухарный порошок или раствор кислоты. После нескольких таких сочетаний пищи (кислоты) и индифферентного раздражителя наступает опережающее выделение слюны, то есть, слюноотделение происходит в ответ на действие раздражителя, ранее индифферентного относительно данной реакции:

ИР → БС → БУР (слюноотделение)

В результате описанной процедуры индифферентный раздражитель становится условным стимулом, а реакция в ответ на него – условным рефлексом (УР), что отражено на ниже приведённой схеме:

ИР → БС → БУР (слюноотделение)

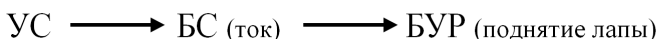
Путь от этой схемы до создания методики выработки инструментальных условных оборонительных реакций не был простым. Для понимания перипетий этой методики в дальнейшем нужно отметить, что выделение слюны в ответ на действие безусловного раздражителя является приспособительным процессом. В случае пищи оно способствует пищеварению, а условный раздражитель выполняет биологически целесообразную роль сигнала пищи, подготавливая заблаговременное выделение слюны и еще больше способствуя, таким образом, пищеварению. При использовании кислоты слюноотделение разбавляет концентрацию кислоты и уменьшает её вредоносное влияние на полость рта. Это в целом обеспечивает приспособительное значение классического условного рефлекса. Использование безусловного раздражителя методически необходимо для выработки условного рефлекса. Благодаря его сочетанию с доселе индифферентным раздражителем, последний становится сигналом пищи (кислоты), что и обеспечивает формирование условного рефлекса.

В этом смысле безусловный раздражитель служит подкреплением условного рефлекса.

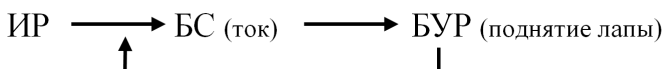
Модель, использованная И. П. Павловым, оказалась очень успешной – с её помощью были выявлены основные закономерности приспособительной деятельности человека и животных. В частности, П. К. Анохин разработал теорию опережающего отражения действительности как основной формы приспособления к пространственно-временной структуре мира. Вкратце её суть состоит в следующем. Если во внешнем мире имеет место некоторая многократно повторяющаяся последовательность событий, каждое из которых вызывает в нервных клетках головного мозга свою реакцию, и если она приводит к подкрепляющему действию в виде жизненно важного для организма раздражителя, то в протоплазме нервных клеток устанавливается тесная химическая связь. Это приводит к тому, что воздействие на организм только первого раздражителя из указанной последовательности запускает всю цепь химических реакций, которые ранее вызывались по отдельности каждым из раздражителей. Эта последовательность химических реакций (как единое целое) осуществляется значительно быстрее, чем цепь событий во внешнем мире. С точки зрения теории опережающего отражения действительности центральную нервную систему можно рассматривать, по П. К. Анохину, *«как аппарат максимального и быстрейшего опережения последовательных и повторных явлений внешнего мира»*.

Но, как и любая модель, она не отражала всего возможного многообразия реальных отношений животного с внешним миром. Одной из основных форм такого взаимодействия выступает двигательное поведение. Как писал в 1863 г И. М. Сеченов, *«все внешние проявления мозговой деятельности ... могут быть сведены на мышечное движение»*. Следует заметить, что И. П. Павлов, изучая секреторные условные рефлексы, подчеркивал важность двигательных реакций. Он утверждал, что *«одновременное сопоставление... слюнной реакции с двигательной даст нам возможность... отрешиться от тех шаблонных антропоморфических представлений и толкований, которые у нас накопились относительно двигательной реакции животных»*. Двигательные условные оборонительные рефлексы изучались в Павловских лабораториях, хотя и эпизодически, о чём подробнее будет сказано в следующей главе. И если в его лабораториях использовалась в основном секреторная методика, то это было вызвано ее эффективностью в решении первоочередных вопросов, встающих в новой, им созданной области науки. Но, как бы то ни было, за рамками систематического исследования на долгое время остался важный класс адаптивного поведения – двигательные оборонительные реакции. Рано или поздно должна была встать задача систематического анализа двигательных оборонительных условных рефлексов; рано или поздно соответствующие эксперименты должны были состояться, и они в своё время были проведены.

В 1909 г из лаборатории академика В. М. Бехтерева вышла диссертация В. П. Протопопова, названная «О сочетательной двигательной реакции на звуковые раздражители». Позже В. П. Протопопов в той же лаборатории выполнил другую работу, опубликованную в 1925 г., - «Реакция выбора у собак по методу сочетательно-двигательных рефлексов». Исследователь поставил цель выработать такой же условный рефлекс, как и в школе И. П. Павлова, но на основе не пищевого подкрепления, а другого безусловного раздражителя – раздражителя, который вызывал бы безусловную оборонительную реакцию (наподобие тому, как кислота безусловно-рефлекторным путем вызывала защитное слюноотделение). В качестве безусловного раздражителя было выбрано электрокожное раздражение нижней трети передней лапы собаки, вызывающее безусловно-рефлекторный подъем лапы. Автор отмечал: *«Условный раздражитель всегда в конце своего действия подкреплялся электрическим током»*. Как и в опытах И. П. Павлова, животное крепилось в специальном станке при помощи лямок. То есть, опыты были проведены на том же классическом объекте и по той же классической схеме:



Ввиду перечисленных обстоятельств ожидалось, что использование этой схемы будет иметь то же следствие, что и при выработке классического условного рефлекса. Поначалу так оно и было: сочетание условного и безусловного раздражителей привело к опережающему совершению двигательной реакции. То есть, собака стала поднимать лапу до удара током, в ответ на индифферентный ранее раздражитель:



Так же, как это описано выше для классического условного рефлекса, индифферентный раздражитель становится условным сигналом, вызывающим условный рефлекс:



Но вскоре обнаружилось, что на этом сходство закончилось: стойкий условный рефлекс не вырабатывался. Вместо этого опыт приводил к неврозу: собака скулила, вырывалась из станка и т.п. Легко себе представить, что у исследователей это поведение собаки вызвало своего рода невроз.

В последующих экспериментах, проводимых по указанной методике, были получены аналогичные результаты. Так, Л. С. Гамбарян (1942) отмечал, что от чрезмерного возбуждения собаки кусали себе губы и лапу с электродами до крови. У одной из собак подъем лапы оказался неоправданным как защитная реакция и даже как бы превратился в сигнал безусловного раздражителя. Условный рефлекс из-за этого начал исчезать,

приобретая патологический характер. В частности, при действии условного раздражителя собака нередко «боролась» с подъемом лапы, прижимая ее к станку. Оценивая методику, Л. С. Гамбарян заключил, что она должна была и привела к формированию невротических реакций.

Как следует понимать эти результаты? Прежде всего, следует отметить, что, по-видимому, классическая методика напрямую неприменима для выработки двигательных условных оборонительных реакций. В частности, обратим внимание на то, что использование тока в качестве безусловного раздражителя, в отличие от пищи или кислоты, не привело к выработке прочного условного рефлекса. А это заставляет задуматься над тем, что есть подкрепление при выработке инструментальных условных оборонительных реакций; это мы сделаем позже (см. главу 7).

Отметим сразу же, что И. П. Павлов здесь ни при чём. На самом деле, суть неудачи применения методики В. П. Протопопова для выработки двигательного оборонительного условного рефлекса понятна в свете общего представления И. П. Павлова о приспособительном характере поведения: *«Животное так должно реагировать на внешний мир, чтобы всей ответной деятельностью его было обеспечено его существование»*.

Как с этой точки зрения нужно понимать приспособительный характер оборонительного поведения? Очевидно, что если на животное начал действовать болевой раздражитель, то реакция адаптивна только в том случае, если она прекращает действие болевого раздражителя, то есть, позволяет **избавиться** от уже начавшего действовать болевого раздражителя. Но это не есть лучшая форма приспособления к данной ситуации – более эффективна та реакция, которая заблаговременно устраняет контакт с ним, то есть, позволяет **избежать** его возможного воздействия в будущем.

Таким образом, оборонительное поведение может стать приспособительным только при соблюдении двух условий:

- 1) если реакция животного обеспечивает устранение от болевого раздражителя, уже начавшего действовать на организм (**реакция избавления**), или
- 2) если она заблаговременно (по какому-то сигналу) устраняет возможный в будущем контакт с ним или не допускает его появления (**реакция избегания**).

Можно предположить, что неудача в опытах В. П. Протопопова была обусловлена тем, что реакция, которую планировали выработать в данном опыте, не обеспечивала приспособительной функции, поскольку в методике не выполнялось какое-то из названных условий или оба вместе. Чтобы проверить наше предположение, рассмотрим эту методику более подробно. Электрокожное раздражение подавалось в середине действия условного раздражителя (в течение 20-30 с) и длилось 1 с независимо от реакции животного. Это означает, что не было соблюдено 1-е требование –

реакция не устраняла действующий ток. Не соблюдалось и 2-е условие, поскольку заблаговременно совершенная реакция не обеспечивала избегания болевого раздражителя. То есть, если животное поднимало лапу в ответ на условный раздражитель, то оно все равно получало удар током. Более того, это не только противоречило второму условию обеспечения приспособительного значения реакции, но приводило еще и к тому, что вырабатываемое движение по существу сочеталось с наказанием, как бы имея ток своим следствием. А известно, что наказание используется для того, чтобы подавить определенную реакцию, что и наблюдалось в опыте: собака прижимала лапу к полу.

Собака – высокоорганизованное животное и в естественных условиях решает множество задач, несопоставимо более сложных, чем та, с которой она столкнулась в опытах. Давайте вообразим себя на месте собаки, чтобы понять её нелепое положение. Первое из упомянутых выше требований приспособительного поведения (прекратить действие тока) принципиально не может быть выполнено, ибо при совершении вырабатываемой реакции животное всё равно продолжает подвергаться воздействию током. Что сделала бы собака в природных условиях (которые надлежало смоделировать в этом опыте)? Собака или убежала бы от противника, или напала бы на него. Убежать она не могла, поскольку в станке, как вы помните, согласно методике она была привязана. Вспомним также, что источник болевого раздражения всегда остается на лапе и вырабатываемая реакция (поднятие лапы) ничего с этим сделать не может. Так что же оставалось сделать собаке? Правильно, а) сорвать электрод! Что она и делает. Или б) перекусить провода, что она тоже делает.

А второе условие? Оно тоже принципиально невыполнимо и тоже по той же причине, которая описана выше, – заблаговременное поднятие лапы в ответ на условный сигнал не отменяло следующего за ним удара током. А могла ли собака попытаться совершить какое-либо иное (помимо поднятия лапы) упреждающее действие, чтобы избежать по условному сигналу предстоящий удар током? Соответствующее поведение тоже наблюдалось – собака боролась с подъемом лапы (который сопровождался ударом тока), т.е. в ответ на условный раздражитель она прижимала лапу к полу. Таким образом, собака обучалась, но не тому, о чем мечтал экспериментатор. Тем не менее, заслуживает внимания тот факт, что исторически в этих опытах впервые наблюдали двигательный оборонительный условный рефлекс (хотя и не инструментальный).

На недостатки методики в 1926 г. впервые обратил внимание С. Е. Старицин, который и внёс в неё соответствующие изменения. По его методике электрическое напряжение стало подаваться на специальный электрод, состоящий из двух медных гребенок, вдвинутых своими зубьями одна в другую так, что каждая пара соседних зубьев находилась под напряжением противоположных полюсов. Электрокожное раздражение

обеспечивалось за счет замыкания противоположных полюсов электрода передней лапой. Отдергивание лапы, как подчеркивал автор, приводило к моментальному избавлению от тока, ибо источник болевого раздражения оставался вне лапы. Таким образом, был устранен основной недостаток методики В. П. Протопопова – наказание опережающей реакции воздействием тока.

Кроме того, С. Е. Старицин за счет использования специального электрода устранил и другую (очень важную с его точки зрения) слабость методики В. П. Протопопова – раздражение нижней трети лапы. Указанная слабость заключалась в том, что вызываемый при этом оборонительный рефлекс не представлял собой естественное и легкое сгибание лапы (как, например, происходит, когда собака наступает на колючку). Исследователь хотел получить реакцию, более свойственную собаке в естественных условиях, именно поэтому возникла аналогия с реакцией на колючку. В его опытах раздражение стало наноситься на подушечку лапы. Предложенная методика привела к существенному убыстрению выработки условного рефлекса. Собаки, как отмечал С. Е. Старицин, не вырывались из станка и *«как бы принимали для себя указанное раздражение естественным»*.

Резюмируем особенности новой методики:

Применен новый способ подачи раздражения (берущий начало от аналогии с колючкой), вызывающий более естественную двигательную реакцию, что приближало экспериментальную ситуацию к естественным условиям.

Реакция избавляла собаку от наличного тока и позволяла животному по условному раздражителю избегать предстоящего воздействия тока.

Как следует из указанных особенностей методики, в ней выполняются оба рассмотренные выше условия адаптивности двигательного оборонительного условного рефлекса, и она позволяет вырабатывать как реакцию избавления, так и реакцию избегания. В том и другом случае собаке просто нужно было в ответ на ток или его сигнал снять лапу с электрода, с чем она легко справляется.

Но С. Е. Старицин не полностью освободился от влияния классической методики, хотя это отразилось негативным образом в основном на теоретическом осмысливании предложенных нововведений. Один из «рецидивов» проявился в том, что исследователь применял свойственный классической методике приём проверки того, выработан ли условный рефлекс или нет. Как известно, в опытах И. П. Павлова для выработки условного рефлекса дается несколько сочетаний условного и безусловного раздражителей, а затем, чтобы убедиться, выработан ли условный рефлекс или нет, устраивали так называемый пропуск безусловного раздражителя, и наблюдали, вызовет ли условный раздражитель слюноотделение. Это делалось для того, чтобы удостовериться, что реакция вызывается именно условным, а не безусловным раздражителем. Этим приемом

воспользовался и С. Е. Старицин, хотя подъём лапы в ответ только на условный раздражитель (до безусловного) можно было наблюдать и без пропуска тока, что исключает необходимость использования этого приёма.

Следовательно, основные идеи выработки реакции избегания присутствуют в методике С. Е. Старицина, в частности, предусмотрена возможность устранения вредящего раздражителя, в том числе и предстоящего. Именно на этом основании, вероятно, Дж. Разран (Razran, 1956) заключил, что избегание ввел С. Е. Старицин. Но сам С. Е. Старицин не придавал этому специального значения и прибегал к приемам, свойственным классической слюнной методике.

Дальнейшее усовершенствование методики осуществил в 1934 г В. П. Петропавловский. К недостаткам методики С. Е. Старицина автор относил то, что прекращение раздражения достигалось разнообразными реакциями (отставлением лапы в сторону, поднятием лапы и пр.). Кроме того, признавая, что животное оборонительной реакцией может *«избавиться»* от действия электрического тока, он отметил, что С. Е. Старицин *«не сформулировал этого положения и благоприятные результаты приписал исключительно перемене места раздражения»*.

В основу предлагаемой В. П. Петропавловским методики *«было положено требование предоставить животному возможность освободиться от разрушительного агента путем устранения тока, какой-либо заранее выбранной оборонительной реакции»*. Это осуществлялось с помощью выключателя, который срабатывал, как только сгибание лапы достигало заданной высоты. Кроме того, автор вслед за И. С. Беритовым ввел в методику еще одно изменение, согласно которому при уменьшении двигательной реакции снова включался ток. Особо отмечено, что как включение, так и выключение тока точно приурочивались к величине двигательной реакции. Эта методика позволяла выработать реакцию избегания с тридцатого по пятидесятое «сочетание».

Не вдаваясь в тонкости этой дискуссии, резюмируем: мы можем принять, что новый «принцип избегания ноцицептивного раздражения» берет начало в работах С. Е. Старицина и В. П. Петропавловского. На самом деле, основные идеи избегания мы находим уже у С. Е. Старицина, а у В. П. Петропавловского, в свою очередь, эти идеи получили четкое методологическое выражение.

В последующие годы в методику выработки реакции избегания были внесены многие изменения, такие как использование крыс в качестве подопытных животных, свободное перемещение их по экспериментальной камере и использование вместо поднятия лапы других реакций. Однако они не носили принципиального характера, который не вытекал бы из методики С. Е. Старицина и В. П. Петропавловского. В частности, до сих пор используются их основные приемы: электрифицированный пол (в челночной камере и ящике Скиннера) и рычаг, нажатие на который

выключает ток (в камере Скиннера). В целом, они предусмотрели возможность с помощью реакции как выключить электрический ток, начавший действовать (реакция избавления), так и предотвратить предстоящее включение тока (реакция избегания) в зависимости от реакции животного в ответ на условный сигнал, без чего немыслима современная методика выработки реакции избегания.

Резюме

Первые опыты по выработке двигательных оборонительных условных рефлексов были выполнены В. П. Протопоповым с помощью классической методики. Так же, как и в классическом условном рефлексе, безусловный раздражитель применялся независимо от того, совершена ли реакция животного или нет. В частности, электрический ток, применяемый в качестве безусловного раздражителя, следовал за вырабатываемой реакцией, которая по мере формирования условного рефлекса начинала осуществляться в ответ на условный сигнал, до тока. Сопоставление методики, не приведшей к положительному результату, с классической методикой, успешно обеспечивающей выработку классического условного рефлекса, показывает, что последняя в опытах В. П. Протопопова была использована без учёта специфики двигательных оборонительных условных рефлексов. Когда безусловным раздражителем служили пища или кислота, их следование за выделением слюны обеспечивало успешную выработку классического условного рефлекса. Напротив, следование электрического тока за вырабатываемой реакцией привела, вместо формирования прочного двигательного условного рефлекса, к драматическим последствиям — экспериментальному неврозу у собаки. Это было связано с тем, что следование тока за реакцией вместо подкрепления послужило наказанием. С. Е. Старицин устранил этот недостаток методики за счёт того, что собака могла поднять ногу с предложенного им специального электрода, который служил источником тока, как в ответ на ток, так и в ответ на условный сигнал. Следовательно, методика позволяла вырабатывать и реакцию избавления, и реакцию избегания. В. П. Петропавловский дал заложенным в новой методике идеям методологическое обоснование. Основные идеи методики используются до сих пор для выработки инструментальных условных оборонительных реакций.

ГЛАВА 2. УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ ВТОРОГО ТИПА

Особенности опытов С. Миллера и Ю. М. Конорского. Сопоставление опытов с условными рефлексам II типа с опытами Г. В. Миштовта, Н. И. Красногорского и В. П. Протопопова. Работа С. Миллера и Ю. М. Конорского в Павловской лаборатории. Использование идеи о двусторонних нервных связях для объяснения произвольных движений. Сопоставление с опытами С. Е. Старицина и В. П. Петропавловского. Условные рефлексы II типа и реакции извращения. Методические особенности использования условного раздражителя и реакции. Использование методики в настоящее время.

Согласно фактам, изложенным в предыдущей главе, первооткрывателями методики исследования реакции избегания являются С. Е. Старицин и В. П. Петропавловский. Однако в вопросе о приоритете в создании данной методики не существует единого мнения. Так, Дж. Разран (Razran, 1956) считает, что методику ввел в 1926 г. Е. С. Старицин; Л. С. Гамбарян (1924) отдает первенство работе, выполненной в 1934 г. В. П. Петропавловским. К. Зелиньски (1987) называет первооткрывателями Ю. Конорского и С. Миллера, относя это открытие к 1928 г. Чтобы разобраться в этом вопросе, проанализируем суть опытов последних из упомянутых авторов и сопоставим их с опытами. Е. С. Старицина и В. П. Петропавловского.

В 1928 г С. Миллер и Ю. М. Конорский в Варшаве провели опыты, в которых сочетание звука и пассивного сгибания ноги собаки «подкрепляли» безусловным раздражителем. Авторы рассматривали эти опыты как предварительные; в 1931-1936 годах опыты были продолжены в Павловской лаборатории во время их стажировки в Ленинграде. Результаты опытов были опубликованы в 1936 г. Было показано, что в результате упомянутой процедуры в полном соответствии с существующими представлениями вырабатывался классический условный рефлекс. Так, напр., если безусловным раздражителем служила пища или кислота, то звук вызывал слюноотделение. Но одновременно авторы наблюдали феномен, не предсказанный, по их мнению, Павловской теорией. Он заключался в том, что в первом случае собака в ответ на звук произвольно поднимала ногу, а во втором – противилась её разгибанию. Авторы пришли к выводу, что указанные реакции являются, несомненно, условными рефлексам, но их механизм отличен от описанного И. П. Павловым, вследствие чего они получили название условных рефлексов второго типа.

Следует сделать несколько предварительных замечаний, важных для решения поставленного вопроса о приоритете. Прежде всего, нужно отметить, что опыты были проведены, а результаты опубликованы,

позже С. Е. Старицина (1926) и В. П. Петропавловского (1934). Далее, возникновение в одном и том же опыте произвольных двигательных реакций помимо классических условных рефлексов наблюдалось впервые не Ю. М. Конорским и С. Миллером – в Павловской лаборатории подобное описано ещё в 1907 г. В опытах Г. В. Миштовта стук метронома сочетали с кислотой. В результате после нескольких таких сочетаний у собак в ответ на стук метронома, помимо выделения слюны, стала произвольно осуществляться отрицательная двигательная реакция – животное отворачивалось от экспериментатора. Интересный результат был получен на тех же собаках при продолжении опытов. В них у собак вырабатывали условный тормоз, для чего сочетание метронома со светом не сопровождали воздействием кислоты. В результате после нескольких сочетаний включение света вызвало положительную двигательную реакцию – собака тянулась к лампе, которая служила условным тормозом, в присутствии которого животное не подвергалось воздействию кислоты. Следовательно, в этом опыте формировались произвольные двигательные реакции, причём, противоположного знака (положительные и отрицательные), как и в опытах Ю. М. Конорского и С. Миллера.

Более того, в 1911 г экспериментальный анализ произвольных движений был специально проведён Н. И. Красногорским. В этих опытах изучалось образование условных рефлексов **при пассивном сгибании ноги у собаки**. Исследователем были получены похожие результаты: помимо классического условного рефлекса формировалась произвольная двигательная реакция. Следовательно, работа Ю. М. Конорского и С. Миллера начата позже опытов С. Е. Старицина, а результаты опубликованы позже обоих указанных выше русских авторов. Наблюдение произвольных реакций (и положительных, и отрицательных) в Павловских лабораториях тоже произошло раньше, чем в опытах польских учёных.

Результаты работы Н. И. Красногорского послужили основой для вывода И. П. Павлова о том, что двигательная кора есть такой же анализатор, как и остальные. Именно на основе этих представлений Ю. М. Конорский и С. Миллер спланировали свои опыты. Работа, как отмечал позже Конорский (1970, с 281), «... целиком базировалась на идеях И. П. Павлова и на экспериментальных методах, принятых в его лаборатории». Последнее хорошо видно из сопоставления экспериментальных установок, представленных на рисунках 1.1 и 2.1. Основное различие между ними состоит в том, что в установке Ю. М. Конорского и С. Миллера использован шнурок, с помощью которого осуществлялось пассивное сгибание лапы. Интересно также, что упомянутые результаты опытов были опубликованы в 1936 г в работе, называемой «Условные рефлексы двигательного анализатора».

И. П. Павлов предварил эту публикацию предисловием, в котором проанализировал полученные С. Миллером и Ю. М. Конорским результаты. И. П. Павлов отметил, что ими был собран большой, интересный и точный экспериментальный материал, касающийся механизмов произвольных движений. При этом некоторые сложности методики привели к объяснениям, *«не вполне отвечающим действительности»*. В виду этого И. П. Павлов решил *«дать очерк главных фактов, составляющих... основу для... физиологического понимания механизма произвольных движений»*. Одним из таких известных к тому времени фактов является следующий. Раздражению определённых кинестезических клеток в коре головного мозга отвечает определенное движение, и наоборот, пассивное движение посылает импульсы в те клетки, раздражение которых вызывает это движение. Так, раздражение определённых пунктов поверхности двигательной коры больших полушарий электрическим током, например, вызывает определённые скелетные движения. С другой стороны, И. П. Павлов приводит пример дрессировки собак. Собаке поднимают лапу (как это делали Ю. М. Конорский и С. Миллер), говорят «дай лапу», и дают пищу. После немногих повторений этой процедуры собака сама подаёт лапу в ответ на указанные слова и даже в их отсутствие. И. П. Павлов следующим образом объяснил существование таких реакций: *«... кинестезические клетки коры могут быть связаны и действительно связываются со всеми клетками коры, представительницами как всех внешних влияний, так и всевозможных внутренних процессов организма. Это и есть физиологическое основание для так наз. произвольных движений, т. е. обусловленности их суммарною деятельностью коры»*.

Причины того, что пассивное сгибание ноги превращается в противоположное движение, И. П. Павлов объясняет общим физиологическим законом работы скелетной мускулатуры, который есть *«... движение ко всему..., что сохраняет целостность животного организма... – положительная реакция и, наоборот, движение от всего... что мешает, угрожает жизненному процессу – отрицательная реакция»*. И. П. Павлов поясняет далее, что условный раздражитель есть как бы замена безусловного раздражителя. Поэтому, напр., собака тянется к лампе, даже лижет её, когда её включение используется как условный пищевой раздражитель. В другом месте он пишет, что собака ест сам звук, при этом облизывается, щёлкает зубами, *«как бы имея дело с самой пищей»*. Условный сигнал кислоты, напротив, вызывает у собаки (помимо слюноотделения) те же движения, что и сама кислота. Это же справедливо и для ситуации, в которой условным раздражителем служит пассивное сгибание ноги. Если оно сигнализирует пищевое подкрепление, то вызывает положительную пищевую реакцию, а если служит сигналом воздействия кислоты, то вызывает отрицательную кислотную. Последнее, как мы помним,

наблюдалось ещё в опытах Г. В. Миштовта, в которых собака в ответ на условный сигнал отворачивалась от экспериментатора.

Более того, И.П. Павлов в своем знаменитом «Ответе физиолога психологу», опубликованному в 1932 г. в американском психологическом журнале, описал результаты опыта, методику которого можно совершенно логично описать как инструментальную, поскольку животное самостоятельно совершало двигательную реакцию, обеспечивающую доступ к пище. В эксперименте использовалось классическое устройство для пищевого подкрепления. Оно состояло из тарелки, в которую спускалась металлическая трубка с сосудом сверху. На границе их соединения был клапан, который открывался дистанционно с помощью струи воздуха. Этот клапан, по счастливой случайности (не раз сопутствующей нашему учёному) не был вполне исправным, так что мог осуществить свою функцию только при его сотрясении. Собака быстро научилась справляться с этой неисправностью – самостоятельно вытрясать порошок.

Надо отметить, что сотрясение трубки происходило, когда собака ела поданную ей порцию пищи и при этом прикасалась к трубке. Механизм этой активной двигательной реакции И. П. Павлов рассматривал аналогично тому, который имеет место при обучении собаки подавать лапу (см. выше). В последнем случае слова «дай лапу», кожное раздражение прикосновения при поднятии лапы и зрительное раздражение от дрессировщика сопровождалось едой, то есть связывались с пищевым безусловным раздражителем. Абсолютно то же самое происходит и в анализируемом опыте при формировании активной двигательной реакции, направленной на получение пищи. На самом деле, шум от сотрясения трубки, кожное раздражение от прикосновения к ней, кинестезическое раздражение при её толкании, вид трубки – всё это связалось с актом еды и раздражением пищевого центра. Учёный подчеркивает, что и данная произвольная

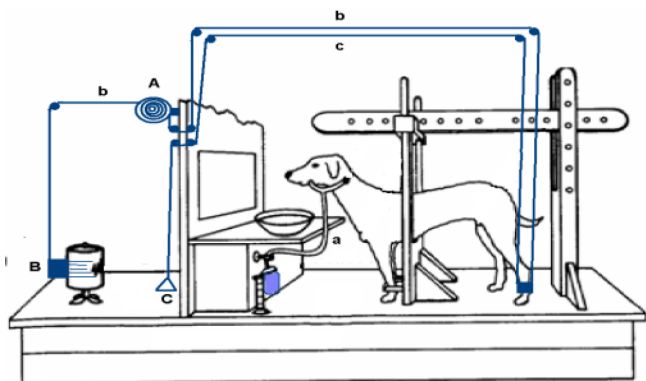


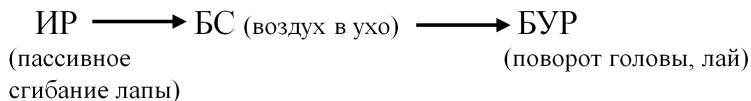
Рис. 2.1 Установка для выработки условных рефлексов 2 типа (объяснения в тексте).

двигательная реакция происходит на основе принципа ассоциации по одновременности и представляет собой условный рефлекс.

Стоит также отметить, что при объяснении этого рефлекса И. П. Павлов дополняет первоначальную теорию односторонних связей (от условного раздражителя к безусловному) представлением о двусторонних связях. Он пишет, что когда за поднятием лапы даётся еда, то раздражение идёт из кинестезического пункта к пищевому центру. Когда связь образована, и собака на фоне пищевой депривации сама подаёт лапу, то соответствующее возбуждение идёт в обратном направлении. То есть, прямая временная связь обуславливает реакцию при экспериментальной последовательности «условный раздражитель (поднятие лапы) – безусловный раздражитель» (пища следует за движением лапы), а обратная – при последовательности «безусловный раздражитель – условный раздражитель» (возбуждение пищевого центра – поднятие лапы).

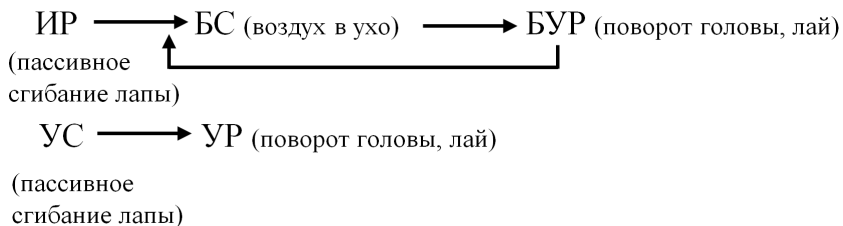
Перед последующим анализом опытов Ю. М. Конорского и С. Миллера специально следует отметить, что использованным методикам были свойственны некоторые особенности, которые не позволили им получить широкое распространение для изучения инструментальных условных оборонительных реакций (реакций избегания).

В одном из опытов, проведённых в мае 1928 г., к ушной раковине собаки прикрепляли маленькую трубочку, позволявшую подавать в ухо короткую струю воздуха, служащую безусловным раздражителем, или безусловным сигналом (БС). Правую заднюю лапу можно было пассивно сгибать с помощью груза, соединённого веревкой с блоком. Пассивное сгибание лапы по аналогии с выработкой классического условного рефлекса служило индифферентным раздражителем (ИР) по отношению к безусловному рефлексу (БУР). Каждое сгибание сопровождалось вдуванием воздуха в ухо. Этот раздражитель вызвал резкую оборонительную реакцию, которая заключалась в том, что собака круто поворачивала голову и пыталась схватить прибор для вдувания воздуха, громко лаяла и т.д., как это схематически представлено на диаграмме:

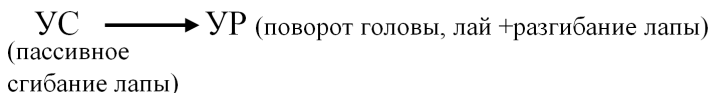


После нескольких сочетаний пассивного сгибания лапы с вдуванием воздуха в ухо стало заметно, как пишут авторы, что из поднятия лапы образовался условный раздражитель, и оно стало вызывать ту же реакцию, что и безусловный раздражитель. То есть, лай и прочие оборонительные реакции, прежде вызываемые только вдуванием воздуха, стали осуществляться с опережением (так же, как это описано ранее в главе 1), в ответ на пассивное поднятие лапы. Следовательно, пассивное сгибание лапы, ранее индифферентное по отношению к этой оборонительной

реакции, благодаря сочетаниям раздражителей, стало её условным сигналом (УС), а сама реакция стала условным рефлексом (УР):

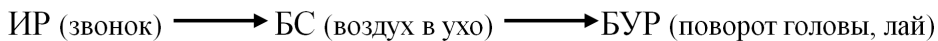


Одновременно с этим собака начала сопротивляться попыткам поднять ей лапу, держа её всё время опыта в выпрямленном положении. Даже резкое увеличение силы до нескольких килограммов перестало вызывать сгибание ноги. Следовательно, вырабатываемая реакция представляла собой подавление провоцируемого экспериментатором сгибания лапы: собака сопротивлялась его попыткам согнуть лапу и активно разгибала её. В целом, пассивное сгибание лапы, ставшее условным сигналом, стало вызвать 2 оборонительные реакции, одна из которых ранее была безусловно-рефлекторной, а вторая – вновь образованная реакция в виде разгибания лапы:



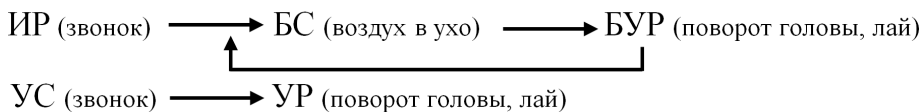
Мы помним, что такая же реакция, противоположная вырабатываемой, наблюдалась в опытах В.П.Протопопова. Это указывает на то, что рассматриваемая методика служит выработке не избегания, но наказания, поскольку следование аверсивного раздражителя за сгибанием лапы свойственно именно процедуре наказания. Только при процедуре наказания имеет место подавление наказуемой и возникновение некоторой альтернативной (антагонистической) реакции.

В другом опыте того же года вызываемое экспериментатором пассивное сгибание лапы у собаки должно было служить условным тормозом по отношению к оборонительному рефлексу. Для этого сначала вырабатывали “обыкновенный”, по выражению авторов, условный рефлекс на звонок, “подкрепляя звонок возбудителем оборонительного рефлекса, а именно, вдуванием воздуха в ухо собаки»:

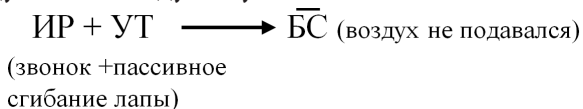


Вскоре звонок из индифферентного раздражителя (ИР) стал условным сигналом (УС) и образовался условный рефлекс, так что собака в ответ на

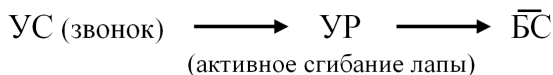
звонок стала производить такую же оборонительную реакцию, как и в первом опыте (лай и т.д.), как это представлено на диаграммах:



На следующем этапе опыта вызываемое у собаки пассивное движение сделали условным тормозом (УТ) по отношению к описанной выше оборонительной реакции. Для этого несколько раз за опыт во время действия звонка собаке поднимали правую переднюю ногу, не сопровождая это движение безусловным раздражителем, или сигналом (БС на диаграмме) – вдуванием воздуха в ухо:



В результате, спустя несколько дней, собака стала на звонок сама поднимать лапу, т. е., как пишут авторы, “*проделывала движение, которое как будто бы предохраняло ее от вдувания воздуха в ухо*” (Конорский, Миллер, 1936, с. 222). В дальнейшем, как только применялся звонок (УС) собака немедленно поднимала ногу (УР), вследствие чего вдувание в ухо не применялось (\overline{BC}):



Заметим, что пассивная двигательная реакция в этом опыте служила условным тормозом. Аналогичные опыты были проведены с использованием кислоты как безусловного раздражителя. В этих опытах тоже сначала вырабатывали условный кислотный рефлекс на шум. Затем применяли «*тормозную комбинацию*» с пассивным поднятием ноги без подкрепления её кислотой. Это тоже привело к тому, что в ответ на шум собака самостоятельно поднимала ногу, и кислота не вливалась в рот. Как показано выше, в опытах Г. В. Миштовта с использованием кислоты тоже использовали условный тормоз, и эта процедура тоже вызвала положительную двигательную реакцию.

Несомненно, что эти методики Ю. М. Конорского и С. Миллера позволяют выработать реакцию избегания – подъём ноги отменяет возможное применение вредящего раздражителя. На самом деле, исследователи чётко описывают, что когда собака в ответ на условный сигнал поднимала лапу, то экспериментатор не прибегал к вдуванию воздуха в ухо или вливанию кислоты в ротовую полость, что схематически можно представить следующим образом:

УС ----- реакция ----- отмена безусловного раздражителя.

Следовательно, как отмечено в предыдущей главе, выполняется одно из условий адаптивности оборонительного условного рефлекса. Но помимо этого методика должна обеспечить животному возможность прервать действие безусловного раздражителя, который начинает действовать, если собака не отвечает на условный сигнал:

УС ----- реакции нет ----- безусловный раздражитель.

В современной методике и в опытах С. Е. Старицина и В. П. Петропавловского ток, который включается, если животное в ответ на условный раздражитель не совершает требуемую реакцию, побуждает животное совершить вырабатываемую реакцию, и только вследствие этого прекращается электрошоковое воздействие. Так, в опытах в челночной камере при действии тока крыса переходит на другую половину установки, обесточенную в данный момент, избавляясь таким образом от действия тока, а в камере Скиннера она нажимает на рычаг, что немедленно прекращает воздействие тока. В опытах С. Е. Старицина и В. П. Петропавловского воздействие тока (при отсутствии реакции в ответ на условный раздражитель) с неизбежностью вызывало поднятие лапы, что прекращало электрошоковое воздействие (реакция избавления), поскольку собака снимала лапу с электродов. Схематически это можно представить следующим образом:

ток ----- реакция ----- выключение тока

Следовательно, реакция животного прерывает действие вредоносного агента, что соответствует первому требованию адаптивности вырабатываемой реакции. В противоположность этому, в работе Ю. М. Конорского и С. Миллера, опубликованной в 1936 г, так же как и в работе Ю. М. Конорского, опубликованной в 1970 г, нет никаких методических указаний относительно того, что прекращало (и прекращало ли) действие указанных выше безусловных раздражителей, если собака не поднимала ногу в ответ на звонок. Иными словами, авторы ничего не пишут о том, предусматривали ли они выработку реакции избавления, без чего немыслима методика выработки реакции избегания/избавления, используемая в настоящее время.

Однако, анализ обеих методик приводит к выводу, что они не позволяют выработать реакцию избавления. На самом деле, воздействие воздуха было кратковременным, так что подъём лапы за это время не мог прекратить это воздействие. То есть, прекращение воздействия безусловного раздражителя не могло стать следствием условной реакции

животного, как это требуют современные методики, и как это делалось в методике С. Е. Старицина и В. П. Петропавловского. Напротив, в рассматриваемых опытах Ю. М. Конорского и С. Миллера воздействие безусловного раздражителя прекращалось не в зависимости от реакции, но только по истечении времени, как это имело место в опытах В. П. Протопопова. В опытах с вливанием в ротовую полость кислоты, которые также проводились Ю. М. Конорским и С. Миллером в те же годы, выработка реакции избавления также была принципиально невозможной. На самом деле, собака поднятием лапы не может прекратить действие кислоты, поскольку невозможно одновременно удалить её из ротовой полости, так что она продолжит своё действие и после подъёма лапы.

Следовательно, авторы не предусматривали выработку реакции избавления. Стоит отметить, что С. Миллер и Ю. М. Конорский первоначально не использовали понятия «избавление» и «избегание». Начало использования этих понятий было положено в работе В. П. Петропавловского. В настоящее время обязательное условие выработки инструментального оборонительного условного рефлекса – немедленное выключение тока, как только животное совершает реакцию. Имеет место также чёткое различие понятий «избавление» и «избегание».

Это коренным образом отличает методику С. Миллера и Ю. М. Конорского от современной методики выработки инструментальной условной оборонительной реакции избегания. Имеются также несколько других существенных отличий этой методики от существующей в настоящее время методики выработки реакции избегания, которые рассмотрены ниже.

1. Опыт, как мы видели выше, проводится в 2 этапа. Сначала вырабатывается ассоциация (временная связь) «условный раздражитель – безусловный раздражитель», и только потом начинается выработка двигательной реакции, которая предохраняет собаку от вдвухания воздуха в ухо. Проведение опыта в два этапа не соответствует современному пониманию выработки реакции избегания, которая рассматривается как выработка реакции избегания\избавления – одновременной выработки и того, и другого. При этом не экспериментатор определяет, какая реакция будет совершена в данный момент, – это зависит от поведения собаки в ответ на условный раздражитель.

2. В описываемой методике безусловный раздражитель (воздух) действовал на ухо, а условным рефлексом должно было стать поднятие лапы. То есть, сам воздух никогда не вызывает естественным образом вырабатываемую оборонительную реакцию. На самом деле, если собака в ответ на условный сигнал не поднимала лапу, и экспериментатор, согласно методике, подавал струю воздуха в ухо, тот этот безусловный раздражитель вызывал только упомянутую выше оборонительную реакцию в виде лая и т.п., но не подъём лапы. С другой стороны, эта оборонительная реакция

не обеспечивает прекращение воздействия безусловного раздражителя, как это имеет место в опытах С. Е. Старицина, В. П. Петропавловского и в современных методиках. Следовательно, вырабатываемая реакция не имела функциональной связи с безусловным раздражителем, а последний не приводил к её выполнению (именно поэтому методика не позволяла вырабатывать реакцию избавления). Такой выбор авторами раздражителей и реакций был, по-видимому, вызван их принципиальной установкой получить и исследовать реакцию, отличную от вызываемой безусловным раздражителем. Это, в свою очередь, соответствовало их стремлению изучать реакции, отличные от классических условных рефлексов, в которых вырабатываемая реакция была одинаковой с безусловной. Эту задачу авторы успешно выполнили, но это же не позволило использовать данную методику в современных исследованиях для выработки реакций избавления/избегания, поскольку сейчас в качестве вырабатываемого условного ответа на условный раздражитель используется та же реакция, что и вызываемая током (подробнее это рассмотрено в главе 4).

3. В опытах Ю. М. Конорского и С. Миллера для выработки двигательной оборонительной реакции использовались условный тормоз и пассивное сгибание ноги собаки. В настоящее время реакция избегания вырабатываются не у собак, а в основном у крыс (и без выработки условного тормоза). Невозможно себе представить, чтобы во время действия тока экспериментатор пытался согнуть лапу крысы для выработки реакции избавления. И уж совсем невозможно представить себе эту процедуру, например, у рыб, у которых тоже изучается выработка реакции избегания.

4. Следует отметить ещё один момент. Описывая результаты выработки условно-рефлекторного разгибания лапы, приводящего к отмене воздействия воздуха (см. выше), авторы удивляются: *«Несмотря на то, что полученный нами рефлекс ничем не подкреплялся, он держался несколько дней и даже недель, почти не обнаруживая тенденции угасать»*. Нам понятно, что удивляться этому можно только в том случае, если не рассматривать отмену безусловного раздражителя при совершении реакции в ответ на условный сигнал как приспособительный эффект реакции (подкрепление), как это принято в современном понимании реакции избегания. Очевидно, что авторы не рассматривают отмену вдвухания воздуха в ухо в ответ на условный сигнал как отрицательное подкрепление, то есть, как приспособительный эффект реакции. Для них, в соответствии с классическими представлениями того времени, было важно подкрепление только условного раздражителя в виде следования за ним безусловного раздражителя (что видно и из выше приведённых цитат из их работы), но не подкрепление реакции благодаря тому, что за ней не следует безусловный раздражитель (отрицательное подкрепление).

Резюме

Следовательно, в некоторых отношениях Ю. М. Конорский и С. Миллер делают шаг назад по сравнению с методикой С. Е. Старицина и В. П. Петропавловского. На основе вышесказанного можно сделать вывод, что предложенная методика не предназначена для выработки реакции избегания. Она не соответствует современному пониманию выработки реакции избегания, которая рассматривается как выработка реакции избегания\избавления – одновременная выработка и того, и другого. Не экспериментатор контролирует, какая реакция в данный момент будет совершена, – это полностью определяется животным. Кроме того, в современной методике в качестве как реакции избегания, так и реакции избавления используется то движение, которое вызывает безусловный раздражитель, а в методике С. Миллера и Ю. М. Конорского безусловный раздражитель вызывает одни реакции (вздрагивание головы, движение ушей, лай), а условный раздражитель – другую (поднятие лапы), так что между этими реакциями нет функциональной связи.

Сказанное выше подтверждается, в частности, тем, что методика в последующем широко не использовалась для выработки избегания. Следует подчеркнуть, что сами авторы не ставили цель создать методику для выработки реакции избегания\избавления. Их основной интерес состоял в исследовании условных рефлексов второго типа, где с помощью этой методики получены основополагающие результаты (Конорский, 1970).

ГЛАВА 3. СОВРЕМЕННЫЕ МЕТОДИКИ ВЫРАБОТКИ ИНСТРУМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВНЫХ ОБОРОНИТЕЛЬНЫХ РЕФЛЕКСОВ.

Принципиальная схема выработки реакции избегания. Методическое обеспечение адаптивности реакции избегания. «Контингенции избавления и избегания». Разнообразие методик. Реакции избегания воды. Реакции избегания в челночной камере и камере Скиннера. Трудности выработки реакции избегания. Генерализация и специализация реакции избегания. Результаты наблюдения и количественной оценки формирования поведения. Начальный период выработки реакции избегания. «Суеверные» реакции. Соотношение реакций избегания и межсигнальных реакций. Возможность выработки оборонительного условного рефлекса и по классической методике, и по инструментальной.

Рассмотрим, что собою представляет методика выработки инструментальных условных оборонительных реакций (реакции избегания) в настоящее время. Поскольку реакция избегания инструментальна по способу своего формирования, то при её выработке нужно обеспечить основное правило инструментальных условных рефлексов. Согласно этому правилу подкрепление должно зависеть от того, совершена или нет заданная экспериментатором реакция. Иными словами говоря, вырабатываемая двигательная реакция должна приводить к положительному эффекту. Это означает, как рассмотрено в главе 1, что реакция должна выполнять 2 требования: она должна, во-первых, обеспечивать возможность избавиться от начавшего действовать неблагоприятного агента и, во-вторых, избежать его возможного действия в будущем. Этим требованиям в общем виде удовлетворяет схема, приведённая на рис. 3.1.

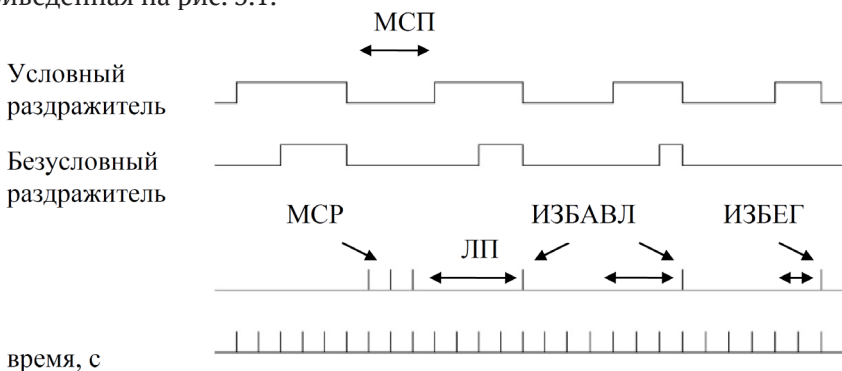


Рис. 3.1. Принципиальная схема выработки реакции избегания. Условные обозначения: ЛП- латентный период, МСП – межсигнальный период, МСР – межсигнальная реакция, ИЗБАВЛ – реакция избавления, ИЗБЕГ – реакция избегания

В соответствии с приведенной схемой включается условный раздражитель, а спустя 5-10 с – безусловный раздражитель (например, электрический ток). Ток вынуждает животное совершать множество реакций и среди них – требуемую. Эта реакция приводит к немедленному выключению как тока, так и его сигнала и называется избавлением. В ходе опыта реакция осуществляется все быстрее и быстрее и, наконец, животное заблаговременно совершает ее до включения тока; условный сигнал при этом немедленно выключается, а ток не включается. Эта реакция называется избеганием.

Определение реакций избавления и избегания

Реакцией избавления называется ответ животного на действующий в данное время аверсивный раздражитель (ток), приводящий к прекращению его действия (выключению тока).

Реакцией избегания называется ответ на условный сигнал аверсивного раздражителя (тока), позволяющий заблаговременно исключить предстоящее действие аверсивного раздражителя.

Как следует из сказанного выше, схема предусматривает методическое обеспечение адаптивности и реакции избавления, и реакции избегания. Оно достигается немедленным выключением как тока, так и его сигнала как немедленного следствия совершения вырабатываемой реакции. В иностранной литературе отношение между раздражителями, реакцией и её следствием, способное обеспечить избавление и избегание, имеет специальное название: контингенция избавления (английское escape contingency, испанское contingencia de escape) и контингенция избегания (английское avoidance contingency, испанское contingencia de evitación). Помимо этого, существуют также понятия контингенции подкрепления и наказания.

Определение

Контингенцией называется отношение между раздражителями, реакцией и её следствием, которое способно обеспечить определенную реакцию.

Экспериментальная реализация схемы зависит от вида используемых в опыте животных (крысы, рыбы и т.п.), который в свою очередь определяет выбор реакции и установки. Из животных наибольшее распространение получили крысы, в качестве экспериментальной установки – ящик с электрифицированным полом, а в качестве реакции – нажатие на рычаг (в ящике Скиннера) или переход в безопасное место (см. ниже). Следует отметить, что нажатие на рычаг не входит в экологически адекватный поведенческий репертуар, из-за чего обучение в камере Скиннера занимает длительное время. Так, крысы после 3 опытных дней (по 50 предъявлений в каждом) избегали в среднем только чуть больше одного удара током из 10 возможных (рис. 3. 2).

Методики, основанные на переходе в безопасный отсек, реализуются различным образом. Наибольшее распространение получила челночная камера (известная также как шаттл-бокс). Вырабатываемая в этой камере реакция называется условным рефлексом двустороннего избегания, или условным рефлексом активного избегания. Термин «двустороннее избегание» используют для отличия от описанного ниже одностороннего избегания, а «активное избегание» – для отличия от условной реакции пассивного избегания (см. главу 10), которая состоит в подавлении с помощью тока определенного поведения, например, свойственного грызунам ухода из светлой половины камеры в темную, что будет описано позже.

При выработке реакции избегания в челночной камере также имеется определённая трудность. Она состоит в том, что животному каждый раз приходится переходить на ту половину камеры, в которой оно перед этим получало удар током. Это формирует у животных условную эмоциональную реакцию страха, которая вызывает замирание и тормозит процесс выработки реакции избегания. Указанную трудность можно обойти, если крыса будет получать удар током всегда на одной половине камеры, а другая половина всегда будет безопасным отсеком. Для этого после перехода на другую половину камеры животное вручную переносят в исходное положение. Чтобы крыса не вернулась на противоположную сторону камеры, закрывают дверцу-гильотину в перегородке между двумя

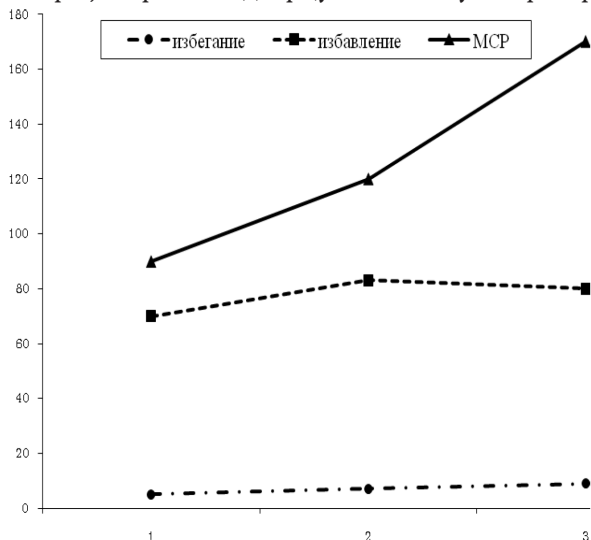


Рис 3.2. Динамика реакций избегания, избавления и межсигнальных в камере Скиннера.

Абсцисса – опытные дни; ордината – число реакций в процентах от числа предъявлений

На фоне минимального уровня избегания (при большом количестве предъявлений) много реакций избавления и ещё больше – межсигнальных реакций

половинами камеры. Может быть также использована так называемая беговая дорожка, одна часть которой электрифицирована, а другая служит безопасной зоной (рис. 3.3, верхний левый). По такой методике вырабатывается условная реакция одностороннего избегания. При этом дверца между отсеками открывается только при включении условного сигнала, а после перехода в безопасный отсек закрывается и остаётся закрытой весь межсигнальный период. Методика обеспечивает быструю выработку инструментальной условной оборонительной реакции. Но, устранив один недостаток, породили сразу несколько других:

1. Животное берёт в руки, что означает нежелательное вмешательство в эксперимент. При исследовании влияния некоторого фактора на обучение и память с помощью этой модели есть риск неосознанного желания взять помягче опытное животное, обеспечив его преимущество перед контрольным животным.

2. Необходимость такого вмешательства экспериментатора делает невозможным автоматизацию опыта.

3. Открытие дверцы-гильотины, обеспечивающей доступ животного в безопасный отсек только с включением условного раздражителя, ограничивает свободное поведение животных и исключает возможность изучать межсигнальные реакции, играющие важную роль в анализе механизмов выработки реакций избегания.

Чтобы обойти эти недостатки, идея одностороннего избегания была реализована следующим образом. Были использованы 2 отсека, в каждом из которых было по 2 дверцы. Каждый раз, когда крыса переходила в безопасный (целевой) отсек, он вместе с крысой переносился в исходное положение и становился стартовым, а освободившийся стартовый передвигался и становился целевым. Такой методический приём также сопряжён с неконтролируемым воздействием на животное. Использовался также вариант, когда, не трогая отсек с животным, каждый раз переставляли освободившийся отсек, делая его целевым. Это можно делать до тех пор, пока не будет достигнута стенка камеры. После этого необходимость продолжения опыта сделает неизбежным возврат обоих отсеков в начало камеры (если камера не бесконечна). Бесконечность камеры, условно говоря, может быть достигнута за счёт придания ей круглой формы. При этом можно обойтись 4 отсеками (рис. 3.3 слева, третий сверху). Вместо круговой дорожки использовалась также восходящая спиралевидная (рис. 3.3 верхний справа). Крысы из стартового отсека, находящегося внизу, должны перейти в безопасный отсек, располагающийся сверху. Когда животное его достигает, он падает вниз и опыт начинается сначала.

Бег – только одна из реакций, которую можно использовать для изучения реакции избегания. Используется также прыжок на полочку. Однако, животное, избавившись от электроболевого воздействия, там может остаться долго, затрудняя продолжение опыта. Чтобы продолжить

опыт, необходимо каким-то образом заставить животное возвратиться в исходное положение. Для этого можно использовать 2 способа:

1. Контролируемое возвращение в исходное положение с полочки осуществляется с помощью подвижного барьера (рис. 3.3 нижний слева). Но это тоже означает вмешательство в эксперимент.

2. Вместо полочки используют столбик или ячеистую сетку. Возвращение в исходное положение после прыжка на столбик или на ячеистую сетку достигается за счет того, что животное не может удержаться сверху длительное время. Недостаток методики в этом случае – отсутствие контроля со стороны экспериментатора за межсигнальным периодом. Кроме того, помимо обучения и памяти в этот процесс окажутся вовлечёнными и другие переменные, напр., физическая выносливость.

Вместо традиционно используемого тока возможны некоторые варианты. Один из них – имитация встречи с хищником (рис. 3.3 нижний справа). По этой методике к крысе приближается электрический «дикобраз», который срабатывает при контакте с животным. Избегание обеспечивается тем, что крыса держится на расстоянии от «дикобраза».

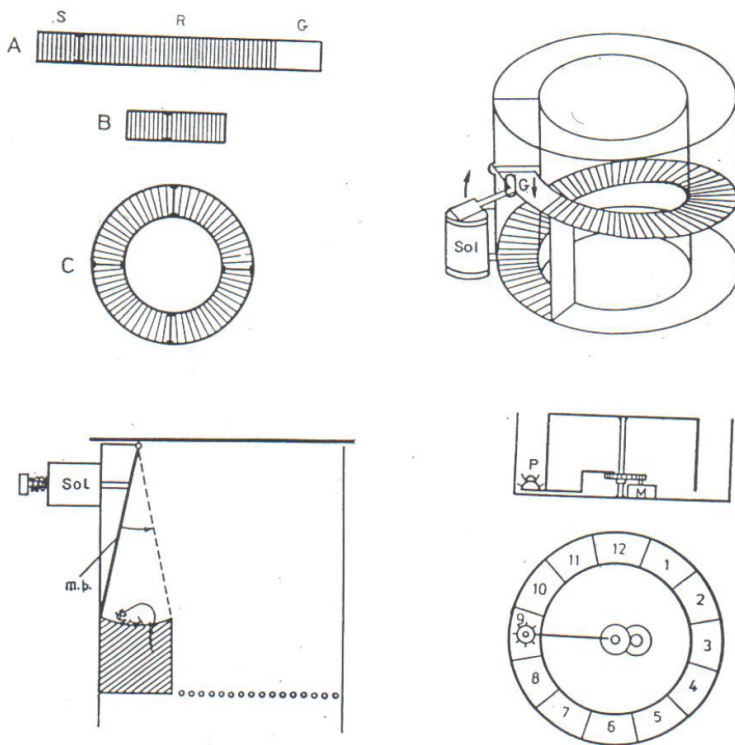


Рис. 3.3. Устройства для выработки реакции избегания (по Бурешуи др., 1991).Объяснения в тексте

Недостаток методики состоит в слабом контроле опыта со стороны экспериментатора. Второй возможный вариант выработки реакции избегания состоит в использовании воды (рис. 3.4). В этом случае крыса помещается в многоэтажный «аквариум». Под контролем экспериментатора находится начало каждого предъявления, то есть, включение условного сигнала, включая повышение уровня воды. Методика позволяет изучать и избавление от уже поступившей на этаж воды, и заблаговременное избегание контакта с ней – переход на следующий этаж по сигналу.

Скорость обучения оценивается с помощью следующих переменных: латентный период, число реакций избавления, избегания и межсигнальных. Латентный период, хотя применяется для оценки и избавления и избегания, но он наиболее существенен для оценки избавления. Представим себе, что мы проводим опыт с двумя группами животных при изолированном действии условного сигнала в течение 10 с (при отсутствии реакции), сопровождаемым воздействием тока с такой же длительностью. Возьмем начальный этап обучения, когда у животных еще нет реакций избегания, и сравним два латентных периода, напр., 19.1 с и 10.2 с. Совершенно очевидно, что обучение более эффективно во 2-й группе, поскольку крысы избавляются от тока почти в два раза быстрее.



Рис. 3.4. Реакция избегания воды
Снизу в установку поступает вода, от которой крыса может спастись переходом через отверстие на следующий уровень устройства.

Рассмотрим, однако, другой случай: 10.1 с и 9.9 с. В этом случае если судить о скорости обучения по латентному периоду, то большой разницы в обучении двух групп мы не увидим, но, по сути, имеем дело с принципиально различными ситуациями. На самом деле, у животных одной группы сформирована только реакция избавления, и они, хотя и минимальное время, но подверглись электроболевному воздействию, а у животных другой группы сформирована уже реакция избегания, и они не получили удара током. Не важно, с каким латентным периодом совершена реакция; важно, что достигнута высшая форма приспособления в данных условиях – избегание. Если проводится какое-нибудь важное исследование о влиянии некоторого фактора на

обучение и память, то вывод, сделанный на основе данных о латентном периоде, может иметь неприятные последствия. Именно поэтому наиболее частым показателем выработки данного рефлекса служит число реакций избегания. Величина реакций избегания представляется обычно в виде процентов от числа предъявлений.

Важной характеристикой обучения служат реакции, совершаемые в межсигнальном периоде. Однако эти межсигнальные реакции используются для оценки формирования избегания крайне редко. Возможно, что это связано с трудностями их интерпретации. Рассмотрим соотношение реакций избавления, избегания и межсигнальных в процессе выработки условного инструментального оборонительного рефлекса (рис. 3.5). Легко проэкстраполировать кривые избавления и избегания: первая стремится к нулю, а вторая – к 100 %. Динамика межсигнальных реакций имеет более сложный характер и объяснить её труднее. Чем объяснить такой характер кривой межсигнальных реакций, представленной на рис. 3.5?

Осуществление вырабатываемых реакций в межсигнальном периоде, когда условный раздражитель не включён, объясняется следующим механизмом. В начале выработки реакции избегания, помимо специально используемого условного раздражителя (например, звука) перед включением тока могут действовать и другие, побочные, раздражители, такие, например, как звук открывающейся двери, телефона и т.п. Вследствие этого временная связь образуется не только между специально используемым условным раздражителем и током, но и между побочными раздражителями и током, что в том и другом случаях создаёт основу для осуществления вырабатываемой реакции в ответ на эти побочные раздражители. Этот процесс называется генерализацией условного рефлекса. Генерализация, связанная с обобщением сигналов по некоторым признакам, встречается часто в реальной жизни. Последнее нашло своё отражение в таких выражениях, как «пуганая ворона куста боится» и «обжегшись на молоке, дуешь на воду». Приспособительное значение этого

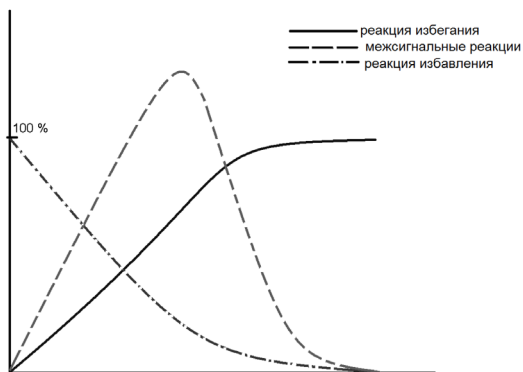


Рис. 3.5. Динамика реакции избегания, реакции избавления и межсигнальных реакций в процессе обучения (идеализировано). По оси ординат число реакций в % от числа предъявлений, по оси абсцисс – время. Реакции избегания стремятся к 100 %, реакции избавления реципрокно стремятся к нулю. Межсигнальные реакции сначала возрастают, отражая процесс генерализации условного рефлекса, затем уменьшаются, что соответствует специализации условного рефлекса

явления, в том числе и в приведённых примерах, очевидно. Лучше вороне испугаться куста, когда опасность уже миновала, чем не среагировать на притаившегося под кустом стрелка. Равным образом, человеку лучше лишний раз подуть на холодную воду, чем, потеряв бдительность, обжечься ещё раз.

В дальнейшем из-за того, что электрошоковое воздействие применяется в 100 % случаев только после условного раздражителя (если не совершается требуемая реакция), в то время как каждый из множества побочных раздражителей совпадает с включением тока всё реже и реже, реакции на побочные раздражители угасают, а реакция на условный сигнал усиливается – наступает этап специализации условного рефлекса. Специализация навыка играет важную роль в приспособлении организма к окружающей среде. Без неё организм в своих реакциях на разнообразные сигналы уподобился бы марионетке, которую дёргают за всевозможные нитки одновременно несколько неопытных кукловодов.

Вследствие специализации условного рефлекса на заключительном этапе имеет место большое число реакций избегания и малое число межсигнальных реакций. Большое число реакций избегания и малое число межсигнальных реакций у обученных животных представляют собой две стороны одного и того же процесса: **результат обучения состоит в осуществлении только нужной реакции и только в нужный момент.** Это, с другой стороны, объясняет отсутствие ненужных реакций в ненужное время, т.е. отсутствие межсигнальных реакций на этапе специализации условного рефлекса. Анализ специализации навыка как оттормаживания лишних реакций в настоящее время представляет собой важную проблему.

Большое число межсигнальных реакций наблюдается в начальной стадии выработки инструментальной условной оборонительной реакции и после стрессогенных воздействий, вызывающих эмоциональное напряжение, например при внезапном изменении экспериментальной ситуации. Последнее показано как в опытах в камере Скиннера, так и в опытах в челночной камере. Так, например, на 6-й опытный день крысы совершали около 97 % реакций избегания в челночной камере. Рефлекс был хорошо специализирован, и межсигнальных переходов между отсеками было всего 8.3 %. Затем отверстие, через которое крысы в ответ на условный сигнал переходили в безопасный отсек, закрывали и открывали отверстие в противоположном конце перегородки между отсеками. До включения условного сигнала крысы свободно переходили из отсека в отсек. Но при включении условного сигнала, а затем и тока, крысы многократно пытались пройти через закрытое отверстие, в результате в 1-м предъявлении раздражителей после указанной перемены местоположения отверстия ни одно из животных не совершило ни реакции избегания, ни реакции избавления. Зато в наступившем после этого межсигнальном периоде крысы в среднем совершили более 83 % межсигнальных реакций.

Это увеличение межсигнальных реакций в двух различных ситуациях не случайно – и ту и другую ситуации характеризует, по П. В. Симонову (1981), прагматическая неопределенность, когда имеется мало информации о путях решения задачи (удовлетворения потребности). В начале выработки инструментальной реакции избегания это имеет место потому, что просто еще нет никакой информации о причинах включения условного и безусловного раздражителей, равно как и о возможной адекватной реакции, а при внезапном изменении ситуации дефицит информации создается потому, что прежний путь решения задачи перестает быть эффективным и возникает необходимость поиска новых путей решения задачи. Стоит отметить, что межсигнальные реакции служат хорошим (а иногда и единственным) показателем стрессогенного воздействия на животных, а также и показателем влияния психотропных (например) влияний на обучение и память в условиях повышенного уровня эмоционального напряжения.

Обратим внимание на следующее. Большое количество неэффективных межсигнальных реакций и малое количество необходимых реакций избегания в начале опыта, представленное на рис. 3.2, смотрится очень парадоксально и трудно объяснимо. На самом деле, малое число нажатий на рычаг в ответ на условный раздражитель намекает на отсутствие у крыс информации о необходимости нажимать на рычаг. Но факт частых нажатий на рычаг в межсигнальном периоде указывает на то, что реакция нажатия на рычаг усвоена животным. Кроме того, крыса, не нажимая на рычаг в ответ на условный раздражитель, мгновенно делает это при действии тока, что тоже указывает на прочность этого навыка. Об том же говорит и большое количество реакций избавления. Этот феномен ждёт своего объяснения, предоставляя начинающим исследователям шанс сказать своё слово в фундаментальной науке о поведении.

Рассмотренная выше генерализация условного рефлекса является афферентной. Помимо этого существует эфферентная генерализация. Она состоит в том, что помимо требуемой реакции в ответ на условный и безусловный раздражители, животное совершает множество других движений. Она, как и афферентная генерализация, широко распространена. В частности, Л. Г. Воронин описал её у собак при угашении выработанных движений и при выработке новых. Так, например, если угашалась подача лапы, то вместо этой реакции собака начинала совершать другие движения, которые были выработаны ранее.

В основе эфферентной генерализации при выработке реакции избегания лежат, как минимум, 2 причины, как это следует из наблюдений за поведением животных во время опыта (см. ниже). Во-первых, ток выключается не только при совершении нужной реакции, но и по истечении заданного времени, если она не была совершена. Такими реакциями могут стать прыжок, перемещение по камере и т.д. Во-вторых, вместо

нажатия на рычаг лапой, крыса может задеть рычаг хвостом или боком и т.п. В обоих случаях это приводит к тому, что в данном предъявлении раздражителей с выключением тока случайно могут совпадать побочные реакции, отличные от вырабатываемой. Выключение тока способствует запоминанию таких предшествующих ему случайных реакций таким же образом, как и запоминанию вырабатываемой реакции.

По ходу опыта вырабатываемая реакция выключает ток в 100 % случаев, а случайное совпадение с выключением тока остальных реакций происходит всё реже и реже. Вследствие этого последние угасают, и наступает специализация условного рефлекса и по этому признаку. В целом, учитывая специализации афферентную и эфферентную, специализация реакции избегания в идеальном случае означает, что только один сигнал (условный) вызывает условную реакцию, и только одна реакция (условная) вызывает выключение тока.

Многие закономерности формирования реакции избегания, включая, возможно, и причины отмеченного выше парадокса, могут быть лучше поняты при анализе начального этапа её выработки, когда целостный поведенческий паттерн только начинает складываться. Следует отметить, что современные экспериментальные установки, с которыми работают бихевиористы, позволяют регистрировать с большой точностью многие показатели (латентный период, число реакций избавления и избегания, их распределение по предъявлениям, межсигнальные реакции в любое заданное время межсигнального периода и др.). Это создает соблазн не наблюдать за поведением животных, тем более, что оно затруднено тем, что делать это нужно через «глазок», вмонтированный в шумо- и светонепроницаемый кожух. Мы не поддадимся этому соблазну и понаблюдаем за поведением крыс.

Реакции в ответ на ток. Как правило, в первых предъявлениях крысы под действием тока перемещаются по камере, иногда подпрыгивая при этом слегка или даже до потолка. В некоторых случаях, напротив, они застывают на одном месте, перебирая лапами или кусая штыри пола. Интересно, что немедленно после выключения тока они могут нажать на рычаг, часто несколько раз подряд. Способы нажатия на рычаг в ответ на ток разнообразны: передними лапами, одной из задних лап, бедром; крысы прислоняются к рычагу или садятся на него, задевают его хвостом, когда крутятся на одном месте, или лапами, когда прыгают вверх. Следовательно, ток вызывает у животных множество разнообразных реакций, но только часть из них приводит к нажатию на рычаг.

Автору в студенческие годы приходилось работать на самодельной установке, не предусматривающей переключение полярности напряжения на прутьях пола. Наблюдение за поведением крыс выявило ещё одну реакцию. Крыса ставила лапы на прутья, подсоединённые к 1 полюсу источника напряжения, не подвергаясь, таким образом, электроболевому

воздействию. Современные установки снабжены коммутирующим устройством, устраняющим эту проблему.

Реакции на условный сигнал. Как следует из рис. 3.2, у животных очень мало реакций избегания. В то же время в ответ на условный сигнал они вздрагивают, застывают, напрягают уши, смотрят вверх, прыгают к держателю лампочек и цепляются за него. Имеют место также позы и реакции, которые в предыдущем предъявлении совпали с моментом выключения тока, такие как прыжки, движения по определённой траектории и т.п., в том числе и вдали от рычага. Отмечаются и вегетативные реакции (уринация, дефекация и т.п.), свидетельствующие о формировании условной эмоциональной реакции страха на основе классического сочетания условного сигнала и удара током. Таким образом, ещё до появления реакций избегания животные определённым образом реагируют на условный сигнал, то есть, некоторые реакции вырабатываются быстрее той, которую экспериментатор определил быть условной оборонительной реакцией.

Привлекают внимание движения по направлению к рычагу в камере Скиннера или отверстию в челночной камере, начавшиеся в конце межсигнального периода в предшествующем предъявлении, которые в момент включения условного сигнала прерываются, а иногда и сменяются движением от рычага и отверстия. Эти реакции указывают на то, что страх вызывает две противоположные реакции: пассивно-оборонительную реакцию замирания (подтверждаемую вегетативными проявлениями) и активную реакцию в виде бега, прыжка и т.п. в направлении как к рычагу (отверстию), так и прочь от него. Конфликт между этими процессами и определяет результат обучения; возможно также, что он служит одной из причин возникновения описанного ранее парадокса. Некоторым указанием на то, что страх вызывает торможение вырабатываемой реакции избегания, может служить результат, полученный Т. С. Овчинниковой в выпускной квалификационной работе бакалавра кафедры высшей нервной деятельности. Проведённое в работе сопоставление условных рефлексов на положительном и отрицательном подкреплении показало, что латентный период оборонительной реакции превышает таковой у крыс при выработке пищевого условного рефлекса (рис. 3.6).

Необходимо также учесть в этой связи, что сильный страх может вызвать длительное замирание, конкурирующее с активной реакцией, что сделает невозможным обучение. Вследствие этого надежды неопытного экспериментатора ускорить обучение за счёт усиления тока несостоятельны.

Поведение в межсигнальном периоде. Поведение крыс резко меняется уже после первого удара током, основным проявлением чего является угнетение активности животного. Крысы замирают в том положении, в котором они остались в момент выключения тока или чуть позже, когда

заканчивается движение, начатое под воздействием тока. Животное не всегда успевают нажать во время действия тока; в этом случае они замирают вдали от него. Если животное нажимает на рычаг во время действия тока, выключая его, то замирание развивается на рычаге. В том и другом случае замирание может продолжаться весь межсигнальный период.

При выработке реакции избегания в камере Скиннера отмечают так называемые “взрывы” – серии нажатий на рычаг, как это показано на рис. 3.7. Эти “взрывы” происходят в ответ и на условный раздражитель (b), и на ток; происходят они и во время межсигнального периода (c). При этом такие межсигнальные реакции могут осуществляться в ритме, который может привести к избеганию тока (d).

При выработке реакции избегания в челночной камере наблюдается следующая особенность поведения. Крыса в ответ на раздражители переходит не полностью на противоположную половину камеры, а занимает промежуточное положение между двумя половинами, так что задние лапы остаются на покидаемой половине (нпр., левой). В этом положении животное остаётся весь межсигнальный период. Это ставит перед экспериментатором проблему выбора способа продолжения опыта. Поскольку вырабатывается реакция двустороннего избегания, то формально потребовалось бы включать раздражители на той половине, на которую они переходили в предыдущем предъявлении (на правой), что делают поначалу неопытные

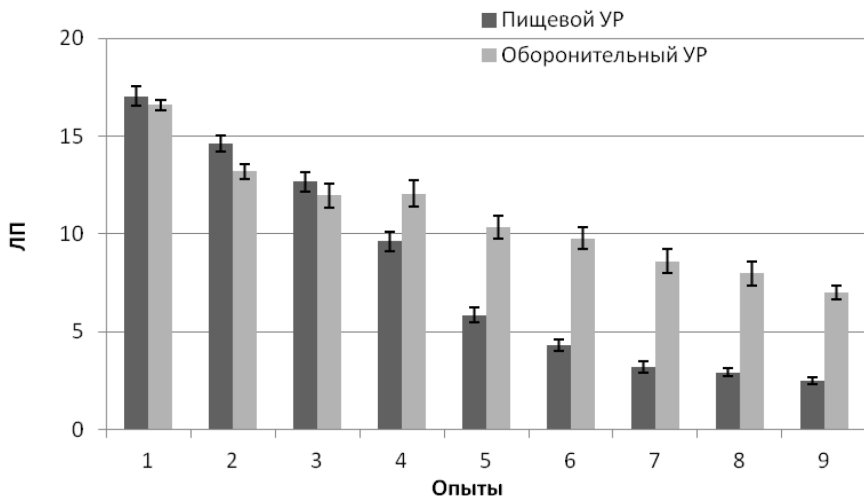


Рис. 3.6. Латентные периоды условной пищедобывательной реакции и реакции избегания в челночной камере. По оси абсцисс опытные дни, по оси ординат – латентный период в с.

Латентный период оборонительной реакции превышает таковой у крыс при выработке пищевого условного рефлекса, что указывает на торможение двигательной реакции за счёт страха, вызываемого воздействием электрошокового воздействия

экспериментаторы. Но удары током в этом случае не заставляют крысу переходить, пятясь, на левую половину, и она остается в занимаемом положении вплоть до следующего предъявления, после чего всё начинается сначала. Успешное продолжение опыта может быть достигнуто противоположным способом – включением тока на левой половине камеры. Удар током по задним лапам приводит к немедленному прыжку вперед, аналогично тому, как лошадь побежит вперед от удара хлыстом по задним ногам.

Специально можно отметить следующее наблюдение. Под действием тока крысы совершают ряд реакций вплоть до его выключения. Выключение тока служит животному подкреплением для реакции, которая была совершена непосредственно перед этим событием. Весь межсигнальный период крысы остаются на месте, которое заняли при выполнении этой реакции, непосредственно предшествующей выключению тока. В следующем предъявлении они совершат эту реакцию первой при действии тока или его сигнала. Конечной становится другая реакция, которая тоже подкрепляется выключением тока, в силу чего в следующем предъявлении она будет совершена первой. Таким образом, в опытах формируется реакция, не имеющие реальной связи с подкреплением, но лишь случайно предшествующие ему. Такие реакции у голубей Б. Ф. Скиннер назвал «суеверными».

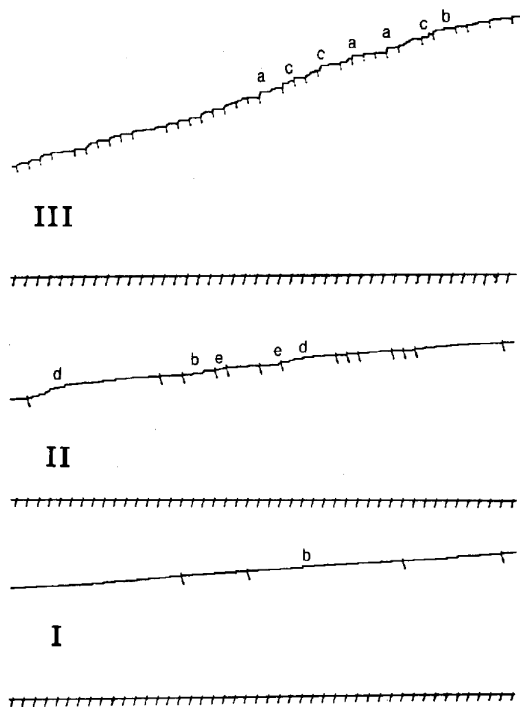


Рис. 3.7. Фрагменты кумулятивной регистрации при выработке реакции избегания в камере Скиннера. Нижние линии в каждом фрагменте — условный раздражитель, верхние — ток (отклонение пера самописца вниз) и реакция (отклонение вверх). I — осуществлено много реакций избегания и мало межсигнальных реакций; II — много и реакций избегания, и межсигнальных реакций; III — мало реакций избегания и много межсигнальных. Отмечены “взрывы” в ответ на ток (a), на условный раздражитель (b) и во время межсигнального периода (c). Отмечены также серии межсигнальных реакций, ритм которых привел (d) и не привел (e) к реакции избегания

Случайное совпадение во времени некоторых реакций с биологически значимыми событиями (без реальной причинно-следственной связи между ними) служит причиной возникновения суеверных реакций у человека. Например, человек утром встал с левой ноги, а при выходе из подъезда на него упал кирпич; человек свяжет эту неприятность с тем, что он встал с левой ноги и будет впредь вставать с правой ноги. Некоторые из таких суеверных реакций очень распространены.

Возможность выработки оборонительного условного рефлекса и по классической методике, и по инструментальной. Как мы видели, опыты В. П. Протопопова вместо выработки прочного условного двигательного оборонительного рефлекса вызвали срыв высшей нервной деятельности. Мы сделали вывод, что классическая методика напрямую неприменима для выработки двигательных оборонительных рефлексов. Однако, абсолютизировать это положение не стоит, поскольку дело не в самой методике, а в возможности или невозможности обеспечить приспособительное значение реакции. На самом деле, в классической методике с применением кислоты и методике В. П. Протопопова последовательность раздражителей и реакций абсолютно одинакова. Так, в той и другой методике реакция сопровождается аверсивным раздражителем (кислотой или током, соответственно). Тем не менее, классический условный рефлекс становится прочным, а двигательный условный оборонительный рефлекс в опытах В. П. Протопопова нет. Напротив, у опытной собаки произошёл срыв высшей нервной деятельности. Следовательно, одна и та же методика в 1-м случае обеспечивает и приспособительный эффект реакции, и её выработку, а во 2-м не обеспечивает ни того, ни другого.

С другой стороны, при выработке классического условного рефлекса и инструментального условного оборонительного рефлекса (реакции избегания) схемы опытов принципиально различны. В классической методике опережающее (условно-рефлекторное) слюноотделение не заставляет экспериментатора вносить изменения в схему опыта, и он по-прежнему даёт как пищу, так и кислоту независимо от реакции животного. В то же время при выработке реакции избегания опережающая реакция приводит к тому, что экспериментатор немедленно выключает условный сигнал и не включает ток. При этом инструментальный условный оборонительный рефлекс вырабатывается так же успешно, как и классический, несмотря на различия в последовательности раздражителей и реакции.

Ещё более наглядным примером относительной роли схемы опыта может служить выработка мигательного рефлекса. Если вырабатывать его в классическом варианте, то сочетание условного раздражителя с воздействием струи воздуха на глаз приводит к тому, что мигательный рефлекс начинает осуществляться на условный раздражитель. При этом

условнорефлекторный ответ не вносит изменений в схему опыта, и экспериментатор продолжает «подкреплять» условный раздражитель подачей воздуха в глаз и при опережающей реакции. При этом, хотя закрытие глаза методически и не прекращает действие воздуха, как это делает реакция избавления от тока, и не отменяет его применение по сигналу, как это делает реакция избегания, но оно, тем не менее, обеспечивает адаптивный эффект. В первом случае реакция уменьшает наличное воздействие струи воздуха на роговицу глаза, а во втором случае заблаговременно обеспечивает избегание воздействия струи на роговицу, так что воздух подействует только на закрывающее глаз веко, что менее болезненно по сравнению с воздействием непосредственно на роговицу глаза. Условный рефлекс при этом вырабатывается успешно, и происходит это благодаря тому, что обеспечивается адаптивный эффект, сопоставимый с тем, который может быть обеспечен при формировании условного мигательного рефлекса по инструментальной методике с помощью отмены подачи воздуха на глаз.

Условный мигательный рефлекс может быть выработан и по инструментальной схеме. В этом случае экспериментатор при закрытии глаза в ответ на условный раздражитель просто не должен подавать струю воздуха в глаз, что обеспечит выработку реакции избегания в строгом соответствии с приведённой на рис. 3.1 принципиальной схемой. Избавление обеспечивается автоматически в силу того, что воздействие струи временно, то-есть, оно прекращает своё действие независимо от реакции: воздух вызывает мигание, а после него, в силу кратковременности, перестаёт действовать (хотя и не вследствие реакции).

Интересный материал для понимания роли схемы опыта даёт сопоставление выработки кислотного условного рефлекса и мигательного. Как мы отмечали ранее, опережающее слюноотделение уменьшало воздействие кислоты на полость рта так же, как и мигание уменьшало воздействие струи воздуха на роговицу глаза. Однако, инструментальная схема не может быть применена в полной мере для выработки кислотного условного рефлекса. На самом деле, если кислота уже попала в полость рта, то у экспериментатора нет возможности прекратить её действие так, как это он делал, отменяя подачу струи воздуха, предусмотрев кратковременность её воздействия. В силу этого выработка реакции избавления невозможна, как об этом мы уже говорили при анализе методик Ю. М. Конорского и С. Миллера. В то же время инструментальным путём можно выработать реакцию избегания. Для этого нужно просто после слюноотделения в ответ на условный сигнал не давать очередную порцию кислоты.

Следовательно, успех выработки условного рефлекса зависит не от схемы как таковой, а оттого, обеспечивает ли она адаптивное значение вырабатываемой реакции. Одинаковые схемы, которые имеют место в классической методике и при выработке реакции по методике

В. П. Протопопова, дают различный результат, поскольку одна методика обеспечивает адаптивность вырабатываемой реакции, а другая нет. С другой стороны, разные схемы (методика выработки классического условного рефлекса и инструментального избегания) обеспечивают одинаково успешный результат. И, наконец, одна и та же реакция (мигательная) может быть выработана с помощью как классической, так и инструментальной методики.

Резюме

Таким образом, в настоящее время в современной методике выработки реакции избегания используется принципиальная схема, представленная на рис. 3.1. Она обеспечивает адаптивность вырабатываемой реакции в ответ как на ток за счёт прерывания начавшего действовать электроболевого раздражителя (реакции избавления), так и на условный сигнал за счёт опережающей реакции, предотвращающей возможное действие тока в будущем (реакции избегания). Следовательно, в современной методике выработки реакции избегания используются принципы, впервые описанные в работах С. Е. Старицина и В. П. Петропавловского. В современной психофармакологии для изучения влияния вновь синтезируемых нейротропных соединений на обучение и память животных широко используется именно эта методика.

ГЛАВА 4.

ОБЩИЕ И СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ЧЕРТЫ КЛАССИЧЕСКИХ И ИНСТРУМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВНЫХ ОБОРОНИТЕЛЬНЫХ РЕФЛЕКСОВ

Роль безусловного раздражителя в классическом и инструментальном оборонительном условных рефлексах. Сопоставление функционального значения условного сигнала, безусловного раздражителя, опережающего осуществления реакции и её следствий в классическом условном и условном двигательном оборонительном рефлексах. Последовательность событий при выработке условных рефлексов. Дифференцировка. Угашение условных рефлексов. Функциональные нарушения. Ошибки интерпретации. Деление условных рефлексов на классические и инструментальные. Необоснованный перенос терминологии с классического условного рефлекса на инструментальный оборонительный.

Инструментальные условные оборонительные реакции характеризуются как чертами, общими с классическими условными рефлексами, так и отличными от них. На начальном этапе выработки и в том, и в другом случае имеет место сочетание индифферентного и безусловного раздражителей. Безусловный раздражитель, во-первых, вызывает реакцию, которую экспериментатор намерен сделать условнорефлекторной, и, во-вторых, обеспечивает формирование сигнального значения индифферентному раздражителю, превращая его в условный сигнал предстоящего воздействия безусловного раздражителя. Благодаря этому и в том, и в другом случае вырабатываемая реакция начинает осуществляться не только в ответ на безусловный раздражитель, но и на его сигнал.

Однако, в тот момент, когда вырабатываемая реакция начинает осуществляться с опережением, то есть, в ответ на условный сигнал, в роли безусловного раздражителя выявляется существенное отличие. Его применение при выработке классического условного рефлекса делает слюноотделение в ответ на условный раздражитель оправданным (целесообразным). Последнее особенно наглядно проявляется в оборонительном секреторном условном рефлексе, когда в качестве биологически значимого раздражителя используют кислоту, впрыскиваемую в рот. Опережающее выделение слюны в этом случае уменьшает концентрацию кислоты, ослабляя таким образом ее предстоящий вредоносный эффект.

То есть, в классическом условном рефлексе сочетание биологически значимого раздражителя не только обеспечивает формирование сигнальности индифферентного раздражителя, но и оправдывает необходимость опережающего выделения слюны (она нужна ввиду предстоящего воздействия кислоты), подкрепляет её выделение в ответ на условный раздражитель и делает эту реакцию целесообразной,

адаптивной. В отличие от этого при выработке реакции избегания сочетание тока с индифферентным раздражителем обеспечивает только возникновение сигнальной функции последнего, в силу чего реакция, как и в классическом условном рефлексе, начинает осуществляться с опережением. Однако применение тока в ответ на опережающую реакцию не может выполнять адаптивную функцию, поскольку это не приводит, как показывают опыты В. П. Протопопова, к желаемому результату. Напротив, следование тока за реакцией выступает как её наказание и вызывает угашение вырабатываемой реакции.

Принципиальное отличие между классическим и инструментальным условным оборонительным рефлексом состоит в последовательности раздражителей, реакции и её результатов. Последовательность событий в окружающей среде имеет большое значение для формирования сигнальности и самого условного рефлекса. Сигнальность, по И. П. Павлову, есть *«основная и самая общая деятельность больших полушарий»* (Павлов, 1954, с. 375). Индифферентный раздражитель может стать сигналом только тогда, когда внешние события происходят в определённой последовательности во времени. Естественно, что и условный рефлекс формируется благодаря тому, что эти события разворачиваются в пространстве и во времени не случайным образом, а с определённой закономерностью. Условный рефлекс, по П. К. Анохину, *«является биологическим отражением универсальных законов, поддерживающих пространственно-временную структуру материального мира»* (Анохин, 1968, с. 8).

При формировании классического условного рефлекса опережающее слюноотделение не отменяет применение безусловного раздражителя, так что последовательность событий остаётся линейной. Благодаря безусловному раздражителю, по выражению П. К. Анохина, эта линейная временная последовательность событий *«цементируется»*.

В отличие от этого, при выработке реакции избегания последовательность событий нарушается, определяясь тем, совершена ли реакция в ответ на условный сигнал или нет. На самом деле, если реакция не совершается, то имеет место такая же линейная последовательность, как и при формировании классического условного рефлекса: условный раздражитель – безусловный раздражитель. Но если условный сигнал вызывает реакцию, то линейность прерывается: ток не даётся. Возникающая при этом последовательность *«условный раздражитель – реакция»* *«цементируется»* не за счёт безусловного раздражителя, а за счёт положительного эффекта в виде невключения тока при совершении реакции. Именно выполнение этого условия адаптивности вырабатываемой реакции, как мы рассматривали ранее, обеспечивает формирование условного рефлекса.

Как рассмотрено выше, в использовании безусловного раздражителя при выработке классического условного рефлекса и реакции избегания имеются различия. В классическом рефлексе следование безусловного раздражителя за индифферентным раздражителем придаёт последнему сигнальное значение, а следование за реакцией в ответ на условный сигнал обеспечивает её подкрепление. В инструментальном условном рефлексе применение тока после индифферентного раздражителя обеспечивает только формирование сигнальности, но применение тока после опережающей реакции, в отличие от секреторного условного рефлекса, не может приводить к её подкреплению и в современной методике не даётся после реакции.

Указанное отличие порождает и другие отличия между классическим и инструментальным оборонительным рефлексом. В классическом условном рефлексе известны такие процессы, как угашение выработанной реакции и дифференцировка. Чтобы угасить выработанную реакцию, перестают сочетать условный и безусловный раздражители, для чего последний перестают применять после условного сигнала. В результате этого происходит постепенное уменьшение величины слюноотделения вплоть до полного исчезновения. Описанная выше процедура угашения классического условного рефлекса за счет отмены безусловного раздражителя в полной мере не может быть применена для угашения реакции избегания. На самом деле, отмена безусловного раздражителя (напр., кислоты) представляет собой экстренное и значимое изменение экспериментальной среды, которое приводит к существенным изменениям в поведении животных. Как мы отмечали выше, следование кислоты за опережающим слюноотделением делает эту реакцию целесообразной. Отмена кислоты отменяет подкрепление реакции в ответ на условный раздражитель, что и вызывает угашение условного рефлекса.

В отличие от этого отмена безусловного раздражителя (тока) при выработке реакции избегания – рутинная процедура, особенно на этапе осуществления прочного навыка. В соответствии с методикой ток включается только в том случае, если животное не совершает требуемой реакции. Следовательно, угасить инструментальную оборонительную реакцию за счёт отмены безусловного раздражителя в той же мере, что и классический условный рефлекс, невозможно, поскольку невключение тока составляет, как мы видели, неотъемлемую составную часть выработки реакции избегания.

Угасить реакцию избегания можно с помощью противоположного приёма – включения тока в ответ на нажатие рычага или переход в противоположный отсек челночной камеры. Однако следование тока за реакцией нужно квалифицировать не как процедуру угашения, но как наказание, что мы уже отмечали при описании результатов В. П. Протопопова. Применение тока после реакции на этапе осуществления прочной реакции

избегания представляет собой изменение отношений между реакцией и её следствием, сформированных в прошлом опыте животного. На самом деле, на протяжении нескольких опытных дней реакция приводила к выключению тока или его избеганию. Не было ни одного случая, чтобы ток включали в ответ на реакцию. Подробнее роль нарушения подобных отношений в поведении мы рассмотрим в лекции о функциональных нарушениях условных рефлексов.

Таким же нарушением установившихся в ходе выработки навыка отношений между реакцией и безусловными раздражителями может стать выключение тока не вследствие реакции, как это имело место при выработке избегания, а в её отсутствие. Для этого нужно каким-то образом не допускать осуществления выработанной реакции и отключать ток по истечении определённого отрезка времени. В челночной камере это можно сделать, если закрывать отверстие в перегородке камеры, делящей её на 2 половины.

Для угашения реакции избегания можно нарушить также связь между реакцией и выключением условного сигнала, которая сформировалась в ходе предыдущих опытов. Для нарушения этой связи нужно не выключать условный сигнал, несмотря на то, что животное перешло на противоположную половину челночной камеры или не нажало на рычаг в камере Скиннера. Заметим, что все рассмотренные случаи угашения реакции избегания отличаются от классической процедуры.

Различная роль безусловного раздражителя при выработке классического условного рефлекса и реакции избегания проявила себя и относительно дифференцировки. В классическом условном рефлексе она вырабатывается благодаря тому, что пища или кислота даются после условного раздражителя, но не даются после дифференцировочного. Это приводит к тому, что со временем у собаки выделяется слюна только на условный раздражитель, а на дифференцировочный перестаёт выделяться. Применение этой процедуры для выработки дифференцировки в инструментальном оборонительном рефлексе означало бы включение тока после условного сигнала и его невключение после дифференцировочного раздражителя. Но сделать это в полном соответствии с классической методикой невозможно, поскольку ток отменяется, в силу методики выработки реакции избегания, и после условного сигнала (если реакция совершается с опережением), а не только после дифференцировочного.

Рассмотрим для иллюстрации сказанного последовательности событий, которые могут иметь место при предъявлении некоторого индифферентного раздражителя ($ИР_1$), предназначенного стать условным сигналом, и другого индифферентного раздражителя ($ИР_2$), из которого нужно сделать дифференцировочный раздражитель, который не вызывал бы вырабатываемой реакции. Если предъявляется $ИР_1$ и совершается реакция (P), то ток не включается (\bar{T}), в соответствии с методикой выработки

реакции избегания (верхняя последовательность). Если в следующем предъявлении даётся дифференцировочный раздражитель IP_2 и тоже совершается реакция (что совершенно естественно из-за генерализации), то ток, в соответствии с методикой выработки дифференцировки, тоже не включается (нижняя последовательность):

$$\begin{array}{l} IP_1 \text{ ----- } P \text{ ----- } \bar{T} \\ IP_2 \text{ ----- } P \text{ ----- } \bar{T} \end{array}$$

Совершенно очевидно, что нет никакой разницы между невключением тока после IP_1 и IP_2 . Следовательно, в этих условиях нет никаких оснований для выработки дифференцирования одного индифферентного раздражителя от другого.

Рассмотрим случаи, когда животное в ответ на IP_1 не совершает реакцию (\bar{P}). В этом случае, в соответствии с методикой выработки реакции избегания, ток включается (верхняя последовательность). В некоторый следующий момент, если даже животное в ответ на IP_2 не совершит реакции, удар током не последует, поскольку этот раздражитель используется как дифференцировочный:

$$\begin{array}{l} IP_1 \text{ ----- } \bar{P} \text{ ----- } T \\ IP_2 \text{ ----- } \bar{P} \text{ ----- } \bar{T} \end{array}$$

В этом случае последовательности различаются, что создаёт основу для выработки дифференцировки.

Сопоставление рассмотренных последовательностей показывает, что благоприятные для выработки дифференцировки случаи составляют только 50%. Это обесценивает применение классической процедуры для выработки дифференцировки инструментального условного оборонительного рефлекса. Заметим, что к дифференцировке классического условного рефлекса приступают не сразу, а когда он уже выработан. Вследствие этого в ходе опыта число случаев, способствующих выработке, будет, очевидно, уменьшаться.

Кроме того, в ходе опыта число таких случаев, которые способствуют выработке дифференцировки, будет уменьшаться, поскольку по мере обучения растёт число случаев, когда животное в ответ на условный раздражитель совершает вырабатываемую реакцию, в результате чего ток не включается, как и в случае использования дифференцировочного раздражителя. Это ещё более сглаживает разницу между последствиями, которые наступают после того и другого раздражителя, и уменьшает основу для выработки дифференцировки. Следует отметить, что в научной литературе не описаны случаи выработки дифференцировки реакции избегания.

Рассмотренная выше проблема переноса классических приёмов на инструментальные условные оборонительные рефлексы, связанная со спецификой безусловного раздражителя, сказывается и на функциональных нарушениях. В частности, так называемая сшибка,

положившая начало изучению экспериментальных неврозов, основана на столкновении («сшибке») процессов торможения и возбуждения. Это столкновение обеспечивается быстрым переходом от тормозного дифференцировочного раздражителя (вызывающего тормозной процесс) к положительному пищевому (вызывающему процесс возбуждения). Как следует из сказанного, для функционального нарушения реакции избегания с помощью сшибки требуется предварительно вырабатывать дифференцировку, что возвращает нас к описанной выше проблеме. Подтверждением сказанного служит то, что сшибка не используется для создания функциональных нарушений реакции избегания.

В нашей стране не уделялось должного внимания изучению инструментальных условных оборонительных реакций, вследствие чего до сих пор можно встретить некоторые терминологические ошибки и ошибки интерпретации полученных в опытах результатов, которые мы разберём ниже.

Во-первых, часто путают понятия избегание и избавление, что, по-видимому, вызвано близким звучанием этих слов. Помочь устранению этой путаницы может обращение к английской терминологии, не имеющей такой похожести в звучании: избегание – это avoidance, а избавление – escape.

Во-вторых, что важнее, реакции избегания рассматривают как условный рефлекс, а реакции избавления – как безусловный рефлекс. Корни такого противопоставления кроются в обращении к аналогии с классическим условным рефлексом. При его выработке секреция слюны, которая первоначально имеет место только в ответ на безусловный раздражитель (пищу или кислоту), в дальнейшем становится условным рефлексом. Здесь имеет место четкое различие между условным и безусловным рефлексам в соответствии с тем, в ответ на какой раздражитель они осуществляются. Выделение слюны в ответ на условный раздражитель является условнорефлекторным, а в ответ на безусловный раздражитель та же реакция выступает как безусловнорефлекторная.

При выработке реакции избегания интерпретация ответов на условный и безусловный раздражители зависит от других критериев. Если бы в качестве избегания вырабатывалась реакция, которая безусловнорефлекторным путём вызывалась бы током (например, вздрагивание или отдёргивание лапы от пола), то её можно было бы квалифицировать таким же образом, как описано выше. Но при выработке инструментальной оборонительной условной реакции в виде нажатия на рычаг в камере Скиннера, напр., используется не отдёргивание, а нажатие на рычаг. Это движение не может рассматриваться как безусловный рефлекс - оно током не вызывается фатальным образом. Ещё одним аргументом против оценки избавления как безусловной реакции служит следующее. Как известно, безусловный раздражитель вызывает безусловный рефлекс с минимальным латентным периодом, как,

например, струя воздуха в глаз мгновенно вызывает мигательный рефлекс. Такие же быстрые реакции мы видим и в опытах в ответ на ток (вздрагивание, подпрыгивание и т.п.), но нажатие на рычаг, которое мы хотим вслед за классиками сделать условным рефлексом, никогда не вызывается током немедленно. Нажатию на рычаг для отключения начавшего действовать электрического тока нужно учиться и достаточно долго. Так, в камере Скиннера животное долго не может совершить требуемую реакцию, хаотически перемещаясь по камере. По ходу опыта она демонстрирует необходимые атрибуты обучения, совершаясь все точнее и все быстрее: вместо хаотических движений по всей камере совершается точная реакция, соотношенная с рычагом, латентный период при этом уменьшается, что представляет собой известную кривую научения (рис. 4.1). Это свойственно как реакции избавления, так и избегания. Это означает, что уменьшение латентного периода реакции избавления (как и избегания) должно, несомненно, рассматриваться как следствие обучения, а сама реакция избавления – как условный рефлекс.

Приведённый рисунок, следовательно, иллюстрирует важный аспект рассматриваемого процесса. Он состоит в том, что выработка реакции избавления и реакции избегания представляет собой единый непрерывный процесс. Признать, что выработка реакции избегания (реакции на условный раздражитель) есть условный рефлекс, не признавая одновременно, что составная часть этого единого процесса (т.е. выработка реакции избавления) не зависит от обучения, что она не вырабатывается, то есть, что она не есть условный рефлекс, абсурдно. Следовательно, уменьшение латентного периода избавления есть результат обучения, а сама реакция избавления в силу этого есть условный рефлекс.

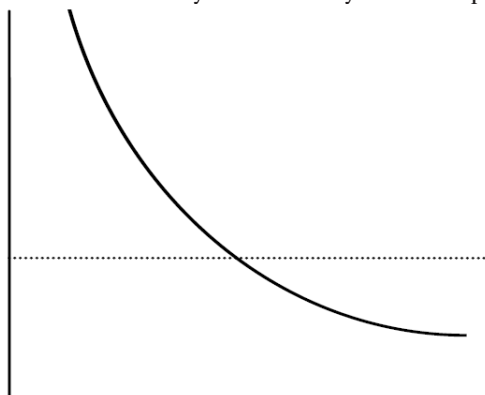


Рис. 4.1. Динамика латентного периода реакции избавления\избегания (идеализировано). По оси абсцисс – предъявления, по оси ординат латентный период. Пунктирная линия – время между включением условного сигнала и тока. Над ней – реакции избавления, под ней – реакции избегания. Уменьшение величин латентного периода по ходу опыта доказывает условнорефлекторную природу и реакции в ответ на условный сигнал, и в ответ на безусловный раздражитель

Стоит учесть неправильное использование в нашей литературе термина «неизбегаемый ток». Он может быть использован только применительно к ситуации, в которой животное по условиям опыта не может совершить реакцию, позволяющую предотвратить включение тока, или когда вопреки совершаемой в ответ на условный сигнал реакции экспериментатор специально подвергает животное электроболевому воздействию, чтобы не допустить осуществления реакции избегания, как это мы рассмотрим в главе 8. Однако, в нашей литературе это термин используется для описания ситуации, в которой животное не может прекратить действие наличного тока (то есть, не может выполнить реакцию избавления), что имеет место, напр., в методике так называемой «выученной беспомощности». В английском языке в таком случае используют “inescapable”. Соответствующее русское слово «неизбавляемый» к данной ситуации не подходит, ибо речь должна идти не об избавлении тока от чего-то, а об избавлении животного от тока. Для описания указанной ситуации с соблюдением этимологии слова подходило бы понятие «неизбывный», если бы оно не выглядело слишком патетичным применительно к животным. Но может быть использовано словосочетание «ток, от которого невозможно избавиться», или «неконтролируемый» и «непрекращаемый» ток.

Ещё одна терминологическая ошибка связана с использованием понятия «сочетание». Такой термин справедлив только относительно классического условного рефлекса. При выработке инструментальной условной оборонительной реакции этот термин неуместен, поскольку в случае избегания нет сочетания условного и безусловного раздражителей, ибо ток в этом случае не включается (рис. 3.1). В этом случае могут быть использованы такие термины, как «предъявление раздражителей», «попытка» или «проба». Самая большая неясность касается того, что является подкреплением при выработке реакции избегания. Но это будет рассмотрено особо в главе 7.

Существуют также трудности интерпретации, связанные с делением условных реакций на инструментальные и классические. Это обусловлено огромным разнообразием условных реакций. Оно определяется многими факторами: различными условными и безусловными раздражителями, реакцией (двигательная, секреторная, вегетативная, пищедобывательная, оборонительная), условиями выработки (следовые рефлексы, наличные), видом животных и т.д. При этом одни и те же факторы могут в равной мере относиться как к инструментальным, так и классическим условным рефлексам. Различные авторы в разное время ориентировались на различные признаки и использовали отличающиеся друг от друга термины, как видно на ниже приведённой таблице. В настоящее время в основном используется терминология, которую предложили Хилгард и Маркис (табл. 4.1).

Табл. 4.1. Классические и инструментальные условные рефлексы в терминологии различных авторов (по: Hilgard, Marquis, 1940 с изменениями).

Авторы	Термины для классических условных рефлексов	Термины для инструментальных условных рефлексов
Торндайк (1911)	Изменение за счет ассоциации	Обучение методом проб и ошибок
Старицин (1926), Петропавловский (1934)	Слюной условный рефлекс	Двигательный условный рефлекс
Миллер, Конорский (1928)	Тип I (сигнализационный)	Тип II
Скиннер (1937)	Тип E	Тип R (оперантный)
Шлоссберг (1937)	Условный рефлекс. Обусловливание	Обучение с успехом
Хилгард, Маркис (1940)	Классический условный рефлекс. Классическое обусловливание	Инструментальный условный рефлекс. Инструментальное обусловливание
Маурер (1947)	Условный рефлекс	Решение проблем

Тем не менее, имеется один способ, который во всех случаях позволяет классифицировать условные рефлексы на классические и инструментальные независимо от многих частных деталей их выработки. Этот способ можно изобразить в виде структурной формулы:

$$P_k = f(P)$$

Только при выработке инструментальной условной реакции подкрепление (P_k) есть функция совершения реакции (P). В классическом условном рефлексе подкрепление даётся всегда, независимо от того, была ли выполнена реакция или нет. В этой связи выработка инструментальной реакции называется контингентным обусловливанием в отличие от неконтингентного классического.

Показателен в этом отношении пример с выработкой условного мигательного рефлекса, рассмотренный в главе 3. Для его выработки на глаз воздействуют каким-либо раздражителем (напр., струёй воздуха), который вызывает закрытие века. В основном он вырабатывается с помощью классической методики. В этом случае закрытие глаза не влияет на предъявление безусловного раздражителя. Однако этот условный рефлекс может быть выработан и с помощью инструментальной методики. В этом случае при закрытии века в ответ на воздействие струи воздуха экспериментатор должен немедленно его прекратить (реакция избавления), а реакция в ответ на условный раздражитель должна не допустить предстоящее воздействие струи воздуха (реакция избегания).

Резюме

В заключение отметим следующее. Выработка инструментальной условной оборонительной реакции, так же как и классического условного рефлекса, выполняет адаптивную функцию, придавая сигнальное значение условному раздражителю и обеспечивая опережающее выполнение реакции (в ответ на условный раздражитель), ранее выполняемой только в ответ на безусловный раздражитель. Однако формирование инструментальной реакции сопряжено со специфическими чертами, отличными от формирования классического условного рефлекса. Это, прежде всего, касается процедуры выработки реакции избегания и понимания природы безусловного раздражителя, рассматриваемого как подкрепление в классическом условном рефлексе. В частности, в отличие от классической методики следование безусловного раздражителя (тока) за условным раздражителем само по себе не может полностью выполнить функцию подкрепления вырабатываемой реакции, ибо при этом обеспечивается только приобретение условным раздражителем сигнального значения. Следование тока за реакцией, которое имеет место при отсутствии реагирования на условный стимул, не подкрепляет реакцию, но нарушает её формирование.

Специфичность инструментального условного оборонительного рефлекса выражается также в том, что выработка дифференцировки и угашение инструментального условного оборонительного рефлекса не может быть обеспечена простой отменой безусловного раздражителя (тока), поскольку его отмена составляет существенный компонент процедуры выработки реакции избегания. Еще одна специфическая особенность инструментального условного оборонительного рефлекса проявляется при функциональных нарушениях выработанной реакции. На функциональные нарушения реакции избегания невозможно перенести приемы, разработанные для классического условного рефлекса.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	3
Глава 1. От классических до инструментальных условных оборонительных рефлексов	5
Глава 2. Условные рефлексы второго типа	14
Глава 3. Современные методики выработки инструментальных условных оборонительных рефлексов	25
Глава 4. Общие и специфические черты классических и инструментальных условных оборонительных рефлексов	41
Глава 5 Феномен удерживания рычага при выработке реакции избегания в камере Скиннера.	51
Глава 6. Реакция избегания по М. Сидману.	65
Глава 7. Специфические особенности подкрепления инструментальных условных оборонительных реакций.....	79
Глава 8. Функциональные нарушения инструментальной условной оборонительной реакции.....	91
Глава 9 Фармакологическая коррекция функциональных нарушений инструментальной условной оборонительной реакции	108
Глава 10. Условная реакция пассивного избегания	128
Глава 11. Инструментальная условная оборонительная реакция у беспозвоночных и низших позвоночных	142
Глава 12. Фармакологический анализ приспособительного поведения высших беспозвоночных и низших позвоночных.	162
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	183
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	190

А. Н. Иноземцев А. Г. Королев

Инструментальное оборонительное поведение:
подходы и методы исследования

Часть 2

Учебное пособие

Москва

2023

УДК612.8

ББК 28.07

Рецензенты

Д.б.н. А. В. Латанов, профессор, заведующий кафедрой высшей нервной деятельности биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова

Д. психол. н. А. М. Черноризов, профессор, заведующий кафедрой психофизиологии факультета психологии МГУ имени М.В. Ломоносова

А. Н. Иноземцев, А. Г. Королев

Инструментальное оборонительное поведение: подходы и методы исследования.

Издание в трёх частях; часть 2.

Учебное пособие написано на основе лекций, читаемых более 10 лет для бакалавров кафедры высшей нервной деятельности биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова. Излагаются современные методы, включая оригинальные, и подходы к изучению формирования, стрессогенного нарушения и нейротропной коррекции оборонительного поведения у представителей различных классов позвоночных и высших беспозвоночных.

Для студентов биологических и психологических специальностей университетов, изучающих физиологию высшей нервной деятельности и нейробиологию, для психологов и специалистов в области экспериментальной психофармакологии

Рекомендовано к опубликованию решением Ученого и Учебно-методического советов биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

ISBN: 978-5-600-03496-9

ГЛАВА 5

ФЕНОМЕН УДЕРЖИВАНИЯ РЫЧАГА ПРИ ВЫРАБОТКЕ РЕАКЦИИ ИЗБЕГАНИЯ В КАМЕРЕ СКИННЕРА.

Феномен удерживания рычага. Подготовительная гипотеза. Причинно-следственные отношения между раздражителями, реакцией и её результатами при выработке инструментального оборонительного рефлекса. Реакция удерживания рычага создает неоднозначные причинно-следственные отношения. Формирование реакции избегания при неоднозначных и однозначных причинно-следственных отношениях. Обратная пропорциональная зависимость между величинами реакций удерживания рычага и реакций избегания. Результаты выработки чередующейся реакции избегания в свете подготовительной гипотезы. Природа удерживания рычага.

При изучении формирования инструментальных оборонительных условных рефлексов в камере Скиннера экспериментаторы встретились с необъяснимым на первый взгляд поведением, которое было названо «реакцией удерживания рычага». Оно заключается в том, что крыса, совершив реакцию избавления с помощью нажатия на рычаг, удерживает его в таком состоянии до следующего удара током, в ответ на который вздрагивает, отпуская на мгновение рычаг, и сразу же нажимает на него вновь (Dinsmoor, Matsuoka, Winograd, 1958). Эта реакция удерживания рычага может длиться очень долго, и даже если оттащить крысу от рычага, то она всё равно вернётся к нему и возобновит его удерживание. Удовлетворительного для всех объяснения этому феномену дано не было. В частности, непонятно, почему эта реакция развивается, несмотря на то, что сопровождается действием тока. Следование тока за реакцией означает её наказание, а это, как мы видели в опытах В. П. Протопопова, вместо выработки условного рефлекса приводит к срыву высшей нервной деятельности.

Наиболее распространена так называемая “подготовительная” гипотеза. Согласно этой гипотезе удерживание рычага выгодно животному, поскольку нахождение на рычаге и нажатие на него обеспечивает мгновенное избавление от тока, и потому удерживание рычага развивается как подготовительная реакция. Гипотеза получила авторитетную поддержку многих исследователей (Campbell, 1962; Davis, Burton, 1974; Dinsmoor, 1977; Davis, 1981). Однако, имеются данные, которые не согласуются с этой гипотезой.

В частности, мгновенное избавление от тока хотя и служит приспособительной реакцией, но более совершенной формой адаптации является реакция избегания. К. Зелинский показал, что выработка стойкого рефлекса избавления затрудняет становление реакции избегания. Следовательно, независимо оттого, зависит ли избавление от удерживания рычага (формально возможно и обратное отношение между

этими реакциями: удерживание рычага зависит от реакции избавления), “подготовительная” гипотеза ущербна в самом своём основании. На самом деле, удерживание рычага «готовит» животное не к самой совершенной оборонительной стратегии поведения в аверсивной ситуации, подвергая его многочисленным ударам тока и препятствуя формированию избегания. Имеется также более принципиальное соображение для понимания проблемы.

Было предположено теоретически и показано опытным путём (Inozemtsev, 1983), что если экспериментальная среда характеризуется однозначными причинно-следственными отношениями, то выработка реакции избегания проходит эффективно; если же эта однозначность нарушается, то обучение избеганию существенно затрудняется. Очевидно, что однозначные причинно-следственные отношения играют важную роль не только при выработке реакции избегания, но в поведении и обучении в целом. На самом деле, если мы хотим правильно среагировать на поступивший из окружающей среды сигнал, то мы должны быть в состоянии предвидеть, что или кто за ним последует и к чему нужно готовиться (убегать, нападать, затаиться и т.п.). А это, в свою очередь, возможно только в том случае, если между событием, наступившим в данный момент, и предстоящим существует реальная связь (временная, причинная и др.), которую мы можем усвоить опытным путем. Если же события следуют друг за другом в хаотической (случайной) последовательности, то им невозможно противопоставить ничего более эффективного, чем случайный перебор возможных действий. Оглянувшись вокруг себя, мы легко можем найти массу примеров, подтверждающих эту точку зрения. Например, даже обыкновенную электрическую лампу мы легко включаем только потому, что между выключателем и лампой существует реальная связь в виде, напр., провода. А представьте себе, что никакого провода нет, а один раз лампа зажглась бы оттого, что вы нажали на выключатель, а другой раз потребовалось бы топнуть ногой или похлопать в ладоши и т.п. Мы в таких условиях не научились бы эффективно решать эту простую задачу.

В общем виде обучение с точки зрения однозначности причинно-следственных отношений можно представить как отражение реально существующей в окружающей среде системы причинно-следственных отношений между предметами и явлениями с помощью системы нервных процессов (нервных связей, по И. П. Павлову). Схематически возможные причинно-следственные отношения в среде показаны на рис. 5.1. С точки зрения указанной однозначности для успешной выработки некоторой реакции одно событие как причина должно иметь только одно следствие (левый рис.5.1) и никогда не должна складываться такая ситуация, чтобы одна причина приводила к двум следствиям. Одновременно недопустимо, чтобы у одного события как следствия были бы две причины (правый рис.).

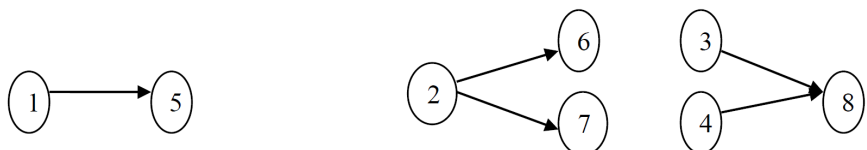


Рис. 5.1. Схематическое представление отношений между событиями как причинами (1-4) и следствиями (5-8). Слева – однозначное причинно-следственное отношение: одна причина (событие «1») вызывает одно следствие (событие «5»); справа – неоднозначные отношения: одна причина (событие «2») вызывает два следствия (события «6» и «7»), а две причины (события «3» и «4») вызывают одно следствие («8»).

Для успешной выработки некоторой реакции одно событие как причина должно иметь только одно следствие (левый рис.) Если одна причина приводила к двум следствиям или у одного события как следствия имеются две причины (правый рис.), то выработка реакции затрудняется или становится невозможной

Применительно к выработке реакции избегания описанная выше однозначность подразумевает, что для приобретения индифферентным раздражителем (ИР) сигнальной функции необходимо, чтобы после него в отсутствии реакции всегда следовал ток (Т), а без него (обозначим это как $\bar{ИР}$) чтобы ток никогда не включался (обозначим это как $\bar{Т}$). Это может быть для наглядности представлено следующими двумя взаимосвязанными отношениями между индифферентным раздражителем и током:

$$\begin{aligned} \text{ИР} - \text{Т} \\ \bar{\text{ИР}} - \bar{\text{Т}} \end{aligned}$$

Указанному требованию удовлетворяет, очевидно, описанная ранее методика выработки реакции избегания. Однозначность следствий включения и невключения индифферентного раздражителя обеспечивается тем, что безусловный раздражитель включается только после индифферентного и выключается при его выключении (верхняя и нижняя последовательность, соответственно). Не бывает ситуации, когда включение условного сигнала (без последующей реакции на него) как причина приводило бы к двум следствиям: в одном случае сопровождалось включением тока, а в другом не приводило к его включению. Кроме того, не бывает такого, чтобы к включению тока приводило один раз включение индифферентного раздражителя, а в другой раз, чтобы ток включался в его отсутствие. Именно это делает ранее индифферентный раздражитель сигналом безусловного.

Равным образом должны быть однозначно указаны следствия как совершения реакции, так и ее невыполнения при включении индифферентного раздражителя. Этому требованию удовлетворяет следующая система отношений между ним, реакцией (Р) и током:

$$\begin{aligned} \text{ИР} - \text{Р} - \bar{\text{Т}} \\ \text{ИР} - \bar{\text{Р}} - \text{Т} \end{aligned}$$

Методически это обеспечивается тем, что реакция всегда приводит к выключению условного и безусловного раздражителей, а отсутствие реакции (\bar{P}) — к удару током и продолжению действия индифферентного раздражителя (ИР), что обеспечивает целесообразность её выполнения.

В отличие от этого, в описываемой в начале этого раздела ситуации нажатие на рычаг сначала выключает ток, а затем, вследствие его удерживания в нажатом состоянии, в следующем предъявлении сопровождается электроболевым воздействием, что повторяется многократно на протяжении всего опыта. Следовательно, нажатие на рычаг как причина имеет, из-за его удерживания, два следствия: 1) выключение тока или 2) удар током (рис. 5.2).

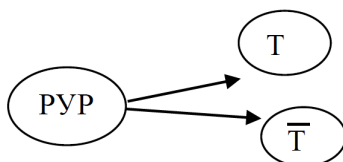


Рис. 5.2. Схематическое представление неоднозначных причинно-следственных отношений между реакцией удерживания рычага (РУР) и её результатами. Удерживание рычага как причина приводит к двум следствиям: выключению тока (\bar{T}) в одном предъявлении и его воздействию на животное (Т) в другом предъявлении

Таким образом, реакция удерживания рычага создаёт неоднозначные причинно-следственные отношения в экспериментальной среде. В соответствии с высказанным выше предположением о роли таких отношений в обучении нужно сделать вывод о несостоятельности подготовительной гипотезы. Это означает, что неограниченное удерживание рычага (как причина возникновения неоднозначности между реакцией и её следствиями) должно не облегчать, а затруднять выработку реакции избегания.

Для экспериментальной проверки роли удерживания рычага необходимо эту реакцию сделать независимой переменной, то есть, сделать так, чтобы возможность удерживания до удара током определялась экспериментатором, а не животным, как это происходило в описываемых выше опытах. Указанная экспериментальная проверка может быть достигнута, если провести опыты в двух условиях. В одних условиях («А») опыты должны проводиться при возможности неограниченного удерживания рычага, приводящего к удару током и возникновению вследствие этого неоднозначных отношений между реакцией и её следствиями, как это рассмотрено выше. В других (условие «Б») опыты нужно проводить без такого удерживания, что исключило бы возможность удара током во время нахождения крысы на рычаге, а, следовательно, и не допустило бы возникновения неоднозначных причинно-следственных отношений во время выработки реакции избегания. Такое планирование эксперимента создаёт условия для формулирования и проверки

альтернативных гипотез. На самом деле, если права подготовительная гипотеза, то есть, если удержание рычага способствует выработке реакции избегания, то обучение будет в условиях «А» успешнее, чем в условиях «Б». Этот результат покажет, что однозначность не играет никакой роли. Если же гипотеза не верна, и успешность обучения на самом деле определяется однозначностью причинно-следственных отношений, то, напротив, реакция избегания будет вырабатываться быстрее в условиях «Б», исключающих неоднозначность отношений в среде.

На основе этого предположения были проведены опыты на двух группах крыс в соответствии с упомянутыми условиями. Условие «А» в опыте обеспечивалось за счёт того, что рычаг находился в камере на протяжении всего опыта, и животное могли его удерживать неограниченно, вплоть до следующего удара током. Условие «Б» обеспечивалось за счёт того, что рычаг на последних секундах межсигнального периода удалялся из камеры и подавался туда только вместе с включением условного сигнала в следующем предъявлении. Следовательно, удержание рычага никогда не сопровождалось ударом тока, а указанная выше неоднозначность не возникала.

В первых пяти опытах с обеими группами животных из 350 предъявлений раздражителей рычаг находился в камере постоянно в течение всех 60 с межсигнального периода (условие «А»). В опытах 6-23 (2800 предъявлений) для первой группы оставили те же условия; для второй группы рычаг на 41-й с межсигнального периода удаляли из камеры на 20 с до очередного включения раздражителей (условие «Б»). Было показано, что в 1-5 опытах, в которых было возможно удерживать рычаг вплоть до удара током в следующем предъявлении раздражителей, реакции избегания в обеих группах оставались на минимальном уровне. Уместно заметить в этой связи, что к указанной в третьей главе причине, затрудняющей обучение в камере Скиннера, нужно добавить ещё одну – удержание рычага. Показано также, что пока условия были одинаковыми, отсутствовали достоверные различия у животных первой и второй групп как между величинами реакций избегания, так и временем удерживания рычага и межсигнальных реакций. Средние величины латентных периодов также были близкими (7.9 с – в первой группе и 7.5 с – во второй).

Изменение условий на обратные для животных 2-й группы привело к радикальному ускорению выработки избегания. Как только этих животных стали тренировать в условиях «Б», которые исключали возможность удерживать рычаг до следующего удара током, создающим неоднозначные причинно-следственные отношения в экспериментальной среде, так сразу же у них кривая научения пошла резко вверх, и в заключительных 21-23 опытных днях число реакций избегания с 2.8 %, имевших место до перемены условий, увеличилось до 69 %. Животные 1-й группы, по-прежнему тренируемые в условиях, позволяющих удерживать рычаг всё

время, продолжали обучаться очень медленно. При этом у них времени удерживания рычага и межсигнальных реакций было больше, чем у животных 2-й группы в те же 40 с межсигнального периода.

Чтобы исключить всякую возможность объяснить эти результаты тем, что во 2-ю группу попали «умные» крысы, условия опытов вновь были изменены, и в условиях «Б» стали тренировать 1-ю группу, а крыс 2-й группы, напротив, тренировали в условиях «А». Изменение условий на обратные привело к тому, что у животных 2-й группы сразу же уровень избегания резко снизился. Даже в конце этого периода выработки реакции избегания в новых условиях, то есть, в блоке опытов 38-40, число реакций избегания было меньше 10 %. В 1-й группе, напротив, уровень избегания резко возрос и достиг за тот же период 53 %. Ещё одно изменение условий (опыты 41-46) вновь изменило результаты, так что реакций избегания стало больше во второй, а межсигнальных реакций и времени удерживания рычага — в первой группе.

Итак, пока экспериментальные условия были одинаковыми, не наблюдалось существенных различий между числом реакций избегания и удерживания рычага у животных обеих групп. Изменение условий приводило к возникновению таких различий. В условиях, которые позволяли удерживать рычаг до следующего предъявления, межсигнальных реакций и времени удерживания становилось больше, а реакций избегания меньше, чем в условиях, исключающих такое неограниченное удерживание рычага.

Согласно “подготовительной” гипотезе удерживание рычага способствует обучению животных. Из этого следует, что чем больше реакций удерживания рычага, тем больше должно было бы быть реакций избегания. Однако, согласно изложенным выше результатам опытов, величины реакций удерживания и межсигнальных реакций, с одной стороны, и величины реакций избегания, с другой, находятся в обратно пропорциональной зависимости. Учитывая это, можно утверждать, что полученные результаты противоречат “подготовительной” гипотезе. Напротив, экспериментальные данные позволяют сделать вывод о том, что успешность обучения определяется однозначными причинно-следственными отношениями между раздражителями, реакцией и её результатом. На самом деле, выработка реакции избегания у крыс обеих групп происходит успешно именно в условиях «Б», в которых удерживание рычага не сопровождается током, вследствие чего указанная однозначность причинно-следственных отношений в экспериментальной среде не нарушается, в отличие от условий «А».

Подчеркнём: неоднозначные причинно-следственные отношения, возникающие из-за удерживания рычага, изначально затрудняют выработку реакции избегания (что мы наблюдали в первых 5 опытных днях), а возникновение указанной неоднозначности в ходе опыта,

вызываемое неограниченным удерживанием рычага, нарушает уже сформированную реакцию избегания.

Приведённые выше результаты свидетельствуют, что выгода от нахождения на рычаге, постулируемая подготовительной гипотезой, отсутствует, вследствие чего она не может служить причиной возникновения удерживания рычага. Это оставляет вопрос о причинах подобного поведения крыс открытым. Ответу на этот вопрос помогает наблюдение за поведением крыс при выработке реакции избегания. Оно приводит к выводу, что в возникновении удерживания рычага большую роль играет замирание как филогенетически древняя реакция, развившаяся в эволюции как неспецифическая оборонительная реакция на сильные раздражители и позволяющая животному остаться незамеченным в случае опасности, — “рефлекс самосохранения” по И. П. Павлову (1951).

Наблюдение показывает, что у большинства крыс замирание развивается уже после первого удара током. Животные застывают в том положении, в котором остались в момент окончания тока или чуть позже, когда заканчивается двигательная реакция, начатая под действием тока. В первых предъявлениях раздражителей животные не всегда успевают достичь рычага и нажать на него. В этом случае они застывают вдали от рычага, и замирание не приводит к удерживанию рычага. И только в том случае, если животное успевает нажать на рычаг во время действия тока (то есть осуществляет реакцию избавления), замирание развивается на рычаге, что порождает реакцию его удерживания.

Можно предположить, что существенную роль в том, достигнет ли животное рычага или нет во время действия тока, играет длительность электрошокового воздействия. В отличие от описанных выше эпизодических (хотя и частых) наблюдений, можно, варьируя эту длительность, специально создать условия для анализа зависимости удерживания рычага от того, достигнет ли крыса рычага во время действия тока или нет. Для этого нужно использовать короткую длительность тока, при которой возможность отключить ток с помощью нажатия на рычаг минимальна, и сравнить время удерживания рычага с тем, которое произойдёт при большей длительности тока.

Для проверки этого предположения опыты проводили в условиях “А” в течение трех дней (150 предъявлений) при длительностях тока 0.1 с, 1.0 с и 10.0 с. Проведённые опыты подтвердили справедливость сделанного предположения. Представленные на рис. 5.3 результаты этих опытов показывают, что чем больше длительность тока, тем выше исследуемые в опытах показатели. Зависимость реакций избавления, избегания и межсигнальных от длительности тока, как показал регрессионный анализ, хорошо аппроксимируется прямой линией. Возрастание изучаемых показателей с увеличением длительности тока связано с тем, что они зависят от вероятности достижения рычага и нажатия на него во время

действия тока, которая в свою очередь определяется длительностью тока. На самом деле, чем она больше, тем больше вероятность нажатия на рычаг во время действия тока — возрастают реакции избавления. Это одновременно увеличивает время удерживания рычага, поскольку данная реакция возникает в основном при застывании животного на рычаге, что определяется именно длительностью тока. Как показывают наблюдения, межсигнальные реакции первоначально возникают как результат перерывов в удерживании рычага, вследствие чего они тоже зависят от длительности тока.

Наблюдения подтвердили, что за 0.1 с крысы чаще всего не успевают достичь рычага. Вследствие этого выключение тока происходит не в результате нажатия на рычаг и оно застает их вдали от него, где они и остаются неподвижными до следующего предъявления раздражителей. Удерживание рычага происходит только при реакциях избавления (в основном) или избегания. При длительности тока 0.1 с эти реакции в сумме наблюдаются в 4.8% предъявлений. Это означает, что в большинстве случаев застывание развивается вне связи с рычагом и, следовательно, вне связи с какой-либо выгодой для реакции на предстоящий ток. Застывание животного в определенном положении, и в частности удерживание рычага, обусловлено окончанием действия тока в данном предъявлении.

Таким образом, реакции избавления находятся в прямой зависимости от длительности тока, а удерживание рычага, в свою очередь — в зависимости, в основном, от реакции избавления. Именно

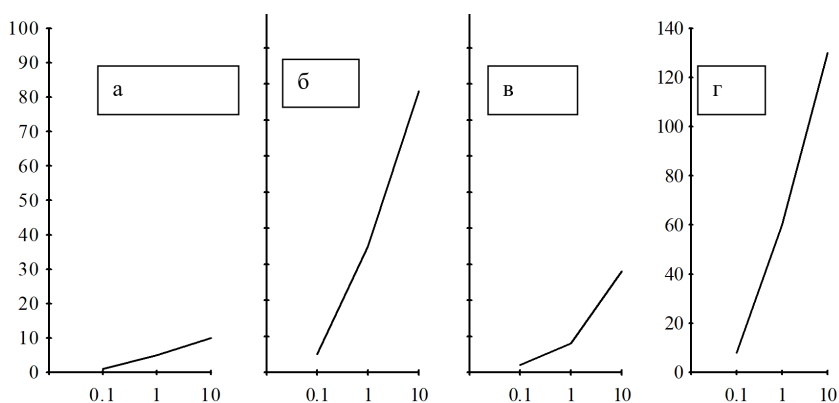


Рис.5.3. Зависимость реакций избегания (а), избавления (б), межсигнальных (г) и удерживания рычага (в) от длительности тока. По оси абсцисс — длительность тока (в сек.); по оси ординат — средние величины реакций, % от числа предъявлений (а, б, г) и от времени межсигнального периода (в).

Представленные результаты показывают, что чем больше длительность тока, тем выше исследуемые в опытах показатели. Это связано с тем, что они зависят от вероятности достижения рычага и нажатия на него во время действия тока, которая в свою очередь определяется длительностью тока (чем больше длительность, тем больше вероятность добежать до рычага и нажать на него).

в этом случае животное при выключении тока остается на рычаге, что и вызывает его удерживание. Обратное неверно, ибо при включении тока, как показывает наблюдение за поведением, животное может быть сброшено с удерживаемого рычага без последующей реакции избавления. Следовательно, вместо постулируемой подготовительной гипотезой зависимости реакции избавления от удерживания рычага имеет место, скорее, обратная зависимость удерживания рычага от реакции избавления.

Обратим внимание на то, что точки зрения подготовительной гипотезы трудно объяснить, почему удерживание рычага меньше выражено при малой длительности тока, ибо оно могло бы обеспечить постулированную этой гипотезой выгоду для быстрого избавления при любой длительности тока. В то же время этот факт выглядит логично в свете зависимости (противоположной той, которая постулируется “подготовительной” гипотезой) удерживания рычага от реакции избавления, которая, в свою очередь, зависит от длительности тока, определяющей, успеет ли животное нажать на рычаг во время действия тока.

Отметим также, что о выгоде следовало бы судить, прежде всего, по реакциям избегания, поскольку они являются более совершенной формой приспособления, а их число минимально. Более того, даже в сумме с реакциями избавления, как это видно на рис. 5.3, они далеко не достигают 100% даже при длительности тока, равной 10.0 с. Это означает, что нажатие на рычаг не всегда осуществляется даже в ответ на непосредственно действующие раздражители. Тем труднее предположить, что удерживание рычага связано с подготовкой к предстоящему включению раздражителей.

В то же время выше было показано, что занимаемое животным положение, в том числе и на рычаге, связано не с подготовкой к предстоящему нажатию на рычаг, а с окончанием, в основном, действия тока. Это очень хорошо иллюстрируется результатами опытов, в которых вырабатывались чередующиеся условные рефлексy. В этих опытах в ответ на один и тот же условный раздражитель в нечетных предъявлениях крысы должны были нажимать на левый рычаг, а в четных — на правый. Межсигнальный период длился 15 с, на 11-й с рычаги удаляли из камеры и возвращали в неё вместе с включением условного сигнала. Проведено 10 опытов по 50 предъявлений в каждой сессии.

Идея этих опытах состояла в следующем. Удерживание рычага после его нажатия в ответ на условный сигнал или в ответ на ток в данном предъявлении не должно обеспечить выгоду для избегания/избавления в следующем предъявлении, поскольку развивается на рычаге, нажатие которого не эффективно для реакции на предстоящий ток. Несмотря на это, как следует из результатов опыта, почти 90% возможного времени крысы удерживают тот рычаг, у которого они остались после его нажатия в предыдущем предъявлении (рис. 5.4). Это приводило к тому, что в 44% случаев крысы сначала нажимали на не эффективный в данном

предъявлении рычага, причем часто по несколько раз подряд. Получающееся в результате этого большое число нажатий на не эффективный рычаг резко контрастирует с минимальным числом реакций избегания даже в 10-м опыте. Большие величины нажатий на не эффективный в данном предъявлении рычаг и времени его удерживания подтверждают, что эти реакции не связаны с подготовкой к избавлению/избеганию, то есть, полученные результаты резко противоречат подготовительной гипотезе.

С этими данными о нажатии на неэффективный рычаг интересно сопоставить следующий факт, полученный в одном из опытов, в котором рычаг перемещали на новое место. Наблюдения за поведением животных показывают, что при упроченном навыке крысы в межсигнальном периоде спокойно сидят в 1 из углов камеры. Включение условного сигнала активирует их, и они, как опытные баскетболисты, в прыжке лапой ударяют по рычагу, после чего возвращаются в исходное положение. Такое же поведение наблюдалось и после перемещения рычага на новое место, и крысы продолжали прыгать к прежнему местоположению рычага, ударяя

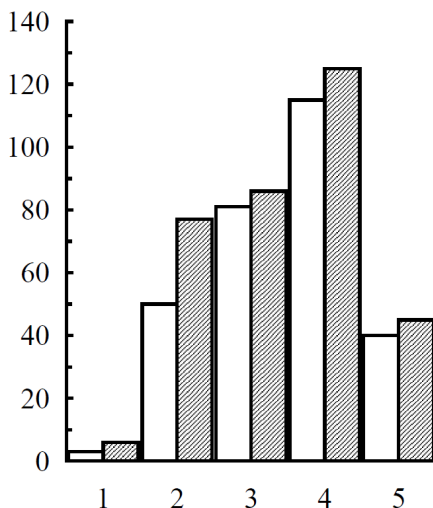


Рис. 5.4. Чередующийся условный рефлекс у крыс в 1-3-й (белые столбики) и в 8-10-й (заштрихованные) дни. По оси абсцисс – реакции (%).

1 – реакции избегания; 2 – реакции избавления; 3 – удерживание неэффективного в данном предъявлении рычага; 4 – нажатия на неэффективный рычаг (включая повторные) во время действия тока; 5 – нажатия на неэффективный рычаг. 1,2,4,5 – процент от числа предъявлений; 3 – процент от общего времени удерживания рычагов.

Крысы в каждом данном предъявлении продолжают удерживать тот рычаг, который они нажали в предыдущем предъявлении и который в данный момент неэффективен. Это приводит к тому, что животные сначала нажимают на неэффективный рычаг, увеличивая время его удерживания (свыше 80 % от возможного времени) и уменьшая уровень избегания

лапой по пустому месту. В результате этого величина реакций избегания, выработанных к этому времени, уменьшилась на 78.5%. По-видимому, сигнальное значение рычага не столь велико, чтобы рассматривать нахождение животных у рычага как подготовку к его нажатию.

Об этом же говорит и анализ распределения межсигнальных реакций по 6 интервалам межсигнального периода. На рис. 5.5 представлены результаты такого распределения в описанных ранее 1-5 опытах для крыс в условиях А и Б. Согласно полученным данным, наибольшее число межсигнальных реакций приходится на первый интервал, где эти реакции и связанное с ними удерживание рычага не могут оказать какого-либо влияния на избегание предстоящего удара током. Такое же распределение имело место и в остальных опытах описанного эксперимента. Отметим также, что большую часть реакций первого интервала составляют серии из так называемых «взрывов» - нескольких нажатий на рычаг, осуществляемых непосредственно в ответ на действие тока (см. рис. 3.7). В первые две с межсигнального периода они составляют до 92.9 % от всех реакций первого интервала.

Изложенный выше материал позволяет сделать вывод о том, что «подготовительная» гипотеза и постулируемая ею выгода не объясняет возникновения и развития реакции удерживания рычага. Сами истоки

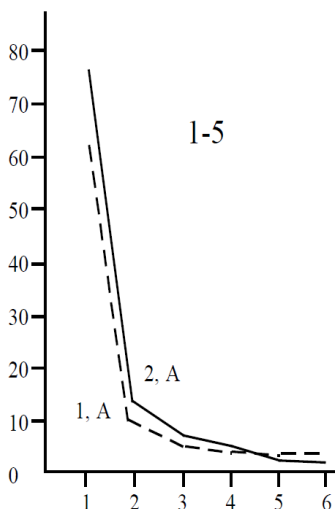


Рис. 5.5. Распределение межсигнальных реакций по 10-секундным интервалам межсигнального периода в блоке из первых 5 опытов. По оси ординат — средние величины реакций в % от числа предъявлений; по оси абсцисс — № интервала 1, 2 – группы животных, А – условие опыта (животные могли удерживать рычаг вплоть до удара током в следующем предъявлении).

Наибольшее число межсигнальных реакций приходится на первый интервал, где эти реакции и связанное с ними удерживание рычага не могут оказать какого-либо влияния на избегание предстоящего удара током в следующем предъявлении

идеи о выгоде удерживания рычага тоже, по-видимому, не верны. Идея о подготовительном характере данной реакции возникла на основе результатов о латентных периодах реакции избавления, т. е. частного и не самого совершенного вида приспособительного оборонительного поведения. На этой модели не может проявиться в полной мере отношение между удерживанием рычага и приспособительным поведением, в частности выявленное нами с помощью традиционной методики обратно пропорциональное отношение между удерживанием рычага и реакцией избегания.

Положение о выгоде подтверждают работы, выполненные по описанной в главе 6 методике избегания М. Сидмана (Sidman, 1953), согласно которой любая реакция отсрочивает следующее запрограммированное воздействие током, в том числе и реакция в ответ на предыдущее включение тока, т. е., по существу, реакция избавления. Вопрос о том, какая методика предпочтительнее для исследования функциональной связи между удерживанием рычага и приспособительным оборонительным поведением, должен быть решен, очевидно, в пользу, во-первых, методики избегания, поскольку оно является более совершенной формой приспособительного поведения, чем избавление и, во-вторых, в пользу ее классического варианта. На самом деле, избегание должно рассматриваться в связи с возможным предстоящим воздействием током (избегается именно предстоящий ток), что и предусматривает традиционная методика выработки реакции избегания.

Описанные выше данные, полученные с помощью классического варианта методики, более достоверно отражают отношение между удерживанием рычага и реакцией избегания как приспособительным поведением. Они показывают, что удерживание рычага не может служить мерой оценки приспособительного поведения, поскольку, чем больше время удерживания, тем меньше число реакций избегания. Более того, уменьшение латентных периодов реакции избавления вследствие удерживания рычага тоже вызывает сомнение. Действительно, короткие латенции необязательно зависят от нахождения животного у рычага. В опытах животные часто занимают положение в отдаленном от рычага углу, из которого прыжком достигают рычага в ответ на условный раздражитель, после чего возвращаются в то же исходное положение. С другой стороны, удерживание рычага не всегда приводит к минимальным латенциям реакции избавления, ибо включение тока иногда сбрасывает крысу с рычага, причем реакция избавления в этом случае может и не наступить. Согласно полученным данным, латентные периоды меньше именно в тех условиях, в которых меньше реакций удерживания: у животных, тренируемых в условиях "Б", латентные периоды в опытах 6-23, 26-40 и 41-46 равнялись 4.1, 5.3 и 4.6 с соответственно, а тренируемых в условиях "А" эти величины равнялись 5.8, 6.0 и 6.3 с.

Совокупность всех данных, проанализированных выше, говорит о том что подготовительная гипотеза не объясняет природу реакции удерживания рычага; не способны этого сделать и другие существующие гипотезы. Ключ к разгадке того, почему возникает и развивается данная реакция, лежит в анализе соотношения между собой величин удерживания рычага и межсигнальных реакций, с одной стороны, и, с другой стороны, в сопоставлении их обеих с величинами реакций избегания. Результаты проведённых опытов показывают, что межсигнальные реакции сначала возрастают, а затем, по мере выработки реакции избегания, уменьшаются. Эта динамика, как рассмотрено в главе 5, подчиняется закономерностям генерализации и специализации условных рефлексов. Поскольку динамика реакции удерживания рычага подчиняется той же количественной закономерности, можно предположить, что ее развитие тоже связано с механизмом генерализации и специализации реакции избегания.

Кроме того, полученные данные свидетельствуют о том, что число межсигнальных реакций и время удерживания рычага в условиях «А» (неоднозначные отношения), позволяющих удерживать рычаг вплоть до удара током в следующем предъявлении, в разы больше, чем в условиях «Б» (однозначные отношения), в которых это невозможно. Это указывает на большую выраженность процесса генерализации условного рефлекса при неоднозначных причинно-следственных отношениях в экспериментальной среде. Мы отмечали выше (глава 3), что возрастание уровня межсигнальных реакций возникает при увеличении прагматической неопределённости, по П. В. Симонову, когда имеется мало информации о путях решения стоящей перед животным задачи.

При этом уровень избегания, напротив, в разы больше в условиях «Б», исключающих удерживание рычага до удара током и, следовательно, не допускающих возникновение неоднозначных причинно-следственных отношений между раздражителями, реакцией и её результатами. Это означает, что реакция удерживания рычага, создавая отмеченную выше неоднозначность причинно-следственных отношений в экспериментальной среде, усложняет задачу для животных. Это отражается в меньшем уровне реакций избегания и большем числе межсигнальных реакций, чем в условиях, исключающих сопровождение удерживания рычага ударом тока и, следовательно, исключающих указанную неоднозначность.

Возвращаемся к ранее поставленному вопросу о том, почему реакция удерживания рычага развивается, несмотря на то, что сопровождается действием тока. В свете сказанного выше проблема может быть переформулирована следующим образом. Данная реакция развивается не вопреки тому, что она сопровождается током, а именно в силу этого. На самом деле, удар током после удерживания рычага создаёт, как показано выше, неоднозначные причинно-следственные отношения

между реакцией и её двумя следствиями. Неоднозначные причинно-следственные отношения затрудняют выработку реакции избегания, продлевая процесс генерализации и задерживая специализацию условного рефлекса. Следовательно, реакция удерживания рычага, возникая на основе замирания на рычаге, развивается и поддерживается на основе генерализации реакции избегания, что подтверждается и большим числом межсигнальных реакций в условиях, позволяющих удерживать рычаг вплоть до удара током.

Резюме

Согласно подготовительной гипотезе, чем больше удерживание рычага, тем больше должно быть реакций избавления. Однако удерживание рычага приводит к неоднозначным причинно-следственным отношениям между условным раздражителем, реакцией и её результатом, что с теоретической точки зрения не может способствовать обучению (выработке реакций избавления/избегания). Экспериментальная проверка гипотезы показала, что отношения между величинами удерживания рычага и избегания реципрокны. Длительность удерживания рычага за одинаковый временной интервал межсигнального периода в условиях, которые позволяют неограниченное удерживание рычага, больше, а реакций избегания меньше, чем в противоположных условиях.

В возникновении удерживания рычага большую роль играет замирание как филогенетически древняя неспецифическая оборонительная реакция на сильные раздражители, позволяющая животному остаться незамеченным в опасных ситуациях. Удерживание рычага первоначально возникает в том случае, если животное во время действия тока (как сильного раздражителя) успевает нажать на рычаг, и замирание развивается на рычаге, что и порождает его удерживание. То, что удерживание рычага зависит от замирания на рычаге вследствие удара током в предыдущем, а не от подготовки к нажатию на рычаг в следующем предъявлении стимулов, доказывается распределением межсигнальных реакций в межстимульном периоде и результатами выработки чередующейся реакции избегания. Большинство межсигнальных реакций происходит сразу после выключения тока, а при чередующемся избегании животные чаще всего нажимают на рычаг, на котором они остались после удара током в предыдущем предъявлении. И в том, и в другом случае нажатия на рычаг не способствуют выработке реакции избавления/избегания, то есть, они связаны не с предстоящим током, но с подействовавшим в прошлом.

Совокупность проанализированных данных свидетельствует, что подготовительная гипотеза не может объяснить возникновение и развитие реакции удерживания рычага. Удерживание рычага, создавая неоднозначные причинно-следственные отношения между раздражителями, реакцией и её результатами, затрудняет обучение животных.

ГЛАВА 6. РЕАКЦИЯ ИЗБЕГАНИЯ ПО М. СИДМАНУ.

Особенности методики М. Сидмана. Методологическая основа методики. Возможна ли выработка реакции избегания без условного сигнала? Подкрепление реакция избегания по М. Сидману. Мера оценки реакции избегания. Функциональное значение реакций, входящих в меру Сидмана. Сопоставление меры Сидмана с традиционной оценкой процесса выработки реакции избегания при разных длительностях тока. Зависимость величин избегания от длительности межсигнального периода. Оценка меры М. Сидмана с точки зрения её пропорциональности прогрессу обучения.

Как отмечалось в главе 1, со времени применения методики С. Е. Старицина и В. П. Петропавловского в неё были внесены многие изменения, которые не носят принципиального характера. До сих пор используются их основные приемы, в частности, выключение наличного тока, так и его невключение в зависимости от реакции животного в ответ на безусловный или условный раздражитель. Однако, это не касается методики выработки реакции избегания, опубликованной в журнале «Science» М. Сидманом (Sidman, 1953), которая в дальнейшем получила название «избегание по Сидману» (Sidman avoidance). Она, в отличие от сказанного ранее, характеризуется следующими двумя основными чертами: отсутствием условного раздражителя и краткой длительностью действия электрического тока (доли с), исключающей возможность нажатия на рычаг во время электроболевого воздействия; отключение тока происходит автоматически, по истечении заданного интервала Т-Т или Р-Т (см ниже).

Это кардинально отличается от классических представлений о формировании реакции избегания, которые описаны выше. Во-первых, если нажатие на рычаг не приводит к выключению начавшего действовать тока, то что служит положительным результатом нажатия на рычаг, необходимым для выработки этой реакции избавления от тока? Во-вторых, эффективное избегание воздействия тока в будущем возможно, согласно устоявшимся представлениям (см. главу 3), только в том случае, если этому воздействию предшествует некоторое сигнальное событие. Естественен вопрос о том, как можно избежать предстоящий ток, если ничто не сигнализирует его возможного включения.

Рассматриваемая методика представляет собой следующее. Через определенный временной интервал Т-Т (ток-ток) наносятся кратковременные удары током, которым не предшествует никакой дискретный условный раздражитель. Нажатие на рычаг в любой момент данного интервала отменяет очередное запрограммированное включение тока и «запускает» другой интервал времени большей продолжительности — Р-Т (реакция-ток), через который будет дан новый удар током (см. рис. 6.1). Каждое

из указанных нажатий расценивается как избегание, а его мерой служит число нажатий на рычаг в единицу времени. Заметим, что животное не будет подвергаться воздействию тока до тех пор, пока нажимает на рычаг не реже, чем длительность интервала Р-Т, поскольку каждое нажатие на рычаг отменяет очередное включение тока.

Вышеизложенные особенности методики согласуются с представлениями Б. Скиннера об оперантном поведении. На самом деле, одно из названий методики М. Сидмана – свободное оперантное избегание (free-operant avoidance). Понимание Б. Скиннера оперантного поведения основывается на его спонтанности, то есть, на отсутствии вызывающего это поведение раздражителя (Skinner, 1948, 1969). Стоит отметить, что одно время он, хотя и отказывался от специального использования дискретного раздражителя, в качестве такового рассматривал сам рычаг. Отход от этого взгляда связан с тем, что исследователь отказался от понимания оперантного поведения как рефлекторного. В 1953 г он заявил, что оперантное поведение является не рефлекторным, а особым видом поведения, подчиняющегося закону эффекта. В соответствии с этим в оперантном поведении акцент ставится не на условный раздражитель, а на реакцию. В методике М. Сидмана это нашло своё отражение в отсутствии условного сигнала и использовании числа реакций в минуту. Сложнее проследить истоки игнорирования выключения тока в качестве подкрепления. Возможно, такой выбор стал механическим следствием акцента на выбранную меру избегания (число реакций в минуту). Впрочем, имеются и теоретические соображения о бесполезности для обучения условного раздражителя и негативного подкрепления. В частности, было высказана идея, согласно которой сова не предупреждает мышь о

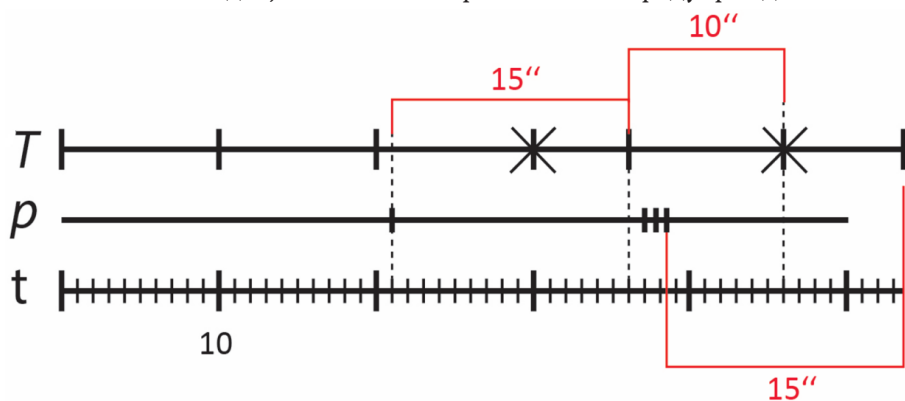


Рис. 6.1. Временные отношения тока и реакции в методике Сидмана. Нижняя линия – время; средняя – реакция, верхняя линия показывает интервалы, через которые наносятся удары током без реакции (10 с) и при её осуществлении (15 с). Перечёркнутая вертикальная линия показывает запрограммированный ток, который отменяется нажатием на рычаг.

нападении, а мышь не сможет воспользоваться опытом избавления от когтей совы, поскольку, попав в них, уже не сможет вырваться и будет съедена.

Теоретические положения методики М. Сидмана и экспериментальные данные, полученные с её помощью, должны были служить и послужили основой для постулированного отрицания необходимости применения при выработке реакции избегания условного раздражителя и подкрепления за счет выключения тока. Основой для первого утверждения послужила возможность выработки реакции избегания без условного раздражителя, а для последнего утверждения — возможность выработки реакции в условиях, согласно которым животное лишается возможности нажать на рычаг во время действия тока и таким образом его реакция не может приводить к выключению тока. Экспериментальной основой для таких утверждений послужила доказанная, по мнению М. Сидмана, возможность выработки реакции избегания по указанной методике. Исследователь привёл в упомянутой выше работе результаты о том, что у около 50 крыс избегание было успешно выработано. В качестве иллюстрации он приводит кумулятивные кривые, зарегистрированные в 3-5 опытах (длительностью 3 часа каждый) с 4 крысами (рис. 6.2).

Чтобы лучше понять суть представленных кумулятивных кривых, посмотрим, как осуществляется их регистрация. Соответствующее устройство представляет собой следующее. С помощью барабана медленно и с постоянной скоростью движется бумага, на поверхности которой находится перо самописца. Пока животное не реагирует, перо остаётся неподвижным, вычерчивая прямую линию параллельно краю листа бумаги. Когда на самописец поступает сигнал от реакции животного, перо смещается вверх; смещение от следующей реакции каждый раз суммируется с таковым от предыдущего ответа. Чем больше нажатий на рычаг, тем круче и выше кривая.

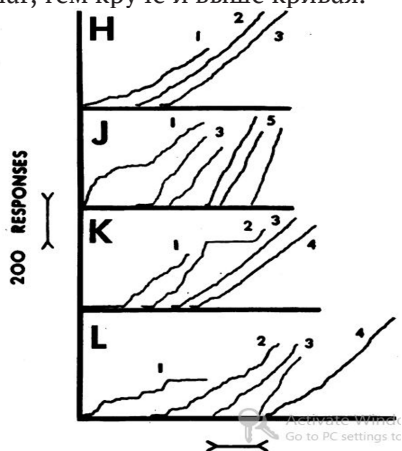


Рис. 6.2. Кумулятивные кривые (по: Sidman, 1953). Представлены кривые, зарегистрированные в 3-5 опытах (длительностью 3 часа каждый) с 4 крысами (H, J, K, L). Видно, что после начального периода, когда одна из крыс (K) не нажимала на рычаг (это отражено прямой линией, примыкающей к абсциссе), происходит резкое увеличение меры Сидмана (кривая круто уходит вверх).

Видно, что после начального периода, когда одна из крыс не нажимала на рычаг (это отражено прямой линией, примыкающей к абсциссе), происходит резкое увеличение меры Сидмана. В качестве ещё одного показателя успешной выработки реакции избегания автор указывает, что принятая им мера достигла 17 нажатий на рычаг в минуту. Мы из нашего опыта выработки реакции избегания знаем (см. главу 3), что большое число этих реакций ещё не означает успешного обучения избеганию. Эффективное обучение наступает тогда, когда при высоком уровне избегания число межсигнальных реакций сходит на нет, как это представлено на рис. 3.5.

Методика и полученные выводы нашли широкое распространение и поддержку (Herrnstein, Hineline, 1966; Lázaro-Muñoz et al., 2010; McCue et al., 2014). Это означает серьёзную атаку на устоявшиеся представления, и нам предстоит разобраться, насколько эта атака правомерна. Для этого необходимо проанализировать саму методику, ибо ее основные особенности вызывают большое сомнение и критику (Иноземцев, 1988).

Для критического анализа методики проведено две серии опытов. В первой серии изучали зависимость реакции избегания от различной длительности тока при фиксированном межсигнальном периоде, а во второй наоборот – зависимость реакции от различной длительности межсигнального периода при фиксированном времени электроболевого воздействия. Для оценки скорости обучения использовали как общепринятый показатель (по отдельности число реакций избавления, избегания и межсигнальных), так и мера Сидмана (число всех нажатий на рычаг в мин.).

Опыты первой серии поведены на трех группах крыс. У крыс первой группы реакцию вырабатывали при длительности тока 0.1 с, у крыс второй и третьей группы – при 1.0 и 10.0 с, соответственно. Межсигнальный период равнялся 60 с. Опыты проводили в течение трех дней (по 50 предъявлений ежедневно). Результаты опытов, усредненные по всем 150 предъявлениям для каждой группы, представлены в табл. 6.1.

Табл. 6.1. Показатели обучения крыс в камере Скиннера при различных длительностях тока.

Показатель реакций	Длительность тока, с		
	0.1	1.0	10.0
Избегания (%)	0.3	2.1	2.8
Избавления (%)	5.2	26.1	72.2
Межсигнальных (%)	6.7	22.6	104.2
Избеганий в минуту	*	0.02	0.03
Число реакций в минуту	0.11	0.46	1.52

* – меньше 0.01 избеганий в минуту.

Из приведённых данных следует:

1. Все показатели обучения, включая реакцию избегания, растут по мере увеличения длительности тока. Т.е., в частности, реакции избавления и избегания зависят от того, насколько длительно действует ток.
2. Величина реакций избегания (нажатие на рычаг до включения тока) минимальна, и за все 3 дня обучения наибольшая величина избегания составила всего 2,8 %. Это, как отмечено ранее (см. рис. 3.2), характерно для выработки реакции избегания в камере Скиннера по традиционной методике.
3. Зарегистрировано огромное преобладание числа межсигнальных реакций над реакциями избегания, что перекликается с ранее установленным фактом (см. рис. 3.2).

К интересным выводам приводит сопоставление оценки выработки реакции избегания с помощью числа нажатий на рычаг в ответ на условный раздражитель и с помощью меры Сидмана. Чтобы сделать это сопоставление более наглядным, традиционная оценка обучения была нормализована и представлена в виде числа реакций избегания в мин. Сопоставление величин показывает, что мера Сидмана (число реакций в мин) в разы выше, чем традиционная мера, т.е., число нажатий на рычаг до включения тока (в ответ на условный раздражитель), совершенных за то же время. Так, при длительности тока, равной 10 с, мера Сидмана равна 1.52 реакций избегания в минуту. При этом традиционная мера, выраженная аналогичной величиной, составляет только 0.03. Следовательно, мера Сидмана превышает традиционную оценку реакций избегания в минуту в 50 раз, что требует специального анализа.

Мы помним, что межсигнальный период в этом опыте равнялся 60 с. Это означает, что ток давался не чаще одного раза в мин. Это, в свою очередь, означает, что, согласно классической оценке, число реакций избегания тоже не может совершаться чаще одного раза в мин. Но мера Сидмана больше этого теоретически возможного значения в 1.5 раза, как если бы в опыте из 50 предъявлений раздражителей было запрограммировано не 50 ударов током (по одному удару за предъявление), а 75, и все они были предотвращены. Это тем более удивительно, что было предотвращено, согласно традиционной оценке, только 2.8 % от числа возможных ударов. Откуда же могла взяться величина избегания тока по М. Сидману в полтора раза чаще, чем запланированная величина ударов током и теоретически возможная величина реакций избегания в 1 мин? Это сопоставление указывает на некоторую химерность используемой М. Сидманом величины для оценки избегания. Анализ полученных результатов поднимает 4 вопроса:

1. Чем объясняется зависимость избегания от длительности тока?
2. Почему используемые показатели (традиционная оценка выработки реакций избегания и мера Сидмана) дают резко различающуюся оценку скорости обучения?

3. Какая оценка правомернее?
4. Какой вывод может быть сделан из этого факта относительно методологии М. Сидмана?

Различие величин реакций избегания (равно, как и других показателей) при разных длительностях тока, приведённое в табл. 6.1, объясняется следующим образом. Если ток включён только на 0.1 с, то у крысы, как и предполагал М. Сидман, практически нет шансов добежать до рычага, и она не успевает нажать на него, так что рычаг отключается автоматически по истечении заданного интервала времени. С увеличением длительности тока растёт вероятность того, что животное нажмет на рычаг ещё во время действия тока и, таким образом, его выключение произойдет вследствие данной реакции, что вызывает увеличение реакций избавления по мере увеличения указанной длительности. Так, при длительности тока 1.0 с вероятность достижения рычага во время действия тока становится больше, и величина реакций избавления резко возрастает (с 5.2 % до 26.1 %). При увеличении длительности действия тока до 10 с шансы достичь рычага и нажать на него ещё больше, и уровень реакций избавления достигает 72,2 %. Эти данные аналогичны описанным ранее (см рис 5.3), что указывает на хорошую воспроизводимость результатов.

Изложенные выше данные показывают, что величина реакции избавления определяется тем, в какой мере она способна выключить ток. Иными словами, обучение на этом этапе определяется тем, что ток вызывает реакцию, а реакция приводит к выключению тока, что и обуславливает выработку реакции избавления. Увеличение возможности выключения тока с помощью нажатия на рычаг способствует также и формированию реакции избегания. Так, число реакций избегания при длительности тока, равной 1 с, в 7 раз превышает эту величину при длительности, равной 0.1 с. Следовательно, игнорировать роль выключения тока как непосредственного следствия нажатия на рычаг в данном предъявлении, как это делает М. Сидман, нельзя.

Полученные данные о зависимости реакций избавления и других показателей от длительности тока следует рассмотреть в связи с одной из методологических посылок М. Сидмана. Как отмечено выше, исследователь отрицал необходимость условного раздражителя и подкрепления за счет выключения тока при нажатии на рычаг. При этом причины формирования реакции избегания он сначала объяснял за счет уменьшения частоты ударов током, рассматриваемого им как подкрепление; позже для объяснения причин формирования реакции стали привлекать понятие «безопасного периода», наступающего после нажатия на рычаг (Sidman, 2001). Однако, приведённые выше результаты показывают очень важную роль немедленного выключения тока в обучении избеганию.

Учитывая это, кажется неубедительным тот факт, что можно признавать важным такое отдаленное последствие реакции, как уменьшение частоты ударов тока, и при этом отрицать роль такого непосредственного следствия

реакции, как мгновенное выключение тока. Логичнее считать, что именно выключение тока как немедленное следствие нажатия на рычаг на первом этапе обучения обеспечивает формирование реакции избегания, тем более, что существует экспериментальное подтверждение этому. Стоит отметить в связи с этим, что первоначально М. Сидман даже не упоминал реакцию избегания.

Можно также предположить, что в методике М. Сидмана не исключена возможность подкрепления реакции за счет её совпадения по времени с выключением тока. Б. Скиннер показал, что если подкрепление дается некоторым независимым от реакции образом (например, через определенные интервалы времени), то вырабатываются так называемые «суеверные» реакции — реакции, которые случайно совпадали с подкреплением (Skinner, 1948). Методика М. Сидмана идентична описанной ситуации и может привести к возникновению таких реакций.

На самом деле, известно, что при выработке реакции избегания наблюдается замирание животных. Как было показано в главе 3, крысы замирают в том месте камеры, которое они заняли в момент выключения тока или чуть позже, по окончании вызванного током движения. В следующем предъявлении они совершают реакцию, которая выполнялась перед выключением тока, даже если он выключился независимо от нее. Так, наблюдалось воспроизведение поз и реакций, которые случайно совпали с моментом выключения тока.

Вполне допустимо, что в длительном опыте, проводимом по методике М. Сидмана, высока вероятность того, что к моменту выключения тока или одновременно с ним животное окажется у рычага или нажмет на него, что, согласно вышеупомянутому, приведет к воспроизведению данной реакции. Парадокс состоит в том, что крыса обучается в силу отвергаемого экспериментатором подкрепления, вопреки его воле, как бы по типу «суеверных» реакций. Интересно, что М. Сидман, отмечая случай слабого обучения, говорил, что крыса «выучивает неправильные вещи» (Sidman, 1966, p. 454).

Таким образом, опыты показали, что чем больше вероятность нажатия на рычаг во время действия тока, вызывающего его отключение, тем успешнее вырабатывается реакция избегания. Это показывает справедливость устоявшихся представлений о подкрепляющей роли выключения действующего в данный момент тока как следствия реакции. Это значит, что противоположная методологическая посылка М. Сидмана не верна.

Результаты первой серии опытов показали, что использование в качестве меры избегания числа реакций в мин может привести к искаженной оценке обучения животных — она может парадоксальным образом «превышать» число запрограммированных ударов током. Опыты второй серии были предназначены для выяснения причин этого парадокса. В них реакция избегания вырабатывалась при различной длительности межсигнального периода и при фиксированной (если животное не нажимало

на рычаг) длительности тока, равной 5 с. Опыты были проведены на трех группах крыс. У крыс первой группы реакцию избегания вырабатывали при межсигнальном периоде 15 с, у крыс второй и третьей групп — при 30 и 60 с, соответственно. Опыты проводили в течение 10 дней (по 50 предъявлений). Результаты этих опытов приведены на рис. 6.3.

На левом рисунке видно, что величина реакций избегания, оцениваемая традиционно как число нажатий на рычаг до включения тока (т.е., в ответ на условный сигнал), остается одинаковой при всех длительностях межсигнального периода. Следовательно, эта величина не зависит от межсигнального периода.

Совершенно иная картина получается, если те же экспериментальные данные представить, как это предлагает делать М. Сидман (см. правый рис.). Видно, что среднегрупповое число реакций в 1 мин было различным у животных разных групп, т.е. мера Сидмана оказалась зависимой от межсигнального периода. На самом деле, чем меньше межсигнальный период, тем больше число нажатий на рычаг в минуту. Таким образом, сопоставление результатов, приведённых на этих двух рисунках, показывает, что рассматриваемые величины дают противоречивую оценку скорости обучения у одних групп животных относительно других в одних и тех же условиях. Одним из следствий использования меры Сидмана могло

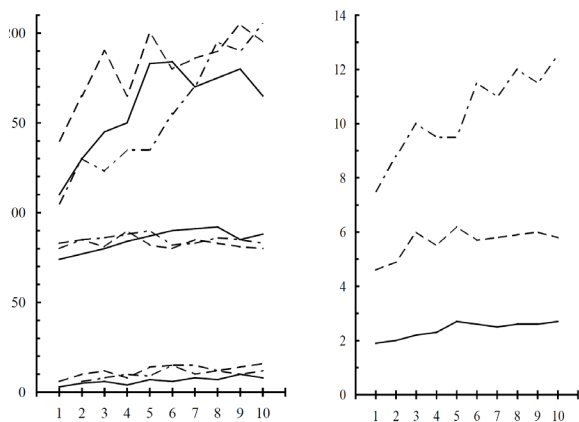


Рис. 6.3. Традиционная оценка выработки реакции избегания (слева) и мера Сидмана (справа) при различных межсигнальных периодах. По оси абсцисс — номер опыта; по оси ординат — среднее значение реакций по группам. Сплошная линия — при межсигнальном периоде 60 с, пунктирная — 30 с, штрих-пунктирная — 15 с. Слева: динамика реакций избегания (внизу), избегания (в середине) и межсигнальных (вверху) у крыс в % от числа предъявлений. Справа: среднее число нажатий на рычаг в 1 мин.

Традиционная оценка не показывает увеличения показателей в зависимости от межсигнальных периодов; мера Сидмана примерно в 2 раза увеличивается при уменьшении межсигнального периода в 2 раза. Обратите внимание на преобладание межсигнальных реакций относительно реакций избегания и избегания

бы стать мнение, что с помощью уменьшения межсигнального периода можно добиться более успешного обучения животных, что противоречит существующей экспериментальной практике. При использовании методики М. Сидмана такое «ускорение» обучения наблюдается при уменьшении интервала между ударами тока (см. ниже).

Проведём ещё одно сравнение представленных результатов. На правом рисунке видно, что принятая М. Сидманом мера в полтора-три раза превышает запрограммированное число ударов током. На самом деле, при межсигнальном периоде, равном 60 с, ток дается не чаще одного раза в мин. При этом число нажатий на рычаг за эту же мин. получилось равным двум, что близко к результату, представленным в табл. 6.1. То же имеет место и при других межсигнальных периодах, причем данная мера по ходу опыта становится ещё выше. При межсигнальном периоде, равном 30 с, запрограммированное число ударов током в мин. равно 2, а мера Сидмана - больше 4, то есть превышает запрограммированное число в 2 раза. При межсигнальном периоде, равном 15 с, запрограммировано 4 удара током, а число нажатий на рычаг за эту же мин. достигает 12. Следовательно, принятая М. Сидманом мера в разы превышает запрограммированное число ударов током. Это подтверждает выводы, сделанные при анализе данных 1-й серии опытов, что свидетельствует о хорошей воспроизводимости результатов. Но число реакций в 1 мин М. Сидман считает мерой избегания. Следовательно, представленные на этом рисунке величины указывают на более чем эффективное избегание. Однако, согласно традиционной мере (число нажатий на рычаг в ответ на условный сигнал), реальный уровень обучения животных низок, и животные получают от 72 до 97 % от возможных ударов током. Это составляет еще одно существенное разногласие в оценках одного и того же процесса с помощью указанных величин.

Рассмотренные результаты представляют интерес в связи со следующим. М. Сидман установил факт, неоднократно цитируемый, согласно которому чем меньше интервалы T-T и P-T, тем выше, до определенного предела, используемая в методике мера избегания. Этот вывод вызывает большой интерес, поскольку анализ условий, улучшающих обучение, приближает к пониманию его механизмов. Но в данном случае имеет место артефакт. Дело с том, что увеличение меры избегания по М. Сидману в зависимости от уменьшения указанных интервалов есть механическое следование числа реакций за учащением токов, которое имеет место при укорочении интервалов между ударами током, что аналогично уменьшению межсигнального периода в рассматриваемом выше опыте.

На самом деле, при уменьшении межсигнального периода от 60 до 30 с. мера Сидмана возрастает в 1.8 раз, а при уменьшении до 15 с - еще в 2.3 раза. Эти величины, очевидно, близки к теоретически возможным,

ибо при последовательном уменьшении межсигнального периода в 2 раза возрастает число ударов током и соответственно вдвое, при прочих равных условиях, возрастает частота реакций. Т. е. указанная мера на самом деле просто механически следует за увеличением частоты ударов током, обусловленным уменьшением межсигнального периода, и, таким образом, ее различные значения, полученные в эксперименте, не указывают на реальное различие в обучении животных.

Естественно возникает вопрос о том, какая из приведенных оценок правомернее. Для ответа на него необходимо провести сравнительный анализ природы оценок, используемых в методике М. Сидмана и традиционной методике, вытекающей из работ Е. С. Старицина и В. П. Петропавловского.

При выработке реакции избегания по традиционной методике различают три вида реакций: реакции избавления, избегания и межсигнальные, – что отражено на приведённом ранее рисунке 3.5. Совершенно очевидно, что эти реакции имеют различный функциональный смысл. Реакция избавления осуществляется в ответ на действующий непосредственно в данный момент ток. Ее приспособительное значение состоит в возможно более быстром устранении начавшего действовать вредящего раздражителя, что и наблюдается в эксперименте в виде уменьшения латентных периодов реакции избавления по мере обучения, как это описано ранее. Очевидно, в силу сказанного, что эта реакция не имеет отношения к предстоящему току. Межсигнальные реакции так же, как и реакции избавления, не имеют функциональной связи с предстоящим током. Подтверждением того, что межсигнальные реакции не совершаются как предупреждающие возможное электрошоковое воздействие в будущем, но часто выступают как следствие удара током мгновение назад, служит их распределение в межсигнальном периоде (рис. 6.4).

На этом рисунке видно, что при всех длительностях тока наибольшее число межсигнальных реакций приходится на начало межсигнального периода, т. е. сразу после действия тока, особенно за счёт так называемых «взрывов» (рис. 3.7) - серий нажатий на рычаг - а наименьшее — на его конец. И только реакция избегания предназначена для того, чтобы не допустить предстоящего включения тока.

Итак, все три реакции различаются по своей функциональной связи с током. Кроме того, они изменяются по различным законам, как это представлено на рис. 3.5. Реакции избегания по ходу опыта возрастают, стремясь к своему 100%-му пределу; реакции избавления реципрочно уменьшаются, стремясь к нулю; межсигнальные реакции сначала растут (этап генерализации условного рефлекса), потом уменьшаются (этап специализации условного рефлекса).

Как уже указывалось, по методике М. Сидмана любое нажатие на рычаг рассматривается как реакция избегания. Следовательно, в

меру данной реакции входят не только реакции, совершаемые перед предстоящим током и поэтому отвечающие сути реакции избегания, но и реакции, осуществляемые в ответ на непосредственно действующий ток или в межсигнальном периоде, т.е., реакции, не имеющие реальной функциональной связи с предстоящим током. Объединять эти функционально различные реакции в единую меру не логично и не правомочно. Рассматривать их как избегание тоже не правомерно. Таковыми не являются ни реакция в межсигнальном периоде, ни тем более реакция избавления. Это следует как из рассмотренных выше теоретических соображений, так и из экспериментальных данных. Доказательством, касающимся роли межсигнальных реакций, служит то, что они чаще всего совершаются (см. выше) сразу после удара током. Изящное доказательство роли реакция избавления было получено в опытах с двумя рычагами (Boren, 1961). В этих опытах для избавления от тока требовалось нажать на рычаг А, а для избегания — на рычаг В. Оказалось, что преобладали нажатия на рычаг А. Из этого следует, что указанные реакции вызываются не предстоящим, а непосредственно действующим током. Ещё одним доказательством того, что нажатия на рычаг – ответ только на наличный ток, – служат рассмотренные ранее результаты выработки чередующейся реакции избегания (см. рис. 5.5). В этом опыте крысы, избавившись от тока с помощью нажатия на активный в данном предъявлении рычаг, остаются на нём; они не переходят на рычаг, на который нужно будет нажимать в следующем предъявлении.

Как показано на рис. 6.2, по ходу опыта кумулятивные кривые становятся круче, что приводит к предположению о пропорциональности меры Сидмана уровню избегания. Однако, это не соответствует реальному положению дел. На самом деле, в меру избегания, согласно М. Сидману, входят межсигнальные реакции. Как рассмотрено ранее, они уменьшаются по мере специализации условного рефлекса (рис. 3.5). Из этого следует, что чем успешнее обучение, тем меньше межсигнальных реакций и, следовательно, должна быть тем меньше мера Сидмана. В то же время, чтобы используемая мера отражала процесс обучения, нужно диаметрально противоположное – она должна увеличиваться по мере возрастания уровня обучения, что и происходит в опытах по традиционной методике с использованием числа реакций в ответ на условный сигнал. Только кривая без учёта межсигнальных реакций служит пропорциональной мерой выработки избегания.

Многие авторы подчеркивают, что до тех пор, пока осуществляется много межсигнальных реакций, нельзя с уверенностью говорить о том, что животное полностью обучено. Истинное овладение навыком происходит тогда, когда заканчивается генерализация условного рефлекса и наступает этап его специализации. Именно в этом случае животное совершает только нужную реакцию и только в нужный момент. Другой стороной этого

служит то, что животное не совершает ненужных действий или нужных, но в ненужный момент. То, что число реакций в минуту не пропорционально уровню обучения, является ещё одной причиной невозможности рассматривать эту величину как меру обучения.

Следовательно, можно заключить, что применение указанной меры приводит к неадекватной интерпретации экспериментальных данных. В частности, включение в нее межсигнальных реакций завышает оценку избегания на начальном этапе его формирования, когда, как показано ранее, животное совершает множество таких реакций. Следует специально подчеркнуть, что число межсигнальных реакций в разы превышает число реакций избегания, как это следует из рис. 3.2, рис. 6.3 и табл. 6.1. Поскольку межсигнальные реакции входят в меру Сидмана, то именно они приводят к отмеченному превышению этой меры относительно реального уровня избегания.

Более того, такой подход означает отказ от рассмотрения межсигнальных реакций в качестве самостоятельных зависимых переменных, что исключает из исследования важные процессы генерализации и специализации условного рефлекса. Это составляет несомненную методологическую слабость данного подхода. Отметим также в этой связи, что, отказавшись от роли выключения тока в формировании реакции избегания, М. Сидман исключил из рассмотрения другую важную составляющую обучения - выработку реакции избавления. Как было показано ранее, формирование избегания и избавления представляют собой единый процесс и исключение из анализа одного из них составляет еще одну слабость рассматриваемого подхода.

Таким образом, недифференцированное использование для оценки избегания числа реакций в единицу времени приводит к ошибочным

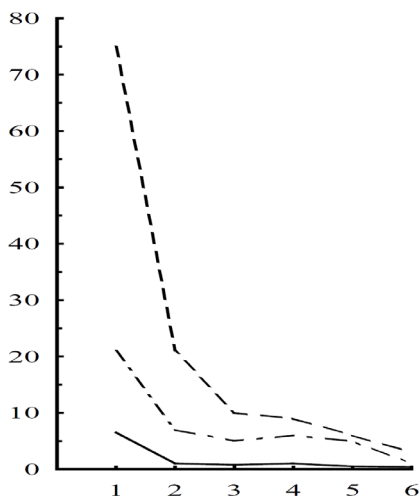


Рис. 6.4. Распределение межсигнальных реакций по 10-секундным интервалам межсигнального периода при длительностях тока, равных 0.1 (нижняя кривая), 1.0 (средняя) и 10.0 (верхняя) с. По оси ординат — средние величины реакций в % от числа предъявлений; по оси абсцисс — № интервала
 При всех длительностях тока наибольшее количество межсигнальных реакций приходится на начало межсигнального периода

выводам об уровне обученности и относительной скорости обучения животных в различных условиях. Применение указанной меры необосновано и с теоретической точки зрения, поскольку объединяются реакции, имеющие различное функциональное значение и различные количественные характеристики. Традиционная мера (число реакций в ответ на условный раздражитель) более адекватно оценивает скорость обучения животных.

Отрицая необходимость условного раздражителя и подкрепления за счет выключения тока при нажатии на рычаг, М. Сидман объясняет формирование реакции избегания за счет уменьшения частоты ударов током. Однако отметим ещё раз, что кажется неубедительным, что можно признавать важным такое отдаленное последствие реакции, как уменьшение частоты ударов тока, и отрицать роль непосредственного следствия реакции, каким служит мгновенное выключение тока.

Недостаточно аргументировано и отрицание роли условного раздражителя. Во-первых, из многочисленных работ, начиная с И. П. Павлова, известна возможность выработки условного рефлекса на время. Отметим в этой связи, что, хотя и без подчеркивания приоритета Павловской школы в этом вопросе, было высказано предположение, что в качестве условного раздражителя в данной методике выступает время (Anger, 1963). Во-вторых, введение в методику М. Сидмана экстероцептивного раздражителя приводит к увеличению числа реакций избегания (Sidman, 1955). Интересно, что при этом число реакций в минуту уменьшилось. Последнее, в соответствии с Павловскими представлениями о генерализации и специализации условных рефлексов, тоже говорит о более эффективной выработке рефлекса благодаря условному раздражителю.

Резюме

Теоретический и экспериментальный анализ основных положений методики М. Сидмана показывает, что в меру, которая используется им для оценки обучения, входят не только нажатия на рычаг, совершаемые перед предстоящим током и поэтому отвечающие сути реакции избегания, но и реакции, осуществляемые в ответ на непосредственно действующий ток и в межсигнальном периоде. Следовательно, в меру избегания включаются реакции, не имеющие реальной функциональной связи с предстоящим током и не являющиеся поэтому реакциями избегания. Помимо этого объединяемые таким образом реакции не только имеют различное функциональное значение, но и подчиняются различным количественным закономерностям. Использование этой меры приводит к неадекватной оценке уровня обученности и относительной скорости обучения животных. Очевидно, что объединять такие различные реакции в единую меру не логично и не правомочно. Вследствие этого неправомерны и сделанные

на ее основе выводы о том, что условный раздражитель и подкрепление не являются необходимыми для выработки реакции избегания. Кроме того, рассмотрение всех нажатий на рычаг в качестве меры избегания означает исключение из анализа реакций избавления и межсигнальных реакций. Это разрывает целостный процесс формирования избавления/избегания и оставляет за рамками изучения процессы генерализации и специализации, важные для понимания механизма формирования инструментальной условной оборонительной реакции. В настоящее время методика М. Сидмана в нашей стране практически не используется. Следует добавить при этом, что наша критика методики не умаляет той роли, которую играют работы её автора в теоретическом анализе оборонительного поведения животных.

ГЛАВА 7. СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОДКРЕПЛЕНИЯ ИНСТРУМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВНЫХ ОБОРОНИТЕЛЬНЫХ РЕАКЦИЙ.

Подкрепление как центральная проблема условнорефлекторной теории. Подкрепление в секреторном классическом условном рефлексе и двигательном оборонительном условном рефлексе по классической схеме. Изменение взглядов на подкрепление. Подкрепление при выработке реакции избегания. Характеристика болевого раздражителя как возможного подкрепления. Характеристика выключения/невключения болевого раздражителя как возможного подкрепления. Роль выключения условного раздражителя. Подкрепление с точки зрения двухфакторной теории обучения. Роль однозначных причинно-следственных отношений в формировании подкрепления.

Как уже отмечалось в главе 4, инструментальным условным оборонительным реакциям свойственны как общие с классическими условными рефлексами черты, так и специфические. В наибольшей степени эта специфика проявляется в толковании подкрепления, которое составляет центральную проблему условно-рефлекторной теории. Тем не менее, оно остается зачастую вне поля зрения исследователей, что уже отмечалось Э. А. Астратяном (1977), причем, как это ни парадоксально, в большей мере это относится к отечественным ученым. В нашей стране за последние годы не вышло ни одной монографии, посвященной подкреплению; соответствующие разделы отсутствуют и в учебных пособиях для высшей школы. Редким исключением являются специальные работы о подкреплении или монографии с соответствующим разделом, что разительно контрастирует с обширной западной литературой по данному вопросу. Особенно неразработанным остается вопрос о том, что служит подкреплением при формировании реакции избегания, хотя он является пробным камнем для теории подкрепления вообще. Следует заметить в этой связи, что согласно мнению некоторых теоретиков, невозможно понять, что такое подкрепление вообще, если не понять, что служит подкреплением при формировании инструментального условного оборонительного рефлекса.

Методика выработки инструментальной условной оборонительной реакции вышла из недр классической методики. Первоначально ей были свойственны некоторые черты классической схемы, приведшие к известным трудностям формирования оборонительной реакции и интерпретации полученных в опытах результатов, как это продемонстрировали опыты В. П. Протопопова. Этой участи не избежало и понимание подкрепления. В упомянутых опытах оказалось, что выработка прочного условного двигательного оборонительного рефлекса по классической схеме невозможна, поскольку она вместо этого приводила к

срыву высшей нервной деятельности у подопытной собаки. Это означает, что безусловный раздражитель, не обеспечив формирование условной оборонительной двигательной реакции, не исполнил роль подкрепления, и вопрос о его определении требует анализа.

И. П. Павлов не дал определения подкрепления. Единого мнения на это счёт не существует. Под подкреплением, согласно Э. А. Асратяну, И. П. Павлов понимал действие биологически значимого раздражителя, которое придает сигнальное значение другому, сочетанному с ним несущественному в биологическом отношении раздражителю, благодаря которому последний приобретает свойство вызывать эффект первого раздражителя в виде условного рефлекса.

Это определение отражает несколько моментов, характеризующих выработку классического условного рефлекса. Во-первых, оно указывает на то, что биологически значимый раздражитель в силу своей природы вызывает безусловный рефлекс. Во-вторых, биологически значимый раздражитель сочетается с индифферентным. В-третьих, индифферентный раздражитель приобретает значение сигнала биологически значимого раздражителя, который благодаря этому становится условным раздражителем и начинает вызывать упомянутую в определении врожденную реакцию («эффект первого раздражителя»), что и представляет собой условный рефлекс.

Очевидно, что данное определение порождено рассматриваемой в 1-й главе схемой выработки классического условного рефлекса и отражает ее (рис.1.1). В этой схеме безусловный раздражитель обеспечивал формирование условных рефлексов и логично рассматривался как подкрепление. Однако, эта логичность, как мы видели, сыграла злую шутку. Опыты В. П. Протопопова показали, что вместо прочного двигательного оборонительного условного рефлекса возникала невротизация подопытной собаки и вырабатывалась реакция, противоположная вырабатываемой (собака в ответ на условный раздражитель прижимала лапу к полу). Из этого с неизбежностью следует вывод: при рассмотрении инструментальной оборонительной реакции понимать подкрепление по-прежнему, как безусловный раздражитель, следующий за условным, и давать соответствующую экспериментальную реализацию стало невозможно.

Заметим, что опыты В. П. Протопопова проводились по классической схеме и биологически значимый раздражитель (ток) применялся в соответствии с ней. Но для решения поставленной исследователем новой задачи методика была перенесена формально, без учета существенных отношений между раздражителями, реакцией и ее следствиями, которые обеспечивают успешную выработку двигательной условной оборонительной реакции. Чтобы понять это, достаточно сопоставить роль безусловного раздражителя в классической методике и методике

В. П. Протопопова. С одной стороны, и в той, и в другой методике безусловный раздражитель в силу его сочетания с условным сигналом служит подкреплением для формирования сигнального значения индифферентного раздражителя, делая его условным сигналом.

Однако, при выработке классического условного рефлекса биологически значимый раздражитель не только придавал сигнальное значение индифферентному раздражителю, но и оправдывал (делал целесообразным) опережающее слюноотделение (слюноотделение в ответ на условный сигнал), поскольку оно представляло собой адаптивную реакцию как предшествующую безусловному раздражителю. Так, при выработке оборонительного секреторного условного рефлекса, когда в качестве биологически значимого раздражителя использовали кислоту, впрыскиваемую в рот, опережающее выделение слюны уменьшало концентрацию кислоты, сглаживая таким образом ее предстоящий вредоносный эффект.

Следовательно, в классическом условном рефлексе биологически значимый раздражитель не только служит подкреплением для формирования сигнального свойства у индифферентного раздражителя, но и оправдывает опережающее выделение слюны, подкрепляет выделение слюны в ответ на условный раздражитель, делает его целесообразным, адаптивным, и в этом смысле подкрепляет условный рефлекс в целом. В отличие от этого в опытах В. П. Протопопова сочетание тока с индифферентным раздражителем обеспечивало только возникновение сигнальной функции последнего, в силу чего реакция, как и в классическом условном рефлексе, стала осуществляться с опережением. Однако одновременно это сочетание создало условия для наказания опережающей реакции, поскольку поднятие лапы в ответ на условный раздражитель сопровождалось ударом тока. Опережающая реакция в силу этого становится неадаптивной, что делает невозможным выработку прочного условного рефлекса.

Как мы видели, в классическом условном рефлексе опережающее осуществление вырабатываемой реакции не отменяет безусловный раздражитель, не нарушает последующий ход событий, не изменяет роли безусловного раздражителя и не нарушает процесс формирования временной связи. При выработке реакции избегания опережающее осуществление реакции, в отличие от методики выработки классического условного рефлекса, не может сопровождаться безусловным раздражителем, ибо вместо подкрепления условного рефлекса это привело бы к его угашению. Следовательно, при выработке реакции избегания безусловный раздражитель не может применяться как подкрепление в полной аналогии с изложенной выше классической схемой.

Вопрос о том, что есть подкрепление при выработке инструментального условного оборонительного рефлекса, разделил исследователей на два

лагеря (если взять строго противоположные точки зрения). Многие исследователи рассматривают в качестве подкрепления болевой раздражитель. Большое число исследователей, наоборот, считают, что подкреплением служит прекращение его действия.

Рассмотрим вопрос с общетеоретической точки зрения, т.е. оценим, к каким следствиям приводит принятие в качестве подкрепления действия болевого раздражителя и к каким – акта его отмены. Допустим сначала, что в качестве подкрепления рассматривается ток. Чтобы оценить последствия такой точки зрения, возьмем реально используемую методику, которая обеспечивает эффективную выработку избегания, и посмотрим, в каком случае включается ток. Согласно этой методике (рис. 3.1) ток включается только тогда, когда животное не совершает реакцию избегания (напр., в ответ на условный сигнал (УС) не переходит на другую половину камеры).

УС --- реакция отсутствует --- ток (подкрепление).

Поскольку мы приняли, что подкреплением служит ток, то получается, что подкрепляется отсутствие требуемой реакции. Это абсурд. Исходя из здравого смысла, подкреплять нужно ту реакцию, которую мы хотим у животного выработать (а не ее отсутствие).

С другой стороны, если животное совершает реакцию избегания, то оно предотвращает включение тока. Поскольку мы приняли, что подкреплением служит ток (и, соответственно, отсутствие тока есть не подкрепление), то получается, что в этом случае вырабатываемая реакция не подкрепляется.

УС --- реакция --- ток не включается (подкрепления нет).

Это ничуть не меньший абсурд: по определению, любая реакция вырабатывается на основе ее подкрепления. Следовательно, признание тока подкреплением приводит к двум неприемлемым следствиям: мы даем подкрепление при отсутствии нужной реакции и не даем подкрепление при совершении реакции, которую требуется выработать.

Имеется еще одно любопытное следствие, вытекающее из признания тока как подкрепления. По ходу опыта наступает такой момент, когда уровень избегания достигает 100%, т.е. каждый раз, когда включается условный раздражитель, животное совершает реакцию избегания и ток не включается. В соответствии с рассматриваемой точкой зрения, отсутствие тока квалифицируется как отсутствие подкрепления. Этот факт многим кажется удивительным. Так, Ю. Конорский и Дж. Миллер пишут: «Несмотря на то, что полученный ... рефлекс ничем не подкреплялся, он держался несколько дней и даже недель».

Нам кажется, что логичнее рассматривать дело таким образом, что условный рефлекс «держится» благодаря подкреплению, а при отмене подкрепления должно произойти его угашение. Поскольку угашения не происходит, и условный рефлекс «держится», то подкрепление имеет место. Ток при этом не даётся. Следовательно, в качестве подкрепления, обеспечивающего устойчивое осуществление реакции, выступает не ток, иначе произошло бы угашение реакции, как это всегда имеет место при отмене подкрепления. Следовательно, ток в этих условиях не является подкреплением.

Таким образом, признание болевого раздражителя подкреплением приводит к тому, что при выработке реакции избегания методически следовало бы давать подкрепление в том случае, если нужная реакция не совершается (т.е., подкреплять отсутствие реакции) и, наоборот, не давать подкрепление при совершении реакции, которую нужно выработать. Оба эти варианта противоречат успешной экспериментальной практике выработки реакции избегания.

Имеется еще одно неприемлемое следствие выбора тока в качестве подкрепления. На самом деле, что случится, если для подкрепления вырабатываемой реакции ток включать при переходе крысы на другую половину камеры или при нажатии на рычаг в ответ на условный сигнал? Включение тока в такой ситуации противоречит пониманию подкрепления бихейвиористами, согласно которому оно рассматривается как событие, которое следует за вырабатываемой реакцией и увеличивает вероятность её совершения. Очевидно, что ток после реакции не увеличивает вероятность ее выработки. Медведь на арене цирка не понял бы тренера при таком подкреплении. Последствия нарушения этого принципа наглядно показаны в опытах В. П. Протопопова.

Тем не менее, ток в качестве подкрепления рассматривали такие крупные учёные, как П. К. Анохин и Ю. М. Конорский, так что игнорировать такое мнение нельзя. Следовательно, нужно искать рациональное зерно в понимании тока в качестве подкрепления. Следует отметить, что в работах И. П. Павлова при использовании термина «подкрепление» речь идет о подкреплении условного раздражителя, что соответствует приведенному выше Павловскому, согласно Э. А. Асратяну, определению подкрепления. Это было вполне естественно для классического условного рефлекса; такое понимание подкрепления соответствовало его месту в схеме опыта (последовательности раздражителей) и роли в механизме условных рефлексов, поскольку речь шла о приобретении индифферентным раздражителем сигнальной функции.

Это первоначальное Павловское понимание подкрепления остается в силе относительно придания сигнального значения раздражителю. Это объясняет и оправдывает использование соответствующей терминологии в том случае, когда речь идет о выработке классического условного

рефлекса или когда упор в исследовании делается на приобретении условным раздражителем сигнальных свойств. Однако при выработке инструментальных оборонительных реакций такое понимание подкрепления перестает отражать состояние дел полностью, поскольку указанный процесс не ограничивается только приданием сигнальной функции индифферентному раздражителю.

В 1938 г. У. Бродген, Е. Липман и Е. Куллер (Brogden, Lipman, Culler, 1938) провели эксперимент, в котором они сопоставили выработку классического оборонительного условного рефлекса с инструментальным. Они показали, что выработка инструментального условного рефлекса происходила существенно быстрее, чем классического. Этот результат стал на долгое время камнем преткновения для первых теоретиков обусловливания. Для нас в этой ситуации наибольший интерес состоит в том, что безусловный раздражитель в первом случае был задействован чаще, чем во втором. Если его по-прежнему рассматривать как подкрепление, то полученные данные вступают в противоречие с установленной в школе И. П. Павлова зависимостью величины условного рефлекса от подкрепления. На самом деле, количество подкреплений, если под ним понимать действие тока, в первом случае было больше, чем во втором, и поэтому классический условный рефлекс должен был бы вырабатываться быстрее. Ни одна теория не может безболезненно пережить крушения основного постулата, а подкрепление составляет ядро теории условных рефлексов.

Следовательно, необходимо признать, что следование безусловного раздражителя за условным хотя и необходимо для выработки реакции избегания, но еще не достаточно. Подкрепление должно помимо этого обеспечить выработку реакции, направленной как на выключение наличного тока, так и на предотвращение воздействия тока, потенциально следующего за сигналом.

Вышеприведенное определение подкрепления порождено, как уже отмечалось, схемой выработки классического условного рефлекса и отражает эту схему. Вместе с тем оно отражает две общебиологические черты условного рефлекса как приспособительного явления в целом – сигнальность как «основную и самую общую деятельность больших полушарий» (Павлов, 1954, с. 375) и роль безусловного раздражителя в ее возникновении. П. К. Анохин, анализируя биологические основы условного рефлекса и опережающее отражение действительности, подчеркивал, что «он является биологическим отражением универсальных законов, поддерживающих пространственно-временную структуру материального мира» (Анохин, 1968, с. 8).

Временная последовательность событий во внешнем мире оценивается П. К. Анохиным как фактор, «на основе которого и по поводу которого смогла исторически возникнуть условнорефлекторная деятельность» (там же, с. 14). Вслед за И. П. Павловым сигнальную предупредительную

деятельность он рассматривает в связи с предвосхищением хода «последовательно развертывающихся внешних событий» (с. 13). Большое значение этому фактору придается и в отношении выработки временной связи, которая не может произойти, если «нарушен основной принцип сигнализации как неизбежное следствие последовательного развития явлений во внешнем мире» (с. 42). В этом же контексте П. К. Анохин анализирует роль безусловного раздражителя в качестве подкрепления, говоря, что «подкрепляющий фактор — совершенно необходимое условие для устойчивого объединения последовательных воздействий на организм из внешнего мира», а также, что они «непрерывно должны предшествовать существенному для жизни событию» (Анохин, 1968, с. 42). Именно безусловный раздражитель обладает «цементирующей» силой, стабилизирующей временную связь.

Описанная выше линейная временная последовательность событий, «цементируемая» подкреплением в классическом условном рефлексе, приобретает более сложный вид при выработке реакции избегания. Последовательный ход событий нарушается, определяясь тем, совершена ли реакция или нет.

Вернемся к нашему основному вопросу и рассмотрим последствия, к которым приведет принятие в качестве подкрепления выключения/невключения тока. Если рассматривать ситуацию избавления, то все логично. На самом деле, действует реальный раздражитель (ток) и реакция приводит к реальному следствию – выключению тока, т.е. рассмотрение выключения тока как подкрепления для выработки реакции избавления совершенно естественно.

Ток -----> Реакция -----> Выключение тока

Это логично и с точки зрения инструментально понимаемого подкрепления как события, наступающего после реакции и способствующего её выработке. На самом деле, реакция избавления вырабатывается достаточно быстро, задолго до реакции избегания, как это рассмотрено ранее (рис. 3.2). Иная ситуация складывается при совершении реакции избегания, следствием которой выступает отсутствие тока. В этом случае ток остается просто невключенным, то есть, реальное действие с ним отсутствует:

УС -----> Реакция -----> Невключение тока

Это у всех теоретиков вызывает огромную трудность. Неоднократно отмечалось чисто этимологическое неудобство: непонятно, как может отсутствие чего-то служить подкреплением. Подчеркивается также, что с операциональной точки зрения нужно оперировать с реальным

раздражителем, а он не реален, его в последовательности событий физически просто нет.

Рассмотрение акта невключения тока в качестве подкрепления ведет еще к одной, более принципиальной трудности. Дело в том, что при полной отмене тока, которое имеет место при 100 % избегании, неизбежно наступает момент, когда реакция угасает. В этом смысле отмена тока аналогична процедуре угашения, что таит в себе противоречие, ибо подкрепление призвано служить выработке условного рефлекса, а не его угашению. С другой стороны, упомянутое угашение прекращается при возобновлении ударов тока. Следовательно, в ходе опыта возникают случаи, когда невключение тока не может выполнить подкрепляющую функцию.

В этой связи отметим любопытное следствие принятия невключения тока в качестве подкрепления. Известно, что для угашения классического условного рефлекса или пищедобывательного условного рефлекса отменяется подкрепление. Применительно к выработке пищедобывательной реакции в ящике Скиннера это означает, что если животное нажимает на рычаг, а мы не даем полагающееся при этом подкрепление, то условный рефлекс угасает – крыса перестает подходить к рычагу и нажимать на него. А как отменить подкрепление, если под ним понимать отсутствие тока? Отмена невключения тока означает его включение, но это представляет собой наказание реакции, чего нет при угашении классического условного рефлекса. Такая же проблема возникает при попытке выработать дифференцировку, т.е., добиться, чтобы подкрепляемый раздражитель вызывал реакцию избегания, а некоторый другой, неподкрепляемый, не вызывал её. В целом стоит отметить, что проблема выработки дифференцировки и угашения реакции избегания не решена, как это подробно рассмотрено в 4 главе. Эти примеры показывают, что выключение\невключение тока тоже не справляется с ролью подкрепления при выработке реакции избегания.

Проблема подкрепления реакции избегания рассматривалась в рамках двухфакторной теории обучения, или теории двух процессов (Mowrer, 1947; Miller, 1948; Solomon, Wynn, 1954). Как известно, она постулирует, что в процессе избегания сначала на основе классического принципа сочетания условного и безусловного раздражителей формируется условная реакция страха. В дальнейшем условный раздражитель, вызывая страх, побуждает животное к опережающему осуществлению двигательной реакции — инструментального оборонительного условного рефлекса. Инструментальным подкреплением при этом служит уменьшение страха, наступающее вследствие совершения указанной реакции. Однако, представляется весьма проблематичной сама основа этой идеи. Дело в том, что страх вызывает не только желательную двигательную реакцию, но

и нежелательную в данных условиях пассивную оборонительную реакцию в виде замирания.

М. Селигман с помощью Павловского классического сочетания условного раздражителя (звука) и тока формировал у собак условную реакцию страха в закрытой клетке, в которой невозможно было ни избавиться от электрошокового воздействия, ни избежать его. Ожидалось, что сформированный рефлекс страха побудит собак убежать из клетки, как только они услышат звук и получают возможность совершить эту реакцию. Для проверки справедливости этого ожидания камера открывалась. Однако собаки в ответ на условный сигнал никуда не убежали. Собаки ложились на пол, скулили и пассивно пережидали окончания действия тока. Этот феномен получил название «выученной беспомощности». Термин выглядит довольно странно, поскольку как-то неразумно выучиваться быть беспомощным, но все-таки упомянутая беспомощность на самом деле приобретает в результате опыта, хотя и горького.

Стоит обратить внимание на эту ситуацию как на пример успешного выхода из казалось бы провального эксперимента, не приведшего к запланированному результату, ради которого предпринималась работа. Исследователь воспользовался отрицательным результатом как счастливой случайностью, позволившей ему создать модель депрессии, которая теперь используется для анализа механизмов этого расстройства, а в экспериментальной психофармакологии – для изучения антидепрессантов. Так что не нужно спешить выбрасывать в мусорную корзину результаты опытов, не соответствующие нашим ожиданиям.

Рассмотрение редукции страха в качестве подкрепления не было признано из-за её неоперационального характера (Schoenfeld, 1950). На самом деле, редукция страха как переменная не поддаётся операциональному определению, то есть, теория не предлагает операций для ее измерения. У. Шоенфельд предложил считать подкреплением выключение условного раздражителя, следующее за реакцией, как событие, поддающееся контролю со стороны экспериментатора. В соответствии с этим формирование реакции избегания рассматривалось как процесс, в котором условный раздражитель как сигнал страха вызывал реакцию, а последняя приводила к выключению условного сигнала как инструментальному подкреплению. Заметим, что такое решение одной проблемы породило новую трудность, поскольку проблема избегания вместо своего решения сводилась, по существу, к проблеме избавления. На самом деле, процесс стал рассматриваться не как избегание предстоящего тока (и в этом смысле нереального раздражителя), а как избавление от реально действующего в данный момент условного раздражителя, приобретшего аверсивные свойства из-за его сочетания с током.

Помимо неоперационального характера подкрепления, составляющего слабость двухфакторной теории, нужно отметить, что она

в основу объяснения кладет два независимых процесса, что в той или иной мере ведет к их противопоставлению, разделяя единый процесс обучения. Отметим, что первый из них (формирование условной реакции страха на основе классического принципа сочетания) даже выделяется методически. Так, в опытах Ю. Конорского (1970) сначала специально сочетают условный и безусловный раздражители и только потом приступают к выработке двигательного условного оборонительного рефлекса II типа. При выработке реакции избегания, как это описано выше, с одной стороны, развивается единый процесс формирования реакций избавления и избегания, а с другой – единый процесс формирования сигнальности и опережающего осуществления реакции, что объединяет принцип возникновения классического и инструментального условного рефлексов как общебиологического явления. Следует отметить, что теория двух процессов неоднократно подвергалась критике, хотя и с других позиций (Herrnstein, 1969; Зелиньски, 1987).

Итак, мы видели, что рассмотрение в качестве подкрепления какого-либо из элементарных актов по отдельности (включения тока или его отмена) связано с нежелательными последствиями. В то же время каждый из них выполняет определенную функцию при формировании условного рефлекса. В частности, безусловный раздражитель, с одной стороны, не может использоваться как подкрепление вырабатываемой реакции избегания, а с другой – как один из факторов (помимо временной последовательности событий), необходимых для выработки условного рефлекса, не может остаться за рамками определения подкрепления.

Это предполагает необходимость поиска некоторого общего контекста. Подкрепление, по-видимому, определяется не самими элементарными актами (включение или отсутствие тока). Оно определяется каким-то общим контекстом, системой отношений, которая увязывает эти элементы в единое целое.

Учитывая все выше сказанное, подкрепление и при выработке реакции избегания можно, в точном соответствии с И. П. Павловым, рассматривать как безусловный раздражитель, но с поправкой. Последняя заключается в том, что безусловный раздражитель нужно понимать как переменную, принимающую два значения (включение и выключение тока), причем так, чтобы причинно-следственные отношения между раздражителями, реакцией и ее следствием были однозначными, как это рассмотрено ранее.

Как было показано ранее в главе 5 и будет показано позже (см. главу 8), указанная однозначность подразумевает, что одно событие как причина может приводить только к одному событию в качестве следствия, а одно событие не может быть следствием двух причин (рис. 5.1). Указанная однозначность отношений между реакцией и ее следствием при выработке избегания обеспечивается за счёт того, что реакция всегда приводит к выключению условного и безусловного раздражителей, а

отсутствие реакции — к удару током и продолжению действия условного сигнала. Однозначность отношений между условным раздражителем и током обеспечивается в силу того, что ток включается только после условного раздражителя и выключается вместе с ним. Никогда условный сигнал, не сопровождаемый реакцией, не приводит к двум следствиям: или к включению тока, или к его отсутствию. Необходимо учесть, что роль выключения условного раздражителя как следствия реакции животного тоже важна для выработки реакции избегания. Легко проверяемо, что эта реакция вырабатывается быстрее в том случае, если реакция приводит к немедленному выключению условного сигнала, чем при его отставленном выключении. Это указывает на то, что выключение условного сигнала в соответствии с описанной выше системой однозначных причинно-следственных отношений служит подкреплением для вырабатываемой реакции избегания. Именно этим можно объяснить результаты опытов Брегадзе и Фонберга, в которых показано, что если реакция перестаёт прерывать действие условного сигнала, то это вызывает угашение реакции избегания.

Изначально создаваемые неоднозначные причинно-следственные отношения затрудняют выработку реакции избегания, а возникающие по ходу опыта нарушают обучение, приводя к резкому падению уровня воспроизведения навыка, как это было показано ранее (рис. 5.3). Рассмотренное в главе 5 и позже (см. главу 8) нарушение условной реакции при отмене однозначности причинно-следственных отношений между раздражителями, реакцией и ее следствием находится в полном соответствии с угашением классического условного рефлекса при отмене подкрепления, что может служить доказательством подкрепляющей роли рассматриваемой однозначности при выработке реакции избегания. Так же, как безусловный раздражитель необходим для выработки классического условного рефлекса, однозначные причинно-следственные отношения в экспериментальной среде необходимы для выработки реакции избегания. Так же, как отмена безусловного раздражителя в качестве подкрепления приводит к угашению классического условного рефлекса, отмена однозначности приводит к угашению реакции избегания.

Резюме

Таким образом, ни ток, ни его выключение по отдельности не могут рассматриваться как подкрепление для инструментальной оборонительной реакции. Подкрепляющий эффект обеспечивается их совместным действием как элементов системы однозначных причинно-следственных отношений в экспериментальной среде в едином процессе формирования реакции избегания. Иными словами, подкрепление есть свойство указанной выше системы отношений между условным раздражителем, реакцией и безусловным раздражителем, которое выражается, в частности, в опреде-

лении действия безусловного раздражителя. Безусловный раздражитель, рассматриваемый в соответствии с классическими представлениями как подкрепление, выступает в этом случае как переменная, принимающая одно из двух значений, определяемых системой однозначных причинно-следственных отношений. Одновременно с безусловным раздражителем играет роль и синхронное действие условного раздражителя, также определяемое указанными выше отношениями.

Необходимо отметить, что указанное определение дано в операциональных терминах. Рассмотрение физиологических процессов, лежащих в основе подкрепления при формировании реакции избегания, осталось за рамками нашего анализа. При большой сложности и противоречивости проблемы подкрепления она в первую очередь должна решаться, как нам кажется, именно в этом плане. Показательно, что Ю. Конорский (1970), скептически относящийся к понятию «подкрепление», не отказался от него, признавая его ценность именно с операциональной точки зрения.

ГЛАВА 8.

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ НАРУШЕНИЯ ИНСТРУМЕНТАЛЬНОЙ УСЛОВНОЙ ОБОРОНИТЕЛЬНОЙ РЕАКЦИИ.

Функциональные нарушения пищевых условных рефлексов в лаборатории И. П. Павлова. Роль функциональных нарушений в исследовании нормальной работы ЦНС. Приёмы функциональных нарушений высшей нервной деятельности. «Сшибка» нервных процессов. Нарушение динамического стереотипа. Специфика функциональных нарушений инструментальных условных оборонительных рефлексов. Рассогласование. Акцептор результатов действия. Стресс по Г. Селье. Эмоциональный стресс. Окислительный стресс. Сбой реакции избегания. Роль однозначных причинно-следственных отношений и воздействия тока в механизмах сбоя. Общебиологическая основа функциональных нарушений поведения.

Функциональные нарушения играют очень важную роль в исследованиях нормальной работы высшей нервной деятельности. И. П. Павлов уже в первой своей работе об условных рефлексах - докладе на международном конгрессе врачей в Мадриде в 1903 г., названном «Экспериментальная психология и патопсихология на животных», - говорил о намерении разрабатывать “экспериментальную психопатологию” на животных. В этой работе И. П. Павлов сообщил: *“После констатирования, возможного анализа и систематизирования наших явлений следующая фаза работы — и мы уже вступили в нее — это систематическое дробление и нарушение центральной нервной системы, чтобы видеть, как будут при этом изменяться установленные выше отношения. Таким образом произойдет анатомический анализ механизма этих отношений. Это и составит будущую и, как я уверен, уже недалекую экспериментальную психопатологию”* (с. 34.). Наш великий учёный постоянно стремился к установлению связи с клиникой; с этой целью, в частности, регулярно посещал дом призрения душевнобольных в Удельном. Он справедливо считал, что психиатрические явления послужат вспомогательным аналитическим материалом при изучении физиологии: *“... патологическое часто открывает нам, разлагая и упрощая то, что заслонено от нас, слитое и усложненное, в физиологической норме”*. Работы И. П. Павлова заложили основу патологии высшей нервной деятельности.

По существу, физиология и патология высшей нервной деятельности развивались, ко взаимной пользе, одновременно, составляя две стороны единого учения И. П. Павлова. Патология служила ученому как средство для «анатомического анализа» нормальных отношений, а сопоставление с последними способствовало более глубокому проникновению в механизмы патологии. Позже М. Г. Айрапетянц отмечал, что “многие закономерности физиологии высшей нервной деятельности вскрывались, становились доступными для понимания в условиях экспериментальной патологии (изучение нормы через патологию); в свою очередь, механизмы

патологических состояний высшей нервной деятельности познавались в сопоставлении с нормой”.

Конечной целью исследования И. П. Павловым патологии центральной нервной системы у животных выступает познание высшей нервной деятельности человека. Он писал, что в опытах с условными рефлексам на животных *“воспроизводятся патологические состояния нервной системы человека, — невроты и некоторые отдельные психотические симптомы, причем во многих случаях достигается и рациональный нарочитый возврат к норме, излечение, т. е. истинное научное овладение предметом”* (1935, с. 690). На последнее стоит обратить особое внимание. Именно указанный возврат к норме, достигаемый в подобных опытах, позволяет дать анализ механизмов нормального и патологического функционирования ЦНС как основы для лечебного воздействия на неё. Хорошей иллюстрацией этого может служить ситуация, которая имеет место в быту. На самом деле, только тот может быть уверен в хорошем знании мотора своего автомобиля, кто и разберёт, и соберёт его так, чтобы он правильно работал.

Экспериментальное нарушение работы центральной нервной системы до И. П. Павлова осуществлялось с помощью разнообразных физических воздействий, таких как экстирпация различных участков мозга, инфекций или интоксикаций. Изучение нарушения высшей нервной деятельности животных, полученных чисто функциональным путем, то есть без вмешательств указанных выше воздействий, было начато в лаборатории И. П. Павлова. Начиная с 1911 г., М. Н. Ерофеева проводила исследования, в которых у собак вырабатывался пищевой условный рефлекс на болевой раздражитель. Для этого электроболевое раздражение кожи лапы, используемое в качестве условного раздражителя, подкреплялось пищей. В начале электрический ток вызывал оборонительную реакцию, подобную той, которую мы видели при описании опытов В. П. Протопопова. Но по мере повторения сочетаний раздражителей безусловнорефлекторная оборонительная реакция всё более и более уменьшалась, а ток превратился в условный сигнал пищи и стал вызывать условный рефлекс. При воздействии тока собака облизывалась, виляла хвостом, тянулась к кормушке. Так же как и в ответ на кормление, у собаки обильно текла слюна (в ответ на ток!). Этот результат сам по себе представлял большой интерес у исследователей и дал повод И. П. Павлову с издёвкой спрашивать у озадаченных оппонентов, объясняющих поведение собак в психологических терминах: *«Не объяснят ли господа, от каких душевных переживаний у собаки слюнки текут – от любви к боли или благодарности электрическому току?»*. Но ещё большая ценность опытов состояла в счастливой случайности, которая заключалась в их непредусмотренных результатах.

Они представляли собой следующее. Для испытания генерализации выработанного условного рефлекса экспериментатор стал раздражать током новые участки кожи. Однако, такое воздействие привело не к ожида-

емой генерализации, а срыву высшей нервной деятельности. Животное стало очень возбужденным, беспокойным, и даже слабое электрическое раздражение кожи вызывало сильную оборонительную реакцию. Более того, такое поведение собаки продолжалось и вне экспериментальной обстановки. Т.е., нарушение высшей нервной деятельности не было локальным. Такой непредвиденный результат опытов оказался самым настоящим счастливым случаем, мимо которого И. П. Павлов не прошёл, – он послужил учёному как повод для создания нового раздела о «срывах» высшей нервной деятельности.

Второй случай нарушения высшей нервной деятельности был получен в 1916 г. Н. Р. Шенгер-Крестовниковой при изучении пределов дифференцирования у животных. У собаки вырабатывалась дифференцировка на эллипсы к условному пищевому рефлексу на круг, которые подавались на экран перед ней. В опытах последовательно вырабатывалась всё более тонкая дифференцировка круга (предъявление которого сопровождалось пищевым подкреплением) от эллипса (не сопровождаемого подкреплением). Для этого соотношение полуосей неподкрепляемого эллипса всё более и более приближало его форму к кругу. Сначала была успешно выработана грубая дифференцировка с отношением полуосей эллипса 2:1. То есть, подкрепляемый круг вызывал у собаки условнорефлекторное слюноотделение, а неподкрепляемый эллипс нет (рис. 8.1). По мере упрочения дифференци-

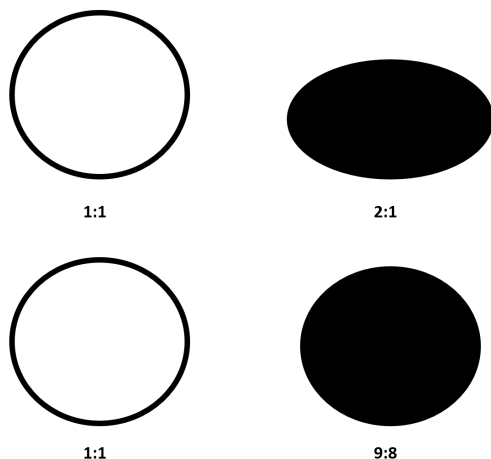


Рис. 8.1. Дифференцировка круга от эллипса

На экран перед собакой проецировали изображения эллипса и круга. Ставилась задача отдифференцировать эллипс от круга при различном соотношении полуосей. Для этого проекция круга сопровождалась пищевым подкреплением, а проекция эллипса – нет. В ходе опыта меняли отношение полуосей эллипса, что приближало его форму к форме круга, что делало дифференцировку всё сложнее и сложнее. Была выработана дифференцировка круга от эллипса с отношением полуосей 9:8. Но попытка упрочить её привела к срыву

ровки, меняя отношение полуосей (3:2, 4:3 и т.д.), постепенно приближали форму эллипса к форме круга. Таким образом у собаки удалось отдифференцировать круг от очень близкого ему по форме эллипса с отношением полуосей 9:8. Но упрочения этой дифференцировки достичь не удалось. Более того, нарушилась даже самая грубая из ранее выработанных дифференцировок — собака утратила приобретенную ранее способность отличать круг от эллипса с отношением полуосей 2:1. В результате этого опыта у собаки произошел срыв — *«истинное неврастеническое состояние животного»*. Она стала очень возбужденной — лаяла, визжала, срывала приборчики для регистрации слюны, перегрызала резиновые трубки и т. п.

Таким образом, в результате срыва высшей нервной деятельности у собаки, в соответствии с современными толкованиями, были нарушены когнитивная деятельность, двигательная и аффективная сферы. Эти нарушения в настоящее время рассматриваются как признаки так называемой *«выученной беспомощности»*, с которой мы познакомились в предыдущей главе.

Результаты этих опытов, в которых функциональные нарушения высшей нервной деятельности были получены случайно, при решении других задач, положили начало систематическому исследованию экспериментальных неврозов. Существует несколько различных приемов, с помощью которых в Павловских лабораториях в последствии вызывали экспериментальный невроз. Одним из наиболее распространенных приемов является так называемая сшибка нервных процессов. Впервые она была получена в опытах И. П. Разенкова (1924) быстрой сменой действия положительных и тормозных раздражителей, а позже — в опытах М. К. Петровой (1925) и др. с помощью одновременного действия положительных и тормозных раздражителей. В настоящее время известны многочисленные варианты сшибки, но особенно широкое распространение получила сшибка по В. Я. Кряжеву (1945, 1955), вызываемая за счет неожиданной подачи электрического тока на кормушку в момент пищевого подкрепления достаточно упроченного условного рефлекса. Модификация этой методики для опытов с крысами позже была предложена Л. И. Котляревским, Х. Х. Яруллиным и У. Г. Гасановым. В настоящее время указанный вариант сшибки лежит в основе модели конфликтной ситуации, используемой для изучения влияния транквилизаторов на высшую нервную деятельность (Vogel, Beer, Clody, 1971; Воронина, Середин, 2005).

Позвольте сделать маленькое отступление. Как следует из сказанного выше, модель, по существу, была предложена в нашей стране, но известна она, в том числе и у нас, под упомянутым выше названием, пришедшем к нам из-за рубежа. Даже не все исследователи, применяющие её для изучения анксиолитических эффектов, знают историю её возникновения.

В дальнейшем экспериментальные неврозы исследовались во многих лабораториях (Иванов-Смоленский, 1933-1965; Купалов, 1941-1961; Долин,

1941-1962; Анохин, 1949, 1956; Асратян, 1953; Айрапетянц, 1992 и др.). В настоящее время после некоторого периода недостаточно интенсивного изучения неврозов интерес к этой проблеме заметно возрос, что связано с ее исключительной актуальностью.

Несмотря на достигнутый прогресс в изучении экспериментальных неврозов, современное состояние проблемы пока еще не соответствует требованиям дня. Особенно это относится к функциональным нарушениям инструментальных условных оборонительных рефлексов, поскольку соответствующая методика долгое время отсутствовала.

Указанные выше функциональные нарушения получены на пищевых условных рефлексах. Так, широко распространенный приём сшибки вызывал экспериментальный невроз с помощью, например, быстрой смены положительного условного и тормозного дифференцировочного раздражителей. Другой часто применяемый прием создания “трудных состояний” был основан на отмене подкрепления. Ни один из этих приемов не может быть прямо перенесен на условные инструментальные оборонительные рефлексы. В первом случае сначала пришлось бы решать самостоятельную и непростую задачу выработки дифференцировки (см. главу 4); во втором случае трудность связана с отменой подкрепления при формировании реакции избегания. Если под ним понимать электрический ток, то отмена подкрепления не может вызвать у животного «трудного состояния», что отметил еще П. К. Анохин (1968). Если же в качестве подкрепления рассматривать выключение (невключение) тока, то проблема еще более усложняется, ибо становится совершенно непонятно, каким образом в этом случае можно отменить подкрепление. Применение известного принципа «отрицание отрицания» привело бы к включению тока при совершении реакции, что означало бы наказание, но не отмену подкрепления. Таким образом, рассмотренная выше (см. главу 4) специфика инструментальных условных оборонительных реакций распространяется и на функциональные нарушения реакции избегания, что делает невозможным применить описанные выше приёмы.

В школе И. П. Павлова известен еще один прием, вызывающий экспериментальные неврозы и “трудные состояния” у животных. Он основан на нарушении упроченного динамического стереотипа. Нарушение высшей нервной деятельности в этом случае обусловлено тем, что под влиянием стереотипа повторяющихся внешних воздействий в коре больших полушарий формируется устойчивая система нервных процессов, что составляет большой “нервный труд”. Еще больший труд составляет изменение динамического стереотипа, при котором происходит несовпадение заготовленного мозгом внутреннего стереотипа с изменившимся внешним. Это нарушение вызывает особый интерес в связи с тем, что изменение стереотипа у человека переживается эмоционально, как отмечал И. П. Павлов: *“Процессы установки стереотипа*

и нарушений его и есть субъективно разнообразные положительные и отрицательные чувства” (Павлов, 1951, с. 230). Согласно П. В. Симонову (1981), идея несовпадения легла в основу концепций многих авторов, в том числе в основу его собственной информационной теории эмоций, которая построена на сопоставлении потребности и вероятности ее достижения.

Стоит, кстати, добавить к сказанному, что человек болезненно реагирует на изменение сложившегося динамического стереотипа и связанного с этим изменения в окружающей среде, в которую, по выражению П. В. Симонова (1968), вносятся «элементы новизны». Это происходит потому, что эти элементы в окружающей нас действительности вызывают, как правило, ориентировочную реакцию. А она, по его мнению, *«по своему происхождению связана с оборонительной деятельностью, ибо живому на протяжении миллионов лет было важно прежде всего установить безопасность, безвредность нового события. Эта связь ориентировочной реакции с нервными центрами тревоги и страха у некоторых людей выражена особенно сильно. Отсюда возникает безотчётное чувство тоски при всякой перемене обстановки. Где-то в глубине мозга новизна, т.е., незнание средств защиты порождает томительное чувство уязвимости и беспомощности»* (Симонов, 1968, с. 24).

Экспериментальная реализация нарушения динамического стереотипа представляет большую трудность, поскольку само формирование стереотипа сопряжено со сложной системой раздражителей. Однако, может быть использована одна общая идея, лежащая в основе и этого, и других приемов, используемых в школе И. П. Павлова для получения “трудных состояний”. Она заключается в том, что эти состояния возникают при ломке установившихся в коре отношений, вследствие соответствующей ломки отношений в экспериментальной среде. Факты подобного рода отмечались при изменении как стереотипа, так и отверстия кормушки и изменения условий опыта вообще (Долин, 1962). Хорошей иллюстрацией в этом отношении может служить опыт, описанный П. К. Анохиным (1968). В нем подмена подкрепления (хлеба на мясо) привела к нарушению выработанного условного рефлекса — временному отказу от пищи (см. ниже). Указанные соображения могут составить основу подхода к проблеме создания функциональных нарушений инструментальных оборонительных условных рефлексов.

Проведённый в главе 5 анализ показал, что выработка реакции избегания в камере Скиннера идет успешно только при однозначных причинно-следственных отношениях между раздражителями, реакцией и её результатами. Изначальная неоднозначность затрудняет обучение, что выражается в медленной выработке реакции избегания, в более длительной генерализации и более поздней специализации условного рефлекса. Нарушение однозначности в ходе обучения нарушает сформированный навык (уменьшает воспроизведение реакции избегания и увеличивает число

межсигнальных реакций). Эти данные о роли однозначности причинно-следственных отношений в экспериментальной среде послужили основой для разработки модели функциональных нарушений инструментальной условной оборонительной реакции (названной, по аналогии со «сшибкой», «сбоем реакции избегания») применительно к челночной камере, широко применяемой в психофармакологических опытах (Иноземцев, Прагина, 1989).

Сбой осуществлялся следующим образом. После выработки реакции избегания в течение 5-7 дней до установленного критерия в опыт вводили следующее изменение: привычный переход животного в другую половину камеры в ответ на условный или безусловный раздражитель переставал приводить к выключению раздражителей при нескольких перебежках, так что животное подвергалось экстремному воздействию электрического тока. Эта процедура была кратковременной, поскольку обученное животное под воздействием тока перебежало на другую половину камеры очень быстро. После последней реакции ток выключался немедленно, а звук — спустя 2 с (рис. 8.2). Затем опыт проводили в прежних условиях, в которых тестировали уровень воспроизведения реакции избегания, то есть, переход крысы на противоположную половину камеры снова стала приводить к немедленному и одновременному выключению тока и его сигнала.

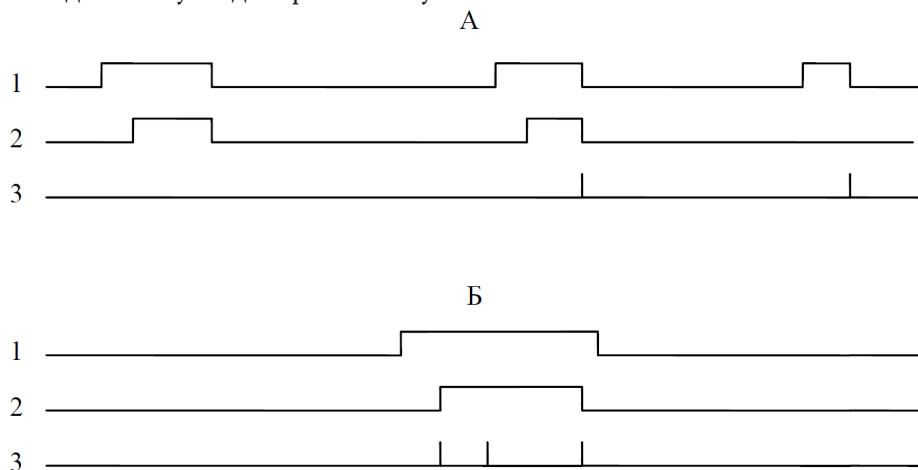


Рис. 8.2. Диаграмма временных соотношений условного раздражителя (1), безусловного (2) и переходов в другую половину камеры (3) до (А) и во время (Б) сбоя реакции избегания.

При выработке реакции избегания существуют однозначные причинно-следственные отношения между раздражителями, реакцией и её результатом. При сбое нарушается однозначность отношений как между условным и безусловным раздражителями, так и между реакцией и её следствиями. Нарушение однозначности отношений между условным и безусловным раздражителями проявляется в действии звука после выключения тока; нарушение однозначности отношений между реакцией и её следствиями проявляется в том, что реакция животного уже не приводит к обычному выключению тока, как ранее

Как рассмотрено в главе 5, при выработке реакции избегания существуют однозначные причинно-следственные отношения между раздражителями, реакцией и её результатом. При сбое нарушается однозначность отношений как между условным и безусловным раздражителями, так и между реакцией и ее следствиями. В первом случае это проявляется в действии звука после выключения тока, а во втором – в том, что реакция животного уже не приводит к обычному выключению тока, как ранее. Этот прием привел к резкому уменьшению числа реакции избегания (рис. 8.3). Одновременно возросло число межсигнальных реакций, что согласно П. В. Симонову (1981), свидетельствует о возрастании прагматической неопределенности и повышении эмоциональной напряженности животных. Помимо межсигнальных переходов отмечалось много других проявлений генерализованной двигательной и вегетативной активности, характерных для срыва высшей нервной деятельности (бег, прыжки, дефекация, уринация и т.п.). Как будет рассмотрено в следующей главе, анксиолитики уменьшают число указанных реакций, что указывает на их анксиогенную природу.

Как следует из представленных на рис. 8.3 результатов, сбой представляет собой кратковременное обратимое функциональное нарушение. Это видно из того, что резкое уменьшение числа реакций избегания и рост числа межсигнальных реакций (по сравнению с соответствующими величинами в последних перед сбоем 21-25 предъявлениях), происходит только сразу после сбоя, то есть в первом блоке из 5 предъявлений раздражителей. В дальнейшем уровень и тех

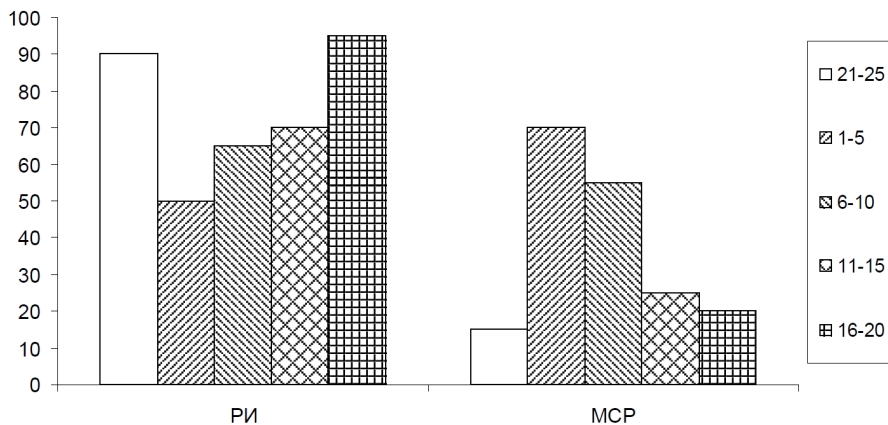


Рис. 8.3. Влияние сбоя на воспроизведение реакций избегания (ПИ) и межсигнальных реакций (МСП). По оси ординат – число реакций в % от числа предъявлений. По оси абсцисс – блоки из 5 предъявлений до (21-25) и после сбоя (1-5 и т.д.). Сбой вызывал резкое уменьшение числа реакции избегания и увеличение уровня межсигнальных реакций; эти показатели по ходу опыта возвращались к исходным величинам, что указывает на обратимый характер данного функционального нарушения

и других величин начинает восстанавливаться и к окончанию опыта становится неотличимым от исходных величин и реакций избегания, и межсигнальных реакций.

Нелишне напомнить, что при удерживании рычага, которое вызывает, как было показано в 5-й главе, неоднозначные причинно-следственные отношения в экспериментальной среде, тоже наблюдали более медленное формирование реакции избегания и нарушение её воспроизведения при внезапном изменении этих отношений в ходе опыта. Изложенные выше данные указывают, что используемый прием приводит к нарушению однозначных причинно-следственных отношений в экспериментальной среде, увеличивает прагматическую неопределенность, эмоциональное напряжение и вызывает у животных кратковременный обратимый срыв высшей нервной деятельности.

Сбой, как следует из выше изложенного, теоретически основан на нарушении однозначных причинно-следственных отношений в экспериментальной среде. Однако, методически он осуществлялся экстренным кратковременным воздействием электрического тока, наносимым вопреки указанным выше отношениям. Последнее ставит вопрос, не являются ли наблюдаемые нарушения реакции избегания следствием именно дополнительного действия тока, безотносительно к нарушению однозначности причинно-следственных отношений. Для проверки роли экстренного действия тока в сбое исследовано применение процедуры сбоя при непрочной реакции избегания, т. е. в том случае, когда причинно-следственные отношения в экспериментальной среде еще недостаточно отражены системой условных связей, выработанных у животных. Основанием для опытов послужило предположение, что экстренное действие тока, нарушающее указанные причинно-следственные отношения, не будет в этом случае столь разрушительным для поведения животного (нечему «сбиваться»), в отличие от того, что наблюдается при сбое прочной реакции избегания.

Исходя из указанных соображений, было исследовано нарушение реакции избегания при ее различном упрочении. Известно, что крысы обучаются с различной скоростью, что позволяет разделить их на 2 группы. В группу I были отобраны крысы, у которых до сбоя реакции избегания достигли более 80%; крысы с менее прочной реакцией были отнесены в группу II. Высказанное предположение оказалось верным. Как показано в табл. 8.1, число реакций избегания после сбоя достоверно уменьшилось по сравнению с величинами перед сбоем только у крыс в группе I, у которых была выработана прочная реакция. В группе II число реакций избегания после сбоя, наоборот, несколько возросло вместо уменьшения.

Таблица 8.1. Изменение реакций избегания и межсигнальных реакций под действием процедуры сбоя в группах крыс с высоким (I) и низким (II) уровнем обучения (по: Иноземцев, Кокаева, 1990).

Группа	Число реакций избегания (%)		Число межсигнальных р-ций (%)	
	до сбоя	после сбоя	до сбоя	после сбоя
I	87.6±2.0#	72.4±3.9	6.9±2.1#	9.7±3.5
II	48.6±5.2*	53.6±6.3	5.7±2.9##	12.9±3.5

Примечание: * — $p < 0.001$ для средних I и II групп;

#, ## — $p < 0.01$ и $p < 0.001$ для средних до и после сбоя

Число реакций избегания после сбоя достоверно уменьшилось по сравнению с величинами перед сбоем только у крыс в группе I, у которых была выработана прочная реакция. Результаты показывают, что падение уровня избегания происходит вследствие нарушения только прочной системы сформированных в опыте однозначных причинно-следственных отношений между раздражителями, реакцией и её результатами. В группе с непрочным условным рефлексом уровень избегания после сбоя не уменьшился.

Установленное различие во влиянии одной и той же процедуры сбоя на разных животных в зависимости от упроченности навыка объясняется тем, что в данной процедуре задействованы два фактора: 1) нарушение однозначности причинно-следственных отношений в экспериментальной среде, стрессующее животных; 2) дополнительное воздействие электрического тока как такового. Взаимодействие этих факторов приводит к различным результатам в зависимости от прочности выработанного навыка у животных. При большей обученности, когда упрочена система условных связей, отражающих однозначность причинно-следственных отношений в среде (есть чему нарушаться при сбое), большее значение имеет первый из указанных факторов. В этом случае общим результатом процедуры сбоя становится уменьшение числа реакций избегания. Стоит отметить, что действие тока не всегда стрессует животное и нарушает обучение. Вспомним, что в опытах М. Н. Ерофеевой, как это описано выше, действие тока вызывало положительное влияние.

При меньшем уровне избегания, достигнутого к моменту сбоя, упомянутая система условных связей окончательно не сформирована, следовательно, нарушаться нечему. Поэтому при меньшей прочности вырабатываемой реакции значимость первого фактора уменьшается и преобладает влияние электрического тока, который как безусловнорефлекторная основа формирования реакции избегания активизирует обучение.

Таким образом, в опыте была выявлена зависимость результатов процедуры сбоя от степени прочности реакции избегания, отражающей сформированность системы соответствующих временных связей.

Это означает, что суть данной модели функциональных нарушений приобретённого в опыте навыка определяется несовпадением, по И. П. Павлову, заготовленного мозгом внутреннего стереотипа (устойчивой системы нервных процессов) с изменившимся внешним (см. выше), или, в соответствии с концепцией П. К. Анохина, рассогласованием в акцепторе результатов действия.

Идея об акцепторе результатов действия возникла впервые в упомянутом выше опыте, в котором экспериментальной собаке вместо хлеба как подкрепления было дано мясо. Подмена хлеба вызвала ориентировочно-исследовательскую реакцию и временный отказ от пищи. У исследователей возник вопрос о причине такого парадоксального поведения собаки, учитывая что мясо является более ценным продуктом, который не должен был оказать неблагоприятное влияние на собаку. Они отметили, что условный стимул, секреторная реакция и движение к кормушке были обычными, но чего-то нехватало для привычной условнорефлекторной пищевой реакции. Постепенно появилась гипотеза о том, что ещё до результата реакции формируется афферентный механизм, который содержит в себе все признаки этого результата. Этот механизм и был назван акцептором результатов действия, предназначенным для «оценки и сличения результатов с поставленной целью». Если это сопоставление устанавливает несовпадение реального результата реакции с прогнозируемым и ожидаемым, то возникает упомянутое рассогласование и изменение в поведении животного.

Рассогласование является фундаментальным общебиологическим понятием, важным для понимания поведения организма при внезапном изменении условий существования организма. В настоящее время считается общепринятым, в соответствии с учением К. Бернара (Bernard, 1859) и В. Кеннона (Cannon, 1932) о постоянстве внутренней среды и гомеостазисе, что отклонение существенных для жизнедеятельности показателей (температуры тела, рН крови и т. д.) за сформировавшиеся в процессе длительного филогенетического развития пределы является причиной различных защитных реакций организма, направленных на устранение последствий возмущающего воздействия. Это является древней универсальной закономерностью, лежащей в основе регуляции физиологических процессов у всех животных. И не только у них. Из принципа Ле Шателье следует, что возмущающее воздействие на физико-химическую систему приводит к возникновению процесса, уменьшающего последствия данного воздействия. Все процессы управления в технических системах также основаны на использовании рассогласования и обратной связи: каждый раз, когда регулируемый параметр системы выходит за заданные конструктором пределы (то есть, возникает рассогласование, различие между заданным значением параметра и его величиной в

данный момент), начинает работать отрицательная обратная связь и параметр возвращается к норме.

Внезапные изменения во внутренней среде организма и окружающей его среде, вызывающие указанное рассогласование между ожидаемым (привычным) результатом реакции и реальным, обуславливают активацию многих систем организма животных, направленную на мобилизацию его защитных возможностей. Таковы секреция адреналина, поступление сахара в кровь, повышение артериального давления и т. п. Одновременно наблюдается возникновение эмоций и повышение двигательной активности (Кеннон, 1927). В описанных выше опытах это проявлялось в резком увеличении генерализованной двигательной активности (межсигнальных переходах на другую половину камеры, прыжках и т.п.). Эмоциональное возбуждение и повышенная двигательная активность возникли в эволюции в борьбе за существование в качестве полезного приспособления (Cannon, 1932). В. Кеннон подчеркивал, что изменения, происходящие при эмоциональном смятении и отражающие изменения гомеостаза, могут быть объяснены как подготовка к сильному мышечному напряжению. Борьба за существование, по его мнению, — это в значительной степени нервная и мышечная борьба. Организм, который успешнее приспосабливается к среде, имеет преимущество перед своими менее удачливыми противниками.

Из сказанного выше следует, что реакции на внезапные изменения появились в эволюции в качестве полезного приспособления в ходе борьбы за существование и направлены на мобилизацию всех средств нападения и защиты в ситуациях, угрожающих целостности организма. Указанная активация защитных резервов организма сопровождается возникновением эмоций и увеличением двигательной активности. Очевидно, что эти реакции направлены на обеспечение физического выживания организма. Последнее может достигаться и не целенаправленными действиями. Так, хаотические движения рыбы, выброшенной на берег, могут способствовать тому, что она попадет в реку.

Сформировавшийся в эволюции механизм, рассчитанный на экстраординарные физические нагрузки, необходимые для решения проблемы физического выживания, запускается и при нарушениях установившихся в индивидуальном опыте животных функциональных отношений (примером которых служит изменение динамического стереотипа и сбой реакции избегания), хотя эти реакции несоизмеримы ситуации, не угрожающей жизни. Эмоциональное напряжение и хаотические двигательные реакции, которые возникают при этом, отнюдь не способствуют адекватному поведению, в отличие от описанного выше. Наоборот, чрезмерное эмоциональное напряжение дезорганизует работу мозга. При этом сложившийся в эволюции механизм принципиально решает ту же задачу адаптации, поскольку эмоции обеспечивают поиск

новых путей решения в изменившейся обстановке, когда старые перестают быть эффективными (Анохин, 1968; Симонов, 1981; Судаков, 1982).

Процессы, развивающиеся при нарушении установившихся в индивидуальном опыте животных функциональных отношений, служат частной формой проявления этой универсальной закономерности, сложившейся в эволюции, что позволяет рассматривать нарушение и нейропсихотропную коррекцию высших функций человека и животных (обучения и памяти) в указанном общем контексте. Следовательно, в том и другом случае жизненно важные константы организма, выходя под воздействием какого-то фактора за нормальные границы, порождают указанное рассогласование и последующую стресс-реакцию. В качестве таких факторов могут выступать как физические, так и психические воздействия. В соответствии с этим разделяют физический стресс (стресс по Селье) и психический (эмоциональный).

Стресс по Селье являет собой пример плодотворного результата, который вытекает из умения одарённого человека увидеть нечто необычное в привычном для остальных людей и придать увиденному явлению общебиологическое звучание. Г. Селье обратил внимание на то, что самые различные повреждающие воздействия (холод, хирургическое вмешательство, токсиканты и т.п.) вызывают, помимо свойственного каждому из них специфическому эффекту, ответ неспецифический, одинаковый для всех воздействий, что он расценил как ответ на повреждение как таковое. Это ответ позже получил название «общий адаптационный синдром». Он представлял собой так называемую «триаду»: гипертрофию надпочечников, атрофию вилочковой железы и лимфатических желёз, а также язвенные поражения слизистой желудка и двенадцатиперстной кишки.

На неспецифический ответ организма в той или иной мере обращали внимание и другие учёные. В частности, И. П. Павлов (которого, кстати, Г. Селье высоко ценил) говорил о неспецифических болезненных проявлениях и называл их «стандартными формами нервных дистрофий», «тёмным чувством». Г. Селье рассматривал стресс как неспецифический ответ организма на воздействия, нарушающие гомеостаз. Понятие гомеостаза ввёл У. Кеннон; нарушение гомеостаза и возникающие при этом реакции не привязаны к определённым воздействиям, как показано выше. Само понятие стресса тоже введено задолго до Г. Селье. Но И. П. Павлов и У. Кеннон основное внимание направляли на решение других проблем (функциональные нарушения высшей нервной деятельности и эмоции, соответственно), а понятия неспецифичности и стресса остались на обочине их интересов. Широкое внедрение этих понятий происходило по мере развития концепции стресса.

Первая работа Г. Селье о неспецифическом ответе, «общем адаптационном синдроме», уместившись всего лишь на одной странице,

была опубликована в 1936 г в журнале "Nature". Позже исследователь сопоставил свою патологическую «триаду» с симптомами, которые проявлялись при разнообразных заболеваниях, такими как общее недомогание, потеря аппетита и др., а «общий адаптационный синдром» получил название «стресс».

Первоначально в концепции о стрессе, во-первых, упор был сделан на неспецифические стереотипные реакции на разнообразные воздействия и, во-вторых, соматические реакции рассматривались вне должного контроля со стороны ЦНС, что вызывало ее критический анализ. Рассмотрение физических факторов как стрессоров недостаточно для понимания природы стресса. Сами они, в частности, могут и не вызывать стресс. Даже такой стрессогенный раздражитель, как электрический ток, сам по себе может и не вызвать стресс, напротив, он может служить сигналом последующего за ним благоприятного для животного события. Показателен в этом отношении опыт в лаборатории И. П. Павлова (см. выше), в котором ток использовался в качестве условного стимула для выработки пищевого условного рефлекса, результатом чего ток вместо отрицательной реакции стал вызывать свойственное условному пищевому рефлексу слюноотделение и поведение, характерное для положительного эмоционального состояния животных. Следует также отметить, что физические факторы, такие как ноцицептивные, первично вызывают эмоционально-стрессовую реакцию вследствие их негативной психологической оценки.

В 1965 году на симпозиуме, организованном Шведским центром исследований в области военной медицины, Р. Лазарус, обсуждая широту и неоднозначность толкования понятия «стресс», предложил для устранения соответствующей «терминологической путаницы» учитывать связанные со стрессом психологические процессы, к которым, в частности, он относил процесс оценки угрозы как предвосхищения столкновения с опасной ситуацией.

Выделение категории «эмоциональный стресс», как отметил А. В. Вальдман с соавторами, было прогрессивным явлением: *«Введение этого родового понятия определило тот объединяющий критерий, который позволяет обобщать огромное разнообразие внешних воздействий, ориентированных на человека или животное, а именно с позиции их психологической сущности для данного индивида»* (Вальдман, Козловская, Медведев, 1979, с. 10). Эмоциональный стресс проявляется в конфликтных ситуациях, в которых возникшая у организма потребность сталкивается с невозможностью её удовлетворения.

Одним из видов стресса, вызываемого выходом жизненно важных констант организма за определённые пределы, служит окислительный стресс. Он возникает, когда за сложившиеся в эволюции границы выходят параметры так называемого редокс-гомеостаза, который представляет

собой один из видов клеточного гомеостаза. Суть окислительного стресса состоит в следующем. Аэробные организмы нуждаются в кислороде, метаболизм которого обеспечивает их потребность в энергии. В качестве побочного продукта этого жизненно важного процесса образуются свободные радикалы – ионы молекул, имеющие неспаренный электрон на внешней оболочке. Свободные радикалы являются активными формами кислорода и обладают высокой реакционной способностью. Они, во-первых, обуславливают биологическое окисление органических соединений по механизму цепных реакций: окисление порождает свободные радикалы, а свободные радикалы ускорят окисление и т.д. Во-вторых, они повреждают белки, ДНК, мембраны клеток. В частности, свободные радикалы вступают в реакцию с ненасыщенными жирными кислотами мембран нейронов, вызывая деструктивное перекисное окисление липидов.

В норме этому процессу противодействует эндогенная антиокислительная система, которая обеспечивает равновесие указанных процессов – окислительно-восстановительный гомеостаз (редокс-гомеостаз). Однако, усиление процесса окисления или ослабление антиокислительной системы приводит к сдвигу указанного баланса в сторону первого, способное вызывать повреждение, – возникает означенный выше окислительный стресс. Он сопряжён с нарушениями когнитивной и эмоциональной сферы, включая болезни Альцгеймера и Паркинсона.

Термин введён в 1991 г и с тех пор его суть выражалась различным образом в зависимости от подчёркивания того или иного аспекта стресса, как, напр., нарушение баланса между скоростью образования активных форм кислорода и противодействия этому процессу со стороны антиоксидантной системы, избыточное внутриклеточное накопление свободных радикалов или активацию перекисного окисления липидов.

В последнее время анализ пероксидации липидов привёл к новому взгляду на её роль в стрессе вообще. Барабой В. А. (1992) и соавторы, вспомнив о том, что Г. Селье постулировал существование первичного медиатора стресса, запускающего реакции на стрессор, предположили, что эту роль выполняют продукты перекисного окисления липидов. С этой точки зрения сдвиг про- и антиоксидантного равновесия активирует стресс-реализующие системы

Логика авторов выглядит следующим образом. Перекисное окисление липидов, так же как и стресс по Селье, является неспецифическим ответом на самые разнообразные воздействия, грозящие нарушить гомеостаз. Так же, как стресс по Селье вызывает мобилизацию энергетических резервов организма, активация перекисного окисления липидов вызывает мобилизацию антиоксидантного потенциала для противодействия окислительному стрессу. Последнее выражается в том, что активация перекисного окисления липидов в ответ на экстремальный раздражитель

сменяется резким уменьшением перекисидации. Ещё один аргумент в пользу идеи состоит в том, что если выделенные из печени стрессированных животных липоперекиси ввести интактным животным, то это вызывает у них картину тяжёлого стресса. С другой стороны, введение антиоксидантов уменьшает продукцию катехоламинов и глюкокортикоидов, что уменьшает стресс.

Учитывая это, можно сделать общий вывод, что рассматриваемое выше рассогласование как универсальный механизм реагирования в стрессогенных условиях вызывает активацию и энергетического, и антиоксидантного потенциала. Вероятно, именно в силу такой взаимосвязи этих процессов антиоксидант карнозин модулирует и окислительный гомеостаз мозга, и уровень регулирующих стресс нейромедиаторов при нагрузке, имеющей место при обучении (Бережной и др., 2016).

На основе универсальности и повсеместности рассмотренного выше механизма можно сделать вывод, что не только экстремальные воздействия (тяжёлые металлы, радиация, гипоксия и т. д.), вызывают развитие окислительного стресса. Последний может возникнуть при любом усилении нагрузки на мозг, имеющем место в нормальных условиях при решении когнитивных задач. Так, установлено, что формирование условного рефлекса активного избегания вызывает окислительный стресс (интенсификацию перекисного окисления липидов в нервной ткани крыс). Антиоксидант карнозин уменьшает перекисное окисление липидов и ускоряет обучение (Стволинский и др., 2014). Очевидно, что при таком усилении нагрузки на мозг повышается потребность в кислороде, что в свою очередь усиливает процесс окисления, а оборотной стороной этого процесса выступает развитие окислительного стресса – сдвиг окислительно-восстановительного баланса в сторону усиления окисления. Известно высказывание Г. Селье о том, что стресс есть жизнь, а жизнь есть стресс. Это ещё в большей степени может быть применимо к окислительному стрессу.

Резюме

Функциональные нарушения реакции избегания представляет собой ещё один пример специфичности инструментальной условной оборонительной реакции. Оказалось, что приёмы, разработанные для функциональных нарушений пищевых условных рефлексов, не применимы и не применялись для функциональных нарушений реакции избегания. Мы рассмотрели модель сбоя реакции избегания, основанную на внезапном изменении условий опыта – переходе от однозначных причинно-следственных отношений в экспериментальной среде к неоднозначным. Это привело к резкому нарушению выработанного навыка и росту генерализованной двигательной активности, отражающему увеличение эмоционального напряжения. Важно, что указанное нарушение происходит

только при прочной реакции избегания. Это указывает на то, что в основе срыва реакции избегания лежит не дополнительное воздействие тока как такового, а его внезапное применение вопреки объективно существующим в экспериментальной среде однозначным причинно-следственным отношениям между раздражителями, реакцией и её результатом, отражённым в системе нервных связей упроченного навыка. Возникающее при указанном внезапном изменении в среде рассогласование между ожидаемым результатом реакции и реальным изменившимся является частным случаем выхода жизненно важных параметров за пределы, обеспечивающие оптимальное функционирование любой системы.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	3
Глава 1. От классических до инструментальных условных оборонительных рефлексов	5
Глава 2. Условные рефлексы второго типа	14
Глава 3. Современные методики выработки инструментальных условных оборонительных рефлексов.....	25
Глава 4. Общие и специфические черты классических и инструментальных условных оборонительных рефлексов	41
Глава 5 Феномен удерживания рычага при выработке реакции избегания в камере Скиннера.	51
Глава 6. Реакция избегания по М. Сидману.	65
Глава 7. Специфические особенности подкрепления инструментальных условных оборонительных реакций.....	79
Глава 8. Функциональные нарушения инструментальной условной оборонительной реакции.....	91
Глава 9 Фармакологическая коррекция функциональных нарушений инструментальной условной оборонительной реакции	108
Глава 10. Условная реакция пассивного избегания	128
Глава 11. Инструментальная условная оборонительная реакция у беспозвоночных и низших позвоночных.....	142
Глава 12. Фармакологический анализ приспособительного поведения высших беспозвоночных и низших позвоночных.	162
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	183
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	190

А. Н. Иноземцев А. Г. Королев

Инструментальное оборонительное поведение:
подходы и методы исследования

Часть 3

Учебное пособие

Москва

2023

УДК612.8

ББК 28.07

Рецензенты

Д.б.н. А. В. Латанов, профессор, заведующий кафедрой высшей нервной деятельности биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова

Д. психол. н. А. М. Черноризов, профессор, заведующий кафедрой психофизиологии факультета психологии МГУ имени М.В. Ломоносова

А. Н. Иноземцев, А. Г. Королев

Инструментальное оборонительное поведение: подходы и методы исследования.

Издание в трёх частях; часть 3.

Учебное пособие написано на основе лекций, читаемых более 10 лет для бакалавров кафедры высшей нервной деятельности биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова. Излагаются современные методы, включая оригинальные, и подходы к изучению формирования, стрессогенного нарушения и нейротропной коррекции оборонительного поведения у представителей различных классов позвоночных и высших беспозвоночных.

Для студентов биологических и психологических специальностей университетов, изучающих физиологию высшей нервной деятельности и нейробиологию, для психологов и специалистов в области экспериментальной психофармакологии

Рекомендовано к опубликованию решением Ученого и Учебно-методического советов биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

ISBN: 978-5-600-03496-9

ГЛАВА 9

ФАРМАКОЛОГИЧЕСКАЯ КОРРЕКЦИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ НАРУШЕНИЙ ИНСТРУМЕНТАЛЬНОЙ УСЛОВНОЙ ОБОРОНИТЕЛЬНОЙ РЕАКЦИИ

И. П. Павлов – основатель экспериментальной фармакологии высшей нервной деятельности. Взаимосвязь высшей нервной деятельности и экспериментальной психофармакологии. Роль психофармакологии в исследовании механизмов высшей нервной деятельности. Основные классы психотропных средств. Поведенческие модели экспериментальной психофармакологии. Сшибка по Кряжеву и конфликтная ситуация. Сравнение сбой реакции избегания с конфликтной ситуацией. Сопоставление влияния эталонных анксиолитиков и ноотропов на сбой реакции избегания. Сопоставление влияния анксиолитиков и ноотропов на пространственную переделку реакции избегания. Влияние анксиолитиков и ноотропов на повторные функциональные нарушения обучения и памяти

Помимо рассмотренной в предыдущей главе взаимосвязи высшей нервной деятельности и психопатологии, развитие упомянутой новой науки осуществлялось в синтезе с фармакологией. И. П. Павлов по праву считается основоположником не только физиологии, но и фармакологии высшей нервной деятельности. Более того, к моменту начала его работ по условным рефлексам у него уже был солидный опыт в фармакологии. С 1879 г. в течение 11 лет он руководил экспериментальной лабораторией в клинике С.П. Боткина, где была выполнена серия работ по фармакодинамике ряда лекарственных соединений, а в 1890-1895 гг. возглавлял кафедру фармакологии Военно-медицинской академии.

Уже в 1895 г. И. П. Павлов прозорливо заметил: «Фармакология как медицинская доктрина ... представляет огромный теоретический интерес, чрезвычайно может способствовать успеху физиологического знания, ибо химические вещества представляют собой тончайшие аналитические методы физиологии. Не стоит приводить примеров тому, где при помощи химических агентов делят, изолируют то, что нельзя разделить никакими инструментами» (Павлов, 1951, с. 264). Фармакологические вещества используются для исследования механизмов высшей нервной деятельности, как своеобразный функциональный скальпель, с самых ранних этапов создания этой науки.

Под руководством И. П. Павлова были выполнены исследования действия кофеина и брома на условные рефлексы (Завадский, 1908; Никифоровский, 1910; Петрова, 1925) — первые в мировой фармакологии работы, в которых объективными методами изучалось действие фармакологических веществ на психические процессы. Эти работы составили начало психофармакологии.

Препараты брома (в основном в виде бромистого натрия) издавна использовались в качестве успокоительного средства. При этом в учебниках фармакологии писали, что бром снижал повышенное возбуждение. Торможение рассматривалось не как самостоятельный процесс, но как следствие уменьшения возбуждения. И. П. Павлов доказал, что эффект брома, напротив, обеспечивался за счёт усиления тормозного процесса. Этот вывод был основан на результатах опыта, в котором с помощью брома удалось выработать условный тормоз у очень возбудимой собаки. Эта собака до применения брома реагировала и на условный сигнал (тепло), и на тормозную комбинацию (звук органа + тепло), несмотря на большое количество неподкрепляемых предъявлений этой комбинации. То есть, у этой собаки не удавалось выработать тормозной процесс, лежащий в основе формирования условного тормоза. На фоне брома условный тормоз (звук органа) оказал должное действие, и слюна на комбинацию звук+тепло перестала выделяться. При этом усилился только тормозной процесс, поскольку величина положительного условного рефлекса не уменьшилась (табл. 9.1).

Таблица 9.1. Влияние брома на формирование условного тормоза (по Никифоровскому, 1910).

Условия опыта	Время	Раздражители	Количество капель слюны
До применения брома	2 ч. 52 мин.	Тепло	3
	3 ч. 05 мин.	Тепло+звук	6+6
	3 ч. 19 мин.	Тепло	2
15 мин после введения брома	11 ч. 20 мин.	Тепло	5
	11 ч. 40 мин.	Тепло+звук	Следы+0
Следующий день	11 ч. 37 мин.	Тепло	5
	11 ч. 51 мин.	Тепло+звук	0+0

С помощью брома удалось выработать условный тормоз на звук у очень возбудимой собаки, и слюна на тормозную комбинацию тепло+звук перестала выделяться. Величина положительного условного рефлекса на условный сигнал (тепло) не уменьшилась. Следовательно, условный тормоз выработался благодаря не снижению повышенного возбуждения, а усилению тормозного процесса.

Бром усилил также тормозной процесс, лежащий в основе выработки дифференцировки, что было с особым эффектом показано при дифференцировании близких раздражителей. Так, у собаки не удавалось выработать дифференцирование неподкрепляемого звука с частотой 461 колебаний в с. от подкрепляемого звука 435 колебаний в с. Однократное введение брома позволило решить эту задачу. Положительное влияние брома проявилось также при так называемой двусторонней переделке тормозного и положительного раздражителей. Переделка состояла в том, что положительный метроном переставал подкрепляться, а дифференцировочный, напротив, стал приводить к подкреплению. Но у некоторых собак метро-

ном упорно продолжал сохранять положительное действие, несмотря на отсутствие подкрепления. Применение брома помогло добиться переделки сигнального значения раздражителей, и метроном перестал вызывать положительное действие, превратившись в тормозной сигнал.

П. М. Никифоровский исследовал также влияние кофеина на высшую нервную деятельность. Чтобы показать, что кофеин усиливает только процесс возбуждения и не влияет на тормозной процесс, была взята собака, у которой был выработан и прочный условный рефлекс на подкрепляемую вертушку, и прочный условный тормоз; это выразалось в том, что неподкрепляемая комбинация вертушка+звук звонка не вызывала выраженного слюноотделения. В опыте было установлено, что условный рефлекс, в основе которого лежал процесс возбуждения, под влиянием кофеина увеличился, а условный тормоз, обуславливающий торможение слюноотделения, остался без изменения (табл. 9.2).

Таблица 9.2. Влияние кофеина на условный рефлекс (по Никифоровскому, 1910).

Условия опыта	Время	Раздражители	Количество капель слюны
До применения кофеина	12 ч. 35 мин.	Вертушка	3
	12 ч. 46 мин.	Вертушка	3
	1 ч. 00 мин.	Вертушка+звук	Следы
8 мин после кофеина	1 ч. 13 мин.	Вертушка	4
	1 ч. 27 мин.	Вертушка+звук	Следы
	1 ч. 40 мин.	Вертушка	8
Следующий день	2 ч. 50 мин.	Вертушка	7
	3 ч. 05 мин.	Вертушка+звук	Следы
	3 ч. 25 мин.	Вертушка	7

Под влиянием кофеина увеличился условный рефлекс, в основе которого лежал процесс возбуждения, так что количество капель слюны в ответ на вертушку возросло с 3 капель до 4-7; условный тормоз, обуславливающий торможение слюноотделения, остался без изменения.

Исследование брома и кофеина, как и других фармакологических веществ, продолжалось в Павловских лабораториях и в дальнейшем. Привлекают наше внимание результаты сравнения влияния брома на срыв высшей нервной деятельности у возбудимых и тормозимых собак. У таких собак, как было неоднократно установлено, срыв давал разные результаты – так называемый срыв в сторону возбуждения и в сторону торможения, соответственно. Для первых было характерно преобладание процесса возбуждения над торможением, и срыв проходил в сторону возбуждения, т.е. к усилению исходного преобладания. У собак тормозимых исходное преобладание и результат срыва был противоположным. В 1925 г. М. К. Петрова исследовала лечение срыва бромом у возбудимой собаки («Пострела»)

и тормозимой («Милорда»). Оказалось, что действие брома увенчалось успехом только у первой собаки. Объяснялось это тем, что бром, усилив торможение у собаки с преобладанием возбуждения, восстановил баланс между двумя процессами.

Особенно стоит отметить случай применения брома в опыте на собаке, объяснение результатов которого И. П. Павлов дал на основе наблюдений в его клинике неврозов за патологической навязчивостью. В упомянутом опыте у собаки вырабатывали условный рефлекс на очень тихий шум, источник которого находился под станком с животным. В ответ на условный раздражитель сформировалась реакция, которая выглядела как навязчивый поиск источника шума под станком (собака постоянно заглядывала под станок). В дальнейшем, когда в течение длительного времени шум уже не применяли, каждый новый условный раздражитель стал вызывать упомянутую навязчивую реакцию, которую ранее вызывал шум. На основе своего клинического опыта учёный стал рассматривать поведение собаки как экспериментально созданную навязчивость. Механизмом этого он считал застойный патологически инертный процесс возбуждения в двигательной коре в результате перенапряжения процесса возбуждения чрезмерно тихим раздражителем, потребовавшим больших усилий для его восприятия. Применение брома уменьшило навязчивую реакцию. Другая собака на каждый условный раздражитель лезла лизать электрическую лампу, служившую одним из сигналов. Когда лампочку поставили сзади собаки, она стала вертеться кругом. Бром устранил и эту навязчивую реакцию.

Таким образом, использование объективных условнорефлекторных методов было новаторским и плодотворным не только в области изучения высшей нервной деятельности, но и в области фармакологии. Относительно последнего уместно вспомнить оценку И. П. Павлова результатов анализа механизмов действия кофеина, брома и других веществ: *«Как-никак — это заслуга наших условных рефлексов. Эта такая тонкая фармакология этих веществ, которая отсутствовала до настоящего времени. Это огромнейший прирост к фармакологии!»* (Павлов, 1949, с. 609). Высокую оценку новому подходу дал и основатель русской фармакологии Н. П. Кравков.

Указанный подход И. П. Павлова сформировал «взаимную полезность» фармакологии и физиологии, благодаря которой химические вещества используются как «тончайшие аналитические методы» для изучения механизмов высшей нервной деятельности, а методы высшей нервной деятельности, в свою очередь, служат целям анализа нейрофизиологических механизмов действия психотропных соединений. Этот подход особенно плодотворен в настоящее время. *«Физиология высшей нервной деятельности, поведение животных — отмечает А. В. Вальдман (1979, с. 21), — является тем естественнонаучным фундаментом, на котором развивается психофармакология. В свою очередь применение психотропных средств для анализа и «препарирования» психофизиологических процессов способствует изучению механизмов*

их организации. Взаимодействие физиологии высшей нервной деятельности с психофармакологией чрезвычайно плодотворно для обеих наук и дает большие возможности для проникновения в глубины и тайны мозговых функций».

Примеры использования фармакологии для изучения физиологических и биохимических процессов многочисленны. С помощью фармакологических веществ были разгаданы механизмы синаптической передачи, осуществляемой посредством медиаторов ацетилхолина и норадреналина. Изучение влияния на физиологию высшей нервной деятельности транквилизаторов бензодиазепинового ряда привело к открытию бензодиазепиновых рецепторов в ЦНС. Важное для физиологии ЦНС открытие энкефалинов и эндорфинов инициировано изучением механизма действия морфина, интерес к которому связан с его способностью подавлять боль и вызывать состояние эйфории. Обусловленное этим интересом интенсивное изучение морфина и его синтетических аналогов привели в 1973 г. к открытию опиатных рецепторов. Дальнейшая логика исследований привела к постулированию наличия эндогенных лигандов к этим рецепторам, а поиск их, в свою очередь, привел в 1975 г. к выделению из мозга свиньи двух нейропептидов, названных энкефалинами. Позже были открыты эндорфины. Как отмечает М. Д. Машковский, в данном случае экзогенные фармакологические вещества (опиаты) стали пусковым механизмом для открытия новой эндогенной биохимической системы, играющей важную роль в регуляции процессов жизнедеятельности.

От весьма ограниченного набора химических веществ, используемых в физиологии первоначально, по мере открытия новых лекарств перешли к чрезвычайно большому арсеналу фармакологических соединений, что, естественно, расширило возможности изучения механизмов высшей нервной деятельности. И. П. Павлов указывал: *«Вся фармакология стоит на том, что каждому средству принадлежит своя физиономия, каждое из них резко отличается от ближайшего к нему. В этом заключается смысл применения массы средств»* (Павлов, 1949). Именно многообразие психотропных средств обеспечивает успех психофармакологического анализа психических явлений в настоящее время. Как отмечал А. В. Вальдман (1985), это происходит потому, что разные психотропные средства воздействуют на разные проявления психического. Это, по его мнению, как раз то, о чем мечтал И. М. Сеченов, сетуя на отсутствие у экспериментаторов способов *«расчленять конкретные психические явления»*. А. В. Вальдман заключает в этой связи, что психофармакологический анализ может и должен служить методологической основой изучения психических процессов.

Для исследования механизмов высшей нервной деятельности в настоящее время используются психотропные средства — препараты, применяемые при лечении нарушений психической деятельности человека. К таковым относятся психозы, психотические состояния, невротические и неврозоподобные расстройства, сопровождаемые состоянием напряжения, страха, тревоги и другими симптомами. Начало созданию современных психотроп-

ных средств было положено в 1952 г. во Франции, когда обнаружили специфическую антипсихотическую активность аминазина и применили его в психиатрической клинике. Для влияния на высшую нервную деятельность наиболее часто используют анксиолитики и ноотропы.

Транквилизаторы (анксиолитики). К этому классу относится большая группа веществ, основное свойство которых состоит в успокаивающем действии на ЦНС, в устранении чувства тревоги, беспокойства, страха и нервного напряжения. Транквилизаторы применяют в основном при невротических и неврозоподобных состояниях. Наибольшую популярность среди транквилизаторов приобрели производные бензодиазепаина. В ЦНС обнаружены места связывания бензодиазепинов — мембранные структуры нейронов, проявляющие сильное сродство с бензодиазепинами. Их называли «бензодиазепиновыми рецепторами».

В физико-химическом институте им. А. В. Богатского в Одессе и НИИ фармакологии АМН в Москве в конце 70-х годов синтезирован и изучен первый отечественный транквилизатор бензодиазепинового ряда феназепам, получивший широкое применение в медицине, и дневной анксиолитик гидазепам. Феназепам превосходит большинство остальных транквилизаторов. Гидазепам обладает хорошо выраженным анксиолитическим и одновременно активирующим эффектами. Он не вызывает амнезию; напротив, он способствует более быстрому обучению.

Ноотропы. Открытие ноотропов произошло достаточно случайно. Начиная с 1963 г., в фирме «УСВ» изучали свойства одного из синтезированных аналогов циклической ГАМК, названного пирацетамом, пытаясь выявить у него гипноседативные свойства. Попытка не увенчалась существенным успехом, но при этом в 1972 г. в клинике было обнаружено, что пирацетам улучшает у больных обучение и память. Одновременно была показана его способность активировать межполушарную передачу информации, выражающуюся в облегчении транскаллозальных вызванных потенциалов. Эти факты привели к созданию ноотропной концепции, сыгравшей важную роль в психофармакологии.

Группа ноотропов чрезвычайно разнообразна как по химическому строению, так и по механизмам действия. Однако, все эти вещества объединены однонаправленностью основного ноотропного эффекта, определяющего их влияние в клинике, а именно, способностью повышать устойчивость мозга к различным вредным воздействиям, улучшать процессы обучения и памяти.

С точки зрения использования ноотропов для исследования механизмов высшей нервной деятельности (а также построения соответствующих моделей) особый интерес представляет их способность улучшать обучение и память при их нарушениях. Характер последних как объекта влияния ноотропных препаратов проясняется на основе результатов их использования в клинике. Ноотропные препараты применяются при нарушениях

умственной деятельности, возникающих при дегенеративных поражениях головного мозга, инсульте, после черепно-мозговых травм, интоксикаций, нейроинфекций, при остром и хроническом утомлении, при стрессе, при болезни Альцгеймера и т.д.

Психотропные средства различных классов обладают различными, часто противоположными, свойствами, обеспечивающими положительный эффект при психических нарушениях различного генеза. Для исследования психотропной активности препаратов данного класса используют свои базисные экспериментальные модели. В частности, транквилизаторы обладают успокаивающим действием, уменьшают эмоциональное напряжение. Ноотропы, наоборот, обладают стимулирующими свойствами, активируя когнитивные и мнестические процессы. В связи с этим для оценки эффектов анксиолитиков используют традиционные методики конфликтных ситуаций и ряд других методов, моделирующих эмоциональное напряжение у животных как точку приложения для эффектов анксиолитиков (Воронина, Середенин, 2005). Ноотропы наиболее часто изучают с использованием формирования реакции избегания, служащей моделью обучения и памяти (Воронина, Островская, 2005). Однако, эталонный ноотроп пирацетам часто не ускоряет формирования реакций избегания, и для выявления его влияния прибегают к воздействиям, нарушающим обучение и память: максимальному электрошоку, скополамину, лишению парадоксальной фазы сна, длительному стрессированию животного с помощью электрического тока и т. п. Очевидно, что эти воздействия превышают уровень, необходимый для искомого нарушения обучения и памяти.

Нам представляется перспективной использование для этой цели новой модели функционального нарушения высшей нервной деятельности - «сбоя» реакции избегания (см. предыдущую главу), - более адекватного целесообразному поведению животных и не связанного с излишними методическими сложностями. При этом необходимо учесть, что эмоциональный стресс у человека развивается не столько вследствие физических воздействий как таковых, сколько из-за их информационного, сигнального значения, соотнесенного с жизненными потребностями, что с разных точек зрения рассмотрено многими авторами (Анохин, 1968; Вальдман и др., 1979; Симонов, 1981; Судаков, 1982 и др.).

Возможность применения новой модели в психофармакологических исследованиях впервые была проверена с использованием пирацетама в дозе 500 мг/кг и вновь синтезированного в Российском государственном медицинском университете имени Н. И. Пирогова соединения под шифром ПЗ в дозе 100 мг/кг с предполагаемыми ноотропными свойствами. Крысам первой группы (n=13) внутривентрикулярно вводили новое соединение; крысам второй группы (n=13) — эталонный ноотроп пирацетам, а контрольной группе (n=15) — физиологический раствор. У животных в течение 5 дней (по 25 предъявлений ежедневно) вырабатывали реакцию

избегания в челночной камере по методике, описанной в 3-й главе. Сбой выработанного навыка осуществляли на 6-й день после 20 предъявлений.

Новое соединение в отличие от пираретама не привело к увеличению числа реакций избегания. Следовательно, по этому традиционно используемому критерию нельзя дать однозначного ответа о ноотропных свойствах исследуемого соединения. Положение радикально изменилось при использовании сбоя реакции избегания. Этот прием привел к достоверному уменьшению числа реакций избегания (табл. 9.3) у контрольных животных. Одновременно, как мы это уже наблюдали ранее (глава 8) возросло число межсигнальных реакций, свидетельствующее о возрастании эмоциональной напряженности животных. При этом помимо межсигнальных переходов из одной половины камеры в другую у животных появились характерные для срыва высшей нервной деятельности многочисленные прыжки к потолку камеры, хаотичный бег, вокализация и т.п.

Таблица 9.3. Воспроизведение реакций избегания до и после сбоя в % от 10 предъявлений (по: Иноземцев, Прагина, 1989).

Группа	Число реакций избегания		
	До сбоя	После сбоя	
		1-10	11-20
Новое соединение	80.1±9.2	76.2±12.8*	86.9±13.1
Пирацетам	83.8±10.4	83.1±14.5*	95.0±4.4
Физраствор	75.7±13.1 [#]	44.5±17.4	81.5±17.4

Примечание: * — $p < 0.01$ по сравнению с контрольной группой; [#] — $p < 0.01$ по сравнению со средней после сбоя.

Сбой привел к достоверному уменьшению числа реакций избегания у контрольных животных. Новое соединение с предполагаемыми ноотропными свойствами, не оказавшее влияние на обучение, предотвратило нарушение воспроизведение реакции избегания после сбоя. Положительный эффект соединения был сопоставимым с таковым у эталонного ноотропа пираретама, что показывает наличие искомым свойств у нового соединения. Следовательно, сбой может быть использован для выявления ноотропных эффектов.

Последствия сбоя, оставаясь для всех животных одинаковыми по знаку, больше выражены в контрольной группе. Так, в первые 10 предъявлений после нарушения у животных на фоне нового соединения число реакций избегания в среднем уменьшилось на 4.6%, а у контрольных — на 31.2%. В итоге у животных реакций избегания в 1-10 предъявлениях после сбоя было больше, чем у контрольных. Этот положительный эффект нового соединения, как это видно из табл. 9.3, сопоставим с таковым у эталонного ноотропного препарата пираретама.

Таким образом, при отсутствии стимулирующего воздействия исследованного соединения на обучение в норме обнаруживается четкий положительный эффект на фоне срыва высшей нервной деятельности.

Следовательно, данное обратимое функциональное нарушение реакции избегания расширяет возможности выявления ноотропных эффектов. Модель рекомендована Фармкомитетом РФ для расширенного изучения активности фармакологических веществ (Воронина, Островская, 2005; Воронина, Середенин, 2005). Соединение было признано госкомитетом по изобретениям и открытиям при ГК СССР как обладающее психотропной активностью (авторское свидетельство №1591436 от 08.05.1990).

В дальнейшем неоднократно было установлено, что пирацетам улучшал выработку реакции избегания или не влиял на этот процесс, но во всех случаях предотвращал сбой или ослаблял его последствия, уменьшая нарушение воспроизведения ранее выработанного навыка. Представляло интерес выяснить, распространяется ли указанная закономерность на ноотропы другой химической структуры. Ниже приводятся результаты исследования действия мексидола, ницерголина и впервые синтезированного в институте фармакологии РАМН дипептидного ноотропа ГВС-111 (позже получившего название «Ноопепт») по сравнению с пирацетамом.

Как показал анализ полученных данных, формирование реакции избегания на фоне изученных ноотропов, кроме ГВС-111 и ницерголина, не изменилось по сравнению с контролем. Сбой привел к резкому уменьшению реакции избегания у контрольных животных (табл. 9.4). Одновременно у них возросла генерализованная двигательная активность (включая межсигнальные реакции) и вегетативные проявления (уринация и т.п.), что свидетельствует о возрастании эмоциональной напряженности. Мексидол, ницерголин и ГВС-111 так же, как и пирацетам, предотвратили уменьшение реакций избегания, вегетативные реакции и резкое увеличение генерализованной двигательной активности. Таким образом, все вещества, включая те, которые не ускорили выработки реакции избегания, проявили защитное действие при сбое, так что уровень избегания у опытных животных после сбоя было выше контрольного.

Подобным положительным влиянием на воспроизведение реакции избегания после сбоя обладают многие вещества с ноотропными свойствами, например, семакс (Иноземцев, Агапитова, Бокиева и др., 2013).

Положительное влияние на воспроизведение реакции избегания в условиях сбоя веществ с различной химической структурой предполагает участие различных механизмов влияния на обучение и память при данном функциональном нарушении высшей нервной деятельности. Последнее, в свою очередь, означает, что существуют различные факторы, которые участвуют в указанном функциональном нарушении.

Таким образом, модель сбоя оказалась эффективной для выявления ноотропного влияния веществ на мнестические функции. Имеются основания полагать, что указанная модель будет эффективной и для изучения транквилизаторов. На самом деле, используемые для их

оценки методики конфликтных ситуаций основаны на рассогласовании между прогнозируемым ходом событий и фактическим, что моделирует эмоциональное напряжение у животных.

Таблица 9.4. Влияние ноотропов различных химических групп на сбой реакций избегания.

Вещество	Реакции избегания			Межсигнальные реакции		
	до сбоя	после сбоя		до сбоя	после сбоя	
	11–20	1–10	11–20	11–20	1–10	11–20
Пирацетам	86±4	91±2 ^{##}	95±2	38±0.6	37±10	29±2
ГВС-111	88±3	86±3 ^{##}	88±4	10±3	29±9	26±73
Мексидол	97±2	87±5 ^{##}	91±6	22±10	50±15	60±17
Ницерголин	73±9	73±6 [#]	–	3±2	3±2	–
Физ. р-р	92±5 ^{**}	52±7	82±5	12±5 [*]	37±11	27±8

* – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$ по сравнению с величинами после сбоя; # – $p < 0.05$; ## – $p < 0.01$ по сравнению с контролем

Величины представлены в процентах от 10 предъявлений.

По: Иноземцев, Бокиева, Воронина, Тушмалова (1996); Иноземцев, Прагина, Фирова и др. (1995); Иноземцев, Трофимов, Борликова, и др. (1998).

Ноотропы различных химических групп уменьшили или предотвратили сбой реакций избегания

Модель сбоя, в свою очередь, основана, как это рассмотрено в предыдущей главе, на экстренном воздействии электрическим током, применяемым вопреки установленным отношениям между раздражителями, реакцией и ее следствиями. Рассматриваемое функциональное нарушение вызывается несовпадением, по И. П. Павлову, заготовленного мозгом внутреннего стереотипа (устойчивой системы нервных процессов) с изменившимся внешним, что приводит к увеличению эмоциональной напряженности у животных. Следовательно, сопоставление данных моделей указывает, что у транквилизаторов и ноотропов имеется общая точка приложения, позволяющая исследовать их на одной и той же модели, что представляется полезным для понимания механизмов действия как тех, так и других. Заметим, кстати, что сбой разрабатывался как оборонительный аналог сшибки, используемой для функционального нарушения сформированных пищевых условных рефлексов. С другой стороны, конфликтная ситуация, которая используется как базовая модель для исследования транквилизаторов, берет свое начало от одного из вариантов сшибки, предложенной В. Я. Кряжевым (см. главу 8).

Ввиду вышесказанного была поставлена цель изучить влияние анксиолитиков феназепам и гидазепам на сбой реакции избегания. Феназепам и гидазепам в виде субстанции, растворенной в твине, вводили внутривентриально за 30 мин перед каждым опытом. В опытах обнаружено, что

феназепам в дозах 2.0 и 1.0 мг/кг приводил к глубокому угнетению двигательных реакций, вследствие чего у крыс оказалось невозможным выработать реакцию избегания. Уменьшение дозы до 0.5 мг/кг сделало возможным обучение, однако оно оставалось всегда на более низком уровне, чем у контрольных животных. При использовании дозы 0.1 мг/кг не наблюдали статистически значимых различий в уровне реакций избегания между экспериментальными и контрольными животными, и эта доза была использована для изучения влияния феназепама на сбой реакции избегания.

Табл. 9.5. Влияние феназепама и гидазепама на воспроизведение реакций избегания и межсигнальных реакций после сбоя (по: Иноземцев, Бокиева, Воронина, Тушмалова, 1996).

			Реакции избегания		Межсигнальные реакции			
Препарат	Доза	n	до сбоя	после сбоя	до сбоя		после сбоя	
			16–25	1–10	16–25	16–25	1–10	16–25
Феназепам	0.1	11	92.3±4.8*	81.9±9.3 [#]	90.5±5.1	21.3±8.4	30.7±11.3	21.3±7.2
Физ. р-р	—	11	89.7±5.1*	60.8±7.6	84.1±6.9	11.4±4.7**	42.5±13.4	22.4±8.1
Гидазепам	20.0	9	91.0±2.9	79.0±5.3 [#]	93.0±2.8	14.7±9.0	15.3±8.8	9.3±6.0
Физ. р-р	—	7	96.3±3.4*	57.9±9.8	77.5±6.1	2.3±2.3**	14.6±8.5	2.3±2.3

Примечание:

*, ** — $p < 0.05$, $p < 0.01$ для средних до и после сбоя; # — $p < 0.05$ для средних у опытных и контрольных животных.

Сбой нарушил выработанный навык у контрольных животных. Анксиолитики феназепам и гидазепам уменьшили разрушающие последствия стрессогенной процедуры сбоя: на их фоне меньше, чем в контроле, было снижение уровня воспроизведения реакции избегания и меньше возрастание межсигнальных реакций.

Сбой нарушил выработанный навык у контрольных животных — реакции избегания после него уменьшились (табл. 9.5). Одновременно в разы возросло число межсигнальных реакций, что указывает на возрастание эмоциональной напряженности у животных. Феназепам и гидазепам оказали положительное влияние на воспроизведение навыка, так что после сбоя под их воздействием уровень реакций избегания был существенно выше, чем у контрольных животных. Уменьшилось также эмоциональное напряжение, о чем можно судить по незначительному увеличению уровня межсигнальных реакций и других отмеченных выше стрессогенных проявлений. Вспомним, что такой же эффект в условиях сбоя оказал эталонный ноотроп пирацетам (см. табл. 9.4). Сопоставимое

влияние на сбой анксиолитиков и ноотропов было показано и позже (Иноземцев, Капица, Гарибова, Бокиева, Воронина, 2004).

Таким образом, анксиолитики уменьшили разрушающие последствия стрессогенной процедуры сбоя: на их фоне меньше, чем в контроле, было снижение уровня воспроизведения реакции избегания и меньше возрастание межсигнальных реакций, отражающих степень эмоционального напряжения. Отметим, кстати, что уменьшение этих стрессогенных реакций под воздействием анксиолитиков, предназначенных для уменьшения уровня страха, указывает на их анксиогенную природу.

Выше мы отмечали, что экстренное изменение причинно-следственных и пространственных отношений в экспериментальной среде вызывает рост генерализованной двигательной активности и эмоциональное напряжение у крыс. В последующих главах мы увидим увеличение генерализованной двигательной активности у беспозвоночных и низших позвоночных в стрессогенных условиях. Встаёт вопрос о смысле этого явления. Если это – приспособительная реакция, то почему она исчезает под воздействием анксиолитиков?

По В. Кеннону, эмоциональное возбуждение и повышенная двигательная активность в ответ на внезапные изменения возникли в эволюции в борьбе за существование в качестве полезного приспособления как подготовка к сильному мышечному напряжению. Борьба за существование, по его мнению, — это в значительной степени нервная и мышечная борьба. Реакции на внезапные изменения направлены на мобилизацию всех средств нападения и защиты в ситуациях, угрожающих целостности организм, т.е., они направлены на обеспечение физического выживания организма. Последнее может достигаться и не целенаправленными действиями. Так, хаотические движения рыбы на берегу могут способствовать тому, что она попадёт в реку.

Сформировавшийся в эволюции механизм, рассчитанный на экстраординарные физические нагрузки, необходимые для физического выживания, запускается и при нарушениях установившихся в индивидуальном опыте животных функциональных отношений, хотя эти реакции несоразмерны ситуации, не угрожающей жизни. Эмоциональное напряжение и хаотические двигательные реакции, которые возникают при этом, отнюдь не способствуют адекватному поведению, в отличие от описанного выше. Наоборот, чрезмерное эмоциональное напряжение дезорганизует работу мозга. Это объясняет роль анксиолитиков: они гасят чрезмерное эмоциональное возбуждение, затрудняющее решение стоящей перед организмом задачи, не связанной с необходимостью нападать или спастись бегством.

Основной результат рассматриваемых опытов состоит в том, что модель сбоя оказалась эффективной для исследования анксиолитических

эффектов психотропных веществ. В этой связи возникает необходимость ее сопоставления с широко используемыми для этих же целей моделями конфликтных ситуаций. Принципиальное отличие предлагаемой модели состоит в том, что в ней не используется столкновение противоположных мотиваций, ибо как выработка, так и сбой осуществляются на основе одного и того же безусловного раздражителя. В противоположность этому электрический ток, применяемый в конфликтной ситуации, служит наказанием при выполнении ранее выработанного питьевого условного рефлекса (Vogel, Beer, Clody, 1971; Воронина, Середенин, 2005). В этом отношении существенно вспомнить, что эмоциональный стресс развивается не столько вследствие физических воздействий как таковых, сколько из-за их информационного значения. В модели сбоя, как было показано в главе 8, роль тока как физического фактора незначительна, а эффект в основном достигался за счет нарушения причинно-следственных отношений в экспериментальной среде. Действительно, процедура сбоя вызвала нарушение навыка только в том случае, когда применялась на фоне хорошо упроченной реакции избегания. При непрочной реакции избегания, когда указанные выше отношения в экспериментальной среде еще недостаточно отражены системой выработанных у животных условных связей, эффект экстренного применения электрического тока прямо противоположен: величина реакций избегания возрастает.

Отметим также, что тестирование навыка в конфликтной ситуации осуществляется в условиях продолжающегося наказания его током, что увеличивает роль этого раздражителя как чисто физического фактора. При сбое физическое воздействие тока кратковременно, а тестирование реакции избегания осуществляется в тех же условиях, что и при выработке. Кстати, можно заметить, что сбой отличается и от нарушения поведения в ситуации «выученной беспомощности». Во-первых, в ней в качестве основного и единственного нарушающего фактора используется электрический ток, а во-вторых, он действует длительное время. И, наконец, нарушение оказывается необратимым, так что животное теряет способность обучаться в той же экспериментальной обстановке, в которой к нему применялась эта процедура. При сбое ток действует кратковременно, он не является основным фактором нарушения, а нарушение является обратимым, так что способность к выработке реакции избегания восстанавливается.

Итак, и ноотропы, и транквилизаторы уменьшают последствия сбоя, обеспечивая более высокий уровень воспроизведения реакций избегания и предотвращая или уменьшая рост межсигнальных реакций и, соответственно, эмоционального напряжения, то есть оказывают равнозначный эффект. Это выглядит как парадокс, поскольку анксиолитики относят к депримирующему типу, а ноотропы – к стимулирующему. Основой для объяснения этого служат двусторонние отношения между

эмоциональным напряжением, возникающим при сбое, и решением задачи.

Как следует из результатов многочисленных опытов, в том числе изложенных в главе 8, эмоциональное напряжение дезорганизует работу мозга, направленную на решение интеллектуальных задач. В соответствии с этим для решения задачи необходимо уменьшение эмоционального напряжения. Как уже отмечалось, уменьшение тревожности составляет точку приложения для действия анксиолитиков. Феназепам и гидазепам оптимизируют, в согласии с вышесказанным, эмоциональный фон в стрессовой ситуации, нейтрализуя последствия кратковременного возмущающего воздействия, вызванного изменением в схеме опыта при сбое. Это делает возможным осуществлять выработанную ранее реакцию после сбоя, поскольку схема опыта становится “нормальной”, а реакция — действенной. Следовательно, уменьшение эмоционального напряжения способствует решению задачи.

С другой стороны, процесс решения задачи тоже влияет на эмоциональное напряжение. Эмоция, по П. В. Симонову (1981), есть функция потребности и разницы между существующей и необходимой для решения задачи (удовлетворения потребности) информацией. Изменение в условиях опыта, связанное со сбоем, вызывает дефицит информации о путях удовлетворения потребности избежать вредоносного воздействия, что приводит к увеличению эмоционального напряжения. Логично ожидать, что уменьшение указанного дефицита снизит тревожность. Это означает, что уменьшение эмоционального напряжения может быть достигнуто за счет увеличения информированности о возможном решении задачи путем повышения интеллектуального и мнестического потенциала. Как сказано выше, ноотропы влияют именно на эти процессы. В нашем случае они обеспечивают быстрый и более точный анализ информации, заключенной в результатах первой после сбоя попытки избавиться от тока, из которой следует, что ранее выработанная реакция стала вновь эффективной для избегания воздействия тока.

Таким образом, существуют два разнонаправленных (хотя и взаимосвязанных) отношения между уровнем тревожности (эмоциональным напряжением) и способностью решения задачи (рис. 9.1). В одном случае возможность решения задачи, предотвращения нарушения обучения и памяти выступает как производная от уровня тревожности. Уменьшение тревожности является объектом для действия анксиолитиков. В другом случае, наоборот, уменьшение тревожности есть функция возможности решения задачи. Увеличение способности решение задачи за счет оптимизации аналитико-синтетической деятельности, интегративных возможностей высшей нервной деятельности есть прерогатива ноотропов.

Относительно дискутируемого в научной литературе вопроса об анксиолитических свойствах ноотропов следует отметить на основе приведённых данных, что и транквилизаторы, и ноотропы воздействуют на эмоциональное напряжение, но осуществляют это различным образом. Транквилизаторы воздействуют непосредственно на эмоциональную сферу, а ноотропы уменьшают эмоциональное напряжение опосредованно.

Различие в эффектах пирацетама и феназема при пространственной переделке навыка. Как показано в предыдущем разделе, при использовании и ноотропов, и транквилизаторов, во-первых, уменьшается вызываемое сбоем эмоциональное напряжение и, во-вторых, уменьшается нарушение воспроизведения реакции избегания. Этот внешне одинаковый эффект ноотропов и транквилизаторов делает желательным поиск методики, позволяющей дифференцировать свойства препаратов указанных классов, что особенно существенно при испытании новых соединений. Важность этой проблемы возрастает в связи с тем, что в последнее время созданы соединения, обладающие как теми, так и другими свойствами. Это ставит вопрос о том, что в их влиянии в том или ином случае может быть отнесено на счет ноотропного, а что — на счет анксиолитического компонента в спектре их психофармакологического действия.

При поиске такой модели следует вспомнить, что после сбоя условия опыта становятся прежними, и выработанная реакция становится снова эффективной. Это позволяет анксиолитикам, уменьшая эмоциональное напряжение и его дезорганизующее влияние на память, обеспечить избегание с помощью навыка, выработанного до нарушения. А что произойдет,

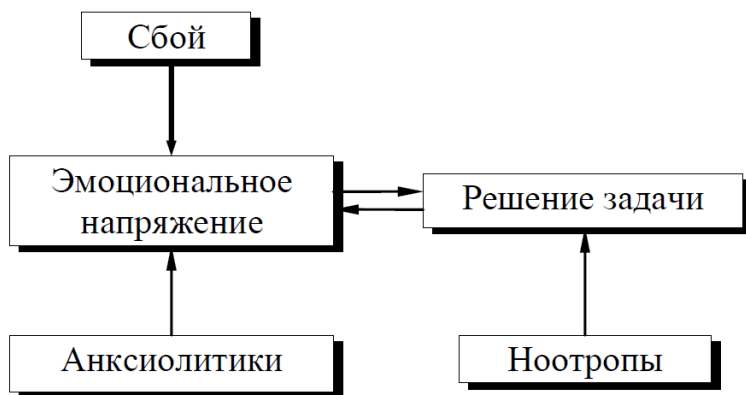


Рис. 9.1. Отношение между эмоциональным напряжением и решением задачи как основа для влияния анксиолитиков и ноотропов

Существуют два разнонаправленных отношения между уровнем тревожности (эмоциональным напряжением) и способностью решения задачи. Благодаря им уменьшение эмоционального напряжения анксиолитиками способствует решению задачи, а увеличение способности решения задачи со стороны ноотропов снижает эмоциональное напряжение

если использовать некоторое другое внезапное изменение, но такое, что уменьшения возникающего при этом эмоционального напряжения будет недостаточно для решения задачи и потребуются усвоения видоизмененного навыка? Можно предположить, что ноотропы, активирующие гностические и мнестические процессы, будут эффективны и в этом случае, а анксиолитики уменьшат только эмоциональное напряжение, но не помогут решить проблему эффективного избегания. Это предположение проверено в опытах, в которых сопоставлено влияние пирацетама и феназепама на воспроизведение реакции избегания после её пространственной переделки. Для этого отверстие, через которое животное перебегало при выработке избегания в челночной камере, закрывалось и открывалось другое. Сразу после этого в течение 20 предъявлений тестировали уровень избегания и межсигнальных реакций в новых условиях.

Сразу после закрытия старого отверстия крысы, как и в межсигнальном периоде до этого, спокойно переходили на другую половину камеры через новое отверстие. Создавалось впечатление, что перемена местоположения отверстия никаких изменений в поведении не вызвало и модель для экспериментальной психофармакологии ничего интересного не обещает. Но при включении условного сигнала животные направились к старому отверстию, пытаясь совершить реакцию избегания. При включении тока крысы в попытке перебежать на другую половину камеры отчаянно ударялись головой о закрытую дверцу. В итоге перемена местоположения отверстия привела к резкому нарушению выработанного навыка у контрольных животных. Число реакций избегания в первых пяти предъявлениях после перемены уменьшилось в 4 раза (рис. 9.2); в первом предъявлении у многих крыс отсутствовали не только избегания, но даже избавления. Одновременно возросла отмеченная ранее генерализованная двигательная активность. Отметим, кстати, что эти нарушения проявляются сильнее, чем при сбое. Отметим также одну методическую характеристику: чем сильнее выражены нарушения, тем отчётливее проявляется ноотропный эффект соединений. К таким же последствиям приводит перемена местоположения рычага в камере Скиннера (Иноземцев, Прагина, 1992).

Феназепам предотвратил такое резкое увеличение числа межсигнальных реакций. При этом препарат не уменьшил нарушение избегания. Следовательно, феназепам не эффективен в ситуациях, которые сопряжены с необходимостью изменить выработанный навык. Такое же отсутствие эффекта в условиях этой модели установлено в опытах с анксиолитиком гизазепамом (Иноземцев, Капица, Гарибова, Бокиева, Воронина, 2004).

Пирацетам также предотвратил резкий рост межсигнальных реакций, но в отличие от феназепама он обеспечил более высокий уровень воспроизведения реакций избегания. Помимо этого пирацетам

увеличивал число попыток воспользоваться старым отверстием в первых предъявлениях, что свидетельствует о более прочном навыке, но убыстрил отказ от них в последующем, говорящий о более быстром реагировании в новых условиях. Такой же эффект проявили и ноотропы нооглютил, мексидол, ГВС-111 и др. (Иноземцев, Трофимов и др., 1998; Гарибова, Иноземцев, Капица, Воронина, 2005).

Отметим, что на фоне ноотропов наблюдалось больше межсигнальных реакций, чем на фоне анксиолитиков. Что лежит в основе такого различного влияния препаратов на изменение межсигнальных реакций? Как показано в главе 8, стимуляция двигательной активности отражает возникновение эмоционального напряжения и мобилизацию защитных ресурсов организма в ситуациях, угрожающих его целостности, а также поиск нового решения в изменившихся условиях, когда старое перестает быть эффективным. Ноотропы, не угнетая упомянутые адаптивные процессы, связанные с моторной активацией и обеспечивающие успешное решение задачи в новых условиях, предотвращают их чрезмерное развитие. Выше отмечено, что ноотропы обеспечивают более быструю переделку реакции на новое местоположение отверстия. Поскольку переделка условного рефлекса используется для определения подвижности нервных процессов (Воронин, 1957), то можно сделать вывод о том, что ноотропы улучшают указанный процесс.

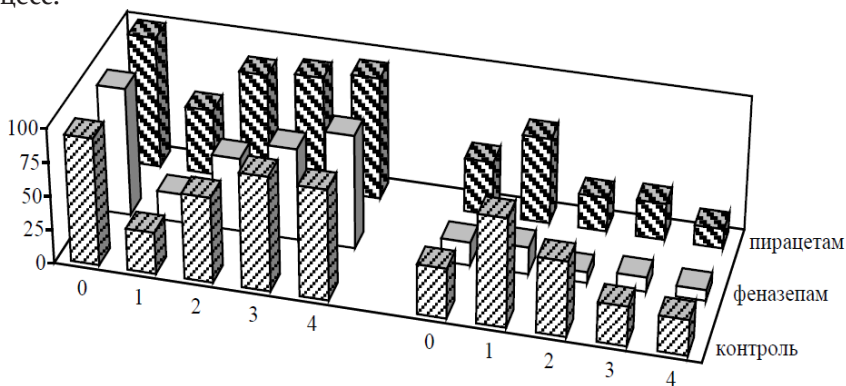


Рис. 9.2. Влияние пиррацетама и феназепاما на реакции избегания (слева) и межсигнальные реакции (справа) до и после перемены местоположения отверстия в челночной камере (по: Иноземцев, Воронина, Прагина, Крутикова, Тушмалова, 1996). По оси ординат — средние величины реакций в процентах от числа предъявлений до перемены; 1,2,3,4 — блоки из 5 предъявлений после перемены.

Перемена местоположения отверстия привела к резкому нарушению выработанного навыка у контрольных животных. Анксиолитическое свойство феназепاما предотвратило увеличение числа межсигнальных реакций, но не уменьшило нарушение избегания. Следовательно, феназепам не эффективен в ситуациях, которые сопряжены с необходимостью изменить выработанный навык. Пиррацетам, напротив, уменьшил нарушение избегания

Полученные результаты показывают, что предлагаемая модель функционального нарушения реакций избегания характеризуется следующими особенностями. Перемена местоположения отверстия есть частный случай изменения условий и как таковой приводит к возникновению эмоциональной напряженности. Это приводит к тому, что и анксиолитики, и ноотропы проявляют свой эффект. В то же время пространственная переделка сопряжена с необходимостью усвоения видоизмененной реакции избегания, что позволяет разделить указанные эффекты, вычленив ноотропный компонент. Выражением анксиолитического эффекта феназепам служит уменьшение межсигнальных реакций, а ноотропного - более быстрое усвоение видоизмененной реакции избегания. Как показывают изложенные данные, уменьшение межсигнальных реакций относительно контроля обеспечивается обоими препаратами, в то время как пространственная переделка навыка — только пирацетамом. Таким образом, рассматриваемая модель, связанная с переделкой выработанной реакции избегания и эмоциональным напряжением, позволяет различить эффекты ноотропов и анксиолитиков.

Воздействия, приводящие к нарушению когнитивной и эмоциональной сферы человека, часто являются не изолированными, а имеют повторный характер. В связи с этим была поставлена цель изучить пределы обратимости функциональных нарушений реакции избегания, вызванных сбоем или пространственной переделкой, и возможности их повторного использования для исследования эффектов гидазепам и пирацетама как представителей анксиолитиков и ноотропов. Следует специально отметить, что такой подход позволяет экономно использовать одних и тех же животных для изучения и функциональных нарушений и влияния на них препаратов.

В опыте на 2 группах крыс после выработки реакции избегания попеременно чередовали сбой и пространственную переделку реакции избегания. Перед каждым очередным функциональным нарушением животных в течение 2-3 дней содержали в виварии. Далее в течение 1-2 дней проводили восстановление реакции избегания до достижения животными критерия обученности. Затем проводили функциональное нарушение, меняя его характер. В 1-й группе животных при первом функциональном воздействии применяли сбой, а при втором - пространственную переделку; во 2-й группе животных использовали обратную последовательность (рис. 9.3). Подобная схема была задумана, чтобы исключить возможность влияния на поведение крыс изначального порядка чередования изучаемых приемов.

Для оценки обратимости нарушений были приняты следующие критерии: 1) восстановление реакций избегания до исходного уровня (как необходимое условие для очередного нарушения); 2) сопоставимое нарушение избегания при каждом очередном воздействии и 3) одинаковый

эффект нейрорепсихотропных веществ при каждом очередном нарушении, свидетельствующий о воспроизводимости эффектов соединений.

В опытах установлено, что величины избегания перед всеми функциональными воздействиями статистически значимо не отличались друг от друга, т.е. каждое воздействие проводилось в исходно одинаковых условиях. Последнее обеспечивалось тем, что после каждого нарушения происходило восстановление реакции избегания до изначально заданного уровня. Следовательно, результаты свидетельствуют о соблюдении первого критерия обратимости функциональных нарушений.

Применение каждого очередного нарушения вызывало достоверное снижение реакций избегания относительно исходного уровня. Одновременно наблюдался рост генерализованной двигательной активности животных, который выражался в возрастании межсигнальных реакций, а также в виде прыжков, хаотичного бега, вокализации и других реакций животных, характеризующих эмоциональное напряжение. Пространственная переделка вызывала большее увеличение этих реакций относительно сбоя, что свидетельствует о более сильном влиянии данного функционального воздействия на эмоциональное состояние животных. Однофакторный дисперсионный анализ полученных результатов показал, что характер функционального воздействия и его очередность не оказывали влияния на воспроизведение реакций избегания. Это указывает на выполнение второго критерия обратимости функциональных нарушений.

Из анализа полученных данных следует, что пираретам оказал положительный эффект при всех функциональных нарушениях, вызванных как сбоем, так и пространственной переделкой. Это выразилось в достоверном увеличении числа реакций избегания в первом блоке предъявлений после каждого разрушающего воздействия относительно контроля. Следовательно, было показано полное воспроизведение

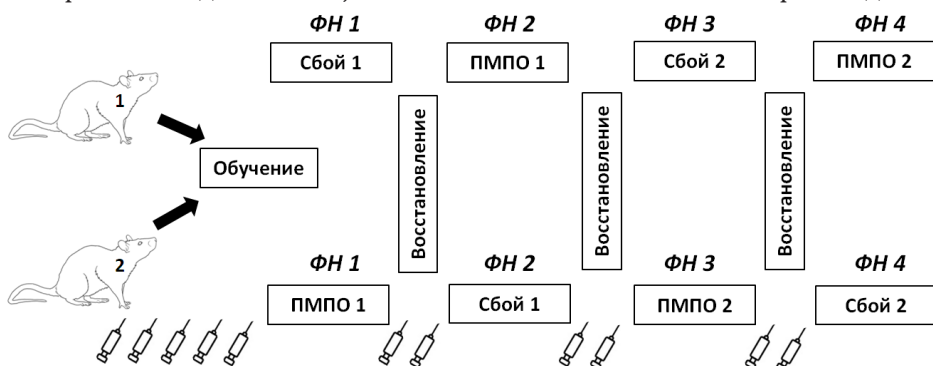


Рис. 9.3. Последовательность повторных функциональных нарушений реакции избегания (по: Гарибова, Иноземцев, Капица, Воронина, 2005).

Примечание: ФН - функциональные нарушения реакции избегания; ПМПО – перемена местоположения отверстия; вертикальные стрелки – момент и число инъекций

эффектов пираретама в условиях повторных функциональных нарушений, что соответствует третьему критерию. В отличие от этого, гидазепам снизил нарушения, вызванные сбоем, только при первом и втором воздействиях. Эффект анксиолитика в условиях пространственной переделки навыка отсутствовал как при первом, так и при последующих применениях данного функционального нарушения. Следовательно, отсутствие влияния анксиолитика на пространственную переделку выработанного навыка установлено и при однократном, и при повторном воздействии, как этого требует третий критерий.

Резюме

Применение фармакологических веществ для изучения высшей нервной деятельности, введённое И. П. Павловым, остаётся плодотворным и в настоящее время, обеспечивая «взаимную полезность» обеих наук. По мере открытия новых лекарств перешли к большому арсеналу фармакологических соединений, что расширило возможности изучения механизмов высшей нервной деятельности. При этом, помимо пищевых условных рефлексов и их функциональных нарушений, широко стали использоваться инструментальные оборонительные условные реакции.

Для изучения фармакологического влияния на эти реакции предложены новые функциональные нарушения, основанные на внезапном изменении причинно-следственных («сбой») и пространственных отношений в экспериментальной среде. И анксиолитики, и ноотропы, несмотря на различия в спектре их фармакологической активности, уменьшили последствия сбоя, увеличив воспроизведение реакций избегания и уменьшив эмоциональное напряжение. Механизм этого внешне одинакового эффекта основан на существовании двух разнонаправленных взаимосвязанных отношений между эмоциональным напряжением и возможностью решения задачи. Благодаря им, с одной стороны, высокое эмоциональное напряжение нарушает решение задачи. Уменьшение эмоционального напряжения, обеспечиваемое транквилизаторами, улучшает решение задачи. С другой стороны, успешное решение задачи избегания тока в условиях сбоя, обеспечиваемое ноотропами, уменьшает эмоциональное напряжение. Уменьшение эмоционального напряжения является условием, хотя и необходимым, но еще не достаточным для решения задачи в изменившейся ситуации. Это проявляется в опытах с переменной местоположения отверстия, сопряженной с переделкой выработанного навыка. Транквилизаторы, уменьшая эмоциональное напряжение, не обеспечивают, в отличие от ноотропов, ускорения переделки реакций избегания. Полученные данные показывают перспективность предложенных моделей функциональных нарушений реакции избегания для изучения механизмов высшей нервной деятельности и влияния на них нейротропных веществ.

ГЛАВА 10. УСЛОВНАЯ РЕАКЦИЯ ПАССИВНОГО ИЗБЕГАНИЯ

Общебиологический фундамент формирования условной реакции пассивного избегания. Разнообразие и общие характеристики методик. Латентный период захода в тёмный отсек как показатель формирования условной реакции пассивного избегания. Анализ разных фаз формирования памяти. Общепринятые представления о природе формируемого следа памяти. Модифицированная методика (камера из трёх отсеков). Сопоставление латентного периода и заходов в безопасный отсек. Различные ассоциативные процессы, лежащие в основе реакций. Условная реакция страха. Ассоциация «ток-темнота». Условная реакция страха и пространственная дифференцировка. Психофармакологический анализ природы следа памяти.

Принципиально существуют два типа условно-рефлекторного оборонительного поведения, которое позволяет по некоторому сигналу предвидеть возможные воздействия среды на организм и следствия своих действий в ответ на них. Таковыми являются условные реакции активного и пассивного избегания. У них при наличии указанных выше общих черт имеются существенные отличия.

В отличие от условной реакции активного избегания, при формировании условной реакции пассивного избегания (УРПИ) нет дискретного условного сигнала, который включается в определенное время, и нет сопровождающего его опасного воздействия (например, включения электрического тока). Роль сигнала играет вся экспериментальная обстановка в целом, которая при обучении ассоциировалась с вредоносным событием. Далее, при формировании условной реакции активного избегания создаются условия, в которых вырабатываемая реакция позволяет животному избавиться от начавшегося электрошокового воздействия или, если она совершена заблаговременно по сигналу, избежать его включения. При этом сама реакция активна: это или нажатие на рычаг в камере Скиннера, или переход на другую половину челночной камеры и т. п. В противоположность этому при формировании УРПИ требуется не активное действие животного, а его отсутствие, то есть, **подавление той реакции, которая ранее приводила к удару током в данной обстановке.** Такой реакцией у грызунов является уход из открытого освещенного пространства в темное ограниченное («нору»).

Имеет смысл отметить ещё одно отличие в методиках выработки этих двух условных оборонительных реакций. В условной реакции активного избегания биологически значимый раздражитель (ток) вызывает биологически адекватный ответ – уход из отсека, в котором наносится удар током, что прекращает его воздействие. В УРПИ биологически значимый раздражитель (открытое пространство) тоже вызывает биологически адекватный ответ – уход из отсека с некомфортными условиями. Но эта реакция приводит к удару током, который служит наказанием указанной выше приспособительной врождённой реакции. Это создаёт

принципиальное различие между методиками выработки реакций: в одном случае она прекращает или предотвращает действие тока, а в другом – приводит к удару током. Последнее напоминает рассмотренный ранее опыт В. П. Протопопова. Именно это приводит к упомянутому результату – подавлению сопровождаемой током реакции,

Словосочетание «условная реакция» в термине «УРПИ» отражает природу своего возникновения – она сформировалась в индивидуальном опыте животного, поскольку ранее приводила к отрицательным последствиям; «пассивное избегание» отражает ту особенность, которая состоит в отсутствии необходимости ранее совершаемого активного действия для предотвращения его возможного наказания в виде электрошока.

Условный рефлекс пассивного избегания используется в экспериментальной нейропсихофармакологии в качестве базисной модели для анализа ноотропных веществ. Это обусловлено достоинствами модели, которыми являются быстрота обучения и возможность дифференцированного влияния на различные фазы памяти, не отягощенной последующим обучением. Последнее обеспечивается тем, что изучаемые препараты вводятся до выработки УРПИ (в этом случае исследуется влияние на формирование следа памяти), после выработки (влияние на консолидацию следа) или перед тестированием (влияние на воспроизведение информации).

Для изучения УРПИ могут быть использованы различные установки. Чаще всего используется камера, состоящая из соединенных дверцей темного и освещенного отсеков. Помещенное в освещенную половину экспериментальной камеры, животное в силу норкового рефлекса быстро переходит в темный отсек, где получает удар током через электрифицированный пол. Это приводит к пассивному избеганию темного отсека, оцениваемому резким увеличением латентного периода захода в него при последующем тестировании, которое рассматривается как мера обучения. При этом исходят из предположения, что памятный след в УРПИ содержит характеристики места нанесения болевого раздражения, то есть, что животные помнят о месте нанесения электрокожного раздражения и предвидят возможные последствия захода в темный отсек. Так, Ян Буреш и коллеги считают, что приобретенная в этих условиях реакция *«... связана с правильным определением того отсека, в котором применялся шок, и предвосхищением опасных последствий входа в него»* (Буреш, Бурешова, Хьюстон, 1991, с. 185).

Однако указанный постулат о роли пространственного компонента памяти в УРПИ не подвергался систематической экспериментальной проверке, что составляет уязвимую для критики сторону подобных исследований. Во-первых, быстрое формирование УРПИ находится в разительном несоответствии с длительным процессом выработки активного избегания, когда требуется нажать на рычаг, находящийся в строго

определенном положении в камере Скиннера, или перейти в безопасный отсек челночной камеры (см главу 3). Во-вторых, увеличение латентного периода может быть обусловлено факторами, не только влияющими на память, но и не связанными с ней (двигательная активность, эмоциональное состояние и пр.). В-третьих, фармакологические соединения сами по себе могут оказывать аверсивное влияние на животных или усиливать таковое со стороны тока, вследствие чего увеличение латентного периода неправомерно объяснять положительным влиянием соединений на память. Сказанное делает невозможным дифференцировать влияние соединений на память от их влияния на эмоциональное состояние.

В силу этого использование латентного периода стало восприниматься как ненадежный показатель обучения и памяти, в частности, при оценке влияния фармакологических препаратов. Это играет существенную роль в неоднозначности результатов исследования фармакологических воздействий с помощью УРПИ, многократно наблюдаемой в экспериментальной психофармакологии. Кроме того, из-за сомнений в справедливости этого постулата остается неясной природа памятного следа, формируемого в условиях данной методики.

Изложенные аргументы ставят задачу модификации методики с целью изучения роли пространственного компонента в формировании УРПИ. При выборе средства для решения указанной задачи следует, по-видимому, исходить из следующего. Если животное уходит из стартового отсека в силу врожденного страха освещенного пространства, а переход в темный отсек угнетается в силу приобретенного страха, то нужно создать условия, обеспечивающие возможность выбора между «опасным» темным отсеком, в котором оно получило удар током, и «безопасным» темным, в котором животное не подвергалось бы электрошолевому воздействию. Это приводит к необходимости модифицировать классическую установку за счет добавления к ней ещё одного темного отсека, наподобие того, как это представлено на рис. 10.1.

При исследовании УРПИ в указанной 3-камерной установке могут быть сформулированы альтернативные гипотезы, доступные экспериментальной проверке. Если прав постулат о роли пространственного компонента в формировании памятного следа и приобретенная реакция связана именно и только «с правильным определением того отсека, в котором применялся шок, и предвосхищением опасных последствий входа в него», как это отмечено выше, то животное с коротким латентным периодом преимущественно будет заходить в безопасный темный отсек. Если же постулат не верен, то основным результатом удара током, нанесенным при выработке, станет увеличение времени пребывания крыс в центральном освещенном отсеке при тестировании; при этом будут наблюдаться равновероятные посещения обоих темных отсеков. Из сказанного следует, что для оценки обучения и памяти с помощью

модифицированной таким образом методики нужно использовать не только латентный период, но и выбор безопасного отсека

Опыты проведены в двух установках одинакового размера (30x60 см), различным образом разделенных на 3 отсека. В первой установке тёмные отсеки (30x15 см) располагались по обеим сторонам от центрального освещенного отсека (30x30 см). Во второй установке тёмные отсеки (30x15 см) располагались по одну сторону от освещенного отсека. Опыт проводили

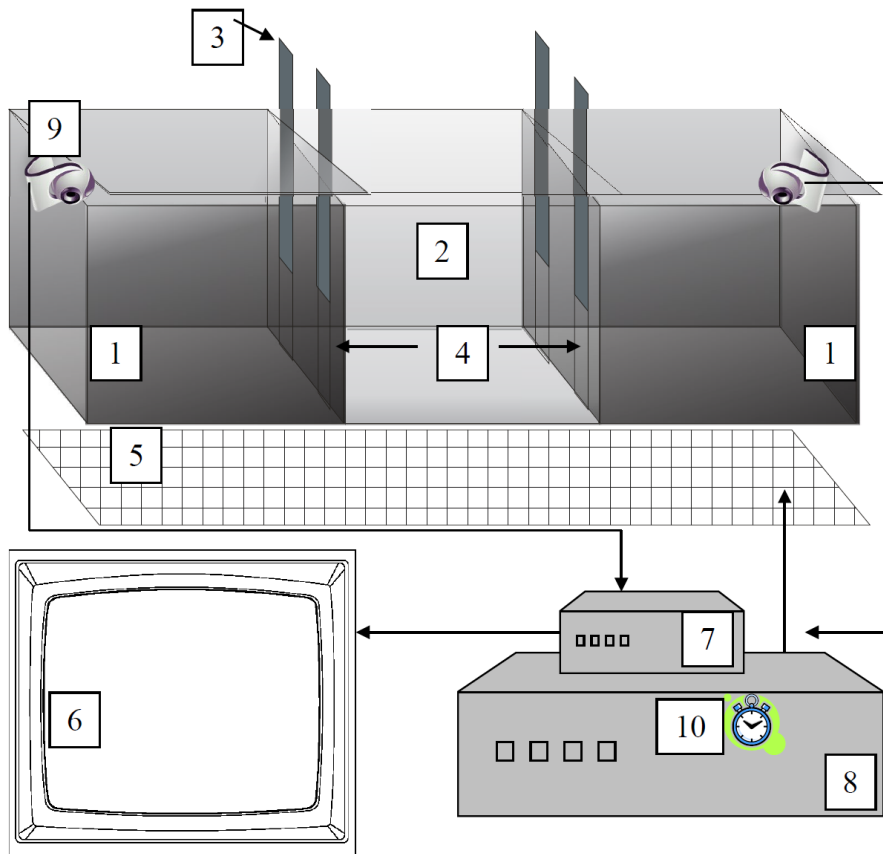


Рис.10.1. Экспериментальная установка для выработки модифицированного условного рефлекса пассивного избегания (по: Иноземцев, Серков, 2009). 1 - темные отсеки; 2 - светлый отсек; 3 - заслонка; 4 - отверстия, соединяющие светлый и темный отсеки; 5 - электрифицированный пол; 6 - монитор, 7 - блок управления видеокамерами, 8 - блок управления электрическим током, 9 - видеокамера, 10 - таймер и секундомер

К традиционной установке добавлен 3-й отсек. Это предоставляет животному возможность выбора между «опасным» темным отсеком, в котором оно получило удар током, и «безопасным» темным, в котором животное не подвергалось электроболовому воздействию. Устройство позволяет проверить постулат о роли пространственного компонента в формируемом следе памяти.

следующим образом. В 1-й день крыс на 5 мин по одиночке помещали в установки с открытыми дверцами. Во 2-й день вырабатывали УРПИ, для чего животное помещали в освещенный отсек хвостом к отверстиям и фиксировали латентный период захода в какой-либо темный отсек. Затем закрывали дверь и через электрифицированный пол с интервалом 3 с наносили 10 одиночных ударов током (0,7 мА) длительностью 0,5 с каждый. На 3-й день крысу помещали в освещенный отсек и тестировали УРПИ.

В первой установке опыт заканчивали после захода животного в любой отсек или по истечении 5 мин. Во второй установке при переходе крысы в «безопасный» отсек (в котором ее не било током) опыт с ней заканчивали; при переходе в «опасный» отсек крысе повторно наносили удары током (в том же режиме, что и накануне); остальным животным по истечении 5 мин наносили удары током в исходном отсеке, чтобы усилить аверсивность отсека и попытаться вызвать реакцию избавления в надежде выяснить возможное предпочтение безопасного отсека в ответ на действие тока. На следующий день проводили второе тестирование. По его окончании крысам, оставшимся в освещённом отсеке и перешедшим в опасный отсек, снова наносили удары током, как это описано выше. Такая же процедура была использована и после третьего тестирования.

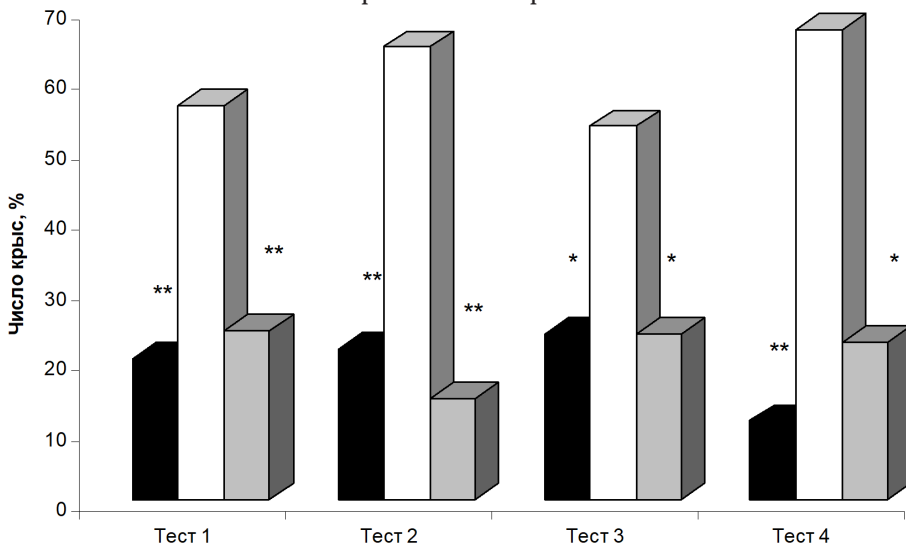


Рис.10. 2. Частота предпочтения отсеков при тестировании УРПИ

По ординате – число крыс, %.

*, ** – $p < 0.05$ и $p < 0.01$, соответственно, относительно частоты предпочтения стартового отсека. Чёрный прямоугольник – частота заходов в опасный отсек; серый – в безопасный отсек; белый прямоугольник – предпочтение стартового отсека.

Большинство животных не предпочитают тёмный безопасный отсек, но остаются в освещённом стартовом отсеке не только в первом тесте, но и в последующих, несмотря на дополнительное обучение крыс по окончании предыдущего теста.

Удар током при выработке УРПИ, как в первой, так и во второй установках, привел к многократному увеличению латентного периода данной реакции при тестировании. Это говорит о том, что с точки зрения общепринятого показателя выработки УРПИ, каким является латентный период, обучение имеет место в обеих установках. Однако это не привело к предпочтению заходов в безопасный отсек. В 1-й установке больше трети животных осталось в стартовом отсеке, в опасный отсек перешли 32,7 %, а в безопасный – 30,8 %. Во 2-й установке в стартовом отсеке осталось больше половины, а в безопасный отсек перешло всего около четверти животных (рис. 10. 2, тест 1).

По окончании 1-го теста перешедшие в опасный отсек и оставшиеся в стартовом отсеке животные подверглись электроболевому воздействию. Наблюдения показали, что почти две трети оставшихся в стартовом отсеке крыс снова не покинули его, несмотря на продолжающиеся удары током, а из перешедших большая доля пришлась на опасный отсек (рис. 10.2, тест 2). Проведенное через сутки третье тестирование показало, что дополнительное обучение крыс по окончании теста 2 (удары током при заходе в опасный темный отсек) и усиление аверсивности стартового отсека за счет электроболевого воздействия в нём снова не привели к усилению предпочтения безопасного отсека. Как показали результаты теста 3, в освещенном отсеке осталась существенная часть животных, поведение которых, в основном, характеризовалось замиранием, вследствие чего увеличился латентный период ухода из отсека. Из остальных крыс только половина перешла в безопасный отсек.

Дополнительные удары током в исходном отсеке по окончании предыдущего тестирования привели к тому, что большинство крыс снова никуда не перешло (рис. 10.2, тест 4). Из этого следует, что **у крыс отсутствует не только избегание возможного удара током в опасном отсеке с помощью захода в безопасный отсек, но и избавление от наличного тока за счёт ухода из освещенного отсека.**

Из представленных данных следует, что в результате и однократного, и повторного обучения происходит только резкое увеличение латентного периода, отражающее угнетение свойственной грызунам реакции ухода из открытого освещённого пространства в темное. В то же время не только однократное, но и повторное обучение не привело к выбору безопасного отсека. Это означает, что рассмотренный выше постулат не верен и не верно данное в нем объяснение содержания следа памяти, формируемого в процессе выработки УРПИ. Простота предложенного объяснения оказалась обманчивой, и проблема, по-видимому, является более сложной, чем представлялось ранее. В этой связи уместно привести мнение Ю. Конорского, который считал, что объяснение механизма пассивного избегания менее ясно, чем активного.

Сопоставление величин латентного периода ухода из центрального отсека при тестировании пассивного избегания и заходов в безопасный отсек позволяет предположить, **что процессы обучения, которые обуславливают задержку двигательной реакции и выбор безопасного отсека, имеют различную ассоциативную природу.** Торможение двигательной реакции, приводящее к увеличению латентного периода ухода из центрального отсека, связано с образованием условной эмоциональной реакции страха, вызывающей замирание. Выбор безопасного отсека обусловлен формированием пространственной памяти, обеспечивающей дифференцировку между опасным и безопасным отсеками.

Для анализа различной роли этих ассоциативных процессов были проведены опыты, в которых были испытаны факторы, различным образом влияющие на страх и на память. Во-первых, надо было исследовать, насколько формируемый в УРПИ след памяти об ударе током связан с определённым местом его нанесения. Дополнительный интерес к этому вопросу связан с тем, что в качестве одной из причин замирания и увеличения латентного периода захода в тёмный отсек некоторые исследователи рассматривают страх темноты, возникающий из-за удара током в нём при выработке УРПИ. Для решения поставленной проблемы удар током наносили при заходе в тёмный отсек в одной установке, а поведение крыс анализировали в другой камере, которая была равномерно освещена и в которой крыса не подвергалась электрошолевому воздействию. Для этого у 10 крыс сначала изучали двигательную активность в челночной камере, а на второй день их помещали в установку для выработки УРПИ и при заходе в тёмный отсек подвергали удару током. Через 24 часа наблюдали за изменением поведения животных в челночной камере. Было установлено, что удар током в установке, использованной для выработки УРПИ, вызвал увеличение замирания в челночной камере относительно исходного уровня, а латентный период первого перехода в другой отсек камеры увеличился в 3,7 раза ($p < 0,05$). Число переходов из отсека в отсек при этом уменьшилось в 2,9 раза относительно исходного уровня ($p < 0,05$). Следовательно, увеличение замирания и латентного периода определяется не тем, что животные помнят о месте электрошолевого воздействия. Специально подчеркнём, что ток наносили в одной камере, а двигательную активность тестировали в другой, что принципиально исключало влияние на замирание со стороны памяти о месте воздействия тока. Эти данные показывают также, что формируемый в УРПИ след памяти об ударе током не связан со страхом темноты, поскольку ток наносился в тёмном отсеке, а замирание и латентный период увеличились в освещённой камере.

Во-вторых, можно с полным основанием предположить, что уровень страха зависит от силы тока. Для проверки этого предположения изучали зависимость выработки УРПИ от силы электрошолевого воздействия. В опыте удары тока наносились в соответствии с одним из 3 режимов обучения,

отличающихся по силе электрошокового воздействия: при сильном режиме животное получало 10 ударов тока через 3 секунды, при среднем – 5 ударов и при слабом режиме – 3 удара. Зависимость латентного периода ухода из освещённого отсека от количества ударов тока представлена на рис. 10.3. Применение регрессионного анализа выявило, что величины латентного периода линейно зависели от силы электрошокового воздействия. В отличие от этого увеличения предпочтения заходов в безопасный отсек с ростом количества ударов не происходило. Существенная доля животных при всех режимах обучения осталась в стартовом освещенном отсеке, несмотря на возможность перейти в безопасный темный отсек, в котором они не подвергались удару током. При этом число таких крыс возрастало по мере увеличения электрошокового воздействия, так что при сильном режиме обучения доля этих животных превысила две трети. Последнее хорошо соотносится с отмеченным выше возрастанием латентного периода в зависимости от количества ударов током, что отражает углубление замирания по мере увеличения воздействия.

В-третьих, анализу различной роли указанных выше ассоциативных процессов может способствовать изучение эффектов нейротропных веществ, избирательно влияющих на память и страх. Современная экспериментальная психофармакология располагает такими средствами. Препаратами, влияющими на обучение и память, служат ноотропы, обладающие широким спектром фармакологических эффектов; к ним относятся, в частности, пирацетам и мексидол. Препаратами, влияющими на страх и тревогу, служат анксиолитики. Важным механизмом их действия выступает модуляция ГАМК-ергической системы с помощью агонистов и антагонистов ГАМК-рецепторов в ЦНС. Широко известным агонистом ГАМК-рецепторов, используемым для влияния на страх, в том числе, при формировании УРПИ, является диазепам. Анксиолитики, предназначенные для уменьшения страха и тревоги, уменьшают последствия стрессогенных воздействий в различных тестах. Они увеличивают число переходов и время

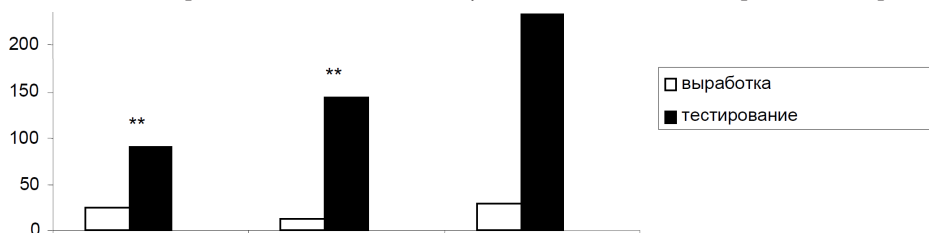


Рис. 10.3. Зависимость латентного периода (сек.) ухода из освещённого отсека от количества ударов тока (по: Иноземцев, Бельник, Островская, 2007).

Слева – 10 ударов, в середине – 5 ударов, справа – 3 удара

** - $p < 0,01$ относительно величин при выработке УРПИ

Величины латентного периода ухода из центрального отсека при тестировании линейно зависят от силы электрошокового воздействия.

пребывания в освещенном отсеке в светло-темной камере; уменьшают замирание и увеличивают двигательную активность в открытом поле; редуцируют анксиогенное состояние животных в тесте стартл-реакции, вызываемое сильным звуковым воздействием и током, что уменьшает замирание животных (Воронина, Середенин, 2005).

Учитывая вышесказанное, в трёх сериях опытов было сопоставлено влияние пираретама, мексидола и диазепама на УРПИ с целью анализа формируемого при этом следа памяти. Результаты опытов с контрольными животными совпали с описанными выше, что говорит об их хорошей воспроизводимости. Удар током при обучении привел к резкому увеличению латентного периода реакции у всех контрольных животных при тестировании (рис. 10.4). Однако это не привело к предпочтению заходов животных в безопасный отсек (табл. 10.1). Число контрольных крыс, зашедших в безопасный отсек в первой серии, было в 4 раза меньше суммарного числа животных, оставшихся в центральном отсеке и зашедших в опасный отсек. В опытах второй серии число таких животных было даже меньше тех, которые выбрали только опасный отсек.

Таблица 10.1. Выбор животными отсека при тестировании условного рефлекса пассивного избегания (по: Иноземцев, Бережной, Новоселецкая, 2019). * - величины критериев согласия частот (Z) и уровней значимости (p) указаны относительно суммы выбора опасного и центрального отсеков

Анксиолитик диазепам не увеличил выбор безопасного отсека относительно контроля, что согласуется с отсутствием увеличения латентного периода безопасного отсека. Ноотропы пираретам и мексидол увеличили предпочтение безопасного отсека, что противоречит выводу об отсутствии положительного эффекта препаратов, вытекающего из отсутствия их влияния на латентные периоды.

Серия	Вещество	Опасный отсек	Центральный отсек	Безопасный отсек	Z	p*
1	Физраствор (n=10)	5	3	2*	3,13	0,002
	Пираретам (n=10)	1	2	7*	2,236	0,025
2	Физраствор (n=20)	16	0	4*	4,111	3,984E-5
	Диазепам (n=20)	10	2	8	1,581	0,114

Под воздействием пираретама латентный период выхода из центрального отсека также резко увеличился. При этом различие в величинах латентного периода в опытной и соответствующей контрольной группах не было статистически значимым, что может указывать на отсутствие влияния препарата на обучение и память в этой модели. Однако, в отличие от контрольных животных, число опытных крыс, зашедших в безопасный отсек, более чем в 2 раза превышало число зашедших в опасный отсек и оставшихся в центральном отсеке. Это свидетельствует о

положительном влиянии препарата на формирование пространственного компонента памяти.

У крыс под воздействием мексидола латентный период при тестировании, во-первых, не увеличился относительно исходного уровня и, во-вторых, был меньше контрольной величины. В соответствии с общепринятыми представлениями, на основе этих двух результатов можно было бы заключить, что препарат не только не улучшает память, но, напротив, угнетает её.

Однако, во-первых, это противоречит показанному выше (см. табл. 9.4) положительному влиянию мексидола на высшую нервную деятельность. Во-вторых, в данном опыте под воздействием мексидола более 85 % крыс выбрали безопасный отсек, и ни одно опытное животное не осталось в центральном отсеке. Это свидетельствует о высокой эффективности мексидола в формировании следа памяти о месте нанесения тока и в упомянутом ранее «предвидении последствий захода в него». Короткий латентный периода захода большинства крыс в безопасный отсек также указывает на эффективное влияние препарата на пространственный компонент памяти в данной модели. Можно отметить, что мексидол обладает антиоксидантной активностью (Дюмаев, Воронина, Смирнов,

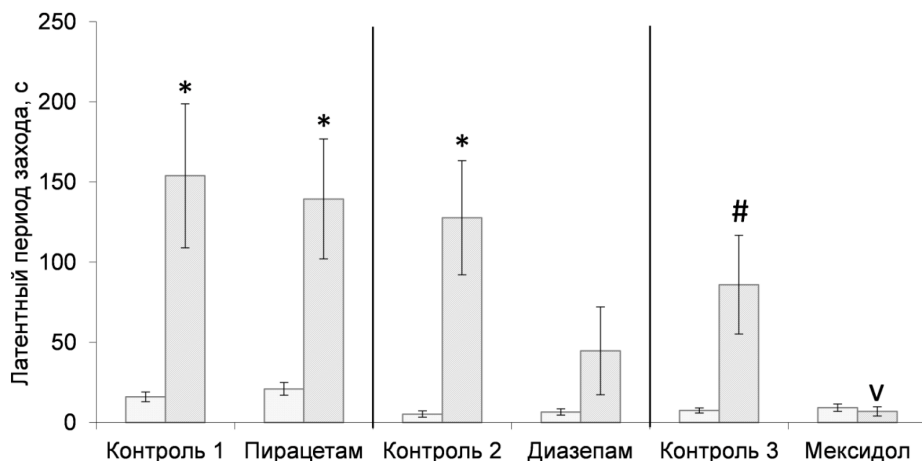


Рис. 10.4. Влияние пирацетама, мексидола и диазепама на латентные периоды выхода из центрального отсека (по: Иноземцев, Бережной, Новоселецкая, 2019). Левые столбики в каждой паре – значение латентных периодов до обучения, правые – при тестировании. * - значимое увеличение по сравнению с латентным периодом при обучении; # - тенденция к увеличению по сравнению с латентным периодом при обучении; v - значимое отличие от контрольной группы. Препараты не увеличили латентные периоды реакции при тестировании относительно контрольных крыс. В соответствии с общепринятыми представлениями это указывает на отсутствие положительного влияния препаратов на УРПИ, что справедливо только относительно диазепама

1995), которая может обеспечить выбор безопасного отсека, как это установлено для антиоксиданта карнозина (Бережной и др., 2015).

Инъекция диазепама также вызвала увеличение латентного периода ухода крыс из центрального отсека относительно исходной величины; при этом латентный период этой реакции был статистически значимо меньше, чем у животных соответствующей контрольной группы. Последнее служит основанием для утверждения о том, что этот агонист бензодиазепиновых рецепторов ухудшает память грызунов. Данные об отсутствии выбора безопасного отсека, приведённые в табл. 10.1, находятся в соответствии с этим выводом.

Итак, увеличение силы электроболевого воздействия вызывает увеличение латентного периода ухода из освещённого отсека и времени замирания, а применение диазепама, напротив, привело к уменьшению этих показателей. При этом ни то, ни другое воздействие не изменило предпочтения безопасного отсека. Это подтверждает, что эти характеристики формирования УРПИ подчиняются различным закономерностям. Увеличение латентного периода реакции и соответствующего замирания после однократного обучения, свидетельствующее об угнетении врожденной реакции перехода грызунов из светлого отсека в тёмный, объясняется быстрым формированием условной эмоциональной реакции страха на основе классического обусловливания, что показано неоднократно в разных экспериментальных ситуациях. Учитывая результаты опыта и данные литературы, нужно констатировать, что условнорефлекторный страх, возникающий при выработке УРПИ, увеличивается с помощью усиления электроболевого воздействия и уменьшается с помощью диазепама, не влияя при этом предпочтение безопасного отсека, что и определяет роль страха в формировании УРПИ. Пирацетам, не влияющий непосредственно на уровень страха, не уменьшает и латентный период. Таким образом, уменьшение страха приводит к уменьшению латентного периода, а при отсутствии уменьшения страха не уменьшается и латентный период.

Важно в связи со сказанным отметить, что удар током при выработке УРПИ увеличивает замирание и латентный период двигательной реакции не только в той же установке, но и в челночной незатемнённой камере, в которой этот удар не наносили. Это, несомненно, свидетельствует о неспецифическом характере обусловленного страха. Подобное увеличение замирания в одной камере вследствие электрокожного раздражения в другой наблюдалось и другими авторами, которые также придерживались мнения о неспецифической природе формируемого при этом условнорефлекторного страха (Торопова, Анохин, 2018; Siegmund, Wotjak, 2007).

Как показывают результаты данного опыта, быстрое формирование условной эмоциональной реакции страха, обеспечивающей резкое угнетение врожденного поведения, не приводит к быстрому формированию

следа памяти, отражающему пространственные характеристики экспериментальной ситуации. Это, по-видимому, говорит о том, что запоминание места нанесения тока, пространственная дифференцировка и выбор безопасного отсека представляет собой более сложный процесс и более трудную задачу, чем формирование классического условного рефлекса. Так, наблюдение за поведением крыс показывает, что при выработке избегания в камере Скиннера сначала возникает реакция на ток в виде замиранья, затем на условный раздражитель в виде вздрагивания и перемещений по камере безотносительно к рычагу, нажатие на который выключает ток, и только значительно позже появляются избегание и избегание, подкреплением для которых служат выключения тока и условного раздражителя, следующие за реакцией. Это согласуется с двухфакторной теорией обучения избеганию, рассмотренной в главе 7. Согласно этой теории сначала на основе классического принципа сочетания условного и безусловного раздражителей формируется условная реакция страха, а инструментальная оборонительная реакция возникает в ходе дальнейшего обучения.

Необходимость выработки пространственной дифференцировки усложняет задачу, что используют для выявления нейрофармакологических воздействий на обучение и память, как это рассмотрено в главе 9. Показано, что изменение местоположения отверстия в челночной камере в ходе выработки реакции избегания резко нарушало её воспроизведение. При этом ноотропы, не влияющие на выработку реакции избегания, способствовали усвоению пространственно видоизменённого навыка. На наш взгляд, именно указанное усложнение задачи, связанное с необходимостью определения безопасного отсека, объясняет, почему в нашем опыте пирацетам и мексидол, не увеличивая латентного периода перехода, отражающий выработку классической условной реакции страха, оказались более эффективными в предлагаемой модификации методики, чем в стандартной процедуре.

Наиболее интересным представляется полученный в данном эксперименте факт, ранее не отмеченный в известной нам литературе. Как сказано выше, увеличение латентного периода обусловлено страхом, вызываемым током. Следовательно, отсутствие такого роста латентного периода ухода из центрального отсека, наблюдаемое у крыс под воздействием мексидола, свидетельствует об отсутствии страха, несмотря на предыдущее воздействие тока. При этом ни одно животное не осталось в центральном отсеке, а 6 из 7 крыс зашли в безопасный отсек. Возможное объяснение этому основывается на описанных в предыдущей главе двусторонних связях, которые существуют между способностью решить задачу и эмоциональным напряжением животных. С этой точки зрения страх уменьшает способность решать задачу, а наличие информации, необходимой для решения задачи, уменьшает основу для

возникновения страха. Мы видели в предыдущей главе, что ноотропы, в том числе пираретам и мексидол, помимо улучшения воспроизведения реакции избегания в условиях её функционального нарушения, уменьшали и эмоциональное напряжение, выражающееся в повышении генерализованной двигательной активности, дефекации, уринации и других проявлениях.

В описываемых опытах под воздействием мексидола быстро формируется след памяти, отражающий место нанесения тока, вследствие чего крысы не заходят в опасный, а выбирают безопасный отсек. В силу этого страх не увеличивается относительно исходной величины, и латентный период реакции после удара током, в свою очередь, также не увеличивается, в отличие от того, что имеет место у контрольных животных.

Резюме

Таким образом, проведенное исследование позволяет заключить, что увеличение латентного периода ухода из освещённого отсека происходит уже после однократного обучения, в то время как предпочтение темного безопасного отсека, в котором животное не подвергалось электроболевному воздействию, отсутствует даже при повторном обучении. Увеличение латентного периода, уменьшение двигательной активности и замирание, отмечаемое у крыс после однократного обучения, наблюдается также в камере, в которой они не подвергались электрошоку, и в которой нет темного отсека. Следовательно, увеличение латентного периода рассматриваемой реакции обусловлено не памятью о воздействии тока в строго определённом месте и соответственно не избеганием тока в нём, а неспецифической оборонительной реакцией замирания, не соотнесённой с местом нанесения тока. Из этого следует, в частности, что использование традиционной методики для оценки влияния нейротропных веществ на обучение и память при формировании условной реакции пассивного избегания может привести к ошибочным выводам. Такая опасность показана, например, при обсуждении разнонаправленных результатов влияния мексидола на латентный период и выбор безопасного отсека.

Полученные в работе результаты подтвердили ранее высказанное предположение о различии ассоциативных процессов, вызывающих увеличение латентного периода и выбор безопасного отсека. Торможение двигательной реакции, приводящее к увеличению латентного периода ухода из центрального отсека, связано с образованием условной эмоциональной реакции страха, не соотнесённой ни с местом электрокожного раздражения, ни с его затемнением. Выбор безопасного отсека обусловлен формированием пространственной памяти, обеспечивающей дифференцировку между опасным и безопасным отсеками. Для дальнейшего анализа роли этих ассоциативных процессов были использованы препараты из класса ноотропов, предназначенных для стимуляции когнитивных и мнестических

процессов, и анксиолитиков, уменьшающих тревогу и страх. Из анализа полученных данных следует, что под воздействием ноотропов увеличивается предпочтение безопасного отсека, в то время как латентный период не увеличивается относительно контрольных величин. Анксиолитик диазепам, наоборот, уменьшил латентный период выхода из центрального отсека, но не повлиял на предпочтение безопасного отсека. Эти дифференцированные фармакологические эффекты подтверждают, что условная реакция пассивного избегания основана на формировании условной реакции страха, которая вызывает увеличение латентного периода ухода из центрального отсека, и памяти о месте электроболевого воздействия, которая обеспечивает выбор безопасного отсека.

ГЛАВА 11.

ИНСТРУМЕНТАЛЬНАЯ УСЛОВНАЯ ОБОРОНИТЕЛЬНАЯ РЕАКЦИЯ У БЕСПОЗВОНОЧНЫХ И НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Сравнительно-физиологическое изучение условных рефлексов. Индивидуально приобретенные реакции простейших. Условный рефлекс и родственные ему явления. Методологические особенности изучения условных реакций у беспозвоночных и низших позвоночных. Проблема выбора условного и безусловного раздражителей при изучении оборонительных рефлексов у полихет. Бифункциональное значение положительной реакции. Сопоставление классического, инструментального и псевдоусловного оборонительных рефлексов у нереисов. Классические условные оборонительные рефлексы у рыб на основе электрического тока. Инструментальные условные оборонительные рефлексы на основе понижения уровня воды и выталкивания рыб из воды. Выработка чередующейся реакции избегания. Пространственная переделка реакции избегания у рыб.

В отечественной физиологии плодотворно используется исторический подход, согласно которому исследование любой функции наиболее успешно осуществляется с учётом истории её становления в эволюции, как это следует из представлений наших замечательных учёных И. П. Павлова, Л. А. Орбели, А. Н. Северцова, Л. Г. Воронина и др. Одним из вопросов, который ставит этот подход перед нашей наукой, есть вопрос о том, на каком этапе филогенеза возник условный рефлекс? И. П. Павлов считал: *«Индивидуальное приспособление существует на всем протяжении животного мира. Это и есть условный рефлекс, условная реакция, осуществляющаяся на принципе одновременности»*. С этой точки зрения, поддерживаемой рядом учёных, любая приобретенная реакция, включая таковую у простейших, является условным рефлексом. Но более распространена противоположная точка зрения, согласно которой возможность формирования условного рефлекса у простейших отрицается.

Индивидуально приобретенные реакции изучались, начиная с простейших. Естественно, что сначала сведения о приспособительном характере реакций простейших были получены из наблюдения за их жизнедеятельностью. Совершенно очевидно, что без приспособительных свойств не может осуществляться такая, напр., функция, как пищевая. Наблюдения показывают, что туфельки захватывают одни частички и не захватывают равные по величине, но отличающиеся по качеству другие. Так, Я. Дембовский наблюдал, что инфузории выбирают кармин, но не трогают серу, хотя частички и того, и другого веществ непрерывно поступают в перистом вместе с водой. Кармин при этом остаётся в перистоме, накапливается и заглатывается, а сера выбрасывается из него. Такое поведение, очевидно, согласуется с самыми общими представлениями о приспособлении животных к среде обитания.

Экспериментальное исследование индивидуально приобретенных реакций у простейших связано с интересным парадоксом. Если мы в результате сочетания какого-либо индифферентного раздражителя и безусловного раздражителя (напр., электрического тока) получим, что собака на этот раздражитель реагирует как на ток, то мы с уверенностью заявляем, что выработался условный рефлекс; причём, никакие специальные контрольные опыты не потребуются. Если же в аналогичной экспериментальной ситуации в ответ на ранее индифферентный раздражитель вырабатывается новая реакция, не вызываемая ранее этим раздражителем, то у инфузорий она условным рефлексом не называется вовсе, а у более высокоорганизованных беспозвоночных это признаётся лишь после проведения специальных контрольных опытов.

При анализе поведения простейших нужно учесть, что оно оказывается далеко не таким простым, как это может показаться на первый взгляд. Оно больше, чем поведение высших животных, зависит от физических и биохимических «мелочей». Если их не учитывать, то в интерпретации результатов исследования можно допустить ошибку. Например, если инфузорию поместить в узкий капилляр, едва превышающий её поперечник, то она, дойдя до закрытого конца капилляра, начнёт поворачиваться, затрачивая в первой попытке достаточно большое время. При повторных попытках это время уменьшается. В конце концов, Смит наблюдал убыстрение поворота в 180 раз. Если бы это имело место у высокоорганизованного животного, которому потребовалось бы выбираться из узкого туннеля, то мы, не задумываясь, объяснили бы подобное ускорение обучением. Однако, такое объяснение применительно к инфузориям вызывает возражение, и убыстрение поворотов инфузории объяснили за счёт накопления в её протоплазме кислых веществ (вследствие работы и нахождения в небольшом объёме воды), которые разжижают протоплазму, облегчая повороты животного.

Такая же проблема встает не только в связи с простейшими, но и при изучении поведения многоклеточных животных. Так, в опытах Е. М. Крепса (1925) сочетание действия звонка и капли воды, падающей на ротовой сифон асцидии, приводило к тому, что закрытие сифона стало наступать в ответ на условный сигнал. Автор, хотя и поставил вопрос о возможности образования условного рефлекса у асцидий, всё-таки объяснил приобретённую реакцию суммационным рефлексом – суммацией возбуждений, вызываемой повторным воздействием звонка и воды. Стоит заметить, что предположение о суммации легко проверяемо в опытах с отдельным применением каждого из раздражителей (без их сочетания). Такая проверка показала, что звук вызывал сокращение сифона только в том случае, если он несколько раз сочетался с условным сигналом, что позволило бы сделать вывод об условнорефлекторной природе этой

реакции. Однако, осторожность взяла верх, и автор поставил решение этого вопроса в зависимость от дальнейших исследований.

Филогенетически позднейший этап, относительно которого вопрос о возможности выработки условных рефлексов в эволюции еще вызывал споры, составляют полихеты. Л. Г. Воронин и Н. А. Тушмалова (1972) считают, что вырабатываемые у полихет реакции являются классическим условным рефлексом, однако Ивэнс (Evans, 1966) объясняет их формирование факторами неассоциативной природы.

Инструментальный условный оборонительный рефлекс у полихет. Изучение оборонительного поведения полихет в известной степени повторило классическую историю с анализом инструментальных условных оборонительных рефлексов у собак. Первые условные оборонительные реакции у нереисов также были выработаны по классической методике с помощью сочетания условного и безусловного раздражителей (включая пропуск второго для проверки того, выработан ли условный рефлекс и совершается ли он на изолированно применяемый сигнал). При этом возникла серьезная проблема выбора условного (индифферентного) и безусловного раздражителей, которая отсутствовала при выработке условного рефлекса у собак.

Выбор раздражителей в опытах на собаках естественным образом вытекал из житейских наблюдений за их поведением и опытов И. П. Павлова по изучению пищеварения (см. главу 1). В частности, в качестве условного сигнала можно было брать любой раздражитель, не вызывающий безусловного рефлекса. Иное дело – полихеты с их небогатым поведенческим репертуаром, вдобавок и недостаточно изученным. При выработке у них первых условных оборонительных реакций были использованы вибрация как условный раздражитель, электрический ток как безусловный раздражитель и сокращение тела как реакция. Упомянутая выше проблема выбора раздражителей состоит в том, что полихеты на условный и безусловный раздражители изначально отвечают одинаковой реакцией – сокращением тела. Это объясняется тем, что сокращение тела является оборонительным ответом, свойственным беспозвоночным животным. Вибрация (колебание воды), используемая в качестве условного сигнала, в естественной среде обитания полихет может произойти в результате приближения хищников, напр., рыб, пищей для которых они служат. Это, естественно, вызывает защитное безусловнорефлекторное сокращение тела.

Одинаковая реакция на условный и безусловный раздражители не позволяет оценить результат их сочетания как сформированный условный рефлекс – реакцию на условный сигнал. В связи с этим перед выработкой рефлекса предварительно угашают реакцию на вибрационный раздражитель. Однако, это не снимает проблему, поскольку сокращение тела в ответ на вибрацию после выработки можно объяснить не только

формированием условного рефлекса, но и сенситизирующим эффектом электрического тока (Evans, 1966). Это поставило перед исследователями вопрос об анализе поведенческого репертуара у представителя полихет с целью понимания природы раздражителей и реакций на них. Были изучены поведение нереисов в условиях экспериментов, реакции на вибрационный раздражитель и их изменение после действия безусловных раздражителей (электрического тока и пищи). Основываясь на полученных результатах, было изучено формирование оборонительных реакций по методикам инструментальной, классической и псевдообусловливания.

Работа выполнена на Беломорской биостанции МГУ на неполовозрелых нереисах *Nereis pelagica*. Червей сажали в стеклянные трубочки и помещали в кювету с песком и морской водой, которая менялась ежедневно. Опыты начинались спустя 2-3 дня после отлова с червями, прижившимися в трубочках. Вибрация кюветы обеспечивалась вибратором от микрокомпрессора, присоединенного к ЭСЛ-1. Раздражение переменным током осуществлялось через нихромовые электроды, вводимые в трубку на 1 см с каждого её конца.

Проведено 2 серии опытов. В 1-й серии на 151 черве изучали реакции на вибрационный раздражитель с частотами 1, 10, 20, 30 и 40 имп/сек и их изменение после действия тока и пищи. Каждая частота вибрационного раздражителя испытывалась 3-5 раз с интервалом в 1 мин, при переходе к новой частоте интервал равнялся 3-6 мин; порядок испытания частот менялся. Учитывалось отдергивание головного конца тела и движение вперед, условно называемые отрицательной и положительной реакциями, соответственно. Каждая из этих реакций связана со своей морфологической структурой – подглоточным и надглоточным ганглиями, соответственно.

Было показано, что в ответ на вибрационный раздражитель нереисы демонстрируют разнообразные реакции, а не только сокращение, свойственное дополихетному уровню. Наблюдалось замирание (прекращение ундуляции) или отсутствие реакции, отдергивание головного или хвостового концов (отрицательные реакции), движение вперед головного конца и/или всего тела (положительные реакции). Положительные и отрицательные реакции на вибрацию обладают различными частотно-амплитудными характеристиками. На более низких частотах преобладают положительные реакции, а на более высоких – отрицательные. На частоте 20 имп/сек число этих реакций уравнивалось (рис. 11.1).

В ответ на ток нереисы чаще всего реагируют резким сокращением тела за счет движения головного и хвостового концов. Однако имеется и достаточное разнообразие в осуществлении этой реакции. Может резко отдергиваться только головной конец, что сопровождается медленным движением хвостового конца вперед или назад. Наблюдалось также движение всего червя назад. В некоторых случаях сразу после выключения

тока червь двигался вперёд и «атаковал» вставленный в трубочку электрод, выбрасывая на него глотку.

Можно предположить, что эта реакция в естественных условиях является защитой жилищ-трубочек, которые нереисы строят из песчинок и слизи, выделяемой кожными железами. В опыте трубочки, в которых прижились черви, также бывают закупорены с обоих концов песчинками и слизью. Доказательством указанного предположения относительно оборонительной природы положительной реакции червей служат результаты наблюдения за их поведением. Так, если свободно передвигающийся червь (вне трубки) пытается заползти в занятую трубку, то червь-хозяин начинает ползти навстречу «агрессору» и атакует его выбрасыванием глотки. Кроме того, указанное предположение можно проверить и экспериментальным путём. Если у какого-либо погибшего нереиса отделить голову и с помощью препаровальной иглы ввести её в заселённую трубку, то многие черви-хозяева приближаются к «агрессору», выбрасывают глотку, захватывают его челюстями и выбрасывают из трубки. Таким образом, движение вперёд характерно не только для пищевого поведения нереисов, но и для оборонительного – «положительная реакция» выполняет оборонительную (защитную) функцию. Движение вперёд возникло в эволюции, согласно классикам, как положительная пищевая реакция. Но у нереисов она стала выполнять и оборонительную (защитную) функцию. Положительная реакция приобрела, таким образом, бифункциональное значение: пищевое и оборонительное.

Полученные данные использовались для организации опыта, направленного на анализ изменения реакций на вибрационный раздражитель после одноразового действия тока и пищи. Из данных, представленных на рис. 11.1, следовало, что примерно равные условия для проявления положительных и отрицательных реакций можно было создать при использовании вибрации с частотой, равной 20 имп/сек. В силу этого она была выбрана для данного опыта. Сначала нереисов подвергали 5-кратному воздействию вибрационного раздражителя (20 имп/с) с интервалом в 1 мин и подсчитывали число положительных и отрицательных реакций. После этого червей, у которых преобладали отрицательные реакции (отдергивание, сокращение), кормили, вводя препаровальной иглой в трубочку с нереисом кусочек мидии, а червей, у которых преобладали положительные реакции (движение вперед), подвергали кратковременному одноразовому воздействию слабым электрическим током.

После этого вновь 5 раз испытывали действие вибрационного раздражителя и оценивали последствия предшествующего воздействия биологически значимых раздражителей. Такой дифференцированный выбор воздействия был сделан из-за следующих соображений. Предполагалось, что воздействие тока приведёт к преобладанию

отрицательных реакций на последующий вибрационный раздражитель, а пища – к преобладанию положительных реакций. Чтобы получить убедительное подтверждение высказанного предположения, нужно проводить опыт в условиях, в наибольшей степени усложняющих получение искомого доказательства. Так, например, если пловец хочет проверить свою спортивную форму, то будет плыть не по, а против течения реки. Это означает, что для испытания действия тока, например, в опыт нужно брать червей с исходным предпочтением положительных реакций в ответ на вибрацию. В этом случае инверсия предпочтения после тока будет более убедительным аргументом в пользу выдвинутого предположения. Увеличение отрицательных реакций после тока в опыте на червях с их исходным преобладанием было бы менее убедительным.

Полученные данные показали, что одноразовое действие тока и пищи приводит к изменению реагирования на вибрационный раздражитель (рис. 11.2). После тока вибрация начинает вызывать больше отрицательных реакций, свойственных опасным ситуациям, а после пищи – положительных, рассматриваемых как пищедобывательные. Следовательно, под воздействием биологически значимых раздражителей у нереисов происходит изменение изначального предпочтения реакций на противоположное, соответствующее характеру упомянутых биологически значимых раздражителей. Такое реагирование носит, несомненно, приспособительный характер. Например, организму, подвергнутому вредящему воздействию, выгодно отреагировать оборонительной реакцией на следующий раздражитель, ибо велика вероятность того, что он тоже как часть той же среды представляет опасность для организма.

Во второй серии опытов на 101 нереисе сравнивали выработку инструментального условного оборонительного рефлекса (реакции избегания) с классическим и псевдоусловным рефлексами. Для выработки классического оборонительного рефлекса вибрационный раздражитель сочетали с действием электрического тока, как этого требует классическая

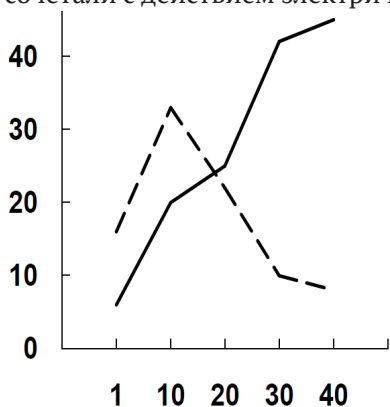


Рис. 11.1. Реакции нереисов на вибрационный раздражитель различной частоты. По ординате — величина реакции (в % от общего числа реакций); по абсциссе — частота (имп/с). Сплошная линия — отрицательные реакции отдергивания головного и/или хвостового концов; пунктирная — положительные реакции (движение вперед). Исходно нереисы на вибрационный раздражитель реагируют, во-первых, противоположным образом и, во-вторых, в зависимости от частоты вибрации. На более низких частотах преобладают положительные реакции, а на более высоких — отрицательные.

методика. Выработка инструментальной реакции избегания проходила по следующей схеме. Включался вибрационный раздражитель и через 5 с, если червь не реагировал заданным образом (см. ниже), на 0.4 сек. включали ток. Если же червь в ответ на вибрационный раздражитель совершал заданную реакцию, ток не включался. После реакции наступал межсигнальный период длительностью 3-6 мин. У различных групп червей в качестве реакции избегания, после которой не включался ток, использовалась отрицательная, положительная или любая из них.

Выше были приведены факты в пользу того, что положительная реакция может выполнять оборонительную функцию. Серьёзным аргументом в пользу этого послужила бы возможность выработать инструментальный оборонительный рефлекс в виде движения вперёд в ответ на условный раздражитель; это и определило мотив для соответствующего опыта. Положительную реакцию вырабатывали следующим образом. Как описано выше, вибрационный раздражитель у некоторых червей вызывал движение вперёд; в этом случае ток не включался, а вибрация выключалась. В опытах с нереисами, у которых такая реакция не возникала, использовали специальный приём. Для этого после отрицательной реакции в ответ на ток немедленно давался повторный удар током до тех пор, пока червь не совершал, после сокращения, положительную реакцию. Это приводило к длительному периоду (до 6 мин) без удара током. То есть, указанная положительная реакция прекращала серию воздействий током, что отвечает сути инструментальной реакции и обеспечивает условия для формирования соответствующего поведения.

Псевдообусловливание проводилось параллельно с выработкой инструментальной реакции избегания. Это делалось для того, чтобы уравнивать все условия опыта (время суток, число предъявлений и ударов тока и т.п.), кроме отношения между реакцией и током. Последнее обеспечивалось тем, что опыты велись одновременно в одной кювете с двумя червями: у одного вырабатывали инструментальный условный рефлекс, у другого — псевдообусловливание. Если “инструментальный” червь за 5 с действия вибрационного раздражителя не совершал реакцию избегания, то получал удар током; при этом ток в данном предъявлении получал и второй червь, если даже он и совершал данную реакцию; если первый нереис совершал реакцию, то он, в соответствии с инструментальной методикой, не получал удар током; при этом второй червь тоже не получал ток, если даже и не реагировал должным образом на вибрацию.

Было установлено, что как отрицательная, так и положительная инструментальные реакции эффективно вырабатываются в течение 20 предъявлений 1-го опыта, значительно превышая альтернативную неподкрепляемую реакцию. В последующих опытных днях уровень отрицательной реакции при её подкреплении с помощью выключения

тока возрастал, достигая в среднем у всех червей примерно 70% (рис. 11.3). У отдельных нереисов реакция избегания держалась на уровне 100% последние дни и стабильно воспроизводилась после перерыва в 2-3 дня. Неподкрепляемая положительная реакция оставалась на низком уровне.

Инструментально подкрепляемая положительная реакция вырабатывается не менее успешно, в то время как неподкрепляемая отрицательная реакция у этих же червей остается на прежнем уровне (рис. 11.3). Можно также отметить, что уровень неподкрепляемых отрицательных реакций сопоставим с уровнем неподкрепляемых положительных реакций, как это уже описано выше. Интересно, что у двух червей реакция избегания приняла неожиданный характер – в ответ на вибрационный раздражитель они регулярно, из опыта в опыт, двигались вперед, захватывали глоткой камушки, приближались к краю трубки и оставляли их у края, как бы закупоривая ее. Ещё несколько нереисов камушки до конца трубки перемещали головным концом. Это подтверждает мнение о том, что положительная реакция может выполнять у нереид оборонительную функцию, причем, осуществляемую не только в ответ на безусловный раздражитель, но и на условный.

При классическом и псевдообусловливании нет существенного роста величин ответов (рис. 11.3 IV, V). Кроме того, значения положительных и отрицательных реакций в том и другом случаях не различаются между собой и находятся на уровне неподкрепляемых положительных (рис 11.3 I) и отрицательных реакций (рис 11.3 II). Низкий уровень реакций избегания

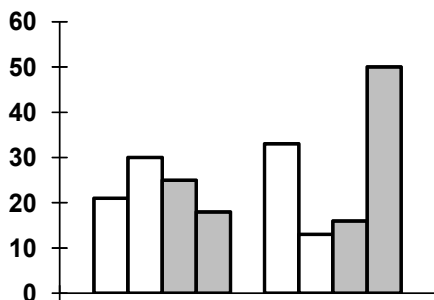


Рис. 11.2. Изменение исходного предпочтения реакций нереисов на вибрацию после одноразового действия электрического тока и пищи
Левые столбики в каждой паре — отрицательные реакции, правые — положительные, в % от числа предъявлений. Светлые столбики — фоновое распределение реакций в ответ на вибрацию (до воздействия биологически значимых раздражителей); заштрихованные — после воздействия. 4 левых столбика показывают изменение реакций после действия тока, 4 правых — изменение после действия пищи.

Под воздействием биологически значимых раздражителей у нереисов происходит изменение изначального предпочтения реакций на противоположное: преобладание отрицательных реакций после тока и положительных — после пищи.

объясняется тем, что в том и другом случае может иметь место следование тока за реакцией. При выработке классического условного рефлекса это происходило потому, что ток даётся спустя 5 с даже и при совершении реакции в данном предъявлении (как это было в опытах В. П. Протопопова на собаках), а при псевдообусловливании реакция червя на условный сигнал может совершаться тогда, когда «инструментальный» червь не совершал реакцию, что приводит к удару и этого «виноватого» червя, и находящегося в спаренном с ним опыте среагировавшего на вибрацию «невиноватого» нерейса.

Таким образом, при инструментальном подкреплении успешно вырабатываются как отрицательная, так и положительная реакции избегания. Их величины при этом значительно превышают как величины неподкрепляемой реакции у этих же червей, так и величины реакций при выработке классического оборонительного условного рефлекса и псевдоусловного рефлекса. Следовательно, выработка условного оборонительного рефлекса у нерейсов по инструментальной методике, во-первых, может быть достигнута, и, во-вторых, на основе как положительной, так и отрицательной реакций.

Однако, как мы уже отмечали, С. Ивэнс (Evans, 1966) считает, что вырабатываемые у полихет реакции следует считать проявлением сенситизации реакций сокращения тела из-за воздействия электрического тока. На наш взгляд это противоречие в интерпретациях может быть объяснено следующим образом. С. Ивэнс использовал методику выработки классического условного рефлекса, согласно которой давалось несколько сочетаний тока и условного раздражителя. После этого условный раздражитель применялся изолированно с целью испытания того, вызывает ли он реакцию отдергивания; серия этих испытаний и составила предмет его анализа. Именно полученный таким образом высокий уровень реакций отдергивания автор объясняет сенситизацией. Но дело в том, что используемая им методика не оставляет места для иного объяснения. Естественно, что полученные с помощью этой методики результаты могут быть истолкованы только в пользу сенситизации, ибо несколько болевых раздражителей подряд могут обеспечить одну оборонительную реакцию на последующее применение условного раздражителя. Но чтобы испытать альтернативную возможность, нужно использовать соответствующую методику, какой и является методика выработки инструментальных условных оборонительных рефлексов. А она, как мы видели, позволяет получить высокий уровень реакций избегания, которые стабильно воспроизводятся после перерыва в 2-3 дня. Следует также добавить, что при уровне избегания в 70 %, наблюдаемых при инструментальном обусловливании, ток даётся только в 3 предъявлениях из 10, а это уже совершенно иная ситуация, чем имело место в опытах Ивэнса.

В этом отношении интересно вспомнить данные о выработке реакции избегания, когда для избегания предстоящего включения тока нерейсам нужно было двигаться вперед по направлению к электродам. Возможность выработки оборонительного инструментального условного рефлекса на основе положительной реакции существенно упрощает интерпретацию результатов опыта в пользу возможности выработки оборонительного условного рефлекса, т.е., в пользу условнорефлекторной интерпретации результатов опытов по выработке данных индивидуально приобретенных реакций, делая невозможным объяснение этих реакций за счет сенситизации. О незначительной роли сенситизации в формировании изучаемого оборонительного условного рефлекса на основе положительных реакций говорит также то, что воздействие тока, как это показано выше (рис. 11.2), не усиливает положительные реакции на вибрацию.

Несомненно, сенситизация как филогенетически древний процесс играет определенную роль в объяснении рассмотренных реакций. Это следует из общих теоретических представлений Л. А. Орбели (1958) о том, что старые функции в эволюции не уничтожаются, а затормаживаются новыми. Этому положению следовал также Л. Г. Воронин (1977), указывая, что сенситизация присутствует на начальных стадиях выработки любого условного рефлекса. Таким образом, совокупность полученных экспериментальных данных свидетельствует о том, что механизм оборонительных реакций у исследованного представителя рода *нерейд*, вырабатываемых в результате сочетания вибрации и тока, имеет условнорефлекторный характер.

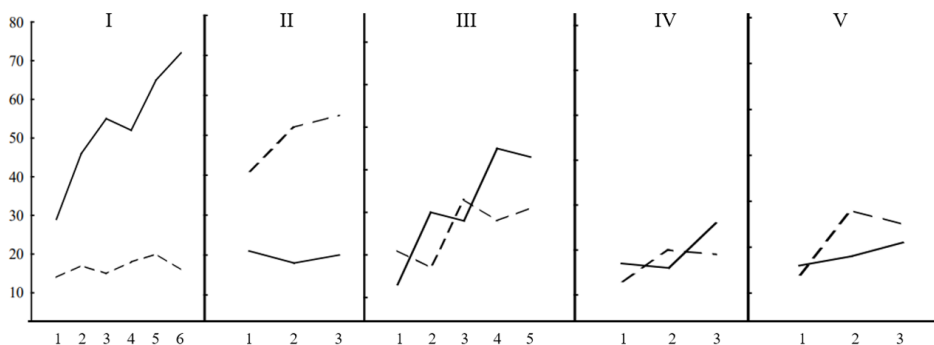


Рис. 11.3. Сопоставление инструментального условного оборонительного рефлекса (I-III) с классическим (IV) и псевдоусловным (V) рефлексами у *нерейсов*. По оси абсцисс – опыты; по оси ординат - величина реакций, %.

I - подкрепление отрицательной реакции; II - подкрепление положительной реакции; III - подкрепление и отрицательной, и положительной реакций.

Как отрицательная, так и положительная инструментальные реакции эффективно вырабатываются, значительно превышая альтернативную неподкрепляемую реакцию. Классический и псевдоусловный рефлексы вырабатываются существенно хуже.

Инструментальный условный оборонительный рефлекс у рыб. Рыбы были первыми животными после собак, у которых проведено изучение двигательных оборонительных условных рефлексов. История развития этой методики напоминает историю изучения таких рефлексов у собак. Наиболее распространенной является оборонительная методика, берущая начало от работ Ю. П. Фролова (1926, 1938). Используемая Ю. П. Фроловым методика представляет собой следующее. Безусловным раздражителем служил электрический ток, подаваемый на электроды, один из которых располагался на дне, а другой с помощью маленького пинцета прикреплялся к спинному плавнику. Нить от него соединялась с капсулой Морья, используемой для объективной регистрации двигательных реакций рыбы на кимографе. Действие тока вызывало энергичные нырятельные движения, которые вскоре начинали осуществляться в ответ на условный раздражитель (свет либо звук). Преимущество принятого метода оценивалось автором по аналогии с классической слюнной методикой как точность количественного учета силы и прочности рефлекса путем измерения величины отклонения (пропорциональной величине погружения рыбы) пишущего острия устройства от нулевой линии.

Однако, это несомненное преимущество, сыгравшее большую роль в классических опытах И. П. Павлова, при выработке двигательных оборонительных условных рефлексов оказалось сопряженным с методическим недостатком, заключенным в том, что реакция рыбы не отменяла действия тока. В силу проанализированных выше причин (см. главу 1) это не могло обеспечить выработку стабильных условных рефлексов. На самом деле, Ю. П. Фролов отмечал, что условные рефлексы были не стойкими. Продолживший эти опыты Булл усовершенствовал методику, расположив оба электрода в виде пластинок на стенках аквариума и устранив ограничения движений рыбы. Однако, не был затронут основной принцип выработки инструментальных условных рефлексов, поскольку ток давался при всех сочетаниях, то есть реакция не приводила к избеганию действия тока. Как мы помним, ток у собак при выработке оборонительного рефлекса по классической методике вызвал у них невротическое состояние. Такое же состояние классическая методика выработки оборонительного рефлекса вызвала у голубей. Они забивались в угол клетки, впадали в состояние, подобное каталепсии, и прикрывали телом или крылом отверстие, через которое проходил свет, служащий условным раздражителем (Карамян, 1955).

Новое усовершенствование методики состояло в том, что электрический ток использовался только в тех случаях, когда отсутствовала реакция избегания (Щуге, 1957). С этой целью аквариум был разделен на две половины перегородкой с дверцей. В обеих половинах у стенок были расположены по два электрода. Спустя пять секунд после включения условного раздражителя на электроды подавался ток, действие которого

продолжалось до тех пор, пока рыба не уплывала в противоположную половину аквариума. Эти опыты напоминали уже опыты не с собакой по классической методике, но с крысами по инструментальной методике в челночной камере. Эта методика устраняла недостаток, связанный с использованием неизбежного электрического тока. Однако она оставила в силе проявившуюся еще в опытах Ю. П. Фролова особенность действия указанного безусловного раздражителя на рыб, состоящую в том, что ток вызывал бурную двигательную реакцию, что составляло трудность для выработки локальной и четко ограниченной реакции.

Оборонительные условные рефлексы у рыб вплоть до настоящего времени вырабатывались в основном с использованием электрического тока. Однако этот раздражитель, не являясь согласно вышесказанному адекватным, часто вызывает нежелательные физиологические последствия и не всегда обеспечивает выработку стабильных условных рефлексов. Это в свое время привело к необоснованному выводу о невозможности выработки оборонительных условных рефлексов у рыб, объясняемой несовершенством их нервной системы (Карамян, 1953), что критически отмечено Н. В. Праздниковой (1962). В этой связи желателен поиск альтернативных подходов. Н. А. Чернова (1958) предложила вырабатывать условные рефлексы с использованием понижения уровня воды.

Нам кажется перспективным изучение реакции избегания у рыб на основе их кратковременной обсушки как экологически адекватного аверсивного воздействия, играющего жизненно важную роль для выживания рыб в естественной среде. Разработаны две методики, в которых используется этот принцип. Одна из них основана на понижении уровня воды в аквариуме, позволяющем вырабатывать двустороннюю реакцию активного избегания таким же образом, как у крыс в челночной камере (Иноземцев, Марусов, Абросимов, 1991). Вторая основана на выталкивании рыб из аквариума вращающейся лопастью, оборудованной двумя отверстиями для возможности прохода рыб в свободное пространство аквариума за надвигающейся на рыб лопастью (см. ниже).

Формирование инструментальной условной оборонительной реакции с помощью понижения уровня воды. Методика, основанная на понижении уровня воды в аквариуме, позволяет вырабатывать как реакцию избегания, так и реакцию избавления. Первая заключалась в заплывании рыбы в нишу по условному сигналу, вторая наступала тогда, когда рыбы не заплывали в нишу до тех пор, пока уровень воды не снижался до критического. Были испытаны различные аквариумы (рис. 11.4), различающиеся размерами и другими конструктивными особенностями, не изменяющими принципиально саму методику. Самый большой аквариум был квадратный в плане размером 50x50x35 см. с 4 нишами в его углах глубиной 12 см (рис. 11.4 левый). Ниши закрывались заслонками, которые для открывания ниши опускались на дно. Аквариум снабжался фальшивым дном, наклоняемым

в сторону используемой в данный момент ниши, что способствовало осуществлению реакции избавления от обсушки. С наружной стороны ниш и над центром располагались лампочки. Ниже уровня фальшивого дна располагался штуцер с системой шлангов, обеспечивающий наполнение аквариума и сброс воды.

Исходный уровень воды равнялся 4 см над верхним краем фальшивого дна и 7 см – над нижним. Вода нагнеталась с помощью сжатого воздуха из герметичной ёмкости, установленной под аквариумом, а сливалась самотёком. Стенки аквариума были непрозрачными, наблюдение за рыбами велось с помощью расположенного над аквариумом зеркала.

Выработка реакции избегания проводилась на карасях. В начале опыта ниши были закрыты, 2 рабочие (соседние) подсвечивались красным светом. При включении мерцающей центральной лампы начинался сброс воды из аквариума. Одновременно у одной из ниш красный свет выключался и включался синий, а сама ниша открывалась. Заход рыбы в нишу (реакция избегания обсушки) выключал центральную лампу, и начинался подъём воды до исходного уровня. Если избегание отсутствовало, то продолжающееся понижение уровня воды приводило к частичной (при совершении реакции избавления) или полной обсушке – пребыванию без воды в течение безопасных для рыбы 15 с. После этого, как и при заходе рыбы в нишу, центральную лампу выключали и начинали подъём воды до

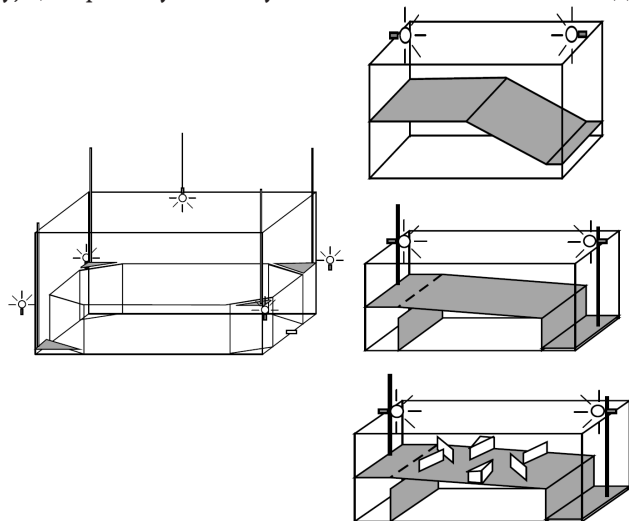


Рис. 11.4. Установки для выработки реакции избегания у рыб с помощью понижения уровня воды (по: Иноземцев, Марусов, Абросимов, 1991).

Испытаны аквариумы для выработки реакции избегания с помощью понижения уровня воды, принуждающего рыбу уплыть в безопасную нишу в торцах аквариума. Аквариумы различаются размерами и другими конструктивными особенностями, не изменяющими принципиально саму методику (см. описание в тексте).

исходного уровня. Спустя 5 с после захода рыбы в нишу выключали синий свет и включали красный, сигнализирующий предстоящее закрытие ниши, и если рыба не покидала нишу в течение 10 с, поднималась заслонка ниши, выталкивая рыбу и закрывая нишу. Наступал межсигнальный период длительностью 40 с. В следующем предъявлении открывалась соседняя ниша. В опыте было 10 предъявлений.

По ходу опыт латентный период реакции со 100 с уменьшился до 20 с. Уровень избегания увеличился до 88 % (рис. 11.5). Следовательно, методика позволяет эффективно вырабатывать реакцию избегания у рыб. Однако, для полной уверенности в эффективности методики нужно решить вопрос, являются ли заходы в безопасную нишу следствием выработки избегания или отражением межсигнального реагирования. Для ответа на вопрос была проанализирована динамика межсигнальных реакций. Оказалось, что они в первые 3 дня практически отсутствуют и постепенно появляются только по ходу дальнейших опытов. Это означает, что межсигнальные реакции появляются в результате обучения, отражая процесс генерализации условного рефлекса. Это означает, что не реакции избегания появляются вследствие межсигнальных реакций, а, наоборот, они есть следствие реакции избегания. Кроме того, количество межсигнальных реакций (не более 16 %) несопоставимо с уровнем избегания и их удельный вес в общем количестве заходов в нужную нишу незначителен.

Следовательно, вывод об эффективности методики обоснован. Но у неё есть существенный недостаток – требуется большое время (120 с)

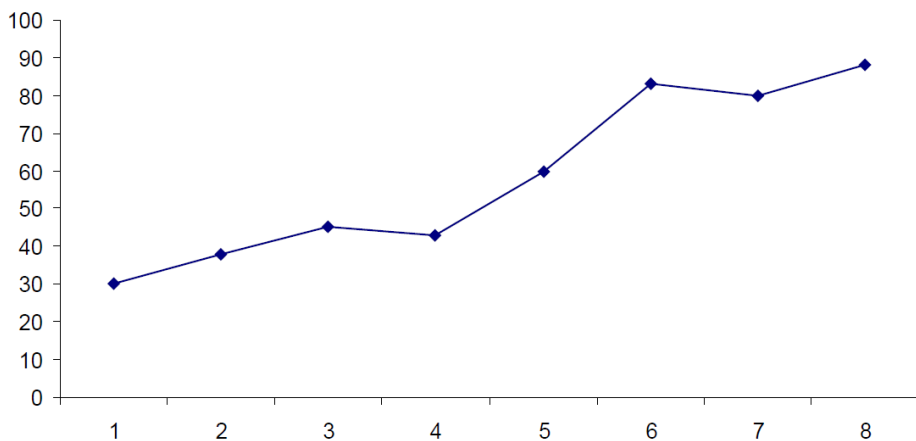


Рис. 11.5. Динамика формирования реакции избегания у карасей (по: Иноземцев, Марусов, Абросимов, 1991). По оси абсцисс – опыты, по оси ординат – величины реакций избегания в % от числа предъявлений.

Высокий уровень избегания свидетельствует, что методика, основанная на понижении уровня воды в аквариуме, позволяет эффективно вырабатывать инструментальную условную оборонительную реакцию у рыб.

для понижения уровня воды, необходимого для обсушки и последующего подъёма воды до исходного уровня. Для следующего опыта аквариум уменьшили до 60x15x17 см. В каждой его половине имелось своё фальшивое дно, которое крепилось в центре аквариума на высоте 9 см. При опущенном фальшивом дне образовывалась безопасная ниша (не менее 6 см), из которой вода не уходила при её сбросе. Над каждой торцевой стенкой аквариума крепилась лампочка.

В начале опыта фальшдно устанавливалось в горизонтальном положении. Включалась одна из ламп, начинался сброс воды, и в противоположной половине аквариума опускалось фальшдно. В ходе опыта ниши открывались поочерёдно, что напоминает описанную ранее челночную камеру в опытах с крысами. Выработка реакции избегания у карасей в этом аквариуме значительно сократила время опыта. Латентный период реакции сократился с 25 до 11с, а уровень избегания достиг 98%. Эти результаты показывают возможность использования данной методики для изучения формирования у рыб инструментальной условной оборонительной реакции с помощью понижения уровня воды.

Методика разрабатывалась не только для изучения выработки реакции избегания, но и для использования её в качестве модели для исследования влияния нейротропных веществ на высшую нервную деятельность рыб, поэтому дальнейшее изменение аквариума учитывало и это требование. Оно было направлено на выполнение следующих условий: 1) обеспечение более чёткой и локальной топографии реакций; 2) усложнение задачи, предъявляемой рыбе, поскольку это способствует более эффективному проявлению влияния ноотропных препаратов. С этой целью последний вариант аквариума из приведённых на рис. 11.4 был оборудован двумя узкими нишами в торцах и шестью неполными перегородками, затрудняющими прямой переход рыбы из одной половины аквариума в другую и случайный заход в нишу (безотносительно к условному сигналу). В этом аквариуме исследовано влияние пептида дельта-сна на карасей, изложенное в следующей главе.

Формирование реакции избегания у рыб с помощью выталкивания их из воды. Методика разработана Л. Левиным с соавторами и использована для формирования как одиночной, так и чередующейся реакции избегания (Levin, Perez, Vergara, 1982; Иноземцев, Левин, Фермин, Вергара, 1991). Изучение чередующейся реакции избегания представляет интерес в связи с тем, что по скорости формирования одиночного условного рефлекса невозможно судить о филогенетических различиях высшей нервной деятельности животных, поскольку скорость образования условного рефлекса примерно одинакова у всех изученных видов животных. В связи с этим обстоятельством предпринимались попытки использовать более сложные модели (Воронин, 1957). Одной из них может служить

чередующаяся реакция избегания, выработка которой сопряжена с трудностями даже у крыс (см. главу 5).

Опыты были проведены в Центральном университете Венесуэлы на стайных рыбах ($L=30-40$ мм) *Aphyocharax erithrurus*, пойманных в реке Апуре. Использовалась установка, состоящая из полукруглого аквариума размером $270 \times 500 \times 100$ мм и лопасти (рис.11.6). Лопасть была снабжена двумя коридорами (6×1 мм), к которым ведут суживающиеся туннели. Между входами в туннели находится перегородка высотой 170 мм. Стенки лопасти выполнены из мелкочаеистой сетки.

Каждую группу рыб содержали в отдельном аквариуме. Для выработки реакции избегания лопасть помещали на один из жилых аквариумов и с помощью электромотора приводили ее в движение со скоростью один оборот за 25 с. Движение лопасти в аквариуме ограничивало свободное пространство, в котором находились рыбы, сводя его на нет. Если рыбы не проходили через открытый коридор в освобождающуюся часть аквариума позади лопасти, то последняя выносила их из воды. На воздухе они находились несколько безопасных секунд до тех пор, пока лопасть при дальнейшем движении не достигала определенного наклона, и рыбы снова падали в воду. При выработке простой реакции избегания был постоянно открыт один коридор; при выработке чередующейся реакции избегания при одном обороте лопасти открывался один коридор, а при следующем он закрывался и открывался другой. За опыт осуществляли 20 оборотов лопасти.

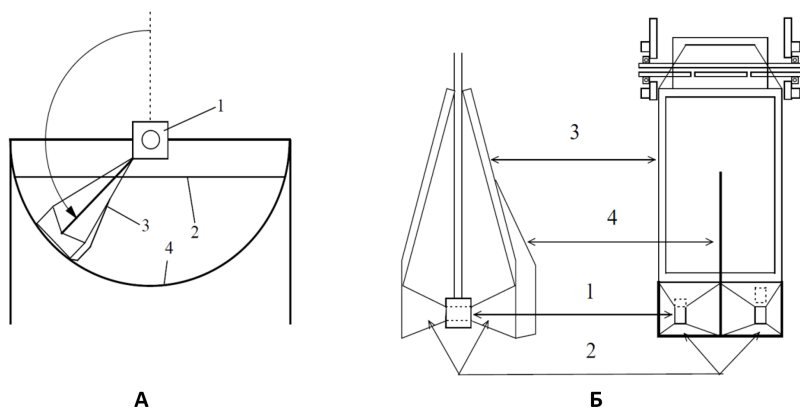


Рис. 11.6. Экспериментальное устройство для выработки реакции избегания у рыб с помощью выталкивания из воды вращающейся лопастью (по: Иноземцев, Левин, Фермин, Вергара, 1991).

А — схема установки: 1 — мотор; 2 — уровень воды; 3 — лопасть; 4 — дно аквариума. Б — вид лопасти сбоку (слева) и спереди (справа): 1 — коридор (один открыт, другой закрыт); 2 — туннель; 3 — рамка; 4 — перегородка.

Перед выработкой реакции избегания рыб разделили на 2 партии. 1-я партия состояла из двух групп, 2-я — из пяти, в каждой группе было по 4 рыбы. Каждую группу содержали в отдельном аквариуме. Опыты проведены в три этапа. На 1-м этапе (20 опытов по 20 оборотов лопасти) у рыб 1-й партии вырабатывали реакцию избегания, состоящую из перехода через один коридор (левый для 1-й группы и правый для 2-й). У рыб 2-й партии вырабатывали чередующуюся реакцию избегания. На II этапе (17 опытов) были изменены условия. В опытах с рыбами 1-й партии открывали противоположные коридоры (правый для 1-й и левый для 2-й), у рыб 2-й партии вместо чередующейся вырабатывали одиночную реакцию избегания. На III этапе (12 опытов) для всех групп открывали коридоры, противоположные открытым на предыдущем этапе.

В опытах обнаружено, что одиночная реакция избегания вырабатывается достаточно быстро в обеих группах, что позволило представить их на совместной кривой (рис. 11.7, I). В противоположность этому величина чередующейся реакции избегания в ходе опыта не возрастала. Более того, большинство точек соответствующей кривой расположено ниже 50%-ного уровня. Наблюдения показали, что рыбы при этом часто пытались пройти через коридор, который служил для осуществления реакции избегания во время предыдущего оборота лопасти, но в данный момент был закрыт.

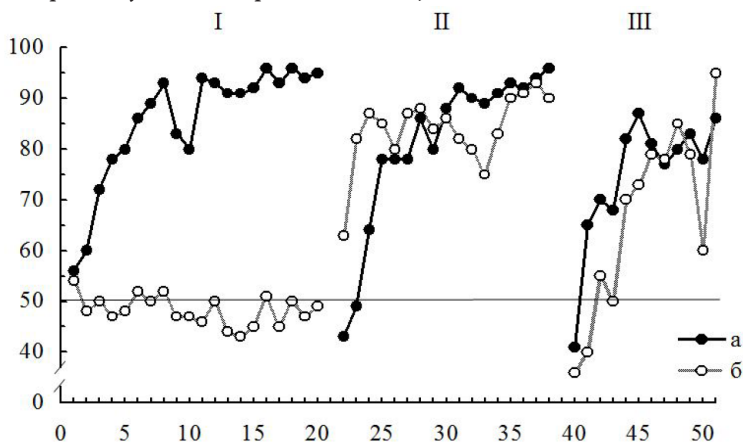


Рис. 11.7. Динамика формирования реакции избегания у групп рыб 1-й партии (а) и 2-й (б) в различных экспериментальных условиях. По оси абсцисс — номера опытов; по оси ординат — средняя величина реакции избегания, %. I, II, III — этапы эксперимента. По: Иноземцев, Левин, Фермин, Вергара, 1991.

На I этапе у рыб 1-й партии вырабатывали переход через один коридор лопасти, у рыб 2-й партии — чередующиеся переходы через 2 коридора. На II этапе с рыбами 1-й партии открывали противоположные коридоры, у рыб 2-й партии вместо чередующейся вырабатывали одиночную реакцию избегания. На III этапе для всех рыб открывали коридоры, противоположные открытым на предыдущем этапе. Одиночная реакция и её пространственная переделка вырабатывались успешно. Выработка чередующейся реакции избегания оказалась невозможной.

Следовательно, формирование чередующейся реакции избегания в этих условиях составляет неразрешимую задачу для центральной нервной системы животных данного уровня филогенеза в отличие от более высокоорганизованных животных, например, крыс (см. главу 5).

Следует отметить, что формирование реакции избегания в аквариуме в условиях чередующегося открывания ниш, описанное выше, проходило успешно. Но выработка указанной реакции была облегчена дополнительным фактором в виде опускающегося фальшивого дна, указывающего направление к безопасной нише в каждом предъявлении.

Принципиальная характеристика этой задачи состоит в том, что формирование чередующейся реакции избегания есть по существу выработка системы, по крайней мере, двух временных связей, организованных определенным образом во времени. Особенностью процесса формирования данной системы является то, что каждая из двух реакций (например, проход по левому коридору) в один момент завершается попаданием в свободное пространство за лопастью, а в следующий момент такая попытка приводит к обсушке рыб, поскольку вход в указанный коридор в данный момент закрыт. С другой стороны, при чередовании подкрепляется то одна реакция, то другая. Это создает условия, в которых одна временная связь оказывает тормозящее влияние на формирование другой, а в целом их синтез в единую систему, адекватно отражающую реальное положение во внешней среде, не происходит.

В качестве ещё одного ограничения на синтез нескольких событий в единую систему у низших позвоночных можно привести результаты опытов Л. Г. Воронина и В. И. Гусельникова (1963). Они показали, что при выработке условных рефлексов на комплексные раздражители у рыб и черепах компоненты комплекса сохраняют своё сигнальное значение даже при длительном использовании. Авторы предположили, что разные афферентные импульсы конвергируют на различные структуры этих животных в отличие от млекопитающих, у которых местом такой конвергенции является единый высший отдел ЦНС (неокортекс).

Заметим, что синтез отдельных временных связей в единую систему в подобных условиях затруднен даже у школьников младших классов (Воронин, Иноземцев, 1980). Мы наблюдали, что при решении младшими школьниками задач, в которых было необходимо объединить два отдельных действия в систему, формируемая в данный момент временная связь тормозит сформированную в предыдущий момент. Для решения задачи в одном предъявлении для включения лампы нужно было нажать на одну кнопку из 14, а в следующем – на другую. Испытуемые из всех нажатых в процессе решения задачи кнопок запоминают и нажимают в следующем предъявлении ту кнопку, которая в данном предъявлении была нажата перед включением лампы. Но в следующем предъявлении её нажатие оказывалось неэффективным, и для включения лампы нужно

было нажать другую кнопку и т. д. Нечто аналогичное наблюдалось в процессе выработки чередующейся реакции избегания у крыс. Как показано ранее в главе 5, крысы в процессе обучения в начале каждого предъявления сначала нажимали на тот из двух рычагов, нажатие на который было эффективным для избавления или избегания в предыдущем предъявлении, но неэффективный в данный момент.

После перемены условий опыта выработка у рыб второй партии одиночной реакции избегания после чередующейся в начале 2-го этапа (21-27 опыты) опережала формирование одиночной реакции избегания у рыб первой партии в тот же период, ($z=2.47$; $p=0.02$); и больше, чем у них же в начале 1-го этапа ($z=2.02$; $p=0.04$). Интересно также, что реакции избегания у рыб первой партии после пространственной переделки на этом этапе были в начале опыта даже ниже уровня 50%, что не отмечалось у них ранее.

После пространственной переделки реакции избегания на 3-м этапе опытов у обеих партий рыб начинались с уровня ниже 50%, что, несомненно, является следствием угнетающего влияния предварительного обучения проходить через противоположный коридор. Заметим, что подобное проактивное угнетение не отмечается со стороны выработки чередующейся реакции избегания у рыб первой партии (второй этап опытов). Наоборот, как следует из экспериментальных данных, предварительное формирование следа памяти о проходе рыбы как через левый, так и через правый коридоры на первом этапе способствует последующей выработке одиночной реакции избегания на втором (рис. 11.7, II). Следовательно, можно утверждать, что у этих рыб на 1-м этапе были выработаны две временные связи, отвечающие за две реакции, хотя и не произошло их синтеза в систему, позволяющую осуществлять чередующееся избегание.

Из приведённых результатов следует, что у рыб затруднена пространственная переделка реакции избегания (с левосторонней на правостороннюю и наоборот), что совпадает с результатами, опубликованными ранее (Воронин, 1957). Совместно с невозможностью выработать у рыб чередующуюся реакцию избегания это характеризует ограниченность возможностей аналитико-синтетической деятельности животных данного уровня филогенеза. Очевидно, что эти две ситуации характеризуются общей особенностью, заключающейся в проактивном торможении одной реакции со стороны другой. Указанное торможение при переделке препятствует формированию вновь вырабатываемой реакции избегания, а при выработке чередования делает невозможным синтез двух временных связей в единую систему. Центральная нервная система животных данного уровня филогенеза не успевает перестраивать свои реакции в соответствии с изменяющимися условиями среды. Повидимому, это связано с отмеченными в литературе (Фролов, 1938;

Воронин, 1957) инертностью высшей нервной деятельности у рыб и слабым развитием у них подвижности нервных процессов.

Резюме

Изложенные данные свидетельствуют, что выработка классического условного оборонительного рефлекса у нереисов и рыб на основе тока оказалась невозможной. Стабильный оборонительный условный рефлекс у этих животных вырабатывался с помощью инструментальной методики. У нереисов выработка инструментальной реакции избегания была основана на использовании тока, причем как в виде сокращения тела, так и движения вперед, свойственного пищевому поведению. У рыб реакция избегания была выработана с помощью понижения уровня воды или выталкивании их из воды вращающейся лопастью. Пространственная переделка реакции избегания у рыб осуществлялась с трудом, а выработка чередующейся реакции оказалась невозможной.

ГЛАВА 12.

ФАРМАКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ ВЫСШИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ И НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ.

Сравнительно-физиологический подход к фармакологическому изучению высшей нервной деятельности. Влияние фармакологических веществ на реакцию избегания у рыб. Влияние фармакологических веществ на неассоциативное обучение. Влияние фармакологических веществ на поведение при экстремальных воздействиях. Однонаправленность реакций на экстремальные воздействия и однонаправленность нейротропных влияний на них у высших беспозвоночных и низших позвоночных.

Большинство психофармакологических исследований ведется на млекопитающих (в основном на мышах и крысах). В то же время, как уже отмечалось ранее, в отечественной физиологии и патофизиологии издавна используется исторический подход, который утверждает, что исследование любой функции наиболее успешно осуществляется с учетом истории ее становления в эволюции. Очевидно, что механизм нарушений высшей нервной деятельности и ее защиты сложился в эволюции живых существ и исследование его, в соответствии с вышеизложенным, представляется наиболее перспективным именно с помощью методов сравнительной физиологии и сравнительной патофизиологии. Это означает, что нарушение и фармакологическую коррекцию высшей нервной деятельности следует изучать с привлечением животных различных уровней филогенеза. В более широком плане правомерно ставить вопрос о необходимости сравнительно-физиологического подхода к изучению нарушения и психофармакологической коррекции обучения и памяти, что в перспективе поставит вопрос о создании эволюционной психофармакологии как части эволюционной фармакологии, необходимость которой неоднократно подчеркивал Н. П. Кравков (1930). В настоящее время идет этап накопления экспериментальных данных о влиянии нейрорепродуктивных препаратов на поведение животных различных уровней филогенеза.

Психофармакологические исследования на млекопитающих осуществляются, в основном, с помощью условнорефлекторных моделей. Однако при выборе моделей для сравнительных психофармакологических исследований необходимо иметь в виду, что помимо условных рефлексов индивидуально-приспособительные реакции выражаются и в элементарных явлениях, таких как привыкание, нестойкая условная связь и др. (Воронин, 1977). Их использование существенно расширяет возможности экспериментальной психофармакологии.

Существенно, что элементарные формы индивидуально-приспособительных реакций носят универсальный характер и проходят через всю эволюцию вплоть до человека. Это соответствует позиции

Л. А. Орбели о том, что процесс эволюции идет путем не уничтожения старых функциональных отношений, а заслонения их новыми. В частности, привыкание свойственно одноклеточным организмам (Тушмалова, 1986), одному нейрону (Соколов, 1970) и поведению человека в целом, что еще в 1861 г. отмечал И. М. Сеченов.

Помимо того, что привыкание присуще животным всех уровней филогенеза, оно, как отмечает Е. Н. Соколов (1981), присутствует в разнообразных рефлексах и наиболее отчетливо — в ориентировочном. На самом деле, привыкание выражается в постепенном избирательном уменьшении и полном исчезновении реакции на повторяющийся или длительно действующий раздражитель, не приводящий в данной ситуации и на данном временном отрезке к биологически значимым для организма последствиям. Аналогичная динамика наблюдается при угасании ориентировочного рефлекса на новый раздражитель, как это описано И. П. Павловым. Следует отметить, что такой же закономерности подчиняется двигательное поведение при угасании ориентировочно-исследовательской реакции животных, помещенных в новую обстановку.

Упомянутая выше двигательная активность представляет собой фундаментальную характеристику взаимодействия животных с внешним миром, свойственную всем уровням филогенеза. Это позволяет сопоставлять особенности данного поведения у животных с различным уровнем организации ЦНС, в частности, поведения при различных стрессогенных воздействиях, нарушающих нормальное течение жизнедеятельности. Важно также учесть в связи с этим, что внезапное изменение в среде эволюционно связано с активацией двигательных реакций и возникновением эмоций, что отражает адаптивные процессы, связанные с мобилизацией физических возможностей организма в ситуациях, угрожающих его целостности, и поиск нового решения в изменившихся условиях, когда старое перестает быть эффективным, что уже было рассмотрено ранее. Это представляет большой интерес для экспериментальной психофармакологии.

Как мы уже отмечали выше, одна из важнейших проблем в сравнительно-физиологическом изучении механизмов нарушений и нейропсихотропной коррекции обучения и памяти состоит в выборе экспериментальных животных и методик, который в настоящее время чрезвычайно ограничен. В поиске новых объектов для сравнительных нейрофармакологических исследований обратились к представителям высших беспозвоночных насекомым и низших позвоночных рыбам.

Влияние пирацетама на поведение насекомых

Влияние пирацетама на поведение личинок ручейников Chaetopteryx villosa в экстремальных условиях. Основанием для выбора личинок ручейников послужило то, что им свойственна сложно организованная инстинктивная деятельность: постройка домиков-трубок из минеральных

или растительных частиц в естественных условиях и восстановление его после частичного разрушения в эксперименте (Непомнящих, Подгорный, 1992). Несомненно, что разрушение домика выступает как стрессогенный фактор, оказывающий влияние на последующее поведение. Последнее представляет интерес в связи с тем, что влияние пираретама, как мы видели выше, проявляется лучше именно при стрессовых воздействиях на животных. Исходя из теоретических представлений, оптимальный поиск строительного материала, нужного для восстановления домика, связан с необходимостью сравнивать очередную частицу со средними характеристиками большого числа частиц, обнаруженных ранее. Это означает вовлечение в указанный процесс памяти, экспериментальное нарушение которой позволяет исследовать механизмы ее нейрорсихотропной коррекции на достаточно раннем этапе филогенеза. Это, вкпе с отмеченным ранее, делает перспективным использование личинок ручейника в сравнительных фармакологических исследованиях.

Ввиду вышесказанного было предпринято изучение влияния эталонного ноотропа пираретама на восстановление личинками ручейника частично разрушенного домика. Личинок последнего, пятого возраста (длина тела около 12 см) собирали в ручье и в течение суток содержали в воде, взятой из ручья. Затем 10 личинок были помещены в раствор пираретама из расчёта 100 мг/л в той же, предварительно отфильтрованной воде, а другие 10 особей - в отфильтрованную воду без препарата. Через 72 ч переднюю и заднюю трети домика удаляли пинцетом и каждую личинку индивидуально помещали в чашку Петри диаметром 4 и высотой 1см, заполненную соответственно раствором пираретама или водой. Дно чашек было покрыто слоем песка толщиной 2-3 мм, с размером частиц 1-2 мм. Наблюдение осуществлялось при 22 - 23°С.

Наблюдения за поведением личинок показали, что повреждение домика вызывало у контрольных, и опытных насекомых двухфазный ответ. Сначала личинки втягивались в оставшуюся часть домика и замирали. Вслед за этой пассивной оборонительной реакцией они начинали беспорядочно перемещаться по дну, не реагируя в это время на строительный материал — песок. Беспорядочное передвижение завершалось тем, что ручейник останавливался, поднимал со дна и опробовал первую частицу песка. Опробование заключалось в том, что личинка поднимает частицу со дна, вращает ее ногами, после чего устанавливает ее на кромке домика, часто меняя место установки. Продолжительность указанной оборонительной реакции была одинаковой в обеих группах, т. е. действие пираретама не сказалось на этой фазе поведения ручейников. В то же время период беспорядочного передвижения при действии пираретама был короче по сравнению с контролем, так что у экспериментальных животных в три раза быстрее наступало первое опробование песчинки (табл. 12.1).

Табл. 12.1. Поведение личинок ручейника в чистой воде и после 72 ч пребывания в растворе пираретама 100 мг/л (по: Непомнящих, Иноземцев, 1993; Иноземцев, Непомнящих, 1995).

Пираретам не повлиял на продолжительность пассивной оборонительной реакции (втягивание в домик и замирание), но положительно сказался на всех показателях восстановления домика.

Измеряемый параметр	Контроль	Опыт
Длительность оборонительной реакции, с	65	61
Период от начала передвижения до:		
— первого опробования частицы	188*	62
— опробования, продолжавшегося не менее 5 с	1219*	596
— первого прикрепления частицы	1829*	840
Частота смены места	54*	39
Продолжительность тестирования песчинки, с	10*	18
Число прикрепленных песчинок	6*	10

* — различие между опытом и контролем статистически значимо ($p < 0.05$)

Дальнейшее поведение личинок состояло из чередования коротких перемещений и остановок с опробованием строительного материала. Опробование, продолжавшееся не менее 5 с, при наличии в воде пираретама наступало значительно раньше, чем в чистой воде. Наконец, опробование одной из частиц завершалось ее прикреплением к домику, что служило началом собственно строительного поведения. Указанное время от начала передвижения до начала восстановления домика (прикрепления первой частички) сокращалось более чем в 2 раза под действием пираретама.

Ранее было установлено, что указанный латентный период тем продолжительнее, чем больше степень разрушения домика (Непомнящих, Подгорный, 1992). По-видимому, этот период отражает степень нарушения поведения личинок в результате стрессогенного воздействия, заключающегося в их перемещении в новую обстановку и повреждении домика. В этом смысле отмеченное в опытах уменьшение латентного периода говорит о нормализующем влиянии пираретама на поведение, нарушенное указанным воздействием. Пираретам при этом в 1,8 раз увеличивал суммарную продолжительность опробований, осуществляемых до прикрепления первой песчинки, что можно расценивать как более тщательный выбор строительного материала. В целом, насекомые тратили больше времени на действия, непосредственно связанные со строительным поведением.

В поведении ручейников иногда наблюдались паузы, во время которых насекомые прекращали всякую деятельность и оставались неподвижными, но не втягивались в домик, как при оборонительной реакции. Суммарная продолжительность этих пауз была незначительной и влияния пирецетама на нее не отмечено.

После начала строительства личинки также могут передвигаться, меняя место сбора частиц, несмотря на то, что последние покрывают дно сплошным слоем и везде в среднем одинаковы по размеру и форме. Под влиянием пирецетама личинки реже переходили на новое место после опробования частицы, продолжая собирать их на одном участке. Песчинки разного размера и формы были распределены по дну чашки равномерно, поэтому уменьшение числа переходов не могло препятствовать отбору строительного материала. Более того, оно сокращало затраты времени на постороннюю активность.

Очевидно, что смена места имеет адаптивное значение, целесообразное с точки зрения строительства домика, лишь при отсутствии на данном месте пригодного материала. Но этот процесс, как показывают опыты, у личинок в контроле оказывается чрезмерно выраженным. Пирецетам снижает уровень этой беспредметной деятельности. Повышенная двигательная активность при данном стрессогенном воздействии соответствует, по-видимому, хаотическим движениям крыс при срыве высшей нервной деятельности, которые, как показано в главе 9, также уменьшаются под действием пирецетама. Мерой тщательности и упорядоченности отбора частиц может служить также продолжительность тестирования песчинки. Она, как отмечено выше, увеличивается под действием пирецетама. Таким образом, пирецетам снижает последствия стрессового воздействия на насекомых, упорядочивая их инстинктивную деятельность.

Общее количество частиц песка, прикрепленных к домику, также было выше в растворе пирецетама. Домик необходим личинкам в первую очередь для нормального дыхания, так как через него прокачивается вода, насыщенная кислородом. Поэтому увеличение числа прикрепленных частиц может рассматриваться как суммарный показатель более адаптивного поведения ручейников под действием пирецетама.

Следовательно, пирецетам приводит к сокращению периода беспорядочного передвижения до начала строительства, к уменьшению частоты смены мест отбора частиц, к более тщательному обследованию строительного материала и, как результат, к ускорению восстановления домика. С этой точки зрения изложенные данные могут быть оценены как свидетельство положительного влияния пирецетама на поведение ручейников в экстремальных условиях, связанных с разрушением домика.

Одной из характеристик ноотропов является восстановление мнестических функций, нарушенных неблагоприятными воздействиями. Ранее было показано, что личинки отбирают частицы, предпочитая более

крупные и гладкие. Существенной чертой поведения ручейников является то, что оценка очередной частицы происходит на основе сравнения ее только с одной предыдущей частицей: чем выше её качество, тем ниже вероятность прикрепления к домику следующей. Наблюдения показывают, что личинки часто отбрасывают поднятую частицу без опробования потому, что предыдущая была достаточно крупной и плоской. Эта особенность поведения ручейников препятствует оптимальному поиску строительного материала, для которого, исходя из теоретических представлений, требуется сравнивать очередную частицу со средними характеристиками большого числа частиц, обнаруженных ранее. То, что экспериментальные личинки дольше опробуют песчинки, может означать, что под действием пирецетама увеличивается роль памяти о строительном материале, встреченном на более ранних этапах строительства. Пирецетам, следовательно, улучшает функционирование памяти при экстремальном воздействии в виде поломки домика.

Таким образом, повреждение домика вызывало двухфазный ответ: сначала развивалась пассивная оборонительная реакция в виде замирания, затем — беспорядочная двигательная активность. Пирецетам не влиял на первую фазу, но уменьшал хаотическую двигательную активность во второй из них. Следует отметить также, что наблюдаемое в данных опытах положительное влияние пирецетама на память в процессе восстановления нарушенного домика сопоставимо с положительным влиянием данного препарата на память у крыс в условиях описанных ранее в главе 9 функциональных нарушений высшей нервной деятельности, что делает более значимой наблюдаемую закономерность.

Приведённые экспериментальные данные дают доказательство принципиального факта, что пирецетам уже на достаточно раннем этапе филогенеза – у личинок ручейника – оптимизирует все показатели, характеризующие восстановление домика, необходимого для их жизнедеятельности, то есть влияет на осуществление сложно организованной инстинктивной деятельности. Влияние пирецетама на существенную характеристику поведения на достаточно раннем этапе филогенеза, у представителя беспозвоночных, расширяет возможности использования фармакологических веществ для сравнительно-физиологических исследований нарушения и коррекции высшей нервной деятельности.

Влияние пирецетама на привыкание личинок ручейников к вибрационному раздражителю. Каждую особь отдельно помещали в чашку Петри диаметром 3,5 см с раствором пирецетама или с чистой водой и подвергали вибрационному воздействию с помощью входящего в соленоид стального стержня, на котором крепилась чашка с насекомым. После того, как личинка начинала двигаться по дну чашки, в течение 10 подавали вибрационное раздражение с частотой 10 Гц и вертикальным

смещением чашки на 1 мм. Реакцию на раздражение измеряли как продолжительность оборонительной реакции: периода от того момента, когда ручейник сокращался и прятался в домик в ответ на вибрацию, до того момента, как ручейник выдвигал голову и ноги из домика и снова начинал передвигаться. После этого ждали еще 10 с. и подавали следующее раздражение. Если ручейник не втягивался в домик при очередном раздражении, то продолжительность реакции считалась равной нулю.

При изучении привыкания возникает методическая проблема, связанная с сомнением в интерпретации полученных результатов. Дело в том, что уменьшение двигательной активности может стать следствием не только приобретения способности не реагировать на раздражитель, не сопровождаемый биологически значимым событием, но и в силу других причин, напр., утомления мышц. Для решения этой проблемы после уменьшения двигательной активности до заданного критерия применяют раздражитель с измененными характеристиками. В данном исследовании после десяти вибрационных раздражений подавали одиннадцатый стимул с увеличенной частотой 20 (вместо 10) Гц и в 2 раза уменьшенным вертикальным смещением, равным 0.5 мм. Это обеспечивало изменение параметров вибрационного раздражения при равенстве энергии в сигналах (равной произведению частоты на амплитуду).

Наблюдения за поведением ручейников показали, что вибрационное воздействие сначала вызывало пассивно-оборонительную реакцию - они втягивались в домик и замирали подобно тому, что мы наблюдали при поломке домика. После этого они на некоторое время могли остаться в домике, выдвинуть голову и ноги из него и начать двигаться. По ходу опыта продолжительность оборонительной реакции уменьшалась. Изменение параметров вибрационного раздражителя при его 11-ом предъявлении вызывало реакции, характерные для начала опыта, причем

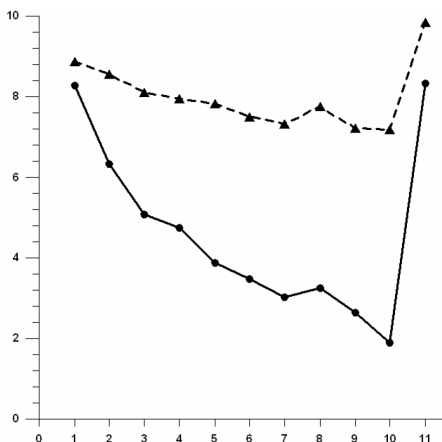


Рис. 12.1. Влияние пиррацетама на привыкание ручейников к вибрационному раздражителю (по: Иноземцев, Непомнящих, 2008).

По оси абсцисс – номер предъявления раздражителя, по оси ординат – продолжительность оборонительной реакции, сек. Сплошная линия – пиррацетам, прерывистая – контроль

Пиррацетам ускорил привыкание ручейников к вибрационному раздражителю, что выразилось в уменьшении продолжительности оборонительной реакции (втягивания и замирания в домике).

в более выраженной форме. Это свидетельствует о том, что уменьшение продолжительности оборонительной реакции на вибрационный стимул является не следствием утомления, но отражает процесс привыкания к данному вибрационному воздействию. Под влиянием пирецетама привыкание насекомых к вибрационному раздражителю протекало быстрее (рис. 12.1).

Привыкание проявляется не только в уменьшении продолжительности оборонительной реакции, как это описано выше, но и в увеличении по ходу опыта числа личинок, переставших сокращаться, несмотря на вибрацию, а также в уменьшении числа личинок, которые после сокращения остались в домике всё время действия вибрации в данном предъявлении раздражителя. Большая часть контрольных и опытных особей сократилась в ответ на первое воздействие, и лишь 2 личинки не среагировали на него (рис. 12.2). Все сократившиеся ручейники остались в домике первые секунды вибрации, так что не было личинок, прервавших сокращение в это время. Выдвижение из домика в контроле в основном начиналось только после 5 с пребывания в нем. В целом за 10 с первого вибрационного воздействия выдвинувшихся из домика контрольных ручейников было всего 10, а из 38 сократившихся личинок 28 оставались неподвижными в домике в течение всего времени действия вибрационного раздражителя.

Повторные вибрационные воздействия приводили к росту числа личинок, которые прерывали оборонительную реакцию во время действия вибрационного раздражителя (с 10 особей в 1-м предъявлении до 17 в 10-м) и росту доли с более ранним прерыванием сокращения, что обусловило приведенное на рис. 12.1 уменьшение времени пребывания в домике (продолжительности оборонительной реакции). Отметим, что такое уменьшение, как показывает анализ индивидуальных данных, в контроле редко завершается игнорированием очередного вибрационного воздействия и не приводит к заметному росту доли контрольных особей,

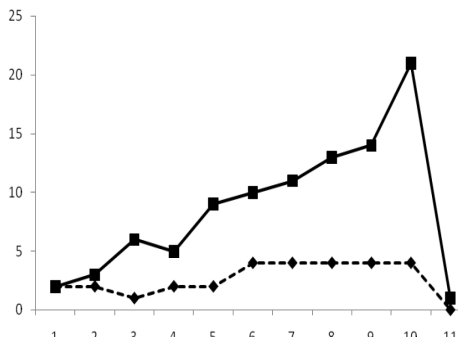


Рис. 12.2. Влияние пирецетама на отсутствие оборонительной реакции на вибрационный раздражитель (по: Иноземцев, Непомнящих, 2008). По оси абсцисс – номер предъявления вибрационного раздражителя, по оси ординат – число не сократившихся личинок. Сплошная линия – пирецетам; прерывистая – контроль. Пирецетам не повлиял на проявление пассивно-оборонительной реакции, выраженное числом не среагировавших на вибрацию личинок в начале опыта и при резком изменении параметров воздействия. По ходу опыта пирецетам вызывал более быстрый рост числа личинок, не сократившихся на вибрацию.

не реагирующих на его начало, так что эта доля остается на минимальном уровне на протяжении всех 10 предъявлений (рис. 12.2). Кроме того, в контроле нет существенного уменьшения числа личинок, которые остаются в домике все 10 с, т. е., большинство личинок, сократившихся в ответ на вибрацию, остаются в домике всё время её действия (рис. 12.3).

Как показывает анализ экспериментальных данных, пираретам не повлиял на проявление пассивно-оборонительной реакции в начальный момент первого вибрационного воздействия, так что в опытной и контрольной группах было одинаковое число сократившихся личинок (рис. 12.2), и все они оставались в домике первые секунды воздействия. Но влияние пираретама, тем не менее, сказалось в 1-м предъявлении вибрационного раздражителя, хотя и в более позднее время его действия. Начиная с 5-й с большее число опытных личинок прерывало оборонительную реакцию, в результате чего в целом за время первого вибрационного воздействия в опытной группе оборонительную реакцию из 38 сократившихся личинок прервало 23 особи, а в контрольной – только 10. В соответствии с этим по окончании первого вибрационного воздействия в домике осталось почти в 2 раза меньше опытных ручейников, чем контрольных (рис. 12.3).

По ходу опыта личинки под влиянием пираретама быстрее прерывали оборонительную реакцию, так что в 10-м предъявлении на второй секунде вибрационного воздействия в опытной группе 6 из 19 сократившихся особей прервали сокращение, в то время как в контроле – только 1 из 36. Указанное уменьшение времени пребывания в домике под влиянием пираретама приводило к более быстрому росту числа личинок, у которых привыкание выражается в отсутствии сокращения на начало вибрации (рис. 12.2). К 10-му предъявлению, как следует из приведенных на этом рисунке данных, превышение числа таких личинок в опыте относительно контроля

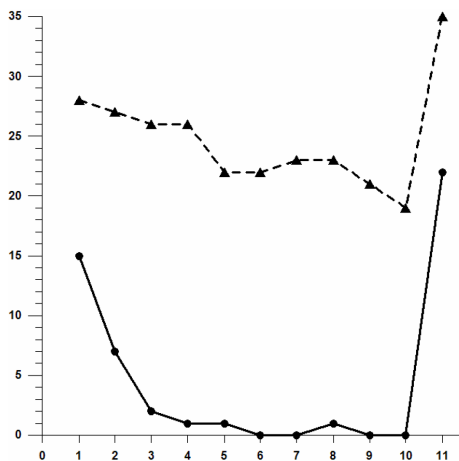


Рис. 12.3. Влияние пираретама на число личинок, оставшихся в домике (по: Иноземцев, Непомнящих, 2008).

По оси абсцисс – номер предъявления вибрационного раздражителя, по оси ординат – число не сократившихся личинок. Сплошная линия – пираретам; прерывистая – контроль. Пираретам ускорил привыкание к вибрации, выраженное уменьшением числа ручейников, оставшихся в домике все 10 с воздействия.

стало пятикратным. Влияние пирацетама проявилось также в том, что по ходу опыта резко уменьшалось, сходя на нет, число ручейников, которые оставались в домике все 10 с вибрационного воздействия (рис. 12.3). Изменение параметров вибрации в 11-м предъявлении привело к росту числа таких личинок, причём их стало даже больше, чем в начале опыта. Более выраженная реакция на изменение воздействия относительно начала опытов отмечена и на первых двух рисунках.

Как следует из полученных результатов, вибрационный раздражитель очень значим для ручейников, и основная масса особей сократилась при его первом воздействии. Пирацетам не повлиял на проявление оборонительной реакции в первые секунды воздействия раздражителя, так что в опытной и контрольной группах было одинаковое число сократившихся личинок, и все они оставались в домике первые секунды вибрационного воздействия. Это согласуется с данными, полученными на других животных об отсутствии влияния пирацетама сразу после стрессогенного воздействия. Пирацетам не улучшал воспроизведения реакции избегания у крыс непосредственно после внезапного изменения условий опыта (см. главу 9); не влиял на двигательную активность в первые минуты пребывания в «открытом поле» тараканов и рыб (см. ниже), а также не влиял на пассивно-оборонительную реакцию ручейников сразу после поломки домиков.

Втягивание в домик является видоспецифической пассивно-оборонительной реакцией, которая в естественных условиях возникает в ответ на колебания субстрата и воды, вызываемые, например, приближением хищника. Биологический смысл реакции состоит в том, что личинку, спрятавшуюся в домике, труднее обнаружить и атаковать. С учетом этого отсутствие влияния пирацетама на реакции ручейников, вызываемые внезапным изменением в среде обитания (начало вибрационного воздействия в 1-м и 11-м предъявлениях) вполне объяснимо. На самом деле, ноотропы не уменьшают адаптивную реакцию. Однако личинка не может оставаться в домике бесконечно долго, поскольку это делает невозможным осуществление других жизненно важных функций. В силу этого оборонительная реакция сокращения в полной мере проявляется только в первый момент вибрационного воздействия, после чего на неё начинает накладываться противоположная тенденция: прекратить сокращение.

В самом деле, часть личинок в 1-м и в 11-м предъявлениях раздражителя прерывает оборонительную реакцию и выдвигается из домика, несмотря на продолжение вибрации. Пирацетам ускорил этот процесс, приводя к более быстрому прекращению оборонительной реакции во время вибрационного воздействия.

Представляется интересным, что существует значительная часть контрольных личинок, устойчивых к привыканию на протяжении всего

опыта. Это следует из того, что у большинства контрольных личинок вибрация всегда вызвала сокращение и, кроме того, многие из них никогда не прерывали оборонительную реакцию во время вибрационного воздействия, оставаясь в домике все 10 с во всех 10 предъявлениях. Пирацетам в разы уменьшает эту долю неизменно реагирующих на вибрационный раздражитель личинок.

Из приведенных данных следует, что пирацетам, во-первых, ускоряет существующий у контрольных насекомых процесс привыкания и, во-вторых, влияние препарата проявляется на личинках, у которых в контроле привыкание отсутствует. Механизм влияния ноотропа на этих личинок неизвестен.

Изложенные данные о влиянии пирацетама на привыкание у ручейников свидетельствуют о действии препарата на элементарную форму обучения и памяти. Они согласуются с влиянием препарата на угашение ориентировочно-исследовательской реакции в «открытом поле», рассматриваемое как модель для исследования ноотропных эффектов у грызунов, и на угашение двигательной активности в аналоге «открытого поля» тараканов (см ниже).

Таким образом, экспериментальные данные показывают, что эталонный ноотроп пирацетам ускоряет привыкание к вибрационному раздражителю ручейников, рассматриваемого как модель для изучения фармакологического влияния на элементарную форму обучения и памяти. Следовательно, на этой модели проявляется мнемотропный эффект препарата, ранее установленный у млекопитающих и у одного из видов рыб как представителя низших позвоночных (см. об этом позже). Это показывает перспективность использования данной модели в сравнительных исследованиях влияния ноотропных веществ на высшую нервную деятельность.

Влияние пирацетама на двигательную активность тропических тараканов в аналоге “открытого поля”. Как показано выше, привыкание выражается в уменьшении реакции на повторяющийся или длительно действующий раздражитель, не приводящий к биологически значимым для организма последствиям. Аналогичная динамика наблюдается при угасании ориентировочного рефлекса на новый раздражитель, как это описано И. П. Павловым. Следует отметить, что такой же закономерности подчиняется двигательное поведение при угасании ориентировочно-исследовательской реакции животных, помещенных в новую обстановку. Изучение динамики двигательных реакций в последнем случае проводят с помощью методики “открытого поля”. Методика впервые была применена в опытах с грызунами (Hall, 1934), но очевидно, что нет принципиальных возражений для применения соответствующей идеи в целях исследования динамики двигательной активности и у других животных. Аналог “открытого поля” широко использован для анализа

спонтанной двигательной активности у беспозвоночных (Тушмалова, 1986). Методика используется также в опытах на рыбах, в том числе с применением психотропных препаратов (Лебедева, Головкина, Михалева, Ашмарин, 1988).

Для сравнительно-физиологических исследований нарушения и нейротропной коррекции поведения животных существенно, что двигательное поведение в «открытом поле» может изучаться в условиях экстремальных стрессогенных воздействий. Учитывая это, для означенных исследований был выбран тропический пепельно-серый таракан *Nauphoeta cinerea* Oliv.

Работа выполнена на 164 взрослых самцах из многолетней лабораторной культуры кафедры энтомологии МГУ. Опыты проведены в стеклянном кристаллизаторе диаметром 20.4 см, стенки которого смазывали вазелином, препятствующим перемещению по ним. Кристаллизатор устанавливали на бумажный круг, разделенный концентрическими кругами и радиусами на 28 частей.

За 1-9 дней до опыта тараканов не поили, а кормили только сухим кормом. В каждый опыт бралось по 3-4 пары (контрольных и опытных) тараканов. Насекомых взвешивали и сажали в стеклянные банки, в которых находились чашечки, содержащие обильно смоченную раствором вату. Контрольный раствор состоял из 5 мл воды и 0.5 г меда, в опытный добавляли 5 мг пираретама. Дозу пираретама вычисляли по количеству выпитой через час жидкости. В зависимости от дозы выпитого пираретама (до 100, 200 и 400 мг/кг) тараканов разделили на три группы, в которые попали 27, 35 и 20 насекомых соответственно; три контрольные группы составили тараканы, которые по количеству выпитой воды соответствовали опытным насекомым.

Для наблюдений тараканов поодиночке помещали в пластиковой чашке диаметром 40 мм с черной крышкой в центр кристаллизатора. Через 1 мин крышку снимали, кристаллизатор накрывали стеклом и

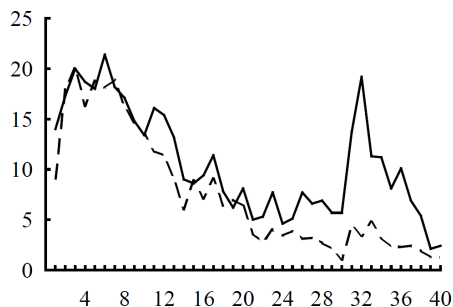


Рис. 12.4. Влияние пираретама на двигательную активность тараканов до и после включения света на 31-й мин (по: Иноземцев, Целкова, Бернуй, Жужиков, Тушмалова, 1998).

По оси абсцисс — время (мин), по оси ординат — число посещенных участков. Опытные насекомые — пунктирная линия, контрольные — сплошная.

Динамика двигательной активности тараканов при помещении в кристаллизатор и при экстренном воздействии света подчиняется одинаковым закономерностям. Пираретам ускорил угашение двигательной активности в обоих случаях.

поминутно регистрировали число пересеченных линий. В течение 30 мин за поведением таракана наблюдали при комнатной температуре и дневном освещении, а на 31-ой мин включали электрическую лампу (освещенность дна кристаллизатора равнялась 450 лк) и продолжали наблюдение в течение 10 мин.

В первые 3 мин двигательная активность возрастала, а затем волнообразно начала уменьшаться (рис. 12.4). Отметим, что на фоне общего уменьшения двигательной активности наблюдались локальные волны увеличенной активности, описанные ранее в опытах с грызунами в “открытом поле” (Whimbey, Denenberg, 1967; Маркель, 1981). Действие света на 31-й мин вызвало, как и в начале опыта, торможение двигательной активности (замирание), а затем — ее резкое статистически значимое увеличение. После этого двигательная активность начала уменьшаться.

Действие пираретама в первых двух из упомянутых выше дозах не привело к статистически значимым относительно контроля изменениям поведения. В отличие от этого на фоне пираретама в дозе 200-400 мг/кг происходило более быстрое (статистически значимое с 22-ой мин) угашение двигательной активности. Влияние препарата сказалось также на локомоции, вызываемой действием света. На самом деле, у контрольных тараканов включение лампы привело к ее резкому увеличению ($p < 0.01$), а у опытных увеличение было недостоверным. Двигательная активность у них вплоть до 6-й мин после действия света была достоверно ниже, чем у контрольных тараканов. Пираретам, таким образом, предотвратил резкий рост передвижений по кристаллизатору в ответ на экстренное включение света. В то же время он статистически значимо не повлиял на период замирания в этих условиях.

Выполненное исследование показывает, что поведение тараканов при помещении в кристаллизатор и при экстренном воздействии света подчиняется одинаковым закономерностям. Они заключаются в том, что сначала наблюдается замирание, а после нее — резкое увеличение локомоции. Это подтверждает, что двигательная активность тараканов в кристаллизаторе, рассматриваемом как аналог “открытого поля”, есть реакция на совокупность новых раздражителей (освещение, тактильные раздражители и т. д.), начинающих, подобно внезапному увеличению освещения на 31-й мин, экстренно действовать при помещении тараканов в незнакомую обстановку. Последующее постепенное угашение двигательной активности в начале опыта и после включения света также имело общие черты, что подчеркивает общую природу рассматриваемого поведения.

Такую же динамику мы наблюдали выше у ручейников в процессе привыкания к вибрационному воздействию. Это позволяет заключить, что новая среда может рассматриваться как совокупность раздражителей, которые начинают действовать в момент помещения в нее животного и

относительно которых происходит указанное угасание. Это составляет основу для единого понимания угашения ориентировочного рефлекса на дискретный раздражитель и угашения ориентировочно-исследовательской реакции в “открытом поле”.

Более быстрое уменьшение двигательной активности у грызунов в “открытом поле” на фоне пиретама интерпретировано как проявление его положительного влияния на обучение и память (Platel, Porsolt, 1982; Островская, Гудашева, 1991). Как уже отмечено выше, привыкание у беспозвоночных и угашение ориентировочно-исследовательской реакции у грызунов рассматривается как проявление памяти. В свете этих данных положительное влияние пиретама на угашение двигательной активности у тараканов на заключительной стадии следует также рассматривать как проявление мнемотропной функции данного препарата.

Выше отмечалось, что внезапное изменение в среде эволюционно связано с активацией двигательных реакций и возникновением эмоций, что отражает адаптивные процессы, связанные с мобилизацией физических возможностей организма в ситуациях, угрожающих его целостности, и поиск нового решения в изменившихся условиях, когда старое перестает быть эффективным. При этом чрезмерное эмоциональное возбуждение дезорганизует поведение. Пиретам обладает стресспротекторными свойствами, обеспечивающими уменьшение последствий стрессогенных воздействий на человека в условиях психологического стресса, на крыс при функциональных нарушениях реакции избегания, на ручейников при поломке домика, как это мы видели в предыдущих разделах данной работы. Предотвращение резкого роста двигательной активности у тараканов при внезапном освещении, наблюдаемое в данном опыте, отражает проявление этого же свойства пиретама.

Влияние нейротропных средств на поведение рыб

Действие пиретама на поведение золотых рыбок Carassius auratus в “открытом поле”. Работа выполнена на рыбах в возрасте около 1 месяца, размером 1.0-1.5 см. Рыбы были взяты из лабораторной культуры и перед наблюдением содержались в течение 72 ч в аквариумах, в воде, содержащей 100 мг/л пиретама, или в чистой воде, заменяемых ежедневно. Установка для наблюдений представляла собой кольцевой коридор из белого пластика, заполненный водой. Внешний диаметр коридора - 9.0 см при ширине 2.0 и высоте стенок 1.5 см.

Наблюдения показали, что рыбы двигались вдоль коридора и периодически поворачивали, сменяя направление движения на противоположное. Относительно длинные поступательные пробеги при этом чередовались с возвращениями в только что пройденные сегменты. Поведение рыб при поступательном движении и во время возвратов отличается: в первом случае рыбы двигаются параллельно стенке, а во втором поворачиваются головой к стенке, касаются ее, останавливаются,

меняют направление движения в пределах одного сегмента. Это согласуется с результатами, полученными в опытах, в которых указанные элементы траектории определяются как смещения и обследования (Непомнящих, Гремячих, 1993).

Скорость движения у контрольных рыб (число сегментов, пройденных рыбой в каждом из 5-минутных периодов) уменьшалась в первом и втором периодах; в дальнейшем наблюдалась лишь незначительная тенденция к ее снижению (рис. 12.5). У опытных рыб в первых двух периодах отмечалось такое же падение, однако оно продолжалось по 4-й период до величины, значительно меньшей, чем у рыб в контроле.

Одновременно со скоростью регистрировали отношение числа поворотов в сегментах к числу их посещений рыбой, то есть относительную частоту поворотов. Экспериментальные данные показывают, что по мере уменьшения первого показателя увеличивалась частота поворотов. На фоне пирецетама это увеличение продолжается дольше и достигает большего уровня (рис. 12.5). Сравнение представленных результатов показывает, что они в контроле и в опыте связаны: пока в первые два периода скорость движения контрольных и опытных рыб не отличались, была равной и частота поворотов; большему увеличению частоты поворотов под действием пирецетама в последующие периоды соответствует и более значительное снижение скорости.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют, что один показатель двигательной активности рыб (число пройденных в единицу времени сегментов) по ходу опыта уменьшается, а другой (частота поворотов), наоборот, возрастает, причем оба эти процесса более выражены на фоне пирецетама. Согласно наиболее распространенной точке зрения двигательная активность в «открытом поле» связана с двумя

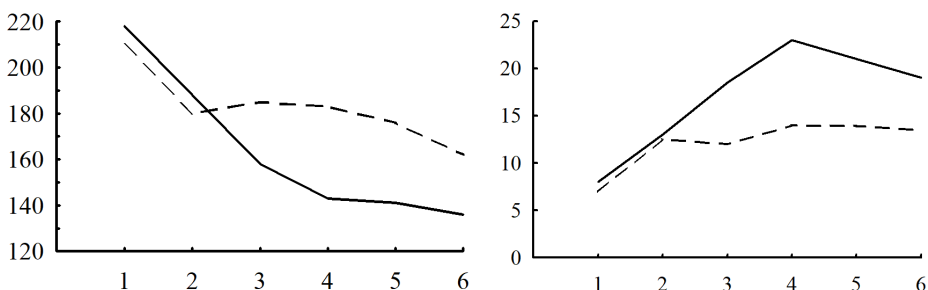


Рис. 12.5. Изменения поведения рыб в открытом поле под воздействием пирецетама (по: Иноземцев, Непомнящих, Гремячих, 2005).

Слева — число пройденных сегментов. Справа — частота поворотов в сегментах, % к числу их посещений. Абсцисса — 5-минутные периоды эксперимента. Пунктирная линия — контроль; сплошная линия — опыт

Число пройденных в единицу времени сегментов по ходу опыта уменьшается, а частота поворотов, наоборот, возрастает; оба эти процесса более выражены на фоне пирецетама.

мотивациями: страха и исследования (Whimbey, Denenberg, 1967; Маркель, 1981). Эти реакции, обусловленные указанными конкурирующими мотивациями, смещены во времени. В начале двигательная активность связана со страхом, уменьшаясь по ходу тестирования. Позже ей на смену приходит исследовательская реакция.

В свете этих положений можно считать, что уменьшение по ходу опыта числа пройденных сегментов указывает на уменьшение страха. Большая выраженность этого процесса на фоне пиретама свидетельствует о его стресспротекторном влиянии. Указанное толкование согласуется с ранее описанными данными, которые показали, что пиретам повышает устойчивость к стрессогенным воздействиям у крыс и ручейников. Отметим, что пиретам не влиял на поведение рыб в первые два периода тестирования и его действие сказалось только начиная с третьего периода. Напомним, что у крыс, тараканов и ручейников пиретам также устранял последствия стрессогенной процедуры не сразу после нее, а спустя некоторое время. Такая же закономерность отмечена при действии пептида дельта-сна на стрессируемых рыб (см. ниже). Обнаруженное сходство в результатах, полученных в опытах на животных различных групп, указывает, по-видимому, на некоторую существенную характеристику механизма стрессогенного воздействия на поведение и его нейротропной регуляции.

Возрастание двигательной активности, выражаемое частотой поворотов, может, в соответствии с предположением о двухфакторной природе локомоторных реакций в «открытом поле», рассматриваться как усиление исследовательской активности на фоне ослабления страха. Возможность такой интерпретации подтверждается несколькими соображениями. Выше отмечалось, что при поворотах тело рыбы ориентировано головой к стенке коридора, а голова касается ее. Вместо равномерного поступательного движения вдоль всего коридора имеет место концентрация активности на определенном участке. В научной литературе имеются многочисленные указания на то, что уменьшение длины поступательных прямолинейных смещений и увеличение частоты поворотов у различных организмов связано с исследованием ограниченных участков, значимость которых возрастает по той или иной причине. В частности установлено, что повороты тилипий учащаются в присутствии визуального ориентира, вокруг которого концентрируется указанное поведение (Непомнящих, Гремячих, 1993).

Большая выраженность данного поведения на фоне пиретама указывает на то, что этот препарат усиливает исследовательскую активность. Это согласуется с другими фактами, полученными в работе. Под воздействием пиретама серии поворотов разделены менее длинными участками поступательного движения. На фоне пиретама также меньше длина обследований, то есть, указанная активность

сосредоточена на меньшем отрезке стенки. Эти данные согласуются с изложенными ранее результатами, в соответствии с которыми пирарцетам снижает интенсивность передвижения между участками дна и увеличивает интенсивность обследования строительного материала у личинок водных насекомых ручейников при восстановлении домика (см. табл. 12.1).

Как видно из приведенного объяснения, полученные результаты хорошо согласуются с представлениями о двухфакторной природе поведения в «открытом поле». Но следует, по-видимому, признать, что оно не учитывает всех особенностей этого поведения и всего спектра ноотропной активности пирарцетама. Поведение в «открытом поле» может рассматриваться с точки зрения привыкания или негативного обучения (Thorpe, 1965), поскольку происходит угашение реакции на новую среду по мере ее оценки как биологически незначимой. Это существенно для использования указанной модели в исследовании влияния пирарцетама, поскольку основное его свойство составляет именно действие на обучение и память. С учетом сказанного наблюдаемое в опытах более быстрое уменьшение числа пройденных сегментов под действием пирарцетама указывает на его влияние на память в условиях этой модели и подтверждает возможность ее использования для сравнительного изучения ноотропных эффектов у животных различного уровня филогенеза.

Влияние пирарцетама на память составляет неотъемлемую характеристику ноотропов и показано в опытах неоднократно. Отмечен также стресспротекторный эффект пирарцетама в экспериментальных исследованиях (см. выше). Положительное влияние пирарцетама на исследовательскую активность ранее не было показано. Более того, говорится о более быстром ее угашении у мышей на фоне пирарцетама (Platel, Porsolt, 1982).

Заметим, что вывод авторов сделан на основе традиционного измерения двигательной активности числом пересеченных секторов арены, которая по ходу опыта уменьшалась. Однако, оценка горизонтальной двигательной активности и ее соотношения со страхом и исследовательским поведением неоднозначна. Кроме того, каждый из факторов гипотезы, объясняющей рассматриваемое поведение, обуславливает, очевидно, свою долю в нем, причем с противоположным знаком, и по одной результирующей кривой, описывающей двигательную активность, трудно судить о каждом из соответствующих процессов. В опытах, интерпретируемых в терминах двухфакторной гипотезы, увеличение исследовательской активности отражено лишь второй волной локомоции на фоне ее общего уменьшения. Однако Р. Хайнд, изучая реакции удаления и приближения зябликов к чучелу совы, представил их двумя кривыми, одна из которых убывала, а другая возрастала. В то же время общее число передвижений птиц только уменьшалось, не отражая в явном виде роста второй кривой.

В этой связи существенно, что в наших опытах помимо числа пересеченных сегментов использована еще одна мера — частота поворотов (рис. 12.5). Указанная мера, как показано выше, приурочена к небольшим участкам, связана с их исследованием и растет по ходу опыта. Как уже отмечалось, этот рост исследовательского поведения двухфакторная гипотеза связывает с уменьшением страха, вызываемого незнакомой обстановкой. Понимание возрастания исследовательского поведения отдельных участков по ходу опыта может быть расширено на основе проведенного Р. Хайндом анализа причин меньшего исследования незнакомого предмета в незнакомой ситуации. В качестве таковых названо исследование других аспектов среды, а также то, что предмет кажется менее незнакомым из-за отсутствия знакомого фона. По-видимому, существенна также и гетерогенность исследовательского поведения, поскольку исследование среды, связанное с оборонительной мотивацией, угасает по мере выяснения отсутствия аверсивных раздражителей, а ее другие компоненты (например, связанные с поиском пищи или с исследованием некоторых обнаруженных особенностей среды) возрастают.

Следовательно, рассмотренные данные позволяют сделать вывод о положительном влиянии пирецетама на исследовательскую активность в наших опытах. Учитывая адаптивный характер исследовательского поведения, можно заключить, что наше утверждение о влиянии на него пирецетама более, чем противоположное утверждение, согласуется с общепринятым представлением о положительном влиянии ноотропов на высшую нервную деятельность.

Таким образом, полученные результаты указывают на проявление мнемотропного и стресспротекторного влияния пирецетама на поведение рыб в «открытом поле», а также на увеличение на его фоне исследовательской активности. Указанные данные о комплексном влиянии пирецетама согласуются с результатами, полученными на других животных. Стрессогенная процедура сбоя вызывала у крыс, как показано выше, хаотические движения и нарушала воспроизведение ранее выработанной реакции избегания. Пирецетам устранял оба последствия указанного воздействия, уменьшая двигательную активность и увеличивая число реакций избегания. Стрессогенное воздействие на ручейников в виде поломки их домиков также приводит к хаотическим движениям. Препарат снижал скорость передвижения, не связанную с выбором строительного материала, увеличивал интенсивность его обследования и ускорял постройку необходимого для нормальной жизнедеятельности ручейников домика. У тараканов на фоне пирецетама мы наблюдали более быстрое угашение двигательной активности, отражающее его влияние на память, и меньшее увеличение двигательной активности при внезапном включении света, отражающее проявление его стресспротекторной функции.

Теоретической основой для влияния ноотропов как на память, так и на последствия стрессогенных воздействий у высших животных служит, как мы видели в главе 8, существующие двусторонние отношения между указанными процессами. Очевидно, что рассматриваемая связь между эмоциональным состоянием и поведением животных возникла в эволюции. Излагаемые здесь экспериментальные данные, полученные на высших беспозвоночных и низших позвоночных, отражают проявление этой связи на соответствующем уровне филогенеза.

Влияние пептида дельта-сна на реакции избегания и поведение рыб при экстренном изменении среды обитания. Помимо рассмотренной выше методики “открытого поля” в психофармакологических исследованиях на рыбах используется, хотя и редко, также выработка условных рефлексов. Так, показано положительное влияние эталонного ноотропного препарата пирацетама на формирование реакции избегания у золотых рыбок (Bryant, Petty, Byrne, 1973). В последнее время на рыбах проводятся исследования влияния регуляторных пептидов на высшую нервную деятельность, получивших широкое распространение в опытах на высших животных (Ашмарин, 1986). Установлено, что нейропептид АКТГ₄₋₇-Про-Гли-Про улучшает выработку условной реакции избегания у молоди атлантического лосося (Витвицкая, Бикбулатова, Никоноров, Кругликов, 1987). С методической точки зрения это представляет еще и тот интерес, что психотропные вещества могут быть использованы в виде водного раствора, служащего средой обитания, что обеспечивает большое удобство. Отметим также, что исторически сложилось так, что рыбы стали одним из объектов, с которых в Павловских лабораториях начались сравнительно-физиологические исследования высшей нервной деятельности (Фролов, 1926).

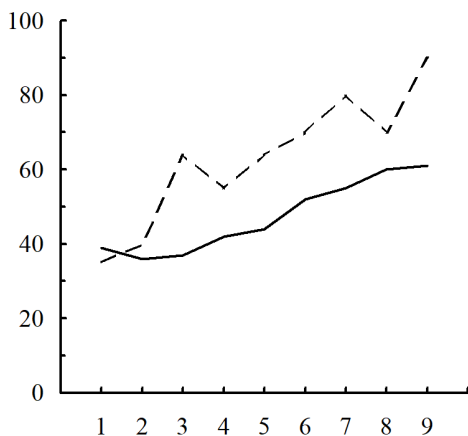


Рис. 12.6. Влияние пептида дельта-сна на формирование реакции избегания у карасей (по: Иноземцев, Марусов, Абросимов, 1991). По оси абсцисс — № опыта; по оси ординат — число реакций избегания (% от числа предъявлений). Сплошная линия — контроль, пунктирная — пептид. Обучение на фоне пептида, начиная с третьих суток, было более эффективным, чем у контрольных рыб

Изучение влияния пептида дельта-сна выполнено на 11 серебряных карасях *Carassius auratus* (L=4-6 см). Было проведено 9 опытов по 15 предъявлений. Ежедневно за 1 ч до выработки реакции избегания рыбам опытной группы внутривентриально вводили водный раствор пептида дельта-сна (250 мкг/кг) в объеме 0.1 мл. Контрольным рыбам вводили дистиллированную воду. У рыб исследовано влияние пептида дельта-сна на двигательную активность в “открытом поле” — аквариуме с площадью дна 50x50 см, расчерченном на 9 квадратов. Подсчитывали пересечение разделительных линий в течение 2-3-й и 5-6-й мин после помещения рыб в установку и после кратковременной обсушки в этом же аквариуме.

Опыты показали, что обучение на фоне пептида дельта-сна, начиная с третьих суток, было более эффективным, чем у контрольных рыб (рис. 12.6). Стрессирование рыб в “открытом поле” показали, что связанное с процедурой взятия в руки, инъекции и помещения в аквариум, вызывает двухфазный ответ: первоначальное глубокое угнетение двигательной активности (затаивание) и последующие резкие хаотические броски. Такой же двухфазный ответ, хотя и в менее яркой форме, регистрируется после стрессирующего воздействия обсушки. Пептид не повлиял на поведение в 1-й фазе, и торможение двигательной активности у опытных рыб было таким же глубоким, как и у контрольных. Но хаотическая двигательная активность во 2-й фазе была уменьшена.

Следовательно, пептид дельта-сна способен нормализовать неблагоприятные поведенческие последствия, вызываемые используемой процедурой (взятие в руки, инъекция, обсушка). Приведенные данные согласуются с результатами о седативном (противострессовом) влиянии пептида дельта-сна на поведение в “открытом поле” толстолобиков (Лебедева, Головкина, Михалева, Ашмарин, 1988).

Отметим, что наблюдаемая в данных опытах двухфазная реакция на стрессогенное воздействие и фармакологическое влияние на нее не носит частный характер, поскольку не ограничивается данным видом животных и данным типом психотропных препаратов. Как было показано ранее, у ручейников и тараканов также наблюдалась двухфазная реакция на стрессогенное воздействие (в виде поломки домиков и внезапного включения света), выражающаяся в замирании и последующем резком увеличении двигательной активности. Используемое в указанных опытах психотропное средство пираретам также не влияло на первую фазу, но снижало уровень локомоции во второй фазе.

Таким образом, у животных трех различных уровней филогенеза существует однонаправленность реакций на экстремальные воздействия и однонаправленность психотропных влияний на эти реакции. Это может говорить об общих эволюционных закономерностях в развитии реакций на неожиданные возмущающие раздражители и в механизмах их регуляции, составляющих точку приложения для различных психотропных

средств. Совокупность полученных данных показывает эффективность предложенной методики для исследования процесса формирования инструментальной оборонительной реакции у рыб на экологически адекватном подкреплении и применения ее для сравнительно-физиологического изучения влияния нейрорепрессивных препаратов на поведение рыб.

Резюме

Совокупность полученных в данной главе фактов показывает, что различные экстремальные воздействия на высших беспозвоночных и низших позвоночных вызывает однотипный ответ: первоначальную пассивно-оборонительную реакцию и последующее резкое увеличение локомоции. Нейрорепрессивное влияние на этот ответ также имеет однонаправленный характер: пираретам и пептид дельта-сна не влияют на продолжительность первой фазы, но уменьшают двигательную активность во второй. Проявление на низших животных мнемоторных и стресспротекторных свойств пираретама, характерных для млекопитающих, делает перспективным применение в сравнительных психофармакологических исследованиях, помимо условных рефлексов, двигательной активности в стрессогенных условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для инструментальных условных оборонительных реакций характерны черты и общие с классическими условными рефлексам, и отличные от них. Для формирования и тех, и других реакций на начальном этапе необходимо следование безусловного раздражителя за условным; и в том, и в другом случае эта процедура придаёт сигнальное значение индифферентному раздражителю. В силу этого в обоих случаях ранее индифферентный раздражитель начинает вызывать условную реакцию. Однако далее начинается радикальное отличие. В классическом условном рефлексе применение безусловного раздражителя (пищи или кислоты) за реакцией методически выполняет адаптивную функцию и рассматривается как подкрепление. Напротив, следование безусловного раздражителя (тока или кислоты) за инструментальной реакцией вместо её выработки приводит к срыву высшей нервной деятельности, как это произошло в опытах В. П. Протопопова. Это означает, что рассматривать в качестве подкрепления безусловный раздражитель в той же мере, что и при формировании классического рефлекса, нельзя.

Эта специфика подкрепления приводит и к другим особенностям инструментальных условных оборонительных рефлексов (реакций избегания). В частности, приёмы, разработанные для функциональных нарушений классических условных рефлексов, невозможно применить для функциональных нарушений реакций избегания.

Анализ природы подкрепления в инструментальных условных оборонительных рефлексах позволил нам предложить новую экспериментальную модель обратимого функционального нарушения обучения и памяти — “сбой реакции избегания”. Модель основана на экстренном кратковременном действии электрического тока, примененного вопреки сложившимся в процессе обучения однозначным причинно-следственным отношениям между раздражителями, реакцией и ее следствиями. Указанное экстренное изменение в условиях опыта создает прагматическую неопределенность, вызывает рост эмоциональной напряженности, возрастание генерализованной двигательной активности, усиление вегетативных реакций и нарушает ранее выработанный навык. Данное функциональное нарушение обусловлено именно нарушением однозначных причинно-следственных отношений в среде, а не действием тока как физического фактора. Применение процедуры сбоя при непрочной реакции избегания, когда причинно-следственные отношения в экспериментальной среде еще недостаточно отражены системой условных связей, выработанных у животных, не вызывает нарушения выработанной реакции. Следовательно, суть модели определяется несовпадением, по И. П. Павлову, заготовленного мозгом внутреннего стереотипа (устойчивой системы нервных процессов) с изменившимся внешним, или,

в соответствии с концепцией П. К. Анохина, рассогласованием в акцепторе результатов действия.

Полученные данные указывают на перспективность разработки данной модели, поскольку эмоциональный стресс у человека, ради исследования которого, в конечном счете, и создаются экспериментальные модели, развивается не столько вследствие физических воздействий как таковых, сколько из-за их информационного, сигнального значения, соотношенного с жизненными потребностями (Анохин, 1968; Вальдман, 1979; Симонов, 1981 и др.). Модель оказалась успешной для анализа механизма действия психотропных препаратов, относящихся к различным классам.

Как следует из представлений Павловской школы, возникновение генерализованной двигательной активности в виде межсигнальных реакций и эмоциональной напряженности при функциональных нарушениях (например, при нарушении динамического стереотипа) отражает возврат к ранней стадии формирования условного рефлекса – стадии генерализации, рассматриваемой также как эмоциональная стадия (Симонов, 1981). По мере упрочения условного рефлекса число межсигнальных реакций уменьшается. Одновременно уменьшается эмоциональное напряжение.

С общебиологической точки зрения формирование условного рефлекса отражает историю становления в эволюции приспособительного поведения (Орбели, 1949). В этом смысле возобновление генерализованной двигательной активности при функциональных нарушениях ранее выработанного условного рефлекса может рассматриваться как возврат к эволюционно более древнему реагированию в ответ на изменения в окружающей среде. Это предполагает существование общебиологических корней указанной активности, возникающей при экстренных изменениях среды у животных различных уровней филогенеза.

Последнее послужило методологической основой для исследования генерализованной двигательной активности в указанных условиях и влияния на неё нейротропных веществ. Было обнаружено, что повреждение домиков у личинок водных насекомых ручейников и помещение их в новую обстановку вызывало (после периода замирания) высокую беспорядочную двигательную активность, не приводящую к восстановлению домика. На фоне пирацетама количество хаотичных перемещений уменьшилось, а число действий, связанных непосредственно со строительством домика, увеличилось, что привело к более быстрому его восстановлению. У рыб экстремальные воздействия в виде взятия их в руки, инъекции, обсушки и помещения в новый аквариум также приводили, после затаивания, к хаотическим резким движениям. Пептид дельта-сна уменьшал количество резких бросков, которые замещались умеренным плаванием. Интересно, что пептид уменьшает двигательную активность и у инфузорий (Иноземцев, Лебедева, Головкина, Тушмалова, 1996). Помещение рыб и тараканов в

незнакомую обстановку само по себе, без дополнительных стрессогенных воздействий, также вызывает высокую двигательную активность. На фоне пиретама происходит более быстрое ее угашение. Эти результаты об угасании двигательной активности в “открытом поле” у рыб и насекомых и влиянии на этот процесс пиретама согласуются с данными, полученными в опытах над мышами и крысами (Островская, Гудашева, 1991; Platel, Porsolt, 1982). Включение света после угашения двигательной активности приводит к ее резкому увеличению у насекомых. Пиретам существенно уменьшает последствия указанного стрессогенного воздействия света.

Отмеченная однотипность реакций на различные экстремальные воздействия и однонаправленность нейротропных влияний на эти реакции у животных различных уровней филогенеза говорит о наличии общих закономерностей в реагировании на стрессогенные воздействия и во влиянии на него психофармакологических средств. Это ставит вопрос о биологических истоках нарушений высшей нервной деятельности и ее коррекции, в том числе нейротропной.

В настоящее время считается общепринятым, в соответствии с учением К. Бернара и В. Кеннона о постоянстве внутренней среды и гомеостазисе, что отклонение существенных для жизнедеятельности показателей (температуры тела, рН крови и т. д.) за сформировавшиеся в процессе длительного филогенетического развития пределы является причиной различных защитных реакций организма, направленных на устранение последствий возмущающего воздействия. Это является древней универсальной закономерностью, лежащей в основе регуляции физиологических процессов у всех животных. Кроме того, из принципа Ле Шателье следует, что возмущающее воздействие на физико-химическую систему приводит к возникновению процесса, уменьшающего последствия данного воздействия. Все процессы управления в технических системах основаны на использовании рассогласования и обратной связи.

Можно допустить, что процессы, развивающиеся при нарушении установившихся в индивидуальном опыте животных функциональных отношений, служат частной формой проявления этой универсальной закономерности, сложившейся в эволюции, что позволяет рассматривать нарушение и нейропсихотропную коррекцию высших функций человека и животных (обучения и памяти) в указанном общем контексте.

Внезапные изменения в среде вызывают у животных активацию многих систем организма, направленную на мобилизацию его защитных возможностей: секрецию адреналина, поступление сахара в кровь, повышение артериального давления и т. п. Одновременно наблюдается возникновение эмоций и повышение двигательной активности (Кеннон, 1927).

С момента создания учения о гомеостазе отмечалось, что он является продуктом естественного отбора (Cannon, 1932). Эмоциональное возбуждение и повышенная двигательная активность также возникли

и развились в борьбе за существование в течение длительного периода расового опыта в качестве полезного приспособления. Неоднократно отмечалось, что у животных и человека существуют общие ощущения и эмоциональные выражения. Так, И. М. Сеченов писал, что ощущения отражаются на лице не только человека, но и животных. Г. Спенсер еще до того, как Ч. Дарвин установил общее эволюционное начало эмоциональных выражений у человека и животных, ставил проблему выражения эмоций в эволюционном плане. Данным вопросом интересовался также Ч. Шеррингтон: *«Эмоции владеют нами с самого начала жизни на Земле. При возрастающей интенсивности эмоции становятся повелительным символом к сильному движению»* (Sherrington, 1906, p. 265). Примером общих ощущений у человека и животных, проявляющихся внезапно при тех или иных критических обстоятельствах, служат боль, страх и ярость. Ч. Дарвин писал, что боль возбуждает и возбуждала всех животных на протяжении бесконечного ряда поколений, делая их более сильными и увертливыми в избегании опасности.

В. Кеннон также особо подчеркивал динамогенное действие эмоционального возбуждения, отмечая, что изменения, происходящие при эмоциональном смятении и отражающие изменения гомеостаза, могут быть объяснены как подготовка к сильному мышечному напряжению. Борьба за существование, по его мнению, — это в значительной степени нервная и мышечная борьба. Организм, который успешнее приспосабливается к среде, имеет преимущество перед своими менее удачливыми противниками.

Анализ процитированных выше работ показывает, что реакции на внезапные изменения появились в эволюции в качестве полезного приспособления в ходе борьбы за существование и направлены на мобилизацию всех средств нападения и защиты в ситуациях, угрожающих целостности организма. Указанная активация защитных резервов организма сопровождается возникновением эмоций и увеличением генерализованной двигательной активности. Очевидно, что эти реакции направлены на обеспечение физического выживания организма. Последнее может достигаться и не целенаправленными действиями. Так, хаотические движения рыбы, выброшенной на берег, могут способствовать тому, что она попадет в реку.

Сформировавшийся в эволюции механизм, рассчитанный на экстраординарные физические нагрузки, необходимые для решения проблемы физического выживания, запускается и при нарушениях установившихся в индивидуальном опыте животных функциональных отношений (примером которых служит изменение динамического стереотипа и сбой реакции избегания), хотя эти реакции несоразмерны ситуации, не угрожающей жизни. Эмоциональное напряжение и хаотические двигательные реакции, которые возникают при этом, отнюдь

не способствуют адекватному поведению, в отличие от описанного выше. Наоборот, чрезмерное эмоциональное напряжение дезорганизует работу мозга. При этом сложившийся в эволюции механизм принципиально решает ту же задачу адаптации, поскольку эмоции обеспечивают поиск новых путей решения в изменившейся обстановке, когда старые перестают быть эффективными.

Очевидно, что в поисках общих эволюционных корней выражения эмоциональных состояний у человека и животных нельзя остановиться на позвоночных. Л. А. Орбели считал, что процесс эволюции идет не путем окончательного уничтожения старых функциональных отношений, а путем заслонения их новыми. Следовательно, любая реакция, в том числе эмоциональная, в ответ на различные внешние воздействия должна иметь свои эволюционные истоки. Однако, хотя это теоретическое положение, равно как и рассмотренные выше, не накладывает никаких ограничений на момент возникновения эмоциональных выражений в эволюции, более привычным является отнесение указанных понятий к высшим животным. Вопрос об их отнесении к более низко организованным животным, в том числе к беспозвоночным, составляет самостоятельную проблему.

Отметим, что аналогичный вопрос о правомочности подобного перенесения понятий вставал в истории высшей нервной деятельности неоднократно (напр., относительно условного рефлекса, ориентировочного рефлекса, памяти) и решался он различным образом. Так, при рассмотрении вопроса об отнесении к условным рефлексам реакций низших животных, которые внешне напоминают таковые у высших животных, но не отвечают критериям, принятым на основе опытов с последними, Э. А. Асратян (1963) ввел понятие “родственные явления”. Это может служить парадигмой для решения вопроса о филогенезе эмоционального возбуждения и считать описанное ранее повышение двигательной активности при внезапном изменении среды у беспозвоночных как явление, “родственное” эмоциональному возбуждению. Очевидно, что сказанное относится и к такому эмоциональному проявлению, как тревожность, связанному с реакцией на неблагоприятные воздействия, на сигналы опасности и т. д. В этом отношении показательно, что феромон тревоги, вызывающий защитные реакции у рыб, в частности в виде повышения двигательной активности и уплывания из опасного места (Малюкина, Касумян, Марусов, Пашенко, 1977), увеличивает двигательную активность и у инфузорий. С другой стороны, пептид дельта-сна, обладающий стресспротекторными свойствами, уменьшает двигательную активность как у рыб, так и у инфузорий (Иноземцев, Лебедева, Головкина, Тушмалова, 1996). Аналогичное влияние химических веществ на двигательную активность у этих эволюционно далеких видов иллюстрирует возможность возникновения явлений, родственных тревожности, на ранних этапах эволюции.

Таким образом, проведенный выше анализ теоретических положений, высказанных различными учеными, и экспериментальных данных, полученных на животных различных уровней филогенеза, приводит к выводу о том, что двигательная активность и эмоциональное возбуждение (тревожность) как реакция на внезапное изменение среды (рассогласование) возникли глубоко в эволюции и составляют фундаментальное свойство живых организмов, обеспечивающее мобилизацию энергетических ресурсов в ситуациях, угрожающих целостности организма. При этом отклонение от нормального функционирования при экстремальных воздействиях вызывает упомянутую активацию независимо от своей природы, своего специфического конкретного выражения.

Понятия рассогласования и неспецифичности играют важную роль в объяснении регуляции жизненных процессов в норме и патологии. Известна концепция И. П. Павлова (1951) о несовпадении сформировавшегося в процессе выработки системы условных рефлексов внутреннего стереотипа с изменившимся внешним, что составило, как отмечал П. В. Симонов, идейный источник концепции П. К. Анохина (1968) о биологической теории эмоций и его собственной информационной теории эмоций (Симонов, 1983). Основное в концепции Г. Селье о стрессе состоит в утверждении, что стресс представляет собой состояние неспецифического напряжения в живой материи и в установлении синдрома ответа на повреждение как таковое (Selye, 1936; Селье, 1960). В указанной концепции нашли органичное объединение неспецифичность нарушения (“повреждение как таковое”) и неспецифичность реакции на него (“неспецифическое напряжение”).

Роль неспецифичности в эффектах фармакологических веществ на нарушения психической деятельности с разных сторон рассматривается также и в психофармакологии. Так Г. Я. Авруцкий и А. А. Недува (1988) отмечают, что все психотропные средства прежде всего нормализуют эмоциональную сферу, а вслед за этим — остальную симптоматику. В соответствии с их мнением всем психотропным средствам присуще общее антипсихотическое действие, под которым понимается глобальное, недифференцированное, общее редуцирующее влияние на психоз. Представления о неспецифическом начале психотропных препаратов развивают также и другие авторы (Незнамов, 1990; Каркищенко, 1993 и др.).

В соответствии с изложенным выше, рассогласование является самым общим, неспецифическим началом любого нарушения и одновременно — отправной точкой неспецифических защитных мобилизующих реакций, противодействующих возмущающему воздействию. Рассмотренное выше неспецифическое начало психофармакологических препаратов связано, по-видимому, с их действием на указанные механизмы мобилизации защитных реакций, сложившиеся в эволюции животных.

В заключение кажется уместным отметить следующее. Вся история науки свидетельствует о плодотворности исторического подхода и синтеза различных наук. Сила первого подхода определяется тем, что анализ процесса становления данной функции позволяет вскрыть такие механизмы, понимание которых в сформированной функции затруднено. Сила второго заключена в возможности привлечения к анализу одного и того же явления понятийного аппарата различных наук, что увеличивает возможности познания данного явления.

При создании науки о высшей нервной деятельности одновременно развивались патопсихология, психофармакология и сравнительная физиология. Длительную историю имеет также и сравнительная патофизиология (Мечников, 1917). Развитие этих дисциплин привело к накоплению чрезвычайно большого фактического материала. Исследование формирования, нарушения и психофармакологической коррекции таких функций, как обучение и память представляет собой органическую основу для объединения указанных дисциплин и создания нового направления — сравнительной психофармакологии. Известно, что эволюционная физиология как новая наука создана усилиями ученых эволюционистов в нашей стране. Ее основными задачами стали эволюция функций и функциональная эволюция, а приемами исследования — использование сравнительной физиологии, онтогенетического развития, клинического материала и специальных экспериментальных приемов нарушения нормального функционирования органов и тканей. В решение этих задач логично, в силу сказанного выше, вписывается сравнительная психофармакология. Конечным итогом совместных усилий исследователей из смежных дисциплин (сравнительной физиологии, фармакологии и др.) должно стать создание эволюционной психофармакологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авруцкий Г. Я., Недува А. А. Лечение психических больных. М.: Медицина. 1988. 528 с.
- Айрапетянц М. Г. Некоторые итоги и перспективы изучения патогенеза невротозов // Журн. высш. нервн. деят. 1992. Т. 42. № 5. С. 885-889.
- Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М.: Медицина. 1968. 547 с.
- Асратян Э. А. К физиологии подкрепления условного рефлекса// Очерки по высшей нервной деятельности. Ереван. 1977. С. 7-21.
- Асратян Э. А. Условный рефлекс и родственные ему явления// Философские вопросы высшей нервной деятельности и психологии. М. 1963. С. 323-358
- Барабой В. А., Брехман И. И., Голотин В. Г., Кудряшов Ю. Б. Перекисное окисление и стресс. СПб.: Наука, 1992. 148 с.
- Бережной Д.С., Бокиева С.Б., Стволинский С.Л., Федорова Т.Н., Иноземцев А.Н. Влияние карнозина на условную реакцию пассивного избегания в норме и в условиях гипоксии // Вестник Московского университета. Серия 16: Биология. — 2015. — № 3. — С. 3–7.
- Бережной Д.С., Фёдорова Т.Н., Стволинский С.Л., Иноземцев А.Н. Карнозин модулирует окислительный гомеостаз мозга и уровень нейромедиаторов в условиях обучения с положительным и отрицательным подкреплением // Нейрохимия. — 2016. — Т. 33, № 4. — С. 293–300. Буреш Я., Бурешова О., Хьюстон Дж. П. Методики и основные эксперименты по изучению мозга и поведения. М.: Высшая школа, 1991. 399 с.
- Вальдман А. В. Значение идей И. П. Павлова для психофармакологии // Журн. высш. нервн. деят. 1979. Т. 29. № 1. С. 11-22.
- Вальдман А. В. Методологические основы экспериментальной психофармакологии // Методологические вопросы современной фармакологии. М., 1985. С. 13-32.
- Вальдман А. В., Козловская М. М., Медведев О. С. Фармакологическая регуляция эмоционального стресса. М.: Медицина. 1979. 359 с.
- Воронин Л. Г. Лекции по сравнительной физиологии высшей нервной деятельности. М.: МГУ. 1957. 182 с.
- Воронин Л. Г. Эволюция высшей нервной деятельности (очерки). М.: Наука. 1977. 126 с.
- Воронин Л. Г., Гусельников В.И. К филогенезу внутренних механизмов аналитико-синтетической деятельности головного мозга // Журн. высш. нервн. деят. 1963. Т. 13. № 2. С. 193
- Воронина Т. А., Островская Р. У. Методические указания по изучению ноотропной активности фармакологических веществ. // Руководство по экспериментальному (доклиническому) изучению новых фармакологических веществ, Издание второе дополненное / Под ред. Р. У. Хабриева. М: Медицина, 2005. С. 308-320.

Воронина Т.А., Середенин С.Б. Методические указания по изучению транквилизирующего (анксиолитического действия) фармакологических веществ // Руководство по экспериментальному (доклиническому) изучению новых фармакологических веществ, Издание второе дополненное / Под ред. Р. У. Хабриева. М: Медицина, 2005. С. 253-263.

Гамбарян Л. С. К вопросу об условных оборонительных рефлексах // Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова. М., Л.: АН СССР. 1942. Т. 1. С. 73-84.

Гарибова Т. Л., Иноземцев А. Н., Капица И. Г., Воронина Т. А. Возможности использования повторных функциональных нарушений УРАИ для исследования эффектов нейропсихотропных веществ // Психофармакология и биологическая наркология. — 2005. — Т. 5, № 1. — С. 801-809

Дюмаев К. М., Воронина Т. А., Смирнов Л. Д. Антиоксиданты в профилактике и терапии ЦНС. М.: Институт биомедицинской химии РАН. 1995. 271 с.

Ерофеева М. Н. Раздражение кожи фарадическим током как условный возбудитель слюнных желез // Труды Общества русских врачей. 1911. Т. 79. С. 62-71

Завадский И.В. Опыт приложения метода условных рефлексов к фармакологии // Труды Общества русских врачей, 1908. Т. 75. С. 269.

Зелиньски К. Избегание: рефлекс или система рефлексов? // Десятые Сеченовские чтения. Москва. 1987. С. 3-29.

Иванов-Смоленский А. Г. Очерки патофизиологии высшей нервной деятельности. М.: Медицина. 1949. 288 с

Иноземцев А. Н. О некоторых аспектах методики Сидмана // Журн. высш. нервн. деят. 1988. Т. 38. № 1. С. 169-171.

Иноземцев А. Н., Бокиева С. Б., Воронина Т. А., Тушмалова Н. А. Обратимое функциональное нарушение реакции избегания как модель для изучения влияния транквилизаторов // Экспер. клин. фармакол. 1996. Т. 59. № 2. С. 3-5.

Иноземцев А. Н., Воронина Т. А., Прагина Л. Л., Крутикова И. А. Тушмалова Н. А. Различия в эффектах пираретама и феназетама при эмоциональном напряжении, вызываемом пространственной переделкой навыка // Экспер. клин. фармакол. 1996. Т. 59. № 6. С. 3-5

Иноземцев А. Н., Кокаева Ф. Ф. Особенности функционального обратимого «сбоя» реакции избегания у крыс // Журн. высш. нервн. деят. 1990. № 4. С. 386-388.

Иноземцев А. Н., Лебедева Н. Е., Головкина Т. В., Тушмалова Н. А. Эволюционный подход к анализу двигательной активности как показателю тревожности // I(XI) Международное совещание по эволюционной физиологии. Тезисы докладов. Санкт-Петербург. 1996. С. 88-89.

Иноземцев А. Н., Левин Л., Фермин С., Вергара Е. Формирование прстой и чередующийся реакции избегания у рыб // Журн. высш. нерв. деят. 1991. Т. 41, № 3. С. 587-590

Иноземцев А. Н., Марусов Е. А., Абросимов И. Ю. Влияние пептида дельта-сна на формирование реакции избегания у карася *Carassius auratus* // Журн. эволюц. биохимии и физиол. 1991. Т. 27. № 3. С. 397-399.

Иноземцев А. Н., Непомнящих В. А., Гремячих В. А. Действие пираретама на поведение золотых рыбок в установке «открытое поле» // Поведение рыб. Материалы докладов Международной конференции. Москва. АКВАРОС, 2005. С. 370-374.

Иноземцев А. Н., Прагина Л. Л. Методические приемы стрессогенных воздействий для исследования ноотропных влияний на обучение и память // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 1992. № 4. С. 23-31

Иноземцев А. Н., Прагина Л. Л., Фирова Ф. А. Трофимов С.С., Гудашева Т.А., Тушмалова Н.А., Островская Р.У., Воронина Т.А. Сравнительный анализ влияния ноотропных препаратов различной химической структуры на сбой реакции избегания у крыс // Экспер. клин. фармакол. 1995. Т. 58. № 3. С. 15-16.

Иноземцев А. Н., Прагина Л. Л. Обратимое нарушение реакции избегания как методическое средство для изучения действия психотропных препаратов на высшую нервную деятельность // Журн. высш. нервн. деят. 1989. Т. 39. № 4. С. 764-766.

Иноземцев А. А., Трофимов С. С, Борликова Г. Г., Фирова Ф. Ф. Прагина Л. Л., Гудашева Т. А., Островская Р. У., Тушмалова Н. А., Воронина Т. А. Эффект нового ноотропного препарата ГВС-111 при различных функциональных нарушениях реакции избегания // Эксп. клин. фармакол. 1998. Т. 61. № 3. С. 10-13.

Иноземцев А. Н., Бельник А. П., Островская Р. У. Изучение условного рефлекса пассивного избегания в модифицированной трех камерной установке // Эксп. клин. фармакол. 2007. № 2: 67-69

Иноземцев А. Н., Агапитова А. Е., Бокиева С. Б., Левицкая Н. Г., Каменский А. А., Мясоедов Н. Ф. Семакс противодействует функциональным нарушениям реакции избегания у крыс // Доклады Академии наук. — 2013. — Т. 448, № 1. — С. 102–104.

Иноземцев А. Н., Капица И. Г., Гарибова Т. Л., Бокиева С. Б., Воронина Т. А. Сопоставление влияния ноотропов и анксиолитиков на функциональные нарушения реакции избегания // Вестн. Моск. Ун-та. Сер. 16. Биология. 2004. № 3. С. 24-30.

Иноземцев А.Н., Серков А.Н. Выработка условной реакции пассивного избегания у крыс // Большой практикум по высшей нервной деятельности и нейрофизиологии / ред. Евтихин Д. В. , Чернышев Б.В. — Линор, Москва, 2009. — С. 49-58.

Иноземцев А. Н., Бережной Д. С., Новоселецкая А. В. Влияние диазепам, пираретама и мексидола на условный рефлекс пассивного избегания // Вестник Московского университета. Серия 16: Биология. — 2019. — Т. 74, № 4. — С. 270–276.

Карамян А. И. К вопросу о патологии высшей нервной деятельности у низших позвоночных // Физиол. журн. СССР. 1953. Т. 39. № 5. С. 561-570.

Карамян А. И. К вопросу о сравнительной патологии высшей нервной деятельности // Вопросы сравнительной физиологии и патологии высшей нервной деятельности. Л.: Медгиз. 1955. С. 194-204.

- Каркищенко Н. Н. Психонитропизм лекарственных средств. М.: Медицина. 1993. 208 с.
- Кеннон В. Б. Физиология эмоций. Л.: Прибой. 1927. 173 с.
- Конорский Ю. Интегративная деятельность мозга. М: Высшая школа, 1970. 412 с.
- Конорский Ю., Миллер С. Условные рефлексы двигательного анализатора // Тр. физиол. лаб. акад. И. П. Павлова. М., Л.: АН СССР. 1936. Т. VI. С. 119-278.
- Кравков Н. П. Основа фармакологии. М.-Л., 1930.
- Крепс Е. М. О реакции асцидий на внешние раздражения. «Архив биол. наук», 1925
- Кряжев В. Я. Экспериментальный невроз на почве эмоционального шока // Физиол. журн. СССР. 1945. Т. 31. № 5-6. С. 236-259.
- Лебедева Н. Е., Головкина Т. В., Михалева И. И., Ашмарин И. П. О действии пептида дельта-сна на карповых рыб // Докл. АН СССР. 1988. Т. 301. № 4. С. 1010-1011
- Малюкина Г. А., Касумян А. О., Марусов Е. А., Пашенко Н. И. Феромон тревоги и его значение в поведении рыб // Журн. общ. биол. 1977. Т. 38. № 1. С. 123-132.
- Маркель А. Л. К оценке основных характеристик поведения крыс в тесте "открытого поля" // Журн. высш. нерв. деят. 1981. Т. 31. № 2. С. 301-307.
- Мечников И. И. Лекции о сравнительной патологии воспаления. М.: Природа. 1917. 199 с.
- Незнамов Г. Г. Комбинированная психофармакотерапия: современная концепция // Нейропсихотропные препараты. М. 1995. С. 48-55.
- Непомнящих В. А., Гремячих В. А. Связь между структурой траектории и асимметрией выбора направления движения у тилапии *Oreochromis mossambicus* Peters (Cichlidae) // 1993. Журн. общ. биол. Т. 54. № 5. С. 619-626.
- Непомнящих В. А., Подгорный К. А. Регуляция выбора строительного материала у личинок ручейников // Журн. общ. биол. 1992. Т. 53. № 4. С. 609-614.
- Никифоровский П. М. Фармакология условных рефлексов как метод для их изучения. Диссертация. СПб, 1910. 200 с.
- Орбели Л. А. Вопросы высшей нервной деятельности. М.-Л.: АН СССР. 1949. 803 с.
- Орбели Л. А. Основные задачи и методы эволюционной физиологии // Эволюция функций нервной системы. Л.: Медгиз. 1958. С. 7-17.
- Островская Р. У., Гудашева Т. А. Выявление активности ноотропов по показателю острого угашения ориентировочной реакции // Бюлл. экспе-рим. биол. и медицины. 1991. Т. 111. № 5. С. 498-500.
- Павлов И. П. Избранные труды. М., Гос. Уч.-Педаг. изд-во Мин-ва Просвещения РСФСР. 1954. 325 с..

Павлов И. П. Предисловие к работе д-ров Ю. Конорского и С. Миллера // Тр. физиол. лаб. акад. И. П. Павлова. М., Л.: АН СССР. 1936. Т. 4. № 1. С. 115-118.

Павлов И. П. Полн. собр. соч. Т. 3, кн. 1. 1951. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 392 с.

Павлов И.П. Полн. собр. соч. Т. 3, кн. 2. 1951. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 439 с.

Петрова М. К. Лечение экспериментальных неврозов у собак // Архив биол. наук. 1925. Т. 25. № 1-3. С. 3.

Петропавловский В. П. К методике условно-двигательных рефлексов // Физиол. журн. СССР. 1934. Т. 17. № 2. С. 217-225.

Праздников Н. В. Методики изучения условных рефлексов у рыб // Руководство по методике исследований физиологии рыб. М.: АН СССР. 1962. С. 224-240.

Протопопов В. П. Реакция выбора у собак по методу сочетательно-двигательных рефлексов // Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы. М.- Л.: Госиздат. 1925. № 1. С. 244-248.

Разенков И. П. Изменение раздражительного процесса коры полушарий головного мозга собаки при трудных условиях // Тр. физиол. лаб. акад. И. П. Павлова. 1924. Т. 1. вып. 1. С. 103-117.

Селье Г. Очерки об адаптационном синдроме // М.: Медгиз. 1960. 234 с.

Сеченов И. М. Рефлексы головного мозга. М.: АН СССР. 1961. 100 с

Симонов П. В. Болезнь неведения (Введение в психофизиологию неврозов). М.: Наука. 1968. 63 с.

Симонов П. В. Эмоциональный мозг. М.: Наука. 1981. 216 с.

Соколов Е. Н. Нейрональные механизмы ориентировочного рефлекса // Физиология высшей нервной деятельности. М.: Наука. 1970. Ч. I. С. 238-267.

Соколов Е. Н. Нейронные механизмы памяти и обучения. М.: Наука. 1981. 141 с.

Старицин С. Е. Методика воспитания сочетательно-двигательных рефлексов у собак при раздражении в подушечную часть стопы // Сборник, посвященный В. М. Бехтереву. Л., 1926. С. 133-145.

Стволинский С.Л., Федорова Т.Н., Бережной Д.С., Логвиненко А.А., Музычук О.А., Иноземцев А.Н. Карнозин (β -аланил-l-гистидин) повышает эффективность обучения в условиях окислительного стресса, связанного с выработкой условного рефлекса с отрицательным подкреплением // Нейрохимия. — 2014. — Т. 31, № 4. — С. 328–334.

Судаков К. В. Системные механизмы эмоционального стресса. М.: Медицина. 1982. 232 с.

Торопова К. А., Анохин К. В. Моделирование посттравматического стрессового расстройства у мышей: нелинейная зависимость от силы травматического воздействия // Журн. высш. нерв. деят. 2018. Т. 68. № 3.

С. 378–394.

Тушмалова Н. А. Функциональные механизмы приобретенного поведения у низших беспозвоночных. М.: Изд-во Московского университета. 1986. 109 с.

Фролов Ю. П. О дифференцировании световых условных рефлексов у рыб // Русск. физиол. журн. 1926. Т. 9. № 1. С.113-114.

Фролов Ю. П. Сравнительная физиология условных рефлексов у рыб // Успехи совр. биол. 1938. Т. 8. № 2. С. 236-252

Хайнд Р. Поведение животных (синтез этологии и сравнительной психологии). М.: Мир. 1975. 855 с.

Цуге Х. Некоторые проблемы фило- и онтогенеза внутреннего торможения // Проблемы физиологии центральной нервной системы. М., Л.: АН СССР. 1957. С. 267-273.

Чернова Н. А. Методика изучения пищевых и оборонительных условных рефлексов у рыб // Ученые зап. ЛГУ. Серия биол. 1958. Вып. 45. № 239. С.127-134.

Шенгер-Крестовникова Н. Р. К вопросу о дифференцировании зрительных раздражений и о пределах дифференцирования в глазном анализаторе собаки // Известия Петроградского научного инст. им. П. Ф. Лесгафта. 1921. Т. 3. С. 1.

Anger D. The role of temporal discrimination in the reinforcement of Sidman avoidance behaviour // J. Exp. Anal. Behav. 1963. Vol. 6. P. 477-506.

Brogden W. J., Lipman E. A., Culler A. J. The role of incentive in conditioning and extinction // Amer. J. Psychol. 1938. Vol. 51. P. 109-117.

Bryant R. C., Petty F., Byrne W. L. Effects of piracetam (SKF 38462) on acquisition, retention and activity in the goldfish // Psychopharmacologia (Berl.) 1973. Vol. 29. P. 121-130.

Boren J. J. Isolation of post-shock responding in a free operand avoidance // Psychol. 1961. Vol. 9. P. 265-266.

Bull H. O. Studies on conditioned responses in fishes // J. Marine Biol. Assoc. 1938. P. 201-208.

Campbell S. L. Lever holding and behaviour sequences in shock-escape // J. Comp. Physiol. 1962. Vol. 55. P. 1047-1053.

Cannon W. The wisdom of the body. London. 1932. 231 p

Davis H. The functional properties of leverholding during freoperant avoidance// Behav. analysis letters. 1981. № 1. P. 17-26.

Davis H., Burton J. The measurement of response during a lever-press shock-escape procedure in rats// J. Exptl. Anal. Behav. 1974. Vol. 22. P. 433-438.

Dinsmoor J. A. Escape, avoidance, punishment: Where do we stand? // J. Exp. Anal. Behav. 1977. Vol. 28. . № 1. P. 83-95.

Dinsmoor J. A., Matsuoka Y., Winograd E. Bar-holding as a preparatory response in escape-from-shock training // J. compar. physiol. psychol. 1958. Vol. 51. P. 637-640.

- Evans S. M. Non-associative behavioural modifications in nereid polychaetes // *Nature*. 1966. V. 211. Nº 5052. P. 945-948
- Hall C. S. Emotional behavior in the rat: I. Defecation and urination as measures of individual differences in emotionality // *J. Compar. Psychol.* 1934. Vol. 18. P. 385-403.
- Herrnstein R. J. Method and theory in the study of avoidance. *Psychological Review*, 1969. V. 76. P. 49-69.
- Herrnstein R. J., Hineline P. N. Negative reinforcement as shock frequency reduction // *J. Exp. Anal. Behav.* 1966. Vol. 9. P. 421-430.
- Hilgard E., Marquis D. *Conditioning and learning*. N. Y.: Appleton Century Crofts. 1940. 429 p.
- Inozemtsev A. N. Estudio de la sujecion de la palanca en el contexto de la evitacion discriminada // *Acta Cientifica Venezolana*. 1983. V. 34. Nº 2. P. 159-167.
- Lázaro-Muñoz G, LeDoux JE, Cain CK. Sidman instrumental avoidance initially depends on lateral and basal amygdala and is constrained by central amygdala-mediated Pavlovian processes. *Biol Psychiatry*. 2010 Jun 15;67(12):1120-7.
- Levin L. E., Perez G.A., Vergara V.E. Paleta de evitacion: in nuevo metodo para el estudio de la conducta de evitacion en peces // *Acta cient. Venezolana*. 1982. V.33. P.263-267.
- McCue MG, LeDoux JE, Cain CK. Medial amygdala lesions selectively block-aversive pavlovian-instrumental transfer in rats. *Front Behav Neurosci*. 2014 Sep 18;8:329.
- Miller N. E. Studies of fear as an acquirable drive: I. Fear as motivation and fear reduction as reinforcement in the learning of new responses // *Journal of Experimental Psychology*. 1948. Vol. 38. P. 89 -101.
- Mowrer O. H. On the dual nature of learning: A reinterpretation of “conditioning” and “problem-solving” // *Harvard Educational Review*. 1947. 17. 102-148.
- Platel A., Porsolt R. D. Habituation of exploratory activity in mice: a screening test for memory enhancing drugs // *Psychopharmacology (Berlin)*. 1982. Vol. 78. Nº 4. P. 346-352.
- Schoenfeld W. N. “Reinforcement” in behavior theory // *Pavlovian j. biol. sci.* 1978. Vol. 13. Nº 3. P. 135-144.
- Schoenfeld W. N. An experimental approach to anxiety, escape and avoidance behavior // P. H. Hock y J. Zubin (Eds). *Anxiety*. New York: Grune and Stratton. 1950.
- Selye H. A syndrome produced by diverse nocuous agents // *Nature*. 1936. Nº 3479. P. 32-34.
- Sherrington C. S. *The Expression of Emotions in Man and Animals*. New York, 1906. 265 p.
- Sidman M. *Avoidance Behaviour // Operant Behavior: Areas of research and application / Ed. W. K. Honig N. J.: Appleton Century Crofts, 1966. P. 448-498.*

Sidman M. Avoidance conditioning with brief shock and no exteroceptive warning signal // *Science*. 1953. Vol. 118. P. 157-158.

Sidman M. Safe periods both explain and need explaining. *J Exp Anal Behav*. 2001 May;75(3):335-8;

Sidman M. Some properties of the warning stimulus in avoidance behaviour // *J. Comp. Physiol*. 1955. Vol. 48. P. 444-450.

Siegmund A, Wotjak C.T. A mouse model of posttraumatic stress disorder that distinguishes between conditioned and sensitised fear. *J Psychiatr Res*. // 2007. Vol. 41. № 10. P. 848-860.

Skinner B. F. Contingencies of reinforcement. N.Y. Appleton Century Crofts, 1969. 319 p.

Skinner B. F. Superstition in the pigeon // *J. Exptl. Psychol*. 1948. Vol. 38. P. 168-172.

Solomon R. L., Wynne L. C. Traumatic avoidance learning: The principles of anxiety conservation and partial irreversibility // *Psychological Review*. 1954. Vol. 61. P. 353-385. Thorpe W. Learning and instinct in animals. London. 1958. 493 p.

Vogel J. R., Beer B., Clody D. E. A simple and reliable conflict procedure for testing anti-anxiety agents // *Psychopharmacologia*. 1971. Vol. 21. P. 1-7.

Whimbey A. E., Denenberg V. H. Two independent behavioural dimensions in open-field performance // *J. Compar. Physiol. Psychol.*, 1967. Vol. 63. № 3. P. 500-504.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	3
Глава 1. От классических до инструментальных условных оборонительных рефлексов	5
Глава 2. Условные рефлексы второго типа	14
Глава 3. Современные методики выработки инструментальных условных оборонительных рефлексов.....	25
Глава 4. Общие и специфические черты классических и инструментальных условных оборонительных рефлексов	41
Глава 5 Феномен удерживания рычага при выработке реакции избегания в камере Скиннера.....	51
Глава 6. Реакция избегания по М. Сидману.....	65
Глава 7. Специфические особенности подкрепления инструментальных условных оборонительных реакций.....	79
Глава 8. Функциональные нарушения инструментальной условной оборонительной реакции.....	91
Глава 9 Фармакологическая коррекция функциональных нарушений инструментальной условной оборонительной реакции	108
Глава 10. Условная реакция пассивного избегания	128
Глава 11. Инструментальная условная оборонительная реакция у беспозвоночных и низших позвоночных	142
Глава 12. Фармакологический анализ приспособительного поведения высших беспозвоночных и низших позвоночных.....	162
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	183
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	190

Учебное издание

Иноземцев Анатолий Николаевич

Королев Алексей Геннадьевич

Инструментальное оборонительное поведение:
подходы и методы исследования

Подписано в печать 12.01.2023

Заказ №1

Формат 60*90/16

Усл. печ. листов 12,5

Гарнитура PT Serif

Тираж 100

Изд. Иноземцев А.Н.