

РАЗУМНОЕ ПОВЕДЕНИЕ И ЯЗЫК

---

LANGUAGE AND REASONING

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
ИМЕНИ М. В. ЛОМОНОСОВА  
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

# ФОРМИРОВАНИЕ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ В НОРМЕ И ПАТОЛОГИИ

---

К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ  
Л. В. КРУШИНСКОГО (1911—1984)



ЯЗЫКИ СЛАВЯНСКОЙ КУЛЬТУРЫ  
МОСКВА 2013

УДК 573  
ББК 28.0  
Ф 79

Издание осуществлено при финансовой поддержке  
Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ)  
проект № 13-04-07005



Ф 79      Формирование поведения животных в норме и патологии: К 100-летию со дня рождения Л. В. Крушинского (1911—1984) / Сост. И. И. Полетаева, З. А. Зорина. — М.: Языки славянской культуры, 2013. — 528 с. — (Разумное поведение и язык. Language and Reasoning).

ISBN 978-5-9551-0654-0

Настоящая книга посвящена 100-летию Л. В. Крушинского, выдающегося отечественного нейробиолога, специалиста в области когнитивной науки, генетики поведения, нейрогенетики. Цель книги — дать картину исследований, основоположником которых он был и которые продолжают после его кончины. Предназначена для специалистов в области нейробиологии, для студентов и аспирантов биологических, психологических и медицинских вузов.

The book is dedicated to 100th anniversary of Leonid V. Krushinsky, a prominent Russian neurobiologist (1911—1984), who worked in the field of cognitive science, behavior and neurogenetics. The objective of this monograph was to present the review of investigations which he initiated and which progressed after his decease.

The book is addressed to neurobiologists and graduate and post graduate students in biology, psychology and medicine.

**ББК 28.0**

*В оформлении переплета использована  
фотография Torgeir Berge*

ISBN 978-5-9551-0654-0

© Авторы, 2013  
© Сост. И. И. Полетаева, З. А. Зорина, 2013  
© Языки славянской культуры, 2013

# Оглавление

- З. А. Зорина, И. И. Полетаева* Предисловие составителей. Развитие концепции Л. В. Крушинского в современных исследованиях . . . . . 9

## **Раздел 1. Л. В. Крушинский и современность. Исторические и биографические очерки**

- А. Ф. Семиохина* Научное творчество Л. В. Крушинского . . . . . 25  
*А. Ф. Семиохина* Дмитрий Адрианович Флёсс . . . . . 34  
*З. А. Зорина, А. А. Смирнова* История экспериментального изучения когнитивных способностей животных и вклад Л. В. Крушинского в формирование современных представлений об элементарном мышлении . . . . . 38  
*Е. А. Гороховская* Л. В. Крушинский и этология . . . . . 71  
*М. Н. Сотская* Л. В. Крушинский и его роль в развитии кинологии . . . . . 98

## **Раздел 2. Сравнительные исследования рассудочной деятельности животных**

- З. А. Зорина, Т. А. Обозова* Вклад Л. В. Крушинского в изучение когнитивных способностей птиц и современное состояние этой проблемы . . . . . 115  
*А. А. Смирнова, З. А. Зорина* Когнитивные способности птиц: обобщение, использование понятий, символизация, умозаключения . 148  
*М. Г. Плескачева, З. А. Зорина* Решение теста Ревеша-Крушинского животными разных систематических групп. . . . . 168  
*М. Г. Плескачева, П. А. Купцов, И. В. Лебедев* Изучение механизмов пространственной когнитивной деятельности животных . . . . . 194  
*Д. А. Флёсс* Сравнительное изучение условного рефлекса на пространственное соотношение . . . . . 211

## **Раздел 3. Способность к экстраполяции у мышей и генетические подходы к ее изучению**

- И. И. Полетаева, Л. Г. Романова* Хромосомные мутации и способность лабораторных мышей к экстраполяции направления движения стимула . . . . . 225

- О. В. Перепелкина, И. Г. Лильн, Н. В. Маркина, В. А. Голибродо, И. И. Полетаева* Селекция мышей на большой и малый вес мозга . . . 247
- О. В. Перепелкина, И. Г. Лильн, Н. В. Маркина, В. А. Голибродо, И. И. Полетаева* Первый опыт селекции мышей на высокую способность к экстаполяции . . . . . 263

#### **Раздел 4. Исследование рассудочной деятельности животных в природной среде обитания**

- Я. К. Бадридзе* Формирование мышления волка в постнатальном онтогенезе . . . . . 297
- В. С. Пажетнов* Развитие поведения медведей. Научная программа Л. В. Крушинского . . . . . 315
- Т. А. Обозова* Изучение когнитивных способностей птиц в их естественной среде обитания . . . . . 326

#### **Раздел 5. Исследование аудиогенной эпилепсии и нарушений мозгового кровообращения у крыс линии Крушинского-Молодкиной**

- И. И. Полетаева, И. Б. Федотова, Н. М. Сурина, Э. А. Костына* Аудиогенная эпилепсия — биологический феномен и экспериментальная модель эпилепсии человека . . . . . 351
- О. Е. Фадюкова, В. С. Кузенков, Крушинский А. Л., В. Б. Кошелев* Крысы Крушинского-Молодкиной — модель нарушений мозгового кровообращения: ишемическое прекондиционирование и устойчивость к звуковому стрессу . . . . . 392

#### **Раздел 6. Мозг и поведение. Общие проблемы**

- Д. А. Сахаров* Гетерохимизм центральных генераторов поведения . . . . . 405
- А. Л. Крушинский* Биофизические аспекты рассудочной деятельности . . 424
- Л. В. Крушинский* О возможном механизме рассудка . . . . . 437
- И. И. Полетаева* Гипотеза Л. В. Крушинского «О возможном механизме рассудка» и развитие нейробиологии во второй половине XX века . 451
- Заключение . . . . . 455
- Цитированная литература . . . . . 457

# Contents

- I. I. Poletaeva, Z. A. Zorina.* The preface. The evolution of ideas,  
developed by L. V. Krushinsky, in the contemporary researches . . . . . 9

## **Part 1. L. V. Krushinsky and the science to-day. Historical and biographical essays**

- A. F. Semiokhina.* L. V. Krushinsky's life in science . . . . . 25  
*A. F. Semiokhina.* Dmitri Adrianovich Fless . . . . . 34  
*Z. A. Zorina, A. A. Smirnova.* Experimental investigation of animal cognitive  
abilities. Historical view and the impact of L. V. Krushinsky  
in the modern concepts on elementary reasoning . . . . . 38  
*E. A. Gorokhovskaya.* L. V. Krushinsky and ethology . . . . . 71  
*M. N. Sotskaya.* L. V. Krushinsky and his role in the development of cynology 98

## **Part 2. Animal reasoning, comparative studies**

- Z. A. Zorina, T. A. Obozova.* L. V. Krushinsky's contribution in the problem  
of bird cognitive abilities and the present state of the problem . . . . . 115  
*A. A. Smirnova, Z. A. Zorina.* Bird cognition: concept-formation, symbolization  
and inferential reasoning . . . . . 148  
*M. G. Pleskacheva, Z. A. Zorina.* Revez-Krushinsky test, presented to species  
of various systematic groups . . . . . 168  
*M. G. Pleskacheva, P. A. Kupzov, I. V. Lebedev.* Mechanisms of spatial cognitive  
abilities in animals . . . . . 194  
*D. A. Fless.* Objects spatial relationships, comparative study of conditioning . . 211

## **Part 3. Mouse ability to solve the extrapolation task. Genetic aspects of the problem**

- I. I. Poletaeva, L. G. Romanova.* Chromosomal mutations and the ability  
of laboratory mice for extrapolation of stimulus movement direction . . . . 225  
*O. V. Perepelkina, V. A. Golibrodo, I. G. Lilp, I. I. Poletaeva* Selection of mice  
for high and low brain weight . . . . . 247  
*O. V. Perepelkina, I. G. Lilp, N. V. Markina., V. A. Golibrodo, I. I. Poletaeva.*  
The first attempt to select mice for high extrapolation ability . . . . . 263

#### **Part 4. Investigations of animal reasoning ability in the natural habitats**

<i>J. K. Badridze.</i> The postnatal ontogeny of thinking in wolves . . . . .	297
<i>V. S. Pazhetnov.</i> Behavior development in brown bear. Scientific program created by L. V. Krushinsky . . . . .	315
<i>T. A. Obozova.</i> Study of bird cognitive abilities in the natural habitats . . . . .	326

#### **Part 5. Audiogenic epilepsy and brain blood supply disturbances in Krushinsky-Molodkina rat strain**

<i>I. I. Poletaeva, I. B. Fedotova, N. M. Surina, Z. A. Kostina.</i> Audiogenic epilepsy: biological phenomenon and experimental model of human epilepsy . . . .	351
<i>O. E. Fadukova, V. S. Kuzenkov, A. L. Krushinsky, V. B. Koshelev.</i> Experimental model of brain blood flow disturbances; ischemic preconditioning and the resistance to sound induced stress . . . . .	392

#### **Part 6. Brain and behavior. General problems**

<i>D. A. Sakharov.</i> Heterochimism of central behavior generators . . . . .	405
<i>A. L. Krushinsky.</i> Biophysical aspects of reasoning ability . . . . .	424
<i>L. V. Krushinsky.</i> On possible mechanism of the mind . . . . .	437
<i>I. I. Poletaeva.</i> The hypothesis of L. V. Krushinsky on «Possible mechanism of mind» and several ideas in neurobiology from the second part of XX century . . . . .	451
Conclusion . . . . .	455
Literature cited . . . . .	457

## **ПРЕДИСЛОВИЕ СОСТАВИТЕЛЕЙ. РАЗВИТИЕ КОНЦЕПЦИИ Л. В. КРУШИНСКОГО В СОВРЕМЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ**

*З. А. Зорина, И. И. Полетаева*

Эта коллективная монография посвящена столетию со дня рождения выдающегося нейробиолога, члена-корреспондента АН СССР, лауреата Ленинской премии Леонида Викторовича Крушинского (1911—1984). Леонид Викторович был одним из ведущих специалистов в области изучения поведения животных, причем в самых разных направлениях, таких как физиология ВНД, биология развития, генетика поведения. В основе его научных представлений лежал широкий общебиологический подход, позволивший сформировать три важных направления исследований — генетический подход к оценке формирования поведения (в действительности его можно назвать одним из первых в мире «нейрогенетиков»), разработка генетической модели судорожных состояний (выведение линии крыс с аудиогенной эпилепсией и изучение ее механизмов) и создание концепции об элементарной рассудочной деятельности животных.

Труды Л. В. Крушинского оставили заметный след в науке о поведении животных и продолжают активно развиваться благодаря работам созданной им лаборатории<sup>1</sup>. Его наследие остается востребованным и спустя 30 лет после его кончины. Об этом свидетельствует живой интерес к Симпозиуму, посвященному 95-летию со дня его

---

<sup>1</sup> Первоначально (1951 г.) она называлась лабораторией патофизиологии, поскольку изучение аудиогенной эпилепсии было основной официальной темой ее исследований. Сначала она состояла из 2 сотрудников — самого Л. В. и его лаборантки, Людмилы Николаевны Молодкиной (1920—1993), тогда только что окончившей биолого-почвенный факультет МГУ. В лаборатории работали и студенты, воспоминания одного из них — Ю. Ф. Богданова — напечатаны в «Записках московского биолога». Чуть позже к работе присоединился Дмитрий Адрианович Флесс (1921—2002). Оба они проработали с Л. В. всю свою жизнь. В середине 1950-х гг. начались эксперименты по рассудочной деятельности животных, которые постепенно приобретали все больший масштаб, и в 1968 году в связи с расширением тематики исследований лаборатория была переименована в Лабораторию физиологии и генетики поведения. Численность лаборатории постепенно росла, в настоящее время она составляет 15 человек, возглавляет ее З. А. Зорина.

рождения (Съезд Физиологического общества, Москва, 2006), и к мероприятиям, посвященным его 100-летию: выставка в Дарвиновском музее «Размышляя о разуме» и Workshop «Высшие когнитивные функции животных» (5-я Международная конференция по когнитивным наукам, Калининград, 2012).

Мы не случайно назвали эту книгу «Формирование поведения животных в норме и патологии». Именно так называлась первая монография Л. В. Крушинского, которую он опубликовал более 50 лет назад (в 1960 году). Эта книга была его первым обобщающим трудом. В ней были описаны эксперименты по поведению животных, проведенные автором начиная с 1930-х годов, и она точно отражала диапазон его интересов. Книга вызвала большой интерес и уже в 1962 г. была переведена в США на английский язык.

Напомним построение той монографии — половину ее составляли главы, в которых автор обобщил свои фундаментальные исследования роли генетических (глава I, соотношение врожденного и приобретенного), типологических (глава II) и эндокринных (глава III) факторов в развитии поведения. Это был результат уже завершенных экспериментальных работ (1930—1940-е гг.), вошедших в его докторскую диссертацию (1948 г., подробнее об этом см. статью А. Ф. Семиохиной в настоящей книге). В главах IV и V он впервые подробно описал новые, ранее практически не исследованные аспекты поведения (аудиогенная эпилепсия и экстраполяционные рефлексy). Именно эти направления активно разрабатывались в 1970—1980-е гг.

Цель настоящей книги — показать, что и теоретические представления Л. В. Крушинского, и заложенные им направления экспериментального исследования поведения животных и патофизиологии мозга занимают достойное место в современной науке и активно развиваются. В ней собраны работы учеников и последователей Л. В. Крушинского, обобщающие уже новые исследования, источниками которых были работы, изложенные еще в первой его книге. Именно поэтому мы дали ей то же самое название.

Следует отметить, что научные интересы Л. В. Крушинского были значительно шире, чем тематика работ его лаборатории. Он активно интересовался и, как правило, позитивно оценивал новые направления нейробиологии. Это послужило для нас веским основанием для включения в книгу обзора одного из ведущих нейробиологов Д. А. Сахарова о гетерохимизме генераторов поведения, а также статьи А. Л. Крушинского о биофизических аспектах рассудочной деятельности, которая базируется на анализе гипотезы о механизмах элементарного мышления, выдвинутой в свое время Л. В. Крушин-

ским (об этой гипотезе см. также статью Л. В. Крушинского, которая является большой цитатой из его основной монографии, а также статьи И. И. Полетаевой и А. Л. Крушинского).

Отражением широты интересов и высокой эрудиции Л. В. Крушинского служит то, что в течение всего периода активной работы в области элементарной рассудочной деятельности животных он не переставал уделять внимание «патофизиологическому» направлению работы лаборатории. Глава IV первой монографии (под названием «Значение функционального состояния нервной системы в проявлении патологических реакций организма») — это обзор первых лет селекции крыс на предрасположенность к аудиогенной эпилепсии, т. е. одной из первых в мире генетических моделей судорожных состояний. В этой главе приводятся данные других авторов по проявлению этого признака у животных других линий. В ней описана «генеалогия» семьи крыс, послуживших прародителями современной линии КМ, но практически не рассматриваются генетические аспекты этой селекции (это и не удивительно, если вспомнить, что запрет на слово «генетика» был снят только после 1964 г). Однако модель судорожных состояний, полученная с помощью новой линии крыс, позволяла анализировать и более фундаментальные проблемы — общее состояние ЦНС животного на разных фазах припадка. Автор подробно описал феноменологию аудиогенного судорожного припадка и близких к нему патологий и дал аналитическую трактовку этим явлениям с позиций науки о высшей нервной деятельности. Он предположил, что ведущую роль в патогенезе припадка играют изменения в относительной силе возбуждения и торможения. И действительно, сейчас считается, что судорожный припадок в целом и «аудиогенные» судороги в частности связаны с дисбалансом нейротрансмиттерных систем мозга и, в первую очередь, глутаматергической (процесс «возбуждения») и ГАМКергической (процесс «торможения»). (См. [Семиохина и др. 2006], а также статьи И. И. Полетаевой и др. и О. Е. Фадюковой и др. в настоящей книге.) Следует отметить, что хотя аудиогенные судороги относятся к так называемой «рефлекторной» эпилепсии (refractory epilepsy), они представляют собой *неинвазивную* модель судорожных состояний человека. Ценность данной модели заключается в поразительной стабильности характеристик судорожного припадка и в возможности повторного воспроизведения судорог у одного и того же животного (что практически невозможно при использовании электрошока или хемоконвульсантов). В статьях, помещенных в настоящей монографии, описаны современное состояние линии крыс КМ, генетиче-

ская основа этого патологического признака и показаны перспективы использования этой модели в невропатологии.

Первоначально основное внимание лаборатории уделялось именно этой проблеме. Однако постепенно ситуация стала меняться в связи с успешным началом исследований в принципиально новом направлении. Это и было предметом рассмотрения в заключительной главе V монографии 1960 г. «Экспериментальное изучение зачатков рассудочной деятельности у животных (экстраполяционные рефлексy)». В дальнейшем эта работа превратилась в масштабное сравнительное физиолого-генетическое изучение проблемы биологических корней мышления и сознания человека, что и составляет наиболее значительную часть научного наследия Л. В. Крушинского. В этой главе были представлены первые экспериментальные данные о наличии у животных зачатков мышления, или, по введённому Л. В. позднее термину, — об элементарной рассудочной деятельности. Об этом свидетельствовала обнаруженная у животных ряда видов способность решать новые для них задачи не за счёт обучения, а благодаря способности «оперировать эмпирическими законами, которые связывают предметы и явления внешнего мира». Одна из разработанных в тот период задач впоследствии стала универсальным инструментом для изучения мышления животных (задача на экстраполяцию направления движения пищевого раздражителя, исчезающего из поля зрения). Способность к ее решению была названа в тот момент «экстраполяционным рефлексом»<sup>2</sup>, что было уступкой господствовавшей в тот период ортодоксальной версии рефлекторной теории, которая практически исключала возможность наличия у животных каких-то иных форм высшей нервной деятельности, чем условный рефлекс.

Следует напомнить, что исторический период, когда Л. В. Крушинский обратился к проблеме мышления животных, был весьма неблагоприятным для подобных изысканий. В СССР полновластно господствовали ортодоксальные последователи «павловской теории высшей нервной деятельности», весьма узко трактовавшие поведение животных и не допускавшие дискуссий на эту тему. В этот период замалчивались новаторские работы самого И. П. Павлова (1949. С. 17, заседание 13.11.1935), который в последние годы жизни обратился к изучению ВНД шимпанзе. Павлов признал, что у шимпанзе можно наблюдать поведение, которое «условным рефлексом не назовешь»,

<sup>2</sup> В настоящее время употребляется термин «задача на экстраполяцию», т. е. вместо «экстраполяционных рефлексy» говорится о способности животного к экстраполяции направления движения раздражителя, исчезающего из поля зрения животного.

в основе которого лежит «образование знания, улавливание нормальной связи вещей, зачатки того конкретного мышления, которым мы орудуем». Впрочем, и на Западе, где в 1950—1960-е гг. безраздельно господствовал бихевиоризм, к проблеме мышления животных также обращались лишь изредка и лишь отдельные исследователи.

Однако уже к концу 1960-х гг. в мировой науке проявился интерес к этим проблемам. Важным событием стала публикация результатов экспериментов американских психологов по обучению человекообразных обезьян простейшим незвуковым аналогам человеческого языка.

В конце 1970-х — начале 1980-х годов появились исследования пространственного поведения грызунов (*spatial cognition*), в которых развивались введенные в свое время Э. Толменом идеи о роли внутренних представлений, накопления знаний (*cognition*) о структуре лабиринта для формирования его «когнитивной карты». Это понятие было предложено Толменом для объяснений механизма ориентирования крысы в пространстве в противоположность представлениям господствовавшей в тот период теории «стимул-реакция» (см. [Amsel 1993; Terry 2009]).

Этот подход к трактовке механизмов поведения животных, основанный на постулировании наличия у них представлений, постепенно приобретал все большее распространение (см., например, [Premack 1983]). Л. В. Крушинский не застал бурного расцвета этих исследований и, соответственно, не имел возможности соотнести с их результатами свои идеи о способности животных к решению элементарных логических задач, разработанные им значительно раньше. Однако механизмы, на которых, как он предполагал, основаны решения элементарных логических задач, заключались именно в «оперировании» мысленным представлением о свойствах объекта (приманки) после его исчезновения из поля зрения. Постепенно предложенные им тесты стали называть когнитивными в соответствии с терминологией нового времени.

В мировой науке в 1970-е гг. разрабатывались новые экспериментальные модели, новые объекты исследования и в целом новые («когнитивные») подходы к изучению поведения.

Такое развитие науки о поведении было очень важным событием для Леонида Викторовича, т. к. убедительно подтверждало правоту его представлений, во многом опередивших свое время. В статье З. А. Зориной и А. А. Смирновой в настоящей книге дается краткий очерк истории и методологии когнитивных исследований вплоть до настоящего времени и обсуждается место работ Л. В. Крушинского в этой общей картине.