

**МІНІСТЕРСТВО ВНУТРІШНІХ СПРАВ УКРАЇНИ
ХАРКІВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
ВНУТРІШНІХ СПРАВ**

*Факультет № 6
Кафедра соціології та психології*

ТЕКСТ ЛЕКЦІЇ

навчальної дисципліни «**Зоопсихологія та порівняльна психологія**»
обов'язкових компонент
освітньої програми першого (бакалаврського) рівня вищої освіти

053 Психологія (практична психологія)

Тема № 3. Фізіологічні основи поведінки

Харків 2023

ЗАТВЕРДЖЕНО

Науково-методичною радою
Харківського національного
університету внутрішніх справ
Протокол від 30.08.2023 № 7

СХВАЛЕНО

Вченою радою факультету № 6
Протокол від 25.08.2023 № 7

ПОГОДЖЕНО

Секцією Науково-методичної ради
ХНУВС з гуманітарних та соціально-
економічних дисциплін
Протокол від 29.08.2023 № 7

Розглянуто на засіданні кафедри соціології та
психології Протокол від 15.08.2023 № 8

Розробники:

1. Доцент кафедри соціології та психології, кандидат психологічних наук
Філоненко В.М.

Рецензенти:

1. Доцент кафедри педагогіки та психології Харківської державної академії
фізичної культури, кандидат психологічних наук, доцент Павлик О.М.

2. Доцент кафедри соціології та психології факультету № 6 Харківського
національного університету внутрішніх справ, кандидат психологічних наук,
доцент Шиліна А.А.

План лекції

1. Безумовні рефлекс. Умовні рефлекс. Умови утворення умовних рефлексів. Проблема успадкування умовних рефлексів.
2. Збудження і гальмування.
3. Зриви вищої нервової діяльності у тварин.
4. Уявлення про типи вищої нервової діяльності. Нейрогуморальна регуляція поведінки.

Рекомендована література:

Основна

1. Доценко В.В. Зоопсихологія та порівняльна психологія : навч. посібник Х. : ХНУВС, 2011. - 254 с.
2. Ільєнко М.М., Савелюк Н.М. Зоопсихологія з елементами порівняльної психології : навч. Посібник Київ : Ліра-К, 2017. - 207 с.
3. Москалець В. П. Зоопсихологія і порівняльна психологія [текст] : підручник К. : «Центр учбової літератури», 2014. – 200 с.

Додаткова:

1. Коляденко Н. В. Зоопсихологія та порівняльна психологія: підручник / Н. В. Коляденко. — Київ : ДП «Вид. дім «Персонал», 2019. — 508 с.

Текст лекції

Вступ

В основі поведінки всіх багатоклітинних тварин, за винятком найпримітивніших, лежить діяльність нервової системи. Всі подразнення, що йдуть як з зовнішнього світу, так і з організму самої тварини, сприймаються нервовими закінченнями, передаються по нервах до певних нервових центрів, переробляються там і направляються звідти по інших нервах до м'язів (або залоз), результатом чого є певні дії, що виконується тваринами. Таким чином, в основі поведінки тварини лежить діяльність її нервової системи з її найбільш складним відділом - головним мозком. Тому для розуміння закономірностей формування поведінки тварин необхідне знання основних фізіологічних процесів, які лежать в його основі. Дані процеси детально вивчаються в спеціальному навчальному курсі «Фізіологія центральної нервової системи», тому ми коротко зупинимося лише на самих основних його поняттях.

У 1902 р., у процесі вивчення нервового регулювання процесу травлення, І.П. Павлов виявив, що виділення слини у піддослідних собак починалося ще до потрапляння їжі в рот, відразу, як вони опинялися в експериментальній камері.

Цей феномен був названий «психічним слиновиділенням» і ліг в основу фундаментального вчення про умовні рефлекси.

На основі вивчення слинних умовних рефлексів у собак І.П. Павлов здійснив справжній переворот у природознавстві, створивши новий напрямок у фізіології, який він назвав «вченням про Вищу нервову діяльність». Воно являє собою глобальну концепцію про фізіологічні основи поведінки людини і тварин, що набула широкого поширення. Подальшу розробку цього вчення, в основі якого лежав так званий рефлекторний принцип, успішно розвивали і продовжували численні учні та послідовники І.П. Павлова, які представляли так звану «павлівську школу».

З моменту створення Павловим його вчення фізіологія мозку зробила величезні кроки. Нейрофізіологи навчилися вживляти в мозок електроди і записувати біоелектричні імпульси як від окремих нейронів, так і від цілих «ансамблів» нервових клітин. Досліджено фізіологію та біохімію окремим частин нейрона, з'ясовано багато інтимних сторін його діяльності. Проте, незважаючи на явні успіхи фізіології, уявлення про механізми утворення умовних рефлексів досі не розгадані. Основною проблемою є замикання тимчасового зв'язку. Таким чином, незважаючи на те, що від класичних павлівських експериментів нас відокремлює майже століття, до повного розкриття всіх таємниць фізіології Вищої нервової діяльності (ВНД) фактично так само далеко, як і в ті далекі часи. Тому вважаємо, що основи фізіології ВНД цілком правомірно і найдоступніше вивчати саме за І.П. Павловим, оскільки його вчення залишається чинним і донині.

Основна частина

Безумовні рефлекси. В основі поведінки тварин лежать прості і складні вроджені реакції - безумовні рефлекси, які стійко передаються у спадок. Тварина для прояву безумовних рефлексів не потребує навчання, вона народжується з готовими для їх прояву рефлекторними механізмами, що включають певний провідниковий апарат, тобто готовий нервовий шлях - рефлекторну дугу, що забезпечує проходження нервового роздратування від рецептора до відповідного робочого органу (м'язу або залози) при впливі певного подразника. Так, якщо нанести болюче подразнення на кінцівку собаки, вона її неодмінно відсмикуватиме. Дана реакція безумовно проявиться з суворою закономірністю у будь-якої собаки, тому реакції такого типу І.П. Павлов назвав безумовними рефlekсами.

Найперші вроджені реакції новонародженого дитинчати: дихання, смоктання, сечовиділення та інші фізіологічні акти - все це безумовні рефлекторні реакції, що забезпечують перший час існування організму. Вони виникають під впливом подразнень, що йдуть в основному від внутрішніх органів: переповнений сечовий міхур викликає сечовиділення, наявність калу в прямій кишці викликає потуги, що призводять до випорожнення і т.д. У міру

зростання і дозрівання тварини з'являється ряд інших, більш складних безумовних рефлексів. Такий, наприклад, статевий рефлекс. Запах самки, готової до розмноження, викликає у самця безумовно-рефлекторну реакцію, яка проявляється в вигляді послідовності досить складних, але в той же час закономірних дій, спрямованих на вчинення статевого акту. Вся різниця між статевим рефлексом і забирання лапи при больовому подразненні полягає лише в різній їх складності.

У прояві складної безумовно рефлекторної реакції бере участь цілий ряд простих безумовно-рефлекторних актів. Так, наприклад, харчова реакція новонародженого цуценя здійснюється за участю цілого ряду більш простих актів - смоктання, ковтальних рухів, рефлекторної діяльності слинних залоз і залоз шлунка. При цьому, оскільки попередній безумовно-рефлекторний акт є стимулом для прояву по-наступного, говорять про ланцюговому характер безумовних рефлексів. Практично спостерігати одиничний простий безумовний рефлекс можливо тільки в лабораторних умовах, завдаючи точкове роздратування на одне єдине нервово закінчення і спостерігаючи відповідь однієї рефлекторної дуги. У природних умовах, навіть в разі простого уколу пальця булавкою, завжди буває задіяно кілька чутливих нейронів і в вилучанні руки бере участь цілий пучок рухових нейронів, що іннервують відповідні м'язи. Тому в процесі вивчення поведінки тварин більш коректним замість терміну «безумовний рефлекс» є вживання терміну «безумовно-рефлекторна реакція».

Умовні рефлекси. Відразу ж після народження дитинча ссавця, ще будучи пов'язаним пуповиною з матір'ю, повзе до її сосків і починає смоктати. Не цілком чіткі спочатку, його дії вже протягом перших годин стають більш впевненими. Смоктальні рухи робляться чіткіше і результативніше, він запам'ятовує запах матері, що полегшує її пошук. Незабаром дитинча навчається відшукувати самі молочні соски. Таким чином, його вроджена безумовна реакція смоктання, як сніжний ком, обростає придбаними реакціями - умовними рефлексамі. **За визначенням І.П. Павлова, умовний рефлекс - це тимчасовий нервовий зв'язок незліченних агентів навколишнього середовища поряд з твариною, які сприймаються рецепторами даної тварини, з певними функціями організму.** Таким чином, умовний рефлекс є відповідною дією тварини на певний подразник. Це набувається у процесі індивідуального життя.

Експериментальна робота з вивчення механізмів утворення умовних рефлексів проводилася в лабораторії І.П. Павлова. Для того, щоб позбутися впливу численних випадкових подразників, що заважають виробленню умовного рефлексу, роботу з собаками проводили в ізольованих звуконепроникних камерах, в так званій «Вежі мовчання». Експериментатор знаходився поза камерою і спостерігав за собакою через невеликий отвір зі спеціальною системою зі скла, що не дає можливості тварині бачити

експериментатора. Крім того, собаку фіксували в спеціальному верстаті, який обмежує можливість її зайвих рухів.

До початку роботи собаці робили операцію, при якій один з протоків слинних залоз виводився на щокі. Після цієї операції частина слини потрапляла не в порожнину рота, а через фістулу виводилася назовні, що дозволяло фіксувати початок слиновиділення, кількість і якість виділеної слини. У камері знаходився ряд приладів, за допомогою яких можна було подавати собаці різні сигнали: звукові (дзвінки, удари метронома, тріск тріскачки і т.д.), світлові (спалаху лампочки, проекція різних фігур на екрани-ні і т.д.). На шкіру собаки за допомогою спеціальних апаратів могли подаватися торкання різної частоти, різні температурні роздратування і т.д. Автоматично собаці подавалася годівниця з підгодовлею, зазвичай у вигляді м'ясо-сухарного порошку.

Класичний «павловський» експеримент з вироблення умовних рефлексів проводився наступним чином. Собаці, що знаходиться в камері і в верстаті, автоматично подавалася їжа (безумовний подразник), потім появи їжі починав передувати «умовний подразник», або «умовний сигнал», у вигляді дзвінка, спалахи лампочки або звуку метронома. Реакція собаки на безумовний подразник у вигляді їжі супроводжується безумовно-рефлекторним відділенням слини. Пред'явлення безумовного стимулу слідом за умовним в процесі експерименту, називається «підкріпленням». Якщо при виробленні умовного рефлексу застосовується підкріплення, відповідне наявної у тварини мотивації (наприклад, харчове підкріплення у голодної тварини), то воно називається «позитивним». Можливе вироблення умовного рефлексу і з застосуванням «негативного підкріплення» (покарання), тобто такого впливу, якого тварина прагне уникати. В експерименті в якості негативного підкріплення найчастіше використовують удари електричного струму, що змушують тварину перебігати в безпечне відділення камери, або викликають у неї безумовно-рефлекторне відсмикування кінцівки. Прикладом негативного підкріплення може бути дія повітряного струменя, спрямованого на рогівку ока, що викликає моргальний рефлекс.

Фізіологічний механізм умовно-рефлекторної харчової реакції у собаки здійснюється наступним чином: їжа, потрапляючи в порожнину рота, дратує смакові рецептори, при цьому в нервових закінченнях чутливого нерва виникає збудження, передається по доцентрових нервах до центру, що виділяє слину, який знаходиться в довгастому мозку. З нього по відцентровим нервам нерве збудження прямує до слинних залоз, викликаючи відділення слини. Але одночасно з цим від центру, що виділяє слину, збудження передається і до харчового центру кори півкуль головного мозку, в якому тимчасово виникає вогнище підвищеного збудження. Якщо одночасно, або трохи раніше дачі їжі перед собакою почне спалахувати електрична лампочка, в нервових закінченнях, які перебувають в сітківці, виникає збудження, яке дійде до

потиличної частки кори великих півкуль (зорового коркового центру). Таким чином, в корі півкуль при цьому утворюються два вогнища збудження: в харчовому кірковому центрі і в зоровому кірковому центрі. Більш сильне вогнище збудження харчового коркового центру притягує до себе збудження з зорового коркового центру. В результаті цього між обома центрами встановлюється зв'язок.

При систематичному одночасному збудженні обох центрів між ними відбувається зміцнення зв'язку. При загорянні лампочки осередок збудження в зоровому кірковому центрі буде самостійно направлятися до харчового коркового центру. Навіть якщо собака не отримала їжі, спалах лампочки буде збуджувати харчовий корковий центр, а з нього збудження піде до довгастого мозку, в якому зазнає збудження слиновидільний центр і передасть, в свою чергу, збудження слинних залоз, а останні дадуть на це відповідь секрецією слини. **Така спрощена схема механізму утворення умовного рефлексу.**

Умовний рефлекс, по Павлову, - цілісна реакція тварини, що вимагає для свого здійснення участі багатьох нейронних об'єднань складно організованого мозку, тоді як за поданнями нейрофізіології рефлекс - досить елементарний механічний акт, здійснюваний будь-яким відділом центральної нервової системи.

Вироблення умовних рефлексів, оскільки воно вимагає певної структурної досконалості нервової системи, відбувається лише у тварин, що володіють досить розвинутим мозком. Є підстави припускати, що серед безхребетних їх утворення можливе, починаючи з вищих кільчастих хробаків, а у хребетних - з акул і скатів. У вищих молюсків, ракоподібних і комах, а в ряду хребетних (вже з костистих риб) умовні рефлексі стають основним видом індивідуально придбаних поведінкових реакцій.

Умови утворення умовних рефлексів. У процесі роботи І.П. Павлов відкрив і сформулював ряд умов, необхідних для утворення умовних рефлексів.

1. Умовний і безумовний подразники повинні збігатися у часі. Наприклад, якщо звук дзвінка або загоряння лампочки з'єднати з годуванням, то ці, раніше байдужі подразники через кілька поєднань починають викликати у собаки харчову реакцію. Ця реакція на раніше байдужий подразник, який придбав тепер сигнальне значення для прояву харчової реакції, і є умовний рефлекс.

2. Умовний подразник повинен кілька упереджувати безумовний. Наприклад, при навчанні собаки, що ходить поруч, словесна команда «поруч» повинна кілька (на 1-2 секунди) передувати ривку повідцем, що викликає відповідну безумовно-рефлекторну реакцію. Якщо подразник, який повинен стати умовно-рефлекторним сигналом, передує дії безумовного подразника, що викликає безумовний рефлекс на 2-3 секунди, то такий умовний рефлекс називають таким, що збігається. Умовний рефлекс може бути вироблений і якщо умовний подразник попереджає безумовний, і на більш тривалий час (до

2-3 хвилин). Такий умовний рефлекс носить назву запізнілого. Він буде вироблятися повільніше, ніж співпадаючий. Як приклад вироблення подібного рефлексу можна навести той факт, що багато сучасних міських собаки через деякий час після установки в квартирі домофона починають гавкати на його сигнал, що більше нагадує дзвінок телефону, ніж дверний, хоча між цим сигналом і приходом в квартиру сторонніх людей проходить деякий час. Дзвінок телефону при цьому зазвичай не викликає у собак ніякої реакції.

3. Півкулі головного мозку тварини під час вироблення умовного рефлексу повинні бути вільні від інших видів діяльності. Якщо виробляти дресирування пса на невеликій відстані від суки в період тічки або на ділянці, де побувала така сука, статевий безумовний рефлекс неминуче буде ускладнювати вироблення умовного. Якщо перед початком занять не погуляти з собакою і не дати їй можливість спорожнити сечовий міхур і пряму кишку, подразнення, що йдуть від цих внутрішніх органів, будуть також загальмовувати вироблення умовних рефлексів.

4. Сила безумовного подразника при виробленні умовного рефлексу повинна бути більшою, ніж сила умовного подразника. Так, наприклад, умовний подразник великої сили (наприклад, сильний звук, окрик і т.п.) може загальмувати у собаки прояв безумовного рефлексу (наприклад, харчового). Безумовний рефлекс в цей час повинен бути в досить збудженому стані. Якщо умовний рефлекс виробляється на основі харчового, необхідно, щоб собака була досить голодна; нагодована собака буде слабо реагувати на харчове підкріплення, і умовний рефлекс буде вироблятися повільніше, ніж у голодної.

Під контролем кори головного мозку знаходяться всі загальні фізіологічні функції організму, наприклад газообмін, обмін речовин, теплова регуляція, величина кров'яного тиску. Вони можуть змінюватися під впливом умовно-рефлекторних подразників.

Умовні рефлекси можуть базуватися не тільки на безумовних, а й на умовних рефлексах. Якщо, наприклад, виробити оборонний рефлекс на спалах лампочки, а потім виробляти поєднання її зі звуком дзвінка, не роблячи при цьому підкріплення током, то через деякий час один звук дзвінка почне викликати оборонну реакцію. Це рефлекс другого порядку. На його фундаменті, хоча і з великими труднощами, може бути вироблений в деяких випадках таким же чином умовний рефлекс третього порядку, четвертого і далі порядків. Умовні рефлекси вищого порядку, як правило, бувають менш міцними, ніж рефлекси першого порядку.

Основне в умовно рефлекторної діяльності - сигнальний принцип. Умовний подразник «сигналізує» про майбутній початок дії безумовного подразника, про настання тих чи інших подій, готуючи організм до них, викликаючи в ньому всі ті реакції, які зазвичай виникають при дії відповідного безумовного подразника. Вироблення умовних рефлексів - придбання твариною елементарних знань про навколишнє середовище, про існуючі в ньому

закономірності. Умовний рефлекс забезпечує високу ступінь узагальнення: умовний подразник як би узагальнюється з безумовним і може тепер викликати всі ті реакції, які раніше викликав тільки безумовний подразник. Брянци миски, з якої зазвичай годують собаку, або дзвінок, слідом за яким завжди подається м'ясо, поєднуються з їжею, викликаючи секрецію слини і інші прояви харчової реакції. Отже, в умовному подразнику якості або властивості об'єктів зовнішнього світу перетворюються в їх ознаки. У той же час умовний рефлекс забезпечує високу ступінь відволікання від дійсності. Адже звуковий умовний харчовий подразник (дзвінок або стукіт миски, викликають харчову реакцію) - лише звукові сигнали, а не сама їжа. Таким чином, умовний рефлекс, який має, безсумнівно, фізіологічну природу, є одночасно і психічним явищем, елементарним психічним актом. Тому, вивчаючи умовно рефлекторну діяльність, дослідники в той же час пізнають і психологію піддослідних об'єктів.

Збудження і гальмування. Стрижем уявлень І. П. Павлова про механізми діяльності центральної нервової системи є взаємодія основних нервових процесів-збудження і гальмування. Будь-яка реакція організму обумовлена збудженням певних груп нервових клітин, а її припинення - розвитком гальмування.

Ці процеси можуть бути як вродженими, так і набутими. Вродженою властивістю нервової системи є безумовне збудження і безумовне гальмування, а набутими: умовне збудження і умовне гальмування. Крім того, І.П. Павлов розділяв всі типи гальмування на зовнішнє і внутрішнє.

Зовнішнє гальмування. Якщо під час класичного павловського експерименту виробляти шум, стукіт і т.д., то у собаки, що стоїть в верстаті, виникає орієнтовна реакція, яка гальмує умовний рефлекс. Переповнений сечовий міхур, спрага, нездужання і інші подразнення, що йдуть від внутрішніх органів, також надають гальмівну дію на швидкість вироблення умовних рефлексів.

Який би не був подразник, він призведе до виникнення нового осередку збудження в корі головного мозку, і це вогнище послабить або посилить умовно-рефлекторну діяльність. Це так зване зовнішнє гальмування, так як новий осередок збудження, що виник в корі, є зовнішнім по відношенню до дуги виконуваного рефлексу. Подразники, що викликали розвиток гальмування, можуть йти як із зовнішнього світу, так і від внутрішніх органів тварини. Зовнішнє гальмування відноситься до уродженої безумовної властивості нервової системи.

Воно буває двох типів:

- вгасаюче, коли діючий під час роботи собаки подразник поступово перестає викликати орієнтовний рефлекс у тварини;
- не вгасаюче, що виникає при наявності будь-якої фізіологічної потреби або наявності в організмі патологічного процесу.

До безумовного гальмування відноситься і позамежне гальмування, що виникає в нервовій системі у відповідь на дуже сильні подразники. Воно виникає в тому випадку, коли настає межа працездатності нервових клітин. У зв'язку з тим, що гальмівний процес охороняє нервові клітини від виснаження, цей вид гальмування називається ще й охоронним. Позамежне гальмування часто проявляється у вигляді відмови собаки від виконання найпростіших команд, завмирання в одній позі, засипанні.

2. Внутрішнє гальмування. Поряд з утворенням позитивних умовних рефлексів, в індивідуальному житті тварини утворюється внутрішнє гальмування, що служить основою гальмівних, або негативних, умовних рефлексів. Таке гальмування називають активним, або умовним. Виділяють три види умовного гальмування:

- вгасательне;
- диференцирувальне;
- запізнювальне.

Вгасальне гальмування виникає в тому випадку, якщо умовний подразник не супроводжується підкріпленням. Він поступово втрачає своє сигнальне значення, і рефлекс на нього згасає.

Різні умовні рефлексивні без підкріплення згасають з неоднаковою швидкістю. Більш «молоді» і міцні умовні рефлексивні згасають швидше, ніж «старі», міцні умовно-рефлекторні зв'язки. При згасанні умовного рефлексивного відбувається не просто розрив умовно-рефлекторного зв'язку, а розвивається активний гальмівний процес в корі головного мозку, який і пригнічує умовно-рефлекторний зв'язок. Це положення підтверджується тим, що повністю згаслий умовний рефлекс через деякий час знову відновлюється.

Згасання умовних рефлексів - біологічно важливе пристосування. Завдяки йому організм перестає марно витрачати енергію - реагувати на сигнал, що втратив своє значення. Через цю обставину, термін «умовний рефлекс» в фізіології часто замінюється терміном «тимчасовий зв'язок».

Диференцирувальне гальмування розвивається в корі головного мозку в тому випадку, якщо тварина повинна віддиференціювати один зовнішній подразник, який є для неї умовно-рефлекторним сигналом, від іншого, схожого з ним подразника, який сигналом не є.

Диференцирувальне гальмування бере участь в утворенні будь-якого умовного рефлексивного. Воно ж відіграє виняткову роль і в тому випадку, коли виробляються два рухових рефлексивних на два різних подразника. Наприклад, необхідно домогтися, щоб піддослідна собака у відповідь на світло лампи натискала передньою лапою на педаль, а у відповідь на дзвінок схоплювала зубами кільце і тягнула його до себе. Отже, тварина повинна диференціювати зовнішні подразники - дзвінок і світло - і два різних рухи. Спочатку собака буде здійснювати багато неправильних рухів, але так як ці рухи не підкріплюються їжею, то кількість їх буде поступово зменшуватися і, нарешті, залишаться

тільки правильні.

Диференцирувальне гальмування має велике біологічне значення. Завдяки йому тварини і людина в процесі індивідуального життя виділяють з навколишнього середовища величезну кількість сприятливих і несприятливих сигналів, розрізняють їх і реагують на них відповідним чином.

Відомо, що вовки при полюванні на копитних дуже швидко припиняють переслідування здорової тварини, яка здатна втекти від них. Хвору або слабку тварину вони женуть до тих пір, поки вона не злякається, часто на досить велику відстань. Вміння віддиференціювати тварину – потенційну жертву – від тварини, переслідування якої марно, приходить з особистим досвідом звіра.

Запізнювальне гальмування. При виробленні запізнілих умовних рефлексів (відстрочених реакцій) харчова умовно-рефлекторна реакція у собаки проявляється тільки до того моменту, коли дається відповідне харчове підкріплення, хоча умовно-рефлекторний подразник давався раніше. В той проміжок часу, коли умовно-рефлекторний подразник вже впливав, а харчової реакції ще немає, в корі головного мозку собаки розвивається запізнювальне гальмування. Біологічне значення цього виду гальмування полягає в тому, що воно охороняє організм від передчасної витрати енергії. Наприклад, хижаки часто подовгу лежать, причаївшись і підкараулюючи свою жертву. Було б неекономно для організму, якщо б на дію натуральних подразників (запахи, сліди і т. д.) у звіра весь час здійснювалися б секреторні процеси (слиновиділення, виділення шлункового соку тощо).

Швидкість утворення внутрішнього гальмування залежить від різних причин. У збудливих тварин воно утворюється важче, ніж у гальмівних. У процесі вікового формування вищої нервової діяльності у собаки швидкість утворення гальмівних рефлексів наростає, а до старості знижується. Утворення гальмування залежить і від сили подразника: чим сильніший подразник, тим швидше він стає гальмівним.

Іноді стороннє роздратування, що викликає сильну оборонну реакцію, перешкоджає розвитку внутрішнього гальмування і сприяє прояву згашених умовних рефлексів. Це явище називається **розгальмовуванням**.

Збудження і гальмування є тими процесами, які лежать в основі вищої нервової діяльності, в основі поведінки. Взаємодія цих процесів, їх рух по корі півкуль і їх послідовна зміна складають ту складність і різноманіття, якими характеризується вища нервова діяльність.

Якщо в якій-небудь ділянці кори головного мозку виник осередок збудження або гальмування, то збудження або гальмування спочатку неодмінно будуть поширюватися з пункту свого виникнення, захоплюючи сусідні ділянки кори. Наприклад, прояв собакою активно-оборонної реакції сприяє посиленню її харчової збудливості. Це відбувається через те, що збудження з частини кори мозку, пов'язаної з проявом агресії, поширилося (передалося) і на ділянки мозку, пов'язані з харчовими реакціями. Процес збудження поширюється

приблизно в чотири рази швидше, ніж процес гальмування. Після іррадіації відбувається зворотне явище - концентрація, що полягає в тому, що збудження (або гальмування) починає зосереджуватися в тій частині мозку, в якій воно виникло і з якої поширилося.

Таким чином, коротко резюмуючи **вчення про Вищу нерву діяльність**, його можна звести до наступних положень.

Вища нервова діяльність являє собою результат взаємодії двох основних нервових процесів - збудження і гальмування.

Під впливом умовного сигналу в корі головного мозку формується вогнище збудження. З цього вогнища збудження іррадіює по корі головного мозку. Зовнішній прояв іррадіації збудження називається процесом генералізації, який полягає в можливості появи умовно рефлексорної реакції не тільки на даний стимул, але і на близькі до нього за параметрами подразники (наприклад, не тільки на звуковий тон певної висоти, який використовувався при навчанні, але і на інші звуки близьких діапазонів).

Властивістю генералізації володіє і гальмівний процес. Вогнища збудження і гальмування мають властивість негативної індукції, завдяки якому на периферії вогнища збудження в корі з'являється вогнище гальмування, а на периферії вогнища гальмування відповідно осередок збудження.

Процеси збудження і гальмування взаємодіють на основі не тільки їх іррадіації, але і концентрації; якщо іррадіації нервових процесів відповідає явище генералізації, то концентрація процесу збудження проявляється у формуванні диференційованих умовних рефлексів. Сам процес формування умовного рефлексу полягає в утворенні зв'язку між двома вогнищами збудження, викликаними умовним і безумовним подразниками.

Проблема успадкування умовних рефлексів. Питання про спадкування умовних рефлексів - індивідуальних пристосувальних реакцій організму, що здійснюються за допомогою нервової системи, - окремий випадок ідеї про спадкування будь-яких придбаних ознак організму. Ця ідея - колись предмет запеклих дискусій - нині остаточно відкинута. Всі досліди, які проводилися для доказу успадкування придбаних ознак, при проведенні правильно поставлених експериментів не підтвердилися.

Ті відмінності в здатності навчання, які спостерігаються у тварин, пов'язані з багатьма факторами:

- типологічними особливостями їх вищої нервової діяльності;
- здатністю до певних форм навчання;
- ступенем вираженості оборонних реакцій і т.д.

Необхідно відзначити, що здатність до навчання є спадково обумовленим фактором. Тому відбір собак за робочими якостями служить виключно важливим моментом племінної роботи.

Безсумнівним аргументом проти успадкування умовних рефлексів може служити, наприклад, той факт, що, незважаючи на вивчення багатьма і багатьма

поколіннями людей в школі таблиці множення, вундеркіндів, які знають її від народження, до сих пір не описано. Те ж саме можна сказати і про багато інших навичок.

Інші фізіологічні школи. Крім школи І.П. Павлова, яка успішно розвиває умовно-рефлекторну теорію і в наш час, існує цілий ряд інших напрямків. Так, наприклад, досить широко відома фізіологічна школа учня І.П. Павлова, академіка П.К. Анохіна, котрий обґрунтовував і розвинув принцип системної організації діяльності організму - теорію функціональних систем.

Серед багатьох проблем, розробкою яких займався П.К. Анохін і його учні, важливе місце займало питання про системну роботу ЦНС в умовах формування відповіді організму на зовнішні подразники. Експериментальні дані, отримані в умовно рефлекторних експериментах, при паралельній реєстрації сумарної електричної активності ряду структур мозку і активності окремих нейронів, дозволили йому сформулювати концепцію «функціональної системи». Ще в 1937 р. П.К. Анохін дав цьому поняттю таке визначення: «група нервових утворень з відповідними робочими органами на периферії, які виконують специфічну і чітко визначену функцію». У подальших дослідженнях поняття функціональної системи зазнало певних, однак, не принципових змін. Одним з перших у вітчизняній і світовій фізіології Анохін привернув увагу до феномену «зворотної аферентації», який в подальшому став відомий як принцип негативного зворотного зв'язку (цей же принцип є наріжним поняттям кібернетики). Важливим етапом розвитку поглядів П.К. Анохіна було введення їм уявлення про системогенез, тобто про закономірності розвитку функціональних систем (Анохін, 1948).

У концепції функціональної системи умовний рефлекс розглядається як результат складного багатокомпонентного процесу. Провідним системоутворюючим фактором вважається досягнення певного «кінцевого» результату, що відповідає потребам організму в даний момент. Початковий вузловий механізм функціональної системи - «аферентний синтез». Це комплекс фізіологічних процесів, що складається з декількох «функціональних блоків» - домінуючої мотивації, обстановочної аферентації (всієї суми зовнішньої і внутрішньої стимуляції, одержуваної мозком в обстановці експерименту), так званої «пускової аферентації» і пам'яті. В результаті інтеграції цих процесів відбувається «прийняття рішення». Саме воно визначає «кінцевий результат» процесу: на основі «аферентного синтезу» вибирається один з безлічі варіантів відповіді організму. Як наслідок цього, зменшується число ступенів свободи в дії функціональних систем інших рівнів і формується програма дій. Паралельно з нею створюється так званий «акцептор результатів дії», тобто нервова модель майбутніх (очікуваних) результатів, якийсь ідеальний образ. Що виникає на наступній стадії еферентної збудження веде до певної дії і результату. Інформація про параметри результату через зворотний зв'язок (зворотну аферентацію) сприймається акцептором результатів дії для

зіставлення з раніше сформованою («ідеальною») моделлю. Якщо параметри результату не відповідають попередній моделі, то виникає нове збудження, яке повинно зробити відповідну корекцію. Акцептор результатів дії спрямовує активність організму аж до моменту досягнення бажаної мети.

Велику роль в цілеспрямованій поведінці відіграють емоції. Якщо параметри виконаної дії не відповідають акцептору дії (поставленій меті), то виникає негативний емоційний стан, що створює додаткову мотивацію до продовження дії, його повторення по скоригованій програми до тих пір, поки отриманий результат не співпаде з поставленою метою (акцептором дії). Якщо ж цей збіг стався з першої спроби, то виникає позитивна емоція, яка припиняє процес вибору.

Таким чином, найбільш важливим компонентом, що визначає поведінку, є досягнення біологічно корисного результату, задоволення провідних біологічних потреб: голоду, спраги, агресії, статевої, батьківської і т.п. Тільки при наявності біологічно важливої мети поведінка стає доцільною для тварини, необхідною для неї і повторюваною з великою ймовірністю в майбутньому. Відповідно до теорії функціональних систем, хоча поведінка і будується за рефлексним принципом, вона визначається як послідовність або ланцюг умовних рефлексів. Дія тварин визначається не тільки зовнішніми подразниками, але і внутрішніми потребами і виникає на основі випереджаючого відображення дійсності - програмування, а провідним фактором організації поведінки, її метою є отримання біологічно корисного результату.

Теорія функціональної системи П.К. Анохіна розставляє акценти у вирішенні питання про взаємодію фізіологічних і психологічних процесів і явищ. Вона показує, що ті і інші грають важливу роль у спільній регуляції поведінки, яка не може отримати повне наукове пояснення ні на основі тільки знання фізіології вищої нервової діяльності, ні на основі виключно психологічних уявлень. Для численних учнів і послідовників П.К. Анохіна теорія функціональних систем служила і служить теоретичною канвою для формулювання певних фізіологічних завдань і для пояснення отриманих в експериментах результатів, однак її прогностичні можливості виявляються, як правило, невисокими, мабуть, у зв'язку з надзвичайно загальним характером вихідних формулювань. Проте концепція функціональної системи була і залишається одним з широко поширених у вітчизняній науці підходів до розгляду механізмів цілісної поведінки.

Зриви вищої нервової діяльності у тварин. Пред'явлення тварині непосильного завдання як в лабораторній обстановці, так і в природному середовищі її проживання може викликати у неї зрив вищої нервової діяльності, який проявляється в різних відхиленнях умовно-рефлекторної діяльності. Він може бути мінущим або дуже глибоким і тривалим, і супроводжуватися трофічними збудженнями в багатьох системах і органах. І.П. Павлов розумів під неврозом те, що «тварина не відповідає, як слід, умовам, в яких вона

знаходиться».

Форми прояву неврозів. Неврози у тварин проявляються в трьох основних формах:

- невроз у формі збудження;
- невроз у формі гальмування;
- невроз у формі фобії.

Невроз у формі збудження проявляється в різкому підвищенні збудливості, диференціювання виявляються зірваними, тварина не в змозі загальмовувати свої умовні рефлекси. При цьому умовні рефлекси можуть бути значної величини, але диференціювання, як правило, бувають порушені. Спостерігається хаотична рухова збудливість, може спостерігатися посилене слиновиділення.

Невроз у формі гальмування проявляється в тому, що вся умовно-рефлекторна діяльність повністю або майже повністю відсутня, тварина стає млявим, загальмованим.

Невроз у формі фобії можна визначити як нав'язливі переживання страхів у певній обстановці. Це специфічні поведінкові прояви, мета яких - уникнення предмета страху, в тому числі і обстановки, пов'язаної з ним, або зменшення страху за допомогою нав'язливих дій.

Причини виникнення неврозів. Найчастіше неврози розвиваються внаслідок перенапруги збуджувального процесу, яка може виникнути в результаті дії сильних подразників на психіку тварини.

Перенапруження даного процесу з подальшим розвитком неврозу в лабораторії І.П. Павлова спостерігалось в таких випадках.

В експерименті у собак виробляли позитивний рефлекс на негативний умовний подразник, тобто харчове підкріплення собака отримувала після нанесення роздратування електричним струмом. Спочатку струм був слабким, але його поступово посилювали. Незважаючи на велику силу струму, у собак відбувалося умовне слиновиділення. Однак, коли електроди стали прикладати до кінцівок, близьким до кісток, у собак розвинувся зрив нервової діяльності. Тепер навіть найслабший струм став викликати у них бурхливу оборонну реакцію. Вся умовно-рефлекторна діяльність собак виявилася порушеною на тривалий час. В цьому випадку дуже сильний умовний подразник привів до розвитку неврозу.

Невроз може розвинути під впливом сильних подразників, що викликають безумовно-рефлекторну реакцію. Виникнення неврозів у певній «травмуючій» обстановці характеризується дуже швидким утворенням «патологічних» умовних рефлексів, ймовірно за типом домінанти, що пов'язує стан організму з окремими подразниками навколишнього середовища або їх сукупністю. Дуже характерним прикладом цього є невроз, який виник внаслідок поведні 1924 року в Ленінграді, під час якого були затоплені приміщення, в яких знаходилися піддослідні собаки І.П. Павлова і його

співробітників. Собак довелося з великими труднощами витягувати із залитих водою клітин, через затоплені дверцята, занурюючи їх для цього у воду цілком. Звичайно, такий надмірний вплив викликав у собак значне потрясіння нервової системи, в результаті чого у деяких з них розвинувся невроз, який відбився на умовно-рефлекторній діяльності собак. Потрібні були тижні, щоб умовно-рефлекторна діяльність собак повернулася до норми. Але і тоді, коли умовні рефлекси відновилися, при появі струменю води під дверима камери, в якій працювали з собакою, як у неї знову порушувалася умовно-рефлекторна діяльність.

Уявлення про типи вищої нервової діяльності. З давніх часів люди відзначали індивідуальні особливості в поведінці один одного і тварин. Ще з давньогрецького періоду збереглися відомі і в наш час назви чотирьох темпераментів: холеричний (від слова «холе» - жовч), сангвінічний («сангвіс» - жива кров), флегматичний («флегма» - слиз) і меланхолійний («Меланхолія» - чорна жовч).

На підставі вивчення умовно-рефлекторної діяльності собак І.П. Павлов створив своє вчення про типи вищої нервової діяльності. В основу поділу собак за типами ВНД була покладена оцінка:

- сили основних нервових процесів збудження-гальмування;
- врівноваженості цих процесів;
- рухливості цих процесів.

На підставі подань про силу нервових процесів було введено поняття сильного і слабого типу нервової діяльності.

До слабого типу відносяться собаки, мало пристосовані до напруженої нервової діяльності. Внаслідок слабкості процесів збудження і гальмування їх нервова система має низьку працездатність. Занадто сильні подразники викликають у них позамежне гальмування. У звичайному житті це боягузливі собаки, легко гальмуються всякими змінами у навколишньому середовищі. Через велику слабкість гальмування про врівноваженість і рухливість їх нервових процесів годі й казати.

Собаки з сильним типом вищої нервової діяльності неоднакові. У тварин, що володіють дуже сильним процесом збудження, позитивні умовні рефлекси виробляються швидко і міцно, в той час як гальмівні виробляються повільно, та часто розгальмовуються. У інших собак і позитивні, і гальмівні умовні рефлекси утворюються однаково швидко і виявляються досить стійкими. При цьому одні собаки виявляються більш збудливими і рухливими, а інші - малореактивними і повільними.

Таким чином, І.П. Павловим було виділено чотири типи вищої нервової діяльності:

- слабкий тип (меланхоліки), що має низьку межу працездатності нервових клітин;
- сильний урівноважений рухливий (сангвініки) - собаки з сильними і

добре врівноваженими процесами збудження і гальмування і їх хорошою рухливістю;

- сильний урівноважений інертний (флегматики) - з сильними процесами збудження і гальмування і поганою їх рухливістю;

- сильний збудливий, нестримний (холерики) - з сильним процесом збудження, але зі слабким гальмуванням.

Ці чотири типи вищої нервової діяльності в крайньому вираженні зустрічаються досить рідко. Крім них, виділяють так звані проміжні типи. Так, наприклад, коли собаку за влучним висловом однієї властивості нервових процесів можна віднести до сильного типу, а за влучним висловом іншої - до слабого, то говорять про слабку варіацію сильного типу або про сильну варіацію слабого типу. Теоретично, на підставі комбінацій трьох властивостей збудження і гальмування можна виділити 96 варіацій типів ВНД. Проміжні типи відносяться до цих можливих комбінацій (Воронін, 1965).

Для визначення цих якостей нервової системи в лабораторії І.П. Павлова був розроблений стандарт випробувань, що вимагає застосування цілого ряду методик і фармакологічних препаратів. Визначення типів ВНД за допомогою цих тестів займає період від 6 до 18 місяців, в залежності від того, яка кількість тестів необхідна для визначення кожної властивості нервових процесів. З практичною метою, наприклад в службовому собаководстві, такий спосіб визначення типів ВНД через його тривалість неприйнятний.

Таким чином, поняття «тип вищої нервової діяльності» виявляється вельми розпливчастим, і в даний час частіше говорять лише про типологічні особливості тварини.

Проте, уявлення про типологічні особливості тварин є дуже важливим при практичній роботі з ними. Тварини з різними типологічними особливостями можуть вимагати абсолютно різних підходів до дресирування, володіти різною стійкістю до стресів, мати різну агресивність і так далі. Дуже велике значення може мати і психологічна сумісність тварин один з одним, а також тварини і людини, також великою мірою залежить від типологічних особливостей окремих представників.

Нейрогуморальна регуляція поведінки. Регулююча роль ендокринної та нервової систем в живому організмі. В процесі еволюції в найбільш вигідному положенні виявлялися істоти, що мали досконалу систему команд, керуючих організмом. Будь-які системи, частково доповнюючі одна одну, давали їх носіям переваги в жорстоких доісторичних умовах. В даний час всі вищі організми мають системи регуляції функцій, що доповнюють одна одну. Прикладом можуть служити ендокринна і нервова системи, що здійснюють регуляцію основних життєво важливих функцій організму.

Принцип роботи нервової системи заснований на перетворенні зовнішніх подразнень в електрохімічні імпульси і, далі, в реакцію організму. Діяльність всіх залоз внутрішньої секреції, з самого їх виникнення, що не була

автономною, а регулювалася центральною нервовою системою по нервових провідниках, продуктами нейросекреції або за допомогою гормонів інших ендокринних залоз, виведення яких в кров відбувалося в результаті нервових імпульсів. Тому говорити про самостійність гормональну, незалежну від нервової регуляції, абсолютно некоректно. У всіх багатоклітинних тварин, починаючи з нижчих черв'яків, регуляцію і інтеграцію всіх функцій організму здійснює центральна нервова система. Нервова система забезпечує відповідні реакції цілісного організму на всі впливи зовнішнього або внутрішнього середовища, що викликають роздратування рецепторів. Однак впливи центральної нервової системи на ефектори можуть здійснюватися двома шляхами: шляхом передачі імпульсів збудження по еферентних нервах (нервово-провідниковий шлях) і шляхом введення в кров або лімфу гормонів та інших фізіологічно активних речовин (гуморальний шлях).

Взаємодію навколишнього середовища і організмами, що живуть в ньому, часто здійснюється через систему гормональної регуляції. Так, наприклад, особливі речовини, які називаються феромонами, інтенсивно виділяються самками в навколишнє середовище в період еструса, впливають на особин свого виду, привертаючи самця до самки, готової до розмноження. Самцям деяких видів, для того щоб відчутти запах самки, буває досить декількох молекул феромону на один кубічний метр повітря.

Залози внутрішньої секреції утворені скупченнями залозистого епітелію, пронизаного великою кількістю кровоносних і лімфатичних судин, а також нервових закінчень. Гормони, що виділяються, справляють регулюючий вплив на певні тканини або органи. Для здійснення дії гормону необхідно виконання наступних умов: здійснення синтезу гормону, його активація (дозрівання), доставка до місця «роботи» і наявність в органах або тканинах, на які виявляється вплив, клітин-мішеней зі специфічними рецепторами даного гормону.

Регуляторна діяльність залоз внутрішньої секреції виявляється у їх взаємовпливі, впливі на органи-мішені, а також в антагоністичній дії деяких гормонів на функції органів - мішеней. Зараз відомо понад п'ятдесят таких регуляторів, що забезпечують нормальне функціонування організму.

Діяльність залоз внутрішньої секреції схильна до ритмічних коливань, як добовим, так і сезонним, що відображає пристосованість до існування даного виду до певної екологічної ніші. Широко відомі коливання активності статевих залоз у зв'язку з циклами розмноження або щитовидної залози у зв'язку з адаптацією до зимових умов. В експерименті показано існування також ритмів пов'язаних з фазами Місяця. Циклічність біологічних процесів забезпечує максимальну ефективність роботи організму і забезпечується також циклічними змінами діяльності ендокринної системи. Подібна періодичність наростання рівня тих чи інших гормонів в крові сприяє формуванню в ЦНС вогнищ збудження – домінант, які «запускають» інстинктивну поведінку.

Активність ендокринної системи змінюється протягом життя від етапу становлення секреторної функції залози, який формується залежно від залози, або в ембріональний період (гіпофіз), або пізніше (статеві залози), через етап повноцінного функціонування до поступового згасання.

Вплив гормонів на нервову систему. Гормони можуть діяти на всі відділи нервової системи від вищих нервових центрів до рецепторів і еферентних нервових закінчень. Зазвичай їх дія виражається в зміні збудливості нервових утворень. Деякі безумовні рефлексі можуть здійснюватися тільки при достатньому вмісті певних гормонів в крові. Наприклад, у дорослих самців жаби «обіймальний рефлекс», яскраво виражений в період спарювання, зникає після кастрації і відновлюється після ін'єкції екстрактів сім'яників або препаратів чоловічого статевого гормону. Чутливість нервових клітин до гормонів неоднакова в різному віці і при різних функціональних станах організму і при різноманітних впливах факторів навколишнього середовища. Вплив гормонів на вищу нервову діяльність собак вивчався співробітниками школи І.П. Павлова. Так, наприклад, було встановлено, що видалення щитовидної залози у цуценят викликає загальну затримку розвитку і зростання. У них практично не виражений статевий тип, статевий інстинкт відсутній. Вироблення умовних рефлексів у таких тварин є складним та вимагає багаторазових повторень для закріплення. Дуже важко буває виробити і диференцирувальне гальмування. Серйозні порушення поведінки після тиреоїдектомії наступають і у дорослих собак. Введення гормону щитовидної залози, навпаки, значно підвищує збудливість нервових клітин кори великих півкуль. Серйозні зміни в організмі тварин наступають після видалення статевих залоз. Як показали досліді І.П. Павлова, після кастрації самців собак, у них спостерігається деяке порушення умовно-рефлекторної діяльності, причому особливо сильно порушується процес гальмування. У собак сильних типів ВНД нормальна роботи кори головного мозку через деякий час відновлюється. Введення чоловічого статевого гормону підвищувало величину умовних рефлексів як у кастрованих, так і у інтактних тварин.

Словник термінів. Безумовний рефлекс, Умовний рефлекс, Безумовний подразник, Умовний подразник, Умовний сигнал, Умови утворення умовних рефлексів, співпадаючий умовний рефлекс, умовний рефлекс, що запізнюється, Умовний рефлекс другого (третього, четвертого і т.д.) порядку, збудження, Гальмування, Безумовне гальмування, Безумовне збудження, Умовне збудження, Умовне гальмування, Зовнішнє гальмування, Внутрішнє гальмування, Поза межнє гальмування, Охороннє гальмування, згасаюче гальмування, Диференцирувальне гальмування, Запізнювальне гальмування, Відстрочені реакції, Розгальмовування, Іррадіація збудження, Іррадіація гальмування, Концентрація збудження, Концентрація гальмування, Негативна індукція, Функціональна система, Зворотна аферентація, Принцип зворотного зв'язку, Пускова аферентація, Акцептор дії, Акцептор результату дії,

Обстановочна аферентація, Пусковий стимул, Зрив ВНД, Невроз, Фобія, Надсильний подразник, Типи ВНД, Нейрогуморальна регуляція.

Питання до семінару.

Які умови утворення умовних рефлексів?

Що таке «умовний рефлекс, що запізнюється»?

Що таке внутрішнє гальмування?

Що таке зовнішнє гальмування?

Що таке диференцирувальне гальмування?

Яка роль позамежного і охоронного гальмування в житті тварин?

У чому причини виникнення неврозів у тварин?