

---

БИБЛИОТЕКА ПЕДИАТРИЧЕСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

---

К.А. БЕЛЬСКАЯ

С.А. ЛЫТАЕВ

---

# ФИЗИОЛОГИЯ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

---

*Санкт-Петербург*

---

Министерство  
здравоохранения  
Российской Федерации



Санкт-Петербургский  
Государственный  
Педиатрический  
Медицинский  
Университет

---

---

К.А. БЕЛЬСКАЯ  
С.А. ЛЫТАЕВ

# ФИЗИОЛОГИЯ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

---

Учебно-методическое  
пособие

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ  
2024

---

УДК 612.821.6  
ББК 28.073  
Б44

**Бельская, К.А.**

Б44 Физиология условных рефлексов. Учебно-методическое пособие / К.А. Бельская, С.А. Лытаев. – СПб.: СПбГПМУ, 2024. – 36 с.

**ISBN 978-5-907870-40-6**

Учебно-методическое пособие «Физиология условных рефлексов» составлено в соответствии с федеральным государственным образовательным стандартом высшего профессионального образования третьего поколения. Пособие содержит программу лекционного курса, перечень контрольных вопросов, терминологический минимум. Пособие составлено на основе классических и современных представлений в области физиологии условных рефлексов и может быть полезно студентам и аспирантам медицинских вузов.

Пособие предназначено для студентов 2-го курса лечебного, педиатрического и стоматологического факультетов Санкт-Петербургского государственного педиатрического медицинского университета.

**Рецензенты:**

*доктор медицинских наук доцент С.В. Гречаный* – заведующий кафедрой психиатрии СПбГПМУ

*доктор медицинских наук профессор М.В. Александров* – заведующий кафедрой нормальной физиологии ВМедА им. С.М.Кирова

УДК 612.821.6  
ББК 28.073

*Утверждено учебно-методическим советом Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения «Санкт-Петербургский государственный педиатрический медицинский университет» Министерства здравоохранения Российской Федерации*

Выпускается при поддержке Фонда научно-образовательных инициатив «Здоровые дети – будущее страны»

**ISBN 978-5-907870-40-6**

© СПбГПМУ, 2024

## Содержание

1. Введение .....	4
2. Классификация раздражителей .....	9
3. Классификация и строение рецепторов .....	10
4. Безусловные рефлексы. Инстинкты .....	13
5. Условно-рефлекторная деятельность .....	16
6. Механизм образования временных связей .....	20
7. Безусловное и условное торможение условных рефлексов .....	24
8. Возрастные особенности высшей нервной деятельности – формирование условных рефлексов в детском возрасте .....	28
9. Тестовое задание .....	31
Литература .....	36

## 1. Введение

Термин **высшая нервная деятельность (ВНД)** исторически связан с известным русским физиологом Иваном Петровичем Павловым (1849—1936). ВНД обеспечивается интегративной деятельностью больших полушарий мозга при взаимодействии организма с событиями окружающей среды на основе рефлекторных механизмов в целях адаптации к меняющимся условиям окружающей среды.

В историческом аспекте формирование учения о физиологии нервной системы несомненно находится под влиянием французского ученого – математика, физиолога и философа **Рене Декарта** (XVII в.) (рис. 1), который первым определил термин «рефлекс» для высших животных с публичными опытами (на лошадях) на площадях Парижа. Он также предположил функционирование рефлекторного принципа деятельности организма, который рассматривался в качестве машины, где внешние раздражители способствуют натягиванию «нитей», проходящих в нервах от органов чувств к мозгу.

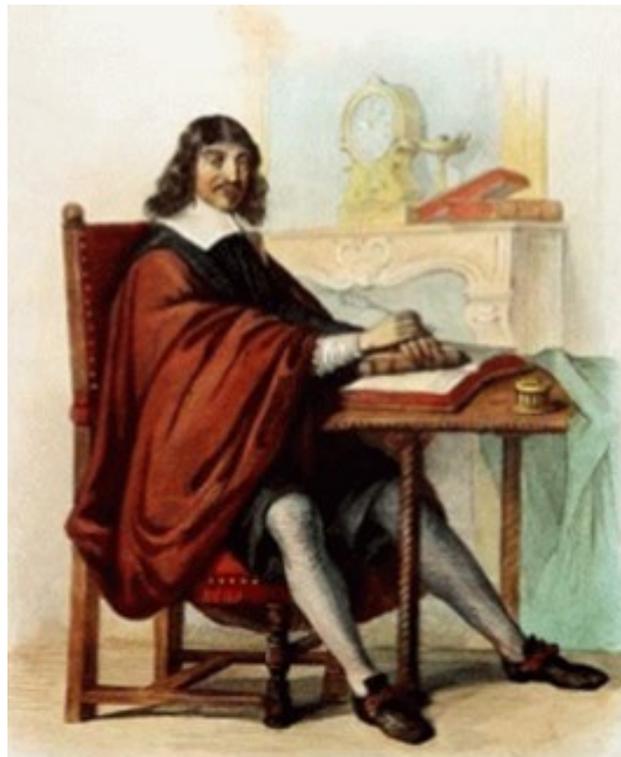


Рис. 1. Рене Декарт (1596–1650).

*Например, зрительный сигнал, действуя на глаз, приводит в движение зрительный нерв, который открывает в головном мозге особый клапан. При открывании клапана «животные духи» начинают по двигательному нерву поступать в мышцу, раздувая ее, что приводит к сокращению мышцы (движению).*

Несмотря на представления того времени и известную простоту в концепции Р. Декарта сделан ряд выводов, связанных с функционированием головного мозга. В частности, головной мозг является органом, управляющим поведением; мышечные ответы стимулируются изменениями в приходящем к мышце

(двигательном) нерве, а также связаны с процессами в чувствительных нервах. И, наконец, «рефлекс» был назван в качестве ответной реакции организма на внешний раздражитель при обязательном участии нервной системы.

В 1850 г. английский физиолог Маршал Холл (рис. 2) вводит в медицину термин «*рефлекторная дуга*» — путь, проходимый нервными импульсами при осуществлении рефлекса. Следует отметить, что в настоящее время понятие рефлекторной дуги не полностью отражает механизм осуществления рефлекса и поэтому позднее был предложен новый термин — «*рефлекторное кольцо*».



Рис. 2. Маршал Холл (1790–1857).

Следующим в ряду известных исследователей о рефлексе, рефлекторной дуге и значении нервной системы как посредника между внешней средой и организмом следует отметить чешского физиолога и анатома Й. Прохазку (1749–1820). В результате к середине 19 века труды названных ученых Р. Декарта, М. Холла и Й. Прохазки явились базисом для последующих физиологических исследований, в частности, для И.М. Сеченова (рис. 3) и в дальнейшем И.П. Павлова.

В 1863 году **И. М. Сеченов**, будучи профессором кафедры физиологии Медико-хирургической академии, на Пироговской набережной (ныне аудитория кафедры физики) в Санкт-Петербурге читает лекцию «Попытки свести способ происхождения психических явлений на физиологическую основу», более известную как «Рефлексы головного мозга». Были провозглашены принципы рефлекторной природы психической деятельности. Рефлексы, являясь универсальным механизмом взаимодействия организма с внешней средой, подразделялись на бессознательные и сознательные, и в последующем названные соответственно безусловные и условные. Рефлексы запускаются стимуляцией органов

чувств и далее развиваются в головном мозгу с последующим запуском поведенческих реакций. Отмеченная работа появилась в свет во время существенных противоречиях между церковью и набирающими силу идеями материализма и атеизма. В этой связи название лекции «Попытки свести способ происхождения психических явлений на физиологическую основу», которая планировалась к изданию в известном журнале «Современник», было изменено на уже известное – «Рефлексы головного мозга». Эта лекция и была опубликована впервые в «Медицинском вестнике» и только в 1866 г. вышла отдельной книгой.



Рис. 3. И.М. Сеченов (1829–1905).

Главный вывод И.М. Сеченова состоял в том, что в мозгу происходит непрерывная смена двух основных процессов – возбуждения и торможения, взаимодействие которых направлено на усиление или ослабление рефлексов. Также он впервые подразделил рефлексы на врожденные и приобретенные, изменяющиеся на протяжении жизни. Многие упомянутые тезисы И.М. Сеченова получили подтверждение и развитие после создания И.П. Павловым объективных методов лабораторных поведенческих исследований.

При исследовании реакций организма на воздействие факторов внешней среды, И.П. Павлов делает особый акцент на изучение функций коры больших полушарий головного мозга. Описание механизмов условного (сознательного по И.М. Сеченову) рефлекса явилось основой для последующего изучения поведенческих физиологических процессов высших животных и человека, что и обусловило рождение физиологии высшей нервной деятельности.

Интересен факт, что И.П. Павлов с сотрудниками на рубеже 19–20 веков стали известными благодаря исследованиям в области физиологии пищеварения (рис. 4) на животных (собаках). Для изучения активности пищеварительных

желез в области желудка и полости рта был разработан комплекс специальных инструментальных методов и хирургических операций (выведение протоков слюнных желез с наложением фистул, операции – желудочек Гейденгайна, желудочек Павлова), позволяющие оценить особенности секреции слюны и желудочного сока, за что в 1904 г. И.П. Павлов был удостоен **Нобелевской премии**.

Работа пищеварительной системы оценивалась по результатам различных врожденных рефлексов в ответ на поступление пищи (рис. 5–8). Было установлено, в частности, что слюна продуцируется не только при непосредственном контакте пищи со слизистой рта, но также если пища попадает в поле зрения, начинает пахнуть, и даже на звон посуды и шаги кормящего лаборанта. Так появился термин «психическое слюноотделение». Само явление уже было известно, однако считалось, что изучать его экспериментальными методами невозможно. В этой связи «психическое слюноотделение» рассматривалось как фактор, нарушающий чистоту экспериментов, от которого необходимо избавляться.

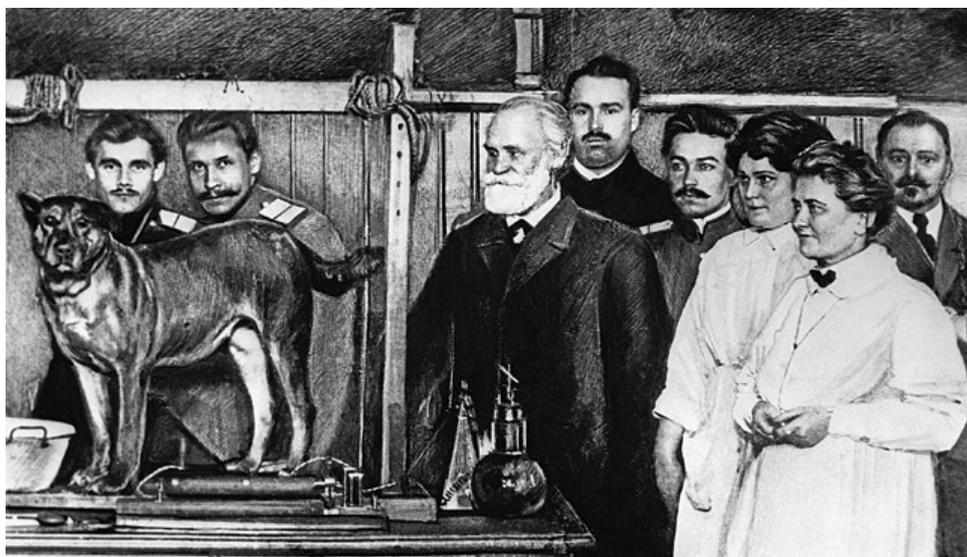


Рис. 4. Изучение секреторной деятельности пищеварительной системы.

Чтобы соблюдать чистоту экспериментов с животными их стали проводить в камерах со звуковой изоляцией, а также в целом с ограничением действия внешних раздражителей. Несмотря на такие условия, ученые сделали вывод, что слюноотделение в ответ на звук шагов лаборанта кормящего собаку, является результатом тренировки. Это было трактовано формированием приобретенного рефлекса. И в ответ на вопрос – можно ли любой исходно незначимый для животного раздражитель сделать пусковым для врожденного рефлекса слюноотделения, был провозглашен новый метод исследования животных – условных рефлексов.

Была разработана следующая процедура. В экспериментальной камере подвижность животного (собаки) фиксировали ремнями. Далее включали раздражитель, не имеющий связи с пищей (свет лампочки или звонок). Через несколько секунд подавали пищу, привычную для собаки, которую она съедала. По завершении приема пищи раздражитель выключали. После паузы в несколько ми-

нут процедуру повторяли с регистрацией количество выделившейся слюны. Первые сочетания не вызывали реакции. А далее в мозгу формировалась связь между включением лампочки и подачей пищи с нарастанием интенсивность слюноотделения. К 8–10-му повторению слюноотделение становится стабильным, что расценивается завершением формирования нового (условного) рефлекса.



Рис. 5. Пища – безусловный раздражитель слюноотделительного рефлекса.



Рис. 6. Звук (камертон) – индифферентный раздражитель: слюноотделение отсутствует.



Рис. 7. Многократное сочетание безусловного стимула (пища) и индифферентного (звук камертона).



Рис. 8. Выработка условного рефлекса: слюноотделение на звук.

В результате исходно незначимый раздражитель становился пусковым для врожденного рефлекса слюноотделения, формируясь уже в коре головного мозга (рис. 8). Первоначально оценивали только количество выделяемой слюны. Далее было установлено, что приобретенные рефлексы можно формировать на базе любого врожденного рефлекса (в частности, оборонительного при болевом воздействии). В свою очередь, раздражителями могут служить любые сигналы, воспринимаемые органами чувств (зрительные, слуховые, механические и др.).

Был предложен следующий механизм формирования таких условных рефлексов. Обучение способствует образованию **новых нейронных связей** между корковыми центрами органов чувств, возбуждаемыми первоначально незначимыми раздражителями, и центрами в коре актуальных врожденных рефлексов (корковые представительства безусловных рефлексов). Важным условием считается корковая локализация, поскольку именно корковые нейроны обладают максимальной способностью для образования новых контактов. Результатом становится возникновение разнообразных приобретенных рефлексов на базе врожденных.

Поскольку в этих наблюдениях было показано, что новые рефлексы возникают при определенных условиях, этот тип реакций назвали условными рефлексами с основой в виде условной или **временной связи**. Этот термин акцентирует относительную неустойчивость новых (приобретенных) рефлексов, которые при определенных условиях не только укрепляются, но и ослабевают. Функционирование врожденных рефлексов практически не зависит от условий окружающей среды, поэтому этот тип рефлексов назван безусловным. Запуск условного рефлекса может стимулироваться любым исходно нейтральным раздражителем, если в ходе обучения сформировалась временная связь между корковым центром конкретного анализатора и представительством безусловного рефлекса в коре больших полушарий. В таких условиях исходно нейтральный раздражитель становится для организма значимым и трансформируется в условный раздражитель.

## 2. Классификация раздражителей

Раздражители являются объектами внешней или внутренней среды, имеющие цифровые характеристики – амплитуду, выраженную природой раздражителя, и временные параметры (длительность, частота). При действии раздражи-

телей на ткани запускается ответная реакция в виде изменения метаболизма и физико-химических свойств (раздражимость), а при действии на специализированные (нервная, мышечная, железистая) ткани формируется потенциал действия (возбудимость). Потенциал действия реализуется генерацией нервного импульса, мышечным сокращением или выделением железистого секрета, в т.ч. гормонов.

Вся линейка раздражителей классифицируется по группам в зависимости от выбранного критерия. Рассмотрим эти критерии:

I. Абиотические (климатические, географические, космогенные);

II. Биотические (флора и фауна, антропогенные воздействия);

III. Гомотропные (действующие на человека) и агомотропные (не действующие на человека);

IV. Физические – самая большая группа:

- микроклимат – температура, влажность, подвижность воздуха;

- радиация и электромагнитные излучения – ЭМ поля, освещенность, ионизация;

- механические – шумы, звуки, ускорение, давление воздуха;

- гравитация;

V. Химические – газовый состав среды, ксенобиотики;

VI. Информационные – депривация, избыточность, искажение информации, неожиданность;

VII. Семантические – угрожающие биологическим и социальным мотивам и потребностям;

VIII. Адекватные, на которые в процессе эволюции сформированы рецепторы и неадекватные (специализированных рецепторов нет).

IX. По взаимодействию раздражителей – аддитивные, потенцированные и антагонистические.

X. По силе действия – подпороговые, пороговые, надпороговые (субмаксимальные), максимальные и сверхмаксимальные – при этих раздражителях реакция ткани либо максимальная, либо уменьшается, либо временно исчезает (парадоксальная реакция).

### **3. Классификация и строение рецепторов**

*Рецепция* – трансформация специфической энергии раздражителя в неспецифический процесс – нервное возбуждение. Рецепторы по своему строению и функционированию довольно разнообразны. Пока выделим из них наиболее простые, эволюционно самые древние – свободные нервные окончания; специализированные рецепторные клетки, которые через синапс контактируют с последующими элементами, и инкапсулированные нервные окончания, занимающие по своим свойствам промежуточное положение между двумя, представленными выше (рис. 9). Восходящие пути идут от них сходным образом идут к периферическому сенсорному нейрону, расположенному в периферическом сенсорном ганглии.



По характеру раздражителя сенсорные рецепторы подразделяют на:

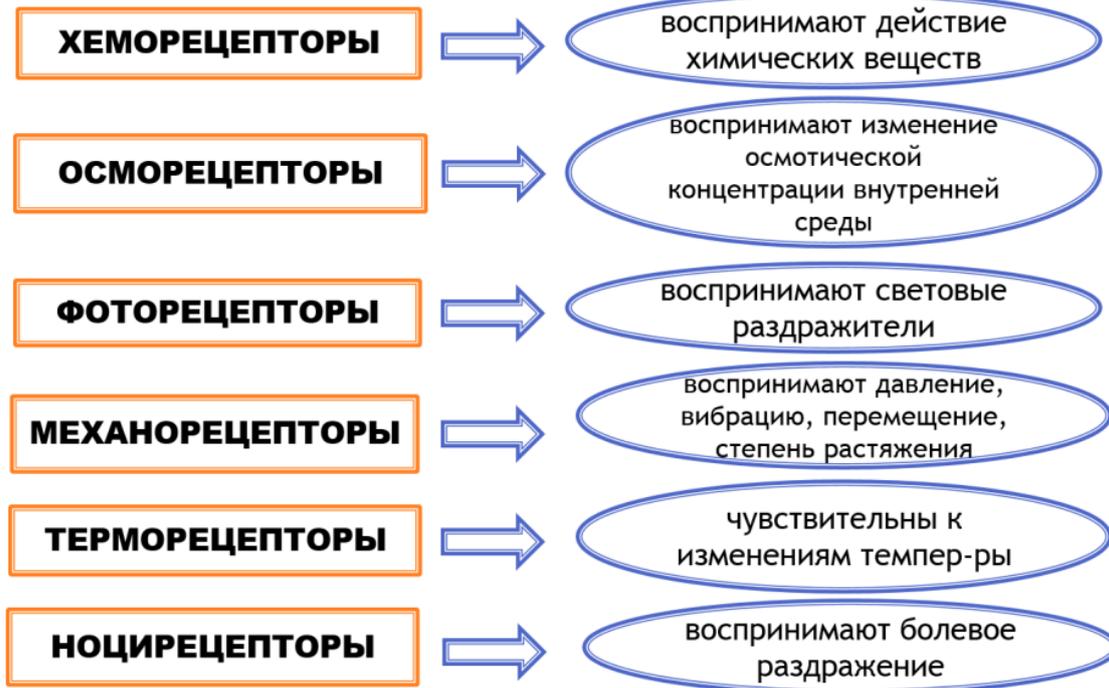
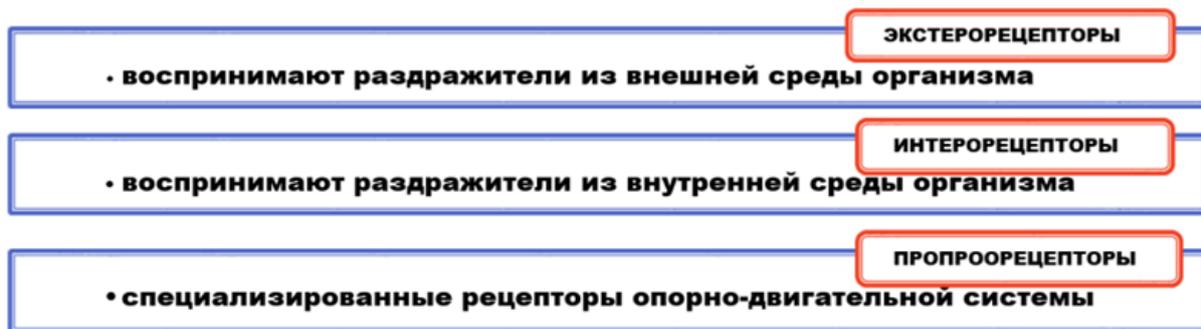


Рис. 10. Классификация рецепторов по модальности раздражителя.

Говоря о классификации рецепторов (рис. 11), следует отметить, что по локализации, как это предложил выдающийся шотландский физиолог, лауреат Нобелевской премии У.С.Шеррингтон, среди них различают *экстерорецепторы*, (наружные), *интерорецепторы* (внутренние) и *проприорецепторы* (рецепторы в структурах опорно-двигательного аппарата).



По разнообразию воспринимаемых раздражителей сенсорные рецепторы подразделяют на:



Рис. 11. Классификация рецепторов по локализации и модальности.

К этому следует добавить, что рецепторы также различают по способу реагирования на действие раздражителя. Те из них, которые генерируют рецепторный потенциал на начало или конец действия раздражителя, обозначают как *фазические*, или быстро адаптирующиеся (например, фоторецепторы); а те, которые оказываются, возбужденными на протяжении всего действия раздражителя, получили название *тонические*, или неадаптирующиеся, медленноадаптирующиеся (например, терморецепторы).

А теперь рассмотрим в общем виде схему процессов, происходящих в начальной части сенсорной системы. Взаимодействие сенсорной системы с раздражителем, по существу, начинается еще до рецептора. У многих анализаторов имеются так называемые вспомогательные структуры, которые выполняют задачу некоторой количественной обработки сигнала; трансформации, перехода в другой вид энергии здесь не происходит. Это, например, роговица, зрачок и хрусталик в зрительном анализаторе; ушная раковина, барабанная перепонка и слуховые косточки в слуховом и т.п. Благодаря функциям вспомогательных структур рецепторы защищены от воздействия чрезвычайно сильных или неадекватных раздражителей. Но вместе с тем здесь осуществляется проведение энергии адекватных воздействий, возможно, её концентрирование на единицу площади, возможен несложный анализ, который заключается в выделении некоторых составных частей раздражителя. За счет вспомогательных структур может происходить понижение или повышение чувствительности сенсорного органа в целом.

В конечном итоге энергия раздражителя достигает рецепторной клетки, которая содержит субстрат, способный трансформировать эту энергию в биологические процессы. Такими свойствами обладают только рецепторы, и механизмы трансформации оказываются различными, но в конечном итоге все они приводят к возникновению *рецепторного потенциала*. Таким образом, механизм работы рецепторных образований тесно связан с протекающими в них биоэлектрическими явлениями.

Очень важным моментом является то обстоятельство, что энергия адекватного раздражителя служит только начальным толчком, ее просто не хватило бы, чтобы произвести столь энергоемкие изменения в мембране. Но благодаря этому начальному толчку запускается система высвобождения энергии из «биологических аккумуляторов», которыми являются фосфорорганические соединения с макроэргическими связями (аденозинтрифосфорная и аденозиндифосфорная кислоты, креатин фосфат). Именно в этом, т.е. в генерации рецепторного потенциала, качественно однотипного во всех рецепторах, и заключается первичный рецепторный акт – трансформация специфической энергии раздражителем в неспецифический процесс возбуждения (механизм биологического усиления).

#### 4. Безусловные рефлексы. Инстинкты

Среди врожденных форм поведения различают безусловные рефлексы и инстинкты. **Безусловные рефлексы (БР)** – врожденные, видовые ответные реакции организма на внешние и внутренние раздражители, функционирующие

при обязательном участии ЦНС. БР сформировались в процессе эволюции как результат адаптации к относительно постоянным факторам внешней среды.

Комплекс врожденного поведения обеспечивается разнообразными генетически запрограммированными БР и существенно не изменяются в процессе индивидуального развития организма. БР стабильны, что поддерживается устойчивыми нервными связями для проведения рефлекторного возбуждения в ЦНС. БР характерны для биологических видов – представители одного и того же вида животных имеют примерно одинаковый фонд БР. При этом каждый из них запускается раздражением конкретного рецептивного поля (рефлексогенной зоны). *Например, глоточный рефлекс возникает при раздражении задней стенки глотки, рефлекс слюноотделения – при раздражении рецепторов полости рта, коленный, ахиллов и локтевой рефлекс – при раздражении рецепторов сухожилий определенных мышц, зрачковый – при действии на сетчатку резкого изменения освещенности и т. д. При раздражении других рецептивных полей эти реакции не вызываются.*

Комплекс БР цепного характера, когда завершение одного рефлекса является началом другого и внешне напоминает адекватное поведение, называют **инстинктом**. На их возникновение кроме внешних раздражителей большое влияние оказывают гормональные и метаболические процессы внутренней среды. *Например, циклические функции активности половых желез способствуют проявлению полового и родительского инстинктов, охотничий и пищевые инстинкты зависят от метаболических изменений по причине отсутствия пищи.*

В тоже время инстинкты остаются неразумным поведением. При нарушении механизма инстинкта, он не может возобновиться с «прерванного места». Для возобновления инстинкта, если не упущено время, вся цепь поведенческих реакций должна повториться вновь. *«Птица высидживает камни вместо яиц в гнезде, пока не закончится срок высидживания».* У человека инстинкты в чистом виде, в отличие от животных, проявляются в состоянии аффекта, алкогольного опьянения, под действием наркотиков, когда снижается контролирующее влияние коры головного мозга. Как правило, инстинкты здорового субъекта всегда контролируются сознанием.

### **Классификация безусловных рефлексов**

1. **По уровню замыкания сегментарного и надсегментарного аппарата:** спинномозговые, продолговатого, моста и среднего мозга, а также подкорковых структур и коры больших полушарий.

2. **Моносинаптические** (сухожильные – коленный, ахиллов и т.д. и **полисинаптические** – ходьба, слюноотделение и др.

3. **По биологической значимости для организма.**

**а. Пищевые.** Поведенческие реакции организма, направленные на поиск, добычу, захват, опробование и обработку пищи – секреция слюны и пищеварительных соков, моторика ЖКТ.

**б. Защитные (оборонительные).** Реакции, направленные на избегание (пассивная форма) или устранение (активная форма) вредных воздействий для организма, причиняющих ему боль или повреждение.

**в. Ориентировочно-исследовательские.** Разнообразные по сложности и внешнему проявлению реакции, возникающие в ответ на изменение окружающей среды. Комплекс этих реакций направлен на адаптацию организма к деятельности, значимой в новой обстановке.

Особое место среди БР занимает ориентировочный рефлекс (рефлекс «что такое?»). Это многокомпонентная БР специфическая реакция на «новизну», направленная на дифференцировку сенсорных систем при анализе новых явлений. В этой связи различают три группы ориентировочных рефлексов.

**Первая группа** включает комплекс нейрофизиологических и вегетативных реакций. Среди них – изменение диаметра зрачка, порогов восприятия сенсорных раздражителей, ЭЭГ (торможение альфа-ритма, активация бета-ритма), кожно-гальванической реакции, глубины дыхания, диаметра кровеносных сосудов мозга и конечностей, сердцебиений и ряда других параметров вегетативной деятельности.

**Вторая группа** реакций, связанная с ориентировочным рефлексом – это специализированные поисковые движения. Помимо внешних раздражителей они определяются состоянием эмоциональной сферы субъекта.

**Третья группа** представляет исследовательские реакции, основанные на «любопытстве».

В целом, ориентировочный рефлекс является нейрофизиологической основой таких психических исполнительных функций, как внимание, реакции удивления, настороженности, бдительности.

**г. Половые.** Поведенческие комплексы поиска партнера, проведение брачного ритуала и полового акта.

**д. Родительские.** БР в основе родительского поведения, связанного с вскармливанием, защитой и воспитанием потомства.

Морфофункциональной единицей любого БР является рефлекторная дуга (рис. 12).

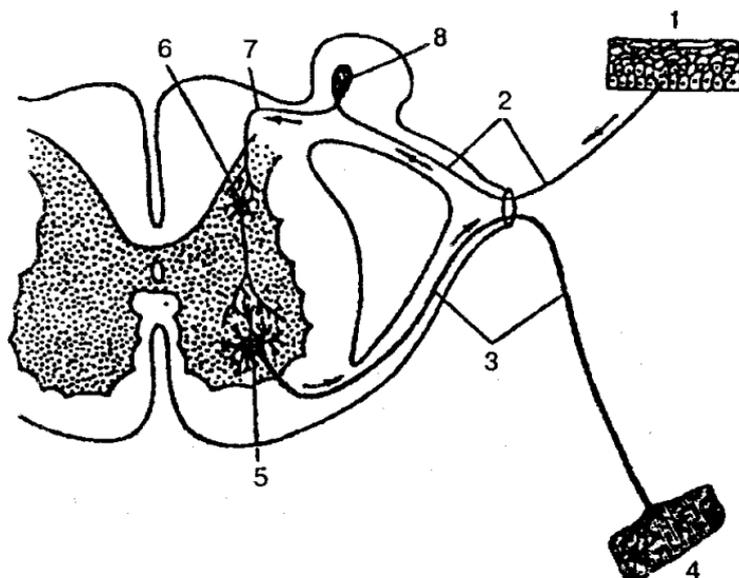


Рис. 12. Схема рефлекторной дуги: 1 – кожные нервные окончания; 2 – дендрит чувствительного нейрона; 3 – аксон мотонейрона передних рогов спинного мозга; 4 – проприоцептор (интрафузальное мышечное волокно и комплекс Гольджи); 5 – мотонейрон; 6 – вставочный нейрон; 7 – аксон чувствительного нейрона; 8 – сенсорный нейрон спинномозгового узла.

## 5. Условно-рефлекторная деятельность

Условные рефлексы (УР) – это временные, индивидуально приобретенные приспособительные реакции животных и человека, возникающие при обязательном участии коры головного мозга. УР проявляются при определенных условиях и угасают при изменении этих условий. Особенностью УР является их формирование в течение индивидуальной жизни организма. УР исчезают и вновь проявляются в зависимости от условий среды и состояния организма. Анализ экспериментальных данных позволил сформулировать **условия, необходимые для формирования УР:**

1. Многократное сочетание нейтрального раздражителя и БР (иногда УР может выработаться после однократного сочетания, например, при защитных БР);
2. Во времени новый (условный) раздражитель должен следовать ранее БР;
3. ЦНС, как и весь организм должны находиться в состоянии активного бодрствования. Болезненное, утомленное, сонное состояние, перевозбуждение тормозят выработку УР;
4. В эксперименте необходимо создание условий изоляции животного от раздражителей, способных вызвать торможение УР. В реальных природных условиях это правило не является обязательным.

При соблюдении этих условий УР будет выработан, что обеспечивается новой нервной связью в коре больших полушарий.

### **УР имеют ряд общих характеристик:**

1. Приспособительный характер, способствующий пластичному поведению;
2. Участие высших отделов (коры) головного мозга;
3. Формируются и тормозятся индивидуально для конкретной особи;
4. Сигнальный характер, предшествующий последующему возникновению БР, подготавливая организм.

**Таким образом, формирование классического УР происходит следующим образом.** После включения условного раздражителя через определенные временные интервалы предъявляется подкрепляющий (безусловный) стимул. Подкрепление следует за условным стимулом независимо от наличия реакции животного. В результате нескольких сочетаний условного и безусловного раздражителей изолированное предъявление условного вызывает реакцию, аналогичную реакции на безусловный раздражитель. Если условный раздражитель повторно применять без подкрепления, то условно-рефлекторный ответ постепенно уменьшается, и в конечном итоге прекращается. После перерыва он легко восстанавливается, но без подкрепления быстро угасает.

### **Классификация условных рефлексов**

Существует несколько подходов при классификации УР.

1. **По биологическому значению** – в зависимости от БР, на основе которых они сформированы: пищевые; половые; оборонительные и т. д.
2. **В зависимости от характера сигнального раздражителя:** натуральные – в ответ на естественный раздражитель; искусственные – в ответ на (искусственный) лабораторный раздражитель.

**К натуральным УР** относят рефлексы, образующиеся в ответ на естественные свойства безусловного раздражителя (вид, запах пищи). *Щенки одного и того же помета содержались на различном пищевом рационе: одних кормили только мясом, других — только молоком. У животных, которых кормили мясом, его вид и запах вызывали условную реакцию с выраженными моторным и секреторными компонентами. Щенки, получавшие лишь молоко, первый раз реагировали на мясо только ориентировочной реакцией – обнюхивали его и отворачивались. Однократное сочетание вида и запаха мяса с едой полностью устранило это «безразличие». У щенков выработался натуральный пищевой условный рефлекс.*

Натуральные УР характеризуются быстротой формирования и большой устойчивостью. Они могут сохраняться всю жизнь при отсутствии последующих подкреплений. Это объясняется **биологическим значением** натуральных УР, особенно на ранних стадиях приспособления организма к окружающей среде.

УР можно выработать также на различные нейтральные сигналы (свет, звук, запах, изменения температуры и др.), не обладающие в обычных условиях свойствами раздражителя, вызывающего БР. Такие реакции называются **искусственными УР**. *Например, запах мяты не присущ мясу. Однако если этот запах несколько раз сочетать с кормлением мясом, то образуется УР: запах мяты становится условным сигналом еды.*

*Также примерами выработки УР на искусственные раздражители может служить образование у человека секреторных и двигательных УР в ответ на раздражители в виде звонка, метронома, усиления или ослабления освещения, прикосновения к коже и т. д.* Искусственные УР медленнее вырабатываются и быстрее угасают в отсутствии подкрепления.

### **3. По сложности образования УР:**

- УР 1-го порядка, вырабатываемые на базе БР;
- УР 2-го, 3-го, 4-го, 5-го и т. д. порядков (высшие), вырабатываемые на базе прочных УР 1-го, 2-го, 3-го и т. д. порядков.

Остановимся на этой классификации более подробно.

УР, выработанные при подкреплении пищей или болевыми воздействиями, получили название УР 1-го порядка. При наличии у собаки пищевого рефлекса 1-го порядка можно выработать УР 2-го порядка, а на его основе можно выработать УР 3-го порядка и т.д. *Если у собаки выработан условный слюноотделительный рефлекс на звонок, то при сочетании звонка с другим нейтральным раздражителем можно получить **УР второго порядка**. Установлено, что у собак можно выработать рефлексы до четвертого порядка на основе пищевой и оборонительной реакции.*

*У человека с развитием 2-й сигнальной системы (речи) порядковый диапазон этих реакций значительно расширяется. Подавляющее большинство двигательных УР у человека образуется путем подкрепления не безусловными раздражителями, а различными условными сигналами в виде словесных инструкций, объяснений и др.*

**Биологическое значение УР высших порядков** состоит в обеспечении сигнализации о предстоящей деятельности при подкреплении не только безус-

ловными, но и условными раздражителями. В этой связи более быстро и полно происходит развитие адаптационных реакций организма.

#### 4. По локализации рецепторов:

- экстероцептивные – возникают в ответ на раздражение рецепторов внешней среды (на зрительные, слуховые, вкусовые и др.);
- интероцептивные – рефлексы с интерорецепторов, проявляющиеся изменением вегетативной активности;
- проприоцептивные – рефлексы с интрафузальных мышечных волокон и органов Гольджи.

5. По соотношению во времени условного и безусловного раздражителей (рис. 13):

**Наличные** – полное совпадение во времени.

**Совпадающие** – подкрепление следует сразу за условным раздражителем (не более 1–3 сек).

**Отставленные** – время между началом действия условного раздражителя и подкрепления увеличивается до 30 сек.

**Запаздывающие** – время подкрепления увеличивается до 1–3 мин.



Рис. 13. Условные рефлексы по соотношению во времени действия условного и безусловного раздражителей.

**Следовые** – подкрепление осуществляется после окончания действия раздражителя. Следовые УР с большим «отставлением» являются сложными формами ВНД. У человека следовые УР образуются легко. *Разновидность следового УР – это рефлексы на время. Они образуются при регулярном повторении безусловного раздражителя, например, кормление через каждые 30 мин. Такие рефлексы могут быть выработаны на различные интервалы времени (от*

сек до сут). Ориентиром в отсчете времени, вероятно, служат различные периодические процессы организма (генераторы ритмов в мозговых структурах, ритм сердечных сокращений, дыхательный ритм, двигательная и секреторная периодика пищеварительной системы и т.п.).

**6. Инструментальные** – какое-либо действие является обязательным условием для подкрепления. *Чтобы получить пищу при включении лампочки, собака должна нажать на педаль.*

**7. По эфферентному звену рефлекторной дуги разделяют рефлексы двигательные и вегетативные.**

**Двигательные** – формируются на базе БР двигательных реакций, сначала в виде общей двигательной реакции, затем специализируются.

**Вегетативные** – сосудистые, дыхательные, зрачковые и т.п. Имеют разную скорость формирования. Одни вырабатываются легко (сочетание звука метронома, углекислого газа и гипервентиляции), другие – очень медленно (сердечно-сосудистые УР). К вегетативным условным рефлексам относится классический слюноотделительный УР.

**8. В зависимости от структуры условного сигнала – простые (в ответ на одиночные раздражители) и сложные (в ответ на комплексные раздражители):**

**Сложные УР** могут быть сформированы на одновременный или последовательный комплексы раздражителей.

**УР на одновременный комплекс** формируется в том случае, если сигналом становится комбинация из одновременно применяемых раздражителей (например, свет и звук).

**УР на последовательный комплекс** формируется в ответ на комбинацию раздражителей, последовательно действующих друг за другом. Если в комплексе раздражителей между окончанием действия предыдущего сигнала и началом действия последующего имеется интервал времени, а подкрепление совпадает с действием только последнего компонента, то образуется УР на цепь раздражителей. *Иногда в качестве условных сигналов используют не абсолютные, а относительные признаки раздражителей. Например, из двух одновременно предъявляемых однородных раздражителей – плоских кружков – УР вырабатывается на один из них – больший по размеру. Затем животному предъявляют геометрические фигуры (например, треугольники), также отличающиеся по размеру. Если и в этом случае животное осуществит условно-рефлекторную реакцию на сигнал более крупного размера, судят о выработке УР на отношение.*

### **9. Положительные и отрицательные**

**Положительными** называют УР, в динамике которых проявляется активность организма в виде двигательных или секреторных реакций. Условные реакции, не сопровождающиеся внешними двигательными и секреторными эффектами, относят к **отрицательным (тормозным) УР**. В процессе приспособления организма к изменяющимся условиям среды оба вида рефлексов имеют большое значение. *Например, при условном раздражителе в виде команды «Смирно!» активизируется деятельность мышц, обуславливающих стояние в определенном положении и торможение других условных двигательных реакций,*

которые осуществлялись до этой команды (например, ходьба, бег). При этом такое качество, как дисциплинированность, связано с одновременным сочетанием положительных и отрицательных условных рефлексов.

Особую роль в поведении играют **имитационные (подражательные) УР**, подкреплением для которых служит лишь наблюдение за поведением другой особи. Такие рефлексы возникают у животного в результате наблюдения за процедурой выработки УР другого животного. Особенно легко они вырабатываются у животных стадного образа жизни. Если у одной обезьяны из стада выработать УР (пищевой) на виду у всего стада, то и у других членов также образуется этот УР. Подражательные рефлексы как один из видов приспособительных реакций животных широко распространены в природе. В наиболее простой форме этот рефлекс обнаруживается в виде рефлекса следования. Например, стайные рыбы следуют за своими сородичами или даже за силуэтами рыб. Ч. Дарвин отметил, что вороны не подпускают близко человека с ружьем или любым длинным предметом в руках. Этот «спасительный страх» развился, главным образом, не в результате личного опыта общения с человеком, а благодаря подражанию поведению особей того же вида или других видов.

Огромное значение подражание имеет и для человека. В.М. Бехтерев рекомендовал использовать подражательные реакции при воспитании ребенка уже с конца 2-го мес после рождения. И.П. Павлов считал, что при помощи подражательного рефлекса у животных складываются сложные индивидуальные и социальные формы поведения.

## 6. Механизм образования временных связей

В работах И.П. Павлова высказано предположение, что при выработке УР происходит формирование временной нервной связи между двумя группами нейронов коры головного мозга – корковыми представителями УР и БР (рис. 14).

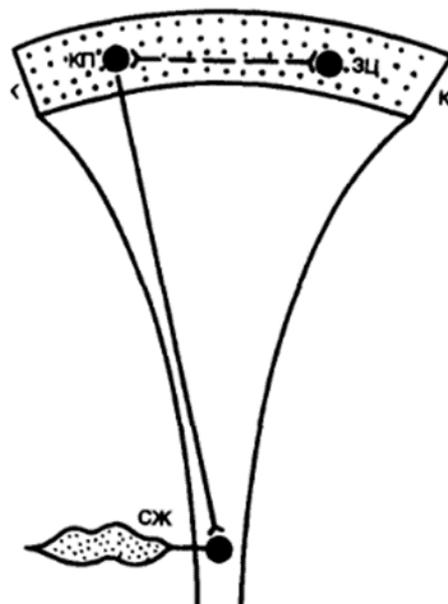


Рис.14. Механизм образования (временной связи) УР.

Световая стимуляция взаимодействует с рецепторами сетчатки глаза собаки, и далее нервный импульс по зрительному тракту поступает в первичную проекционную зону зрительного анализатора (зрительный центр – ЗЦ), возбуждая ее. При получении пищи, также активируются вкусовые рецепторы ротовой полости и слюнные железы (СЖ). Откуда информация по черепно-мозговым нервам (языкоглоточному, лицевому и др.) также поступает также в головной мозг (КП – корковое представительство БР), возбуждая пищевой центр. При этом пищевой центр возбуждается в большей степени, чем ЗЦ, он является доминантным. В соответствии с принципом доминанты этот центр обладает особыми свойствами – притягивать к себе возбуждение от других, менее возбужденных центров, усиливаясь за счет их энергии. Таким образом, иррадиация возбуждения из ЗЦ связывается с пищевым центром. Одновременно доминирующий центр также распространяет вокруг себя волны возбуждения, генерируя встречную иррадиацию возбуждения. В результате многократных сочетаний нейтрального раздражителя с безусловным подкреплением активируется встречная иррадиация возбуждения. Такое явление получило название «проторение пути», т. е. формирование между зрительным и пищевым центрами системы функциональных нейронов, по которым возбуждение от центра условного сигнала поступает к центру безусловного подкрепления, вызывая условную слюноотделительную реакцию. Таким образом, в основе образования УР *«проторение пути»* по принципу доминанты.

Нейрофизиологические исследования показали, что формирование временной связи не ограничивается только корой головного мозга. Установлены также механизмы образования простых УР у животных с поврежденной корой с нарушением связей между корковыми представительствами УР и БР, что свидетельствует о формировании временных связей с участием подкорковых структур. С учетом этого **временные связи можно разделить на следующие группы** (рис. 15):

1. Горизонтальные корково-корковые условно-рефлекторные, которые образуются после нескольких подкреплений и являются самыми прочными.
2. Горизонтальные подкорковые, которые образуются после очень большого числа подкреплений и являются непрочными, легко распадаясь.
3. Вертикальные корково-подкорковые-корковые занимают промежуточное положение по скорости образования и прочности.

Такая классификация временных связей подтверждается нейрофизиологическими исследованиями с регистрацией нейронной активности и активности нервных центров (ядер) во время выработки УР. Формирование УР сопровождается изменением нейронной активности на всех уровнях головного мозга. Взаимодействия перестраиваются как на уровнях коры и подкорки, так и между нейронами одного уровня ЦНС. Наиболее значимыми для обучения считаются фронтальная и сенсорная кора (области центров анализаторов), ретикулярная формация, гиппокамп, гипоталамус и таламус, что свидетельствует о принципе многоуровневости (рис. 16) в организации УР.

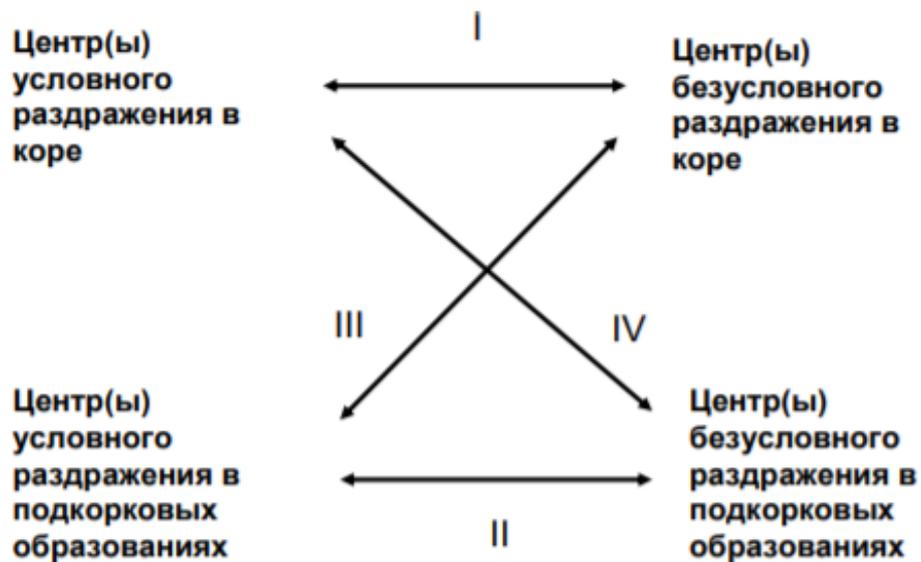


Рис. 15. Кортиково-подкорковые взаимодействия при формировании УР.

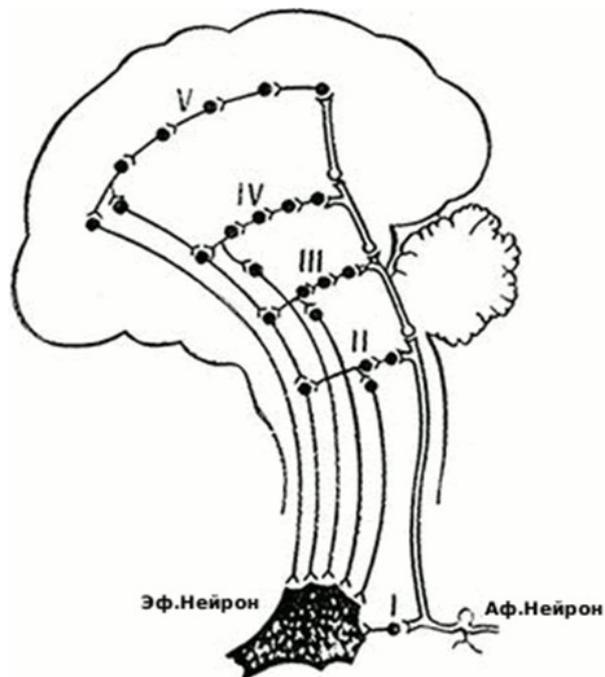


Рис. 16. Многоуровневый БР (по Э.А. Асратяну):  
I–V – уровни центрального представления ЦНС.

**Конвергентная теория** позволяет рассмотреть другие представления о механизме формирования временной связи.

Согласно конвергентной теории временная связь реализуется за счет одновременного возбуждения (конвергенции) от условного и безусловного раздражителя на одном нейроне (рис. 17). В основе лежит свойство нейронов реагировать на разномодальную стимуляцию, когда условный и безусловный раздражители вызывают генерализованное возбуждение корковых нейронов благодаря интегративному действию ретикулярной формации. Аффентация от условного и безусловного раздражителей перекрывается, в результате **происходит конвер-**

генция этих возбуждений на одних и тех же корковых нейронах, образование и стабилизация временных связей между корковыми представителями УР и БР. Образование временной связи обусловлено структурными изменениями в синапсах и нейронах на внутриклеточном уровне. Любой УР представляет сложную перестройку как существующих, так и формирование новых межцентральных отношений, что предполагает включение мозговых механизмов функциональных изменений в центрах представительств как УР, так и БР.



Рис. 17. Конвергентная теория формирования временной связи.

Важнейшей особенностью УР связи является ее более или менее длительная фиксация – сохранение, что объясняется рядом гипотез. В частности, имеется представление об **образовании временных связей в результате облегчения синаптической передачи возбуждения**. В качестве механизма имеются сведения о посттетанической потенциации, проявляющейся в ускорении проведения возбуждения через синапс после предварительной его активации. В свою очередь, пролонгацию передачи через синапс связывают с изменением свойств пре- и постсинаптической мембраны.

Другим возможным механизмом рассматривается **активация новых синапсов**. Она может осуществляться гуморальным путем и реализовываться как на пресинаптическом уровне в виде увеличения выброса медиатора, так и на постсинаптическом за счет повышения чувствительности к медиатору постсинаптической мембраны. Многократное применение сочетаний условного и безусловного раздражителей в процессе выработки УР способствует **морфологическим изменениям окончаний аксонов** за счет прорастания их к другим нейронам и **формированию новых межклеточных контактов**. Таким образом, временная связь выступает как интеграция нейрофизиологических, биохимических и биофизических изменений головного мозга при обучении.

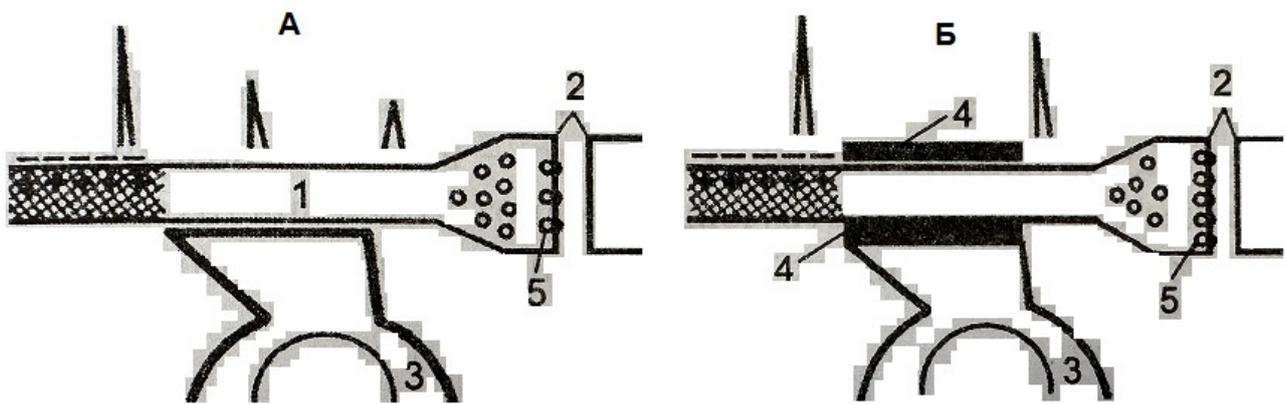


Рис. 18. Изменения в синапсе при образовании временной связи (по А.И. Ройтбаку, 1972).  
 А – синапс до образования временной связи; Б – синапс после формирования временной связи; 1 – аксон; 2 – синаптическая щель; 3 – конвергирующий нейрон (олигодендроцит); 4 – миелиновая оболочка; 5 – синаптические пузырьки с медиатором.

Описаны нейроглиальные изменения при формировании клеточных аналогов УР рефлекса. Это послужило основанием для *глиальной гипотезы*, которая свидетельствует в пользу миелинизации аксонов при укреплении временных связей, возбуждающихся от условного раздражения. Безусловная стимуляция в заинтересованных корковых представлениях приводит к деполяризации глиацитов. В свою очередь, возбуждение большого числа нейронов импульсами от специфических и неспецифических путей приводит к секреции в межклеточные щели и аккумуляции ионов калия. Деполяризация олигодендроцитов является сигналом к образованию миелина. Важным условием этого процесса служит совпадение во времени деполяризации олигодендроцитов и физико-химических изменений в прилегающих немиелинизированных пресинаптических терминалях (рис. 18).

## 7. Безусловное и условное торможение УР

Еще И.М Сеченов в своей работе «Рефлексы головного мозга» (1864) делает заключение о двух противоположных процессах в нервной системе – возбуждения и торможения. На уровне нейрона возбуждение проявляется динамикой мембранной разности потенциалов (деполяризация), а торможение – гиперполяризацией.

Оба процесса – **торможение и возбуждение**, являются **активными**, связанные с особенностями интеграции аксонов, дендритов и тел нейронов, а также с участием тормозных медиаторов. **И. П. Павлов** **разделил торможение на внешнее (безусловное) и внутреннее (условное)** (табл.). Считается, что баланс между этими процессами определяет поведение животных и человека.

### Внешнее безусловное торможение

Биологическое значение внешнего торможения состоит в формировании нового защитного поведенческого акта под влиянием внезапного нового сильного раздражителя. Развитие ранее сформированного УР при этом затормаживается.

Кроме того, внешнее торможение способствует замещению одного варианта целостной деятельности (например, пищевого УР) другим вариантом (например, оборонительным УР) – более актуальным в данный момент.

Таблица

**Внутреннее и внешнее торможение условных рефлексов**

Внешнее, безусловное торможение	Внутреннее, условное торможение
<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Врожденное</li> <li>2. Видовое</li> <li>3. Не требует обучения</li> <li>4. Возникает на посторонний раздражитель, который вызывает новый доминантный очаг <b>вне временной связи</b> условного рефлекса</li> <li>5. Механизм: новый доминантный очаг тормозит временную связь</li> <li>6. Значение: концентрация внимания на определенном важном процессе</li> <li>7. Более грубое, возникает быстро.</li> <li>8. Растормаживания нет</li> <li>9. Более древнее, возникает раньше, менее ранимое</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Приобретенное</li> <li>2. Индивидуальное</li> <li>3. Требуется обучения</li> <li>4. Возникает при <b>взаимодействии с временной связью</b> условного рефлекса при отсутствии подкреплений</li> <li>5. Механизм: условный раздражитель перестает подкрепляться безусловным, и временная связь разрывается</li> <li>6. Значение: уточняет, конкретизирует, исправляет условные рефлексы</li> <li>7. Более тонкое, развивается медленно</li> <li>8. Характерно растормаживание</li> <li>9. Более молодое, более ранимое</li> </ol>

Внешнее торможение УР в зависимости степени влияния внезапных раздражителей подразделяется на **гаснущий тормоз и постоянный тормоз**.

**Гаснущий тормоз** – в этом случае внезапный сигнал, повторяясь, теряет свое тормозящее влияние, поскольку не имеет на данный момент существенного значения для организма. Обычно на человека действует серия различных сигналов, на которые сначала он обращает внимание, а затем перестает. *В обычной жизни можно часто наблюдать, как человек прекращает текущую деятельность в результате переключения внимания на новый внезапно появившийся раздражитель. Например, звонок телефона или в дверь.*

**Постоянный тормоз** – здесь дополнительный раздражитель с повторением не теряет свою актуальность. Это стимуляция от переполненных внутренних органов (мочевого пузыря, кишечника и т.д.), болевые раздражители, половое возбуждение, чувство страха и т.д. Они имеют существенное значение для человека и требуют принятия решения для их устранения, в силу чего УР деятельность затормаживается.

Отдельно в ряду внешнего торможения выделяют **запредельное охранительное торможение**. Оно возникает, если условный раздражитель для конкретного организма становится сверхсильным или запредельным. Правильнее говорить об изменении порогов восприятия этих раздражителей. В этом случае известный условный раздражитель становится «запредельным» и воспринимается в качестве нового, вызывая тормозную или парадоксальную реакцию. Это явление описал впервые И.П. Павлов, изучая больных клиники душевных болезней. Условный раздражитель для больного человека действи-

тельно становится очень сильным, превышающим лабильность нервной системы. Кроме того, в этой ситуации нервная система также ослаблена, истощена, повышая порог восприятия для «сверхсильного» раздражителя. Поэтому запредельное торможение носит охранительный характер.

**Основным механизмом внешнего торможения** выступает посторонний сигнал, сопровождающийся формированием в коре большого мозга нового очага возбуждения. Даже при средней силе раздражитель оказывает угнетающее влияние на текущую УР деятельность по принципу доминанты. **Внешнее торможение является безусловно-рефлекторным**, поскольку возбуждение нейронов ориентировочно-исследовательского рефлекса на новый посторонний раздражитель локализуется за пределами (внешнее) временной связи наличного УР. Более сильный или биологически значимый раздражитель подавляет (ослабляет или устраняет) другую реакцию. Внешнее торможение способствует экстренной адаптации организма к меняющимся условиям внешней и внутренней среды организма и дает возможность переключиться на другую актуальную деятельность.

### **Внутреннее (условное) торможение**

**Условное торможение УР** по аналогии с УР требует выработки. Поэтому его называют также УР торможением, которое является **приобретенным**, индивидуальным. Звенья внутреннего торможения локализованы «внутри» корковых представительств УР – БР и временной связи актуального УР. Условное торможение подразделяют на: угасательное, запаздывающее, дифференцировочное и условный тормоз.

**Угасательное торможение** возникает при повторном применении условного сигнала без подкрепления. На первом этапе УР ослабевает, после чего полностью исчезает, но через некоторое время может восстановиться. Скорость угасания зависит от интенсивности условного сигнала и биологической значимости подкрепления: чем они значительнее, тем труднее совершается угасание УР. **Этот процесс связан с забыванием полученной ранее информации, если она не повторяется длительный период.** Если при угасательном УР действует неожиданный сигнал, возникает ориентировочно-исследовательский рефлекс, ослабляющий угасательное торможение и восстанавливающий угасший ранее рефлекс (растормаживание). Это демонстрирует, что выработка угасательного торможения связана с активным угасанием УР, который быстро восстанавливается при его подкреплении.

**Дифференцировочное торможение** направлено на различение раздражителей с похожими характеристиками. Сначала такие раздражители мы не различаем, путаем и ошибаемся. Однако если для одного из них начать подкрепление, а другой (-ие) не подкреплять, формируется дифференцировка. Мы перестаем их путать. Временная связь от похожего раздражителя из-за отсутствия подкрепления разрывается. Чем быстрее вырабатывается дифференцировочное торможение, тем скорее происходит ориентировка в сложной обстановке, сложном материале, трудной ситуации. Этот вид торможения характеризует способность человека или животных к обучению.

Например, если у собаки звуковой сигнал тональностью 500 Гц подкреплять пищей, а тон 1000 Гц не подкреплять и чередовать их в течение опытов, через некоторое время животное начинает различать оба сигнала. На тон 500 Гц возникнет УР в виде движения к кормушке, поедания корма, слюноотделения, а на тон 1000 Гц животное будет отворачиваться от кормушки с пищей, слюноотделение не появится. Чем меньше различие между сигналами, тем труднее идет выработка дифференцировочного торможения.

**Условный тормоз** образуется в отсутствии подкрепления комбинации из положительного условного сигнала и нейтрального. **Условный тормоз** возникает при добавлении к условному сигналу другого раздражителя в отсутствии подкрепления. Если выработать, например, условный слюноотделительный рефлекс на свет и затем к условному сигналу «свет» подключить дополнительный раздражитель, например, «звонок», и не подкреплять эту комбинацию, то постепенно УР на нее угасает. Сигнал «свет» необходимо продолжать подкреплять пищей или слабым раствором кислоты. После этого присоединение сигнала «звонок» к любому УР ослабляет его. «Звонок» становится условным тормозом для любого УР. Этот вид торможения способен растормаживается при подключении другого раздражителя.

**Запаздывающее торможение** возникает при подкреплении с опозданием. В естественных условиях такое **торможение** наблюдается, например, у кошки, которая подстерегает добычу – мышь или птицу. Кошка в засаде может сидеть неподвижно достаточно долго, не проявлять двигательного УР, затормозив его. Рефлекс реализуется сразу с появлением добычи.

**Биологическое значение** условного (внутреннего) торможения УР заключается в коррекции незначимой в данное время деятельности в целях приспособления организма к окружающей среде.

Современные нейрофизиологические исследования нейронных и системных процессов головного мозга при развитии условного торможения свидетельствуют об интеграции различных мозговых структур. Термин «внутреннее торможение», формирующееся в пределах структур УР, сегодня имеет больше историческое значение, нежели логическое обоснование.

Гипотеза условного торможения Э.А. Асратяна (1970) представляет УР как синтез двух БР (рис. 19). Возбуждение подкрепляющего БР вызывает индукционное торможение среднего уровня собственного ориентировочного рефлекса условного раздражителя. Прекращение действия безусловного раздражителя сопровождается завершением данного торможения и последующим послетормозным возбуждением, которое, в свою очередь, вызывает индукционное торможение временной связи. Такое торможение охранительно-восстановительного типа предотвращает следовое перевозбуждение временной связи и утомление корковых нейронов в представительствах УР – БР. Отмена подкрепления нарушает сопряженную индукция, а элементы временной связи находятся под длительным следовым возбуждением. Суммация этого возбуждения при последующем отсутствии подкрепления, предотвращает истощение, что приводит к возникновению охранительно-восстановительного торможения в элементах временной связи.

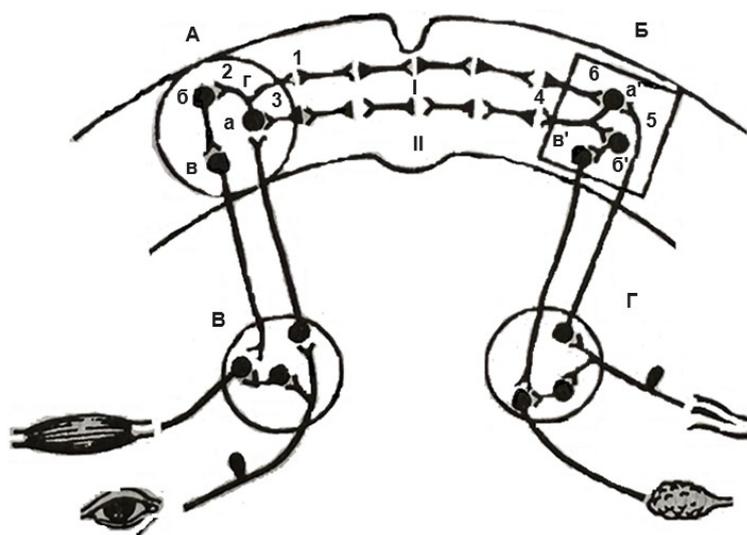


Рис. 19. Дуга УР с двусторонней связью (по Э.А. Асратяну, 1970).

А – корковое представительство мигательного рефлекса с нейронами: а – афферентный; б – вставочный; в – эфферентный, 1 и 2 – синапсы коллатералей афферентного нейрона на вставочный нейрон; 3 – синапсы между вставочным нейроном обратной условной связи и афферентным нейроном сигнального раздражителя; Б – корковое представительство пищевого рефлекса с нейронами: а' – афферентный; б' – вставочный; в' – эфферентный; 4 и 5 – синапсы коллатералей афферентного нейрона на вставочный нейрон; 6 – синапсы между вставочным нейроном прямой условной связи и афферентным нейроном подкрепляющего раздражителя; I – прямая, II – обратные условные связи; В – подкорковое представительство мигательного рефлекса; Г – подкорковое представительство пищевого рефлекса.

## 8. Возрастные особенности ВНД

Ребенок рождается с определенным набором врожденных БР (дыхательный, сосательный, рефлекс Бабинского, хватательный, хоботковый, чихательный, глотательный, кашлевой, рвотный и др.). Со 2-го дня жизни уже начинают выработываться УР связи. Одной из первых (2–5 сут) формируется реакция на положение при кормлении грудью, проявляющаяся в сосательных движениях и в движениях головы, которые возникают до акта кормления. В это же время формируется и пищевой УР на время кормления, который проявляется условно-рефлекторным слюноотделением.

Первые положительные УР новорожденных можно выработать на 7-й день на базе пищевых БР. УР на слуховые и вестибулярные раздражители можно выработать с первого мес. жизни, а на 2-м мес. могут быть выработаны рефлексы на любые сенсорные раздражители. Скорость выработки УР с возрастом увеличивается. У детей первого мес. жизни для формирования мигательного УР требуется около 400 сочетаний условного и безусловного сигналов, в тот время как у детей младшего школьного возраста данный рефлекс образуется после 2–15 сочетаний. Скорость образования УР детей старше 10 лет и взрослых практически не отличается.

Торможение УР возможно уже с первых мес. жизни. Внешнее безусловное торможение появляется у ребенка с первых дней жизни. В ответ на сильный внешний раздражитель, например, сильный звук, ребенок перестает сосать грудь. В 6–7 лет значение внешнего торможения для ВНД снижается и возрастает роль внутренне-

го торможения. Внутреннее торможение появляется у ребенка примерно с 20-го дня после рождения в виде примитивной формы дифференцировочного торможения. Начальные признаки угасательного торможения отмечаются в 2,5–3 мес, а запаздывающее торможение, как основа силы, воли и выдержки – с 5 мес.

В период 2-го полугодия у ребенка начинают формироваться свойства нервных процессов (сила, подвижность, уравновешенность) и отчетливо выявляются индивидуальные типологические особенности ВНД. По И.Г. Иванову-Смоленскому выделяют 4 типа у детей:

- 1) Лабильный с легким формированием положительных и отрицательных УР;
- 2) Инертный с затрудненной выработкой УР;
- 3) Возбудимый, когда положительные УР вырабатываются легко, отрицательные – трудно;
- 4) Тормозный, когда положительные УР вырабатываются трудно, отрицательные – легко.

Рефлекторная деятельность на 1-м году в большей степени подкрепляется безусловным пищевым стимулом. В 2–3 года актуализируется ориентировочное, оборонительное и игровое подкрепление. Формируется серия УР на отношения. В этот период ещё большее значение приобретают УР системы на стереотипы внешних раздражителей, следующих друг за другом в определенной временной последовательности. Большое значение приобретает последовательность отдельных этапов умывания, кормления, игры, одевания и т.п.

У детей этого возраста ещё недостаточно развиты сила и подвижность нервных процессов, обеспечивающих переключение с одного вида деятельности на другую. Характерной оказывается потребность в формировании четких жизненных стереотипов. Ребенок легко вырабатывает стереотип, но очень трудно его перестраивает. В этом возрасте происходит интенсивное накопление фонда речевых-двигательных рефлексов. УР связи, вырабатываемые в этом возрасте, отличаются своей прочностью и могут сохраняться всю жизнь. Несмотря на возрастающую роль слова, удельный вес конкретных раздражителей у ребенка 3-х лет ещё достаточно высок, поскольку мышление ребенка в основном является предметным.

Возраст детей 4–6 лет характеризуется высокой стабильностью всех видов внутреннего торможения. Угасание и дифференцирование условных сигналов вырабатываются быстрее, и длительнее становятся периоды удержания тормозного состояния. Всё большее значение в жизни детей 4–6 лет приобретает использование прошлого опыта. Стереотипы всё ещё играют большую роль, с преобладанием прямых временных связей (например, детям этого возраста трудно вести обратный счёт). Обратные связи возникают позже прямых и лишь к школьному возрасту соотношение их уравнивается. В возрасте 5–6 лет переделка стереотипов раздражителей уже не является трудной задачей. При выработке УР у 5–6-летних детей наблюдается много межсигнальных реакций (выполнение какого-либо действия на другие сигналы). Таким образом, в этом возрасте отмечается достаточно выраженная генерализация. Специализация УР достигается с достаточным трудом. К 3–5 годам обобщающее значение слова опирается на общность действий. Для этого возраста характерны типичные бурные проявления эмоций – стадия аффективности (попытки утвердить себя,

привлечь внимание и т.п.). Начиная с 6 лет ребенок в состоянии управлять своим поведением, так как уже хорошо выражено внутреннее торможение. До этого возраста в коре головного мозга у детей преобладают процессы возбуждения. У детей старше 5 лет на ход выработки УР начинает оказывать влияние степень вероятности подкрепления (принцип оптимизации). До этого возраста преобладал принцип максимизации, то есть, даже минимальная вероятность подкрепления приводила к упорному повторению этого навыка.

В 7–11 лет нервные процессы детей характеризуются достаточной силой и уравновешенностью, все виды внутреннего торможения выражены хорошо. Ещё затрудняется выполнение тонких, точных и мелких движений, хотя эти способности весьма быстро совершенствуются. Недостаточно развиты механизмы активного избирательного внимания. Чрезмерная учебная нагрузка приводит к быстрому утомлению, а иногда к невротическим расстройствам. Огромное влияние на развитие психики детей этого периода играет школьное обучение. В этом возрасте уровень развития коры головного мозга приближается к уровню взрослого человека, что является важным фактором формирования высших нервных и психических функций ребенка. Более ярко проявляются типологические особенности ВНД. В этом возрасте при настойчивой и правильно организованной воспитательной работе развитие отдельных свойств ВНД может быть изменено в нужном направлении.

Пубертатный период (12–17 лет) подразделяется на две фазы. Первая фаза: 11–13 лет у девочек и 13–15 лет у мальчиков. В это время решающим фактором для формирования ВНД играет половое созревание. Половые гормоны перевозбуждают кору головного мозга, что приводит к общему повышению возбудимости ЦНС и как итог – поведенческие девиации. В этом возрасте процессы возбуждения снова преобладают над процессами торможения. У подростков появляется излишняя агрессивность, негативизм, обидчивость, вспыльчивость, недоверие к взрослым, у девушек плаксивость, нарушается сон и аппетит. В УР деятельности отмечается усиление межсигнальных реакций, ухудшение дифференцирование сигналов, широкая иррадиация возбуждения. Возрастают латентные периоды УР. Речь замедляется, ответы на вопросы становятся лаконичными и стереотипными. Формирование новых временных связей на слова затруднено. **Вторая фаза подросткового периода: 13–15 лет девочки и 15–17 лет мальчики** является наиболее критическим периодом в развитии подростков. Отмечается проявление психической неуравновешенности – резкие переходы от бурного восторга к депрессии и наоборот. Обостряются конфликтные отношения с окружающими (учителя, родители и др.). В этом возрасте главная задача родителей и педагогов – развитие и тренировка коркового торможения у подростков. Роль второй сигнальной системы вновь начинает возрастать, ускоряется образование УР на словесные сигналы, улучшается память на абстрактные зрительные изображения. В возрасте 15–17 лет в основном завершается становление ВНД, что характеризуется высокой степенью функционального совершенства. Окончательное созревание ВНД наступает к 18 годам, когда в коре головного мозга уравновешиваются нервные процессы – возбуждение и торможение. Итогом этого является способность человека адекватно реагировать на стимулы окружающей среды.

## Тестовое задание

### 1. Безусловные рефлексy:

- 1) требуют обучения;
- 2) изменчивые;
- 3) индивидуальные;
- 4) видовые.

### 2. Внутреннее торможение в коре возникает в результате:

- 1) действия посторонних раздражителей;
- 2) ослабления условного раздражителя;
- 3) уменьшения силы безусловного раздражителя;
- 4) прекращения подкрепления безусловного раздражителя условным.

### 3. Условные рефлексy – они:

- 1) врожденные;
- 2) видовые;
- 3) постоянные;
- 4) индивидуальные.

### 4. Внешнее корковое торможение:

- 1) уточняет условные рефлексy;
- 2) переключает поведение на более важный раздражитель;
- 3) растормаживает условные рефлексy;
- 4) усиливает ответную реакцию.

### 5. Безусловные рефлексy и инстинкты направлены на:

- 1) сохранение вида;
- 2) изменение вида;
- 3) индивидуальное приспособление;
- 4) индивидуальное развитие.

### 6. Внутреннее условное торможение:

- 1) концентрирует внимание на новом раздражителе;
- 2) предохраняет нервные центры от истощения;
- 3) усиливает ответную реакцию;
- 4) уточняет, конкретизирует условные рефлексy.

### 7. Скорость выработки и прочность условных рефлексов усиливает:

- 1) мотивационное возбуждение;
- 2) внешнее торможение;
- 3) отсутствие эмоций;
- 4) утомление нервных центров

**8. Студент не повторил константы крови и не смог вспомнить их на зачете. Это:**

- 1) постоянный тормоз;
- 2) угасательное торможение;
- 3) дифференцировочное торможение;
- 4) условный тормоз.

**9. Функция внутреннего коркового торможения:**

- 1) защита нервных центров от истощения;
- 2) уточнение условных рефлексов;
- 3) переключение внимания на новый раздражитель;
- 4) усиление ответной реакции.

**10. Скорость образования условного рефлекса заметно возрастает за счет:**

- 1) мотивационного возбуждения;
- 2) внутреннего торможения;
- 3) уменьшения подкреплений;
- 4) реакции растормаживания.

**11. Механизм внешнего торможения:**

- 1) уменьшение силы условного раздражителя вызывает торможение временной связи;
- 2) из-за прекращения подкреплений временная связь разрывается;
- 3) временная связь исчезает постепенно, с течением времени;
- 4) новый доминантный очаг тормозит временную связь.

**12. Разновидность внутреннего торможения:**

- 1) запредельное торможение;
- 2) постоянный тормоз;
- 3) гаснущий тормоз;
- 4) угасательное торможение.

**13. Для образования прочного условного рефлекса соотношение в силе условного и безусловного раздражителей следующее:**

- 1) условный раздражитель сильнее безусловного;
- 2) безусловный раздражитель сильнее условного;
- 3) условный и безусловный раздражители равны по силе;
- 4) условный раздражитель – допороговый.

**14. Раздражитель, играющий роль гаснущего тормоза – это:**

- 1) острая боль;
- 2) шум на улице;
- 3) сильный страх;
- 4) переполненный мочевой пузырь

**15. Безусловные раздражители – они:**

- 1) биологически не важные;
- 2) вероятностные;
- 3) биологически важные;
- 4) динамические.

**16. Внутреннее торможение – оно:**

- 1) врожденное;
- 2) не требует обучения;
- 3) не имеет растормаживания;
- 4) возникает внутри дуги условного рефлекса

**17. Для выработки условных рефлексов необходимо:**

- 1) подкрепление безусловного раздражителя условным;
- 2) подкрепление условного раздражителя безусловным;
- 3) наличие запредельного условного раздражителя;
- 4) состояние здорового сна.

**18. Студент научился различать похожие понятия – возбудимость и раздражимость. Это:**

- 1) реакция растормаживания;
- 2) угасательное торможение;
- 3) дифференцировочное торможение;
- 4) условный тормоз.

**19. Принципы рефлекторной теории были разработаны:**

- 1) И.М. Сеченовым;
- 2) Р. Декартом;
- 3) И. Прохазка;
- 4) И.П. Павловым.

**20. Разновидность внутреннего торможения:**

- 1) условный тормоз;
- 2) запредельное торможение;
- 3) постоянный тормоз;
- 4) гаснущий тормоз.

**21. Условные раздражители – они:**

- 1) биологически важные;
- 2) сигнальные по характеру;
- 3) постоянные;
- 4) надежные.

**22. Книгу «Рефлексы головного мозга» написал:**

- 1) И.П. Павлов;

- 2) Ч. Шерингтон;
- 3) П.К. Анохин;
- 4) И.М. Сеченов.

**23. Безусловные рефлексы по биологическому значению делятся на:**

- 1) пищевые, оборонительные, ориентировочные, гомеостатические;
- 2) экстероцептивные, интероцептивные, проприоцептивные;
- 3.) моносинаптические, бисинаптические, полисинаптические
- 4) спинальные, бульбарные, мезенцефальные; кортикальные.

**24. К рефлексам саморазвития относятся:**

- 1) питьевой, пищевой;
- 2) агрессивный, оборонительный;
- 3) половой, родительский;
- 4) исследовательский, игровой.

**25. У собаки выработан рефлекс слюноотделения на выключения лампы. Это:**

- 1) условный рефлекс;
- 2) натуральный наличный;
- 3) натуральный запаздывающий;
- 4) искусственный следовой;
- 5) искусственный на время.

**26. Рефлексы самосохранения:**

- 1) исследовательский, игровой;
- 2) половой, родительский;
- 3) ориентировочно-исследовательский;
- 4) пищевой, оборонительный.

**27. Студент вспомнил ответ после наводящего вопроса. В основе этого лежит:**

- 1) дифференцировочное торможение;
- 2) гаснущий тормоз;
- 3) реакция растормаживания;
- 4) выработка нового условного рефлекса.

**28. Студент выкрикивает ответ с места, не дожидаясь, когда его спросит преподаватель, у него не выработано торможение:**

- 1) угасательное;
- 2) дифференцировочное;
- 3) условный тормоз;
- 4) запаздывательное.

**29. К врожденным поведенческим реакциям относятся:**

- 1) условные рефлексы низшего порядка;
- 2) инстинктивные реакции;
- 3) латентное научение;
- 4) условные рефлексы высшего порядка.

## ЛИТЕРАТУРА

Арпаджи Т.А., Бельская К.А., Гайворонская В.В., с соавт. Психофизиология стресса / Под ред. С.А.Лытаева. Учебно-методическое пособие. Санкт-Петербург, 2022. 44 с.

Каменский. А.А. Физиология человека: просто о сложном. М.: ВАКО, 2018. – 352 с.

Ковалева, А. В. Нейрофизиология, физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем: учебник для вузов / А. В. Ковалева. М.: Изд-во Юрайт, 2023. 365 с.

Лытаев С.А., Александров М.В., Березанцева М.С. Психофизиология. 3-е изд., перераб. и допол. Санкт-Петербург: СпецЛит, 2018. 256 с.

Наглядная физиология / С. Зильбернагель, А. Деспопулос; пер. с англ. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Лаборатория знаний, 2019. 424 с.

Овчинников Б.В., Дьяконов И.Ф., Лытаев С.А. Психическое и профессиональное здоровье. Психологическая диагностика и коррекция / Учебное пособие для врачей / Санкт-Петербург, СпецЛит: 2022. 295 с.

Физиология человека, в 3-х т. / под ред. Р. Шмидта и Г. Тевса. – М.: Мир, 1996.

Физиология в рисунках и таблицах: Учебное пособие / Под ред. В.И. Смирнова. М.: МИА, 2007. 453 с.

Физиология: Учебник для студентов лечебного и педиатрического факультетов / Под ред. В.М. Смирнова, Д.С. Свешникова, А.Е. Умрюхина. 6-е издание, исправленное и дополненное. М.: ООО «Издательство «Медицинское информационное агентство», 2019. 517 с.

Циркин, В. И. Нейрофизиология: основы психофизиологии: учебник для вузов / В. И. Циркин, С. И. Трухина, А. Н. Трухин. 2-е изд., испр. и доп. М.: Изд-во Юрайт, 2021. 577 с.

Физиология человека с основами патофизиологии: в 2 т. Т. 1 / под ред. Р. Ф. Шмидта, Ф. Ланга, М. Хекманна. Пер. с нем. под ред. М. А. Каменской и др. 2-е изд., испр. М.: Лаборатория знаний, 2021. 537 с.

Физиология человека. Общая. Спортивная. Возрастная: Учебник. Изд. 11-е, испр. и доп. М.: Спорт, 2023. 624 с.

Учебное издание

**Бельская Ксения Алексеевна, Лытаев Сергей Александрович**

**Физиология условных рефлексов**

*Учебно-методическое пособие*

Подписано в печать 26.06.2024 г. Формат 60×84 1/16. Бумага офсетная.  
Гарнитура Таймс. Объем 2,25 печ. л. Тираж 50 экз. Заказ № 59

Отпечатано в ЦМТ СПбГПМУ

ISBN 978-5-907870-40-6