

МЕХАНИЗМЫ ЗРЕНИЯ И ЗРИТЕЛЬНО-УПРАВЛЯЕМОЕ ПОВЕДЕНИЕ

О. Ю. ОРЛОВ

(Кафедра зоологии позвоночных)

Организация поведения животных, способы ориентации и работа органов чувств привлекают все большее внимание исследователей разных специальностей — физиологов, зоологов, инженеров. Объединение разных подходов и интересов приводит к тому синтезу, который характерен для всей современной биологии: на стыке традиционно разделяемых отраслей складываются новые «точки роста», новые направления, открываются новые перспективы исследования. Одно из таких направлений, которое можно назвать нейротологией, сложилось в последние годы в области, пограничной между нейрофизиологией и этологией, и близкими к ним нейроанатомией и экологией животных.

В чем особенность этого направления? Кратко его можно охарактеризовать как стремление к поиску нейрофизиологических коррелятов некоторых стандартных форм поведения. Это не есть определение, и вряд ли строгое определение этого направления вообще возможно: вся физиология нервной системы есть исследование физиологических коррелятов поведения. Направление, о котором пойдет речь ниже, сосредоточивает внимание на поиске и исследовании тех звеньев анализаторных систем животного, которые ответственны за выделение из внешней ситуации так называемых «ключевых стимулов», запускающих те или иные наследственно-фиксированные формы поведения.

Интерес физиологических данных для этолога, интересующегося в основном врожденными формами поведения, определяется постановкой вопроса и степенью подробности описания физиологической картины. То, что зрительно-управляемое поведение осуществляется с помощью глаза, а в восприятии звукового сигнала у большинства животных участвует слуховой аппарат, достаточно тривиально и сегодня уже не вызывает особого интереса. Но в отношении менее изученных способов рецепции даже

ответ на таком уровне представляет интерес. Если этолог наблюдает в природе, как лягушку привлекает плеск воды или едва слышный скрип предметов, погруженных в воду, то у него возникает два рода вопросов. Часть их касается биологического смысла наблюдаемой реакции, ее целесообразности. Другая направлена на выяснение механизма действия стимулов, механизма ориентации животного в наблюдаемой ситуации.

Для начала необходимо знать, хотя бы грубо, как лягушка воспринимает данный стимул, какой из органов чувств включает ответную реакцию? Ответ на этот вопрос можно искать разными методами, в том числе, например, сравнительно грубым методом перерезок тех или иных проводящих чувствующих путей. Этим способом можно надеяться выяснить, важен ли для данной поведенческой реакции слух или же важно кожное или иное восприятие вибрации. Если таким способом удастся получить ответ, возникает ряд новых вопросов: каковы те раздражители, на которые реагируют волокна нерва? Каков сигнал, возбуждаемый тем естественным раздражителем, который мы использовали в поведенческом опыте? Какие искусственные стимулы, отличные от натурального, позволяют воспроизвести такую же реакцию чувствующих волокон? Наконец, нельзя ли с помощью этого искусственного стимула воспроизвести ту же ответную реакцию в поведенческом эксперименте? Среди перечисленных вопросов, которые одинаково близки и нейрофизиологу и этологу, один из интереснейших касается того, на каком уровне анализаторной системы происходит выделение, «детектирование» биологически значимого «ключевого стимула», включающего определенную поведенческую реакцию?

Настоящее сообщение посвящено работам, которые ведутся на Звенигородской биостанции МГУ и касаются в основном механизмов зрения и зрительно-управляемого поведения лягушек.

Нужно сказать, что в этой области в последние годы получен ряд интереснейших фактов, дающих очень много для понимания работы зрительного аппарата и биологического значения той обработки зрительного сигнала, которая совершается уже в сетчатке глаза. Не имея возможности давать здесь даже краткий обзор результатов многочисленных исследований, перечислим хотя бы различные методы и подходы. Это детальные нейрофизиологические исследования разных типов ганглиозных клеток сетчатки, посылающих свои отростки в разные отделы головного мозга; опыты с электрической стимуляцией зрительных центров, имитирующей зрительное раздражение; изучение влияния повреждений разных отделов зрительной системы на зрительно-управляемое поведение; поведенческие опыты с широким кругом макетов, позволяющих строго контролировать роль разных параметров зрительных стимулов. Разные методы дополняют друг друга в этой области, где нейрофизиология и этология действительно пришли в реальный рабочий контакт.

Отправным моментом ряда затрагиваемых вопросов служит так называемая «детекторная концепция» организации некоторых форм зрительного поведения. Согласно этой точке зрения, в ряде случаев так называемые детекторы сетчатки, т. е. специализированные ганглиозные клетки, служат теми функциональными фильтрами, которые ответственны за выделение, «детектирование» ключевых стимулов. Иначе говоря, разные типы ганглиозных клеток можно связать с определенными реакциями, определенными формами поведения, которые они (клетки) обслуживают.

Для лягушки и других бесхвостых амфибий зрение служит одним из важнейших средств ориентации в окружающем мире. Прежде всего по своему способу питания лягушки и жабы — активно охотящиеся хищники; причем их добычей сплошь и рядом оказываются летающие насекомые. Хотя известно, что обоняние помогает жабам в поиске добычи, но только зрение может обеспечить точность броска, необходимую для схватывания насекомого на лету (что с успехом делают многие виды лягушек). Нетрудно убедиться, что лягушки вообще питаются только подвижной пищей: при содержании в неволе лягушка может погибнуть от голода, будучи окружена свежеебитыми мухами, предлагаемыми ей в достаточном количестве. Зрительно воспринимаемое движение добычи является необходимым условием ее схватывания лягушкой. Помимо питания зрение важно амфибиям для обнаружения опасности и избегания ее, для поиска убежищ и выхода из них, при передвижении на местности (перепрыгивание через препятствия и выбор пути). Как показывают полевые эксперименты, о которых пойдет речь ниже, определенную роль играет зрение и в брачном поведении лягушки.

Разные формы поведения, в которых используется зрение, могут заметно отличаться по сложности своей организации. Представляется очевидным, что сложная и точная координация движений при хватании движущейся добычи требует неизмеримо более сложной обработки зрительного сигнала, нежели простая реакция типа зрачкового рефлекса (который, кстати, отсутствует у лягушки: сокращение зрачка у амфибий достигается благодаря светочувствительности, т. е. способности реагировать на свет, непосредственно самих клеток радужки — без участия центральной нервной системы). При поиске нейрофизиологических подходов к изучению таких форм зрительного поведения, как охотничье, положительный фототаксис (привлечение животных источником света), оптомоторная реакция (прослеживание глазами или всем телом движущейся картины) или ориентация на обитаемом участке, следует помнить, что каждая из них может обеспечиваться работой достаточно специализированной нервной «программы» и каждая может требовать своей, специализированной обработки зрительного сигнала. Более того, данные нейрофизиологических и нейроанатомических исследований показы-

вают довольно убедительно, что работа таких «программ» может быть связана с разными отделами нервной системы, с разными зрительными центрами, которые в свою очередь снабжаются отдельными пучками волокон зрительного нерва.

Волокна зрительного нерва представляют собой отростки многочисленных ганглиозных клеток сетчатки, передающие сигнал из глаза в мозг. Пройдя хиазму (зрительный перекрест, расположенный в основании промежуточного мозга), волокна зрительного тракта распадаются на ряд пучков, направляющихся к нескольким обособленным образованиям — первичным зрительным центрам. Важнейшим зрительным центром амфибий являются зрительные покрывки среднего мозга. Сюда приходит большинство волокон зрительного нерва; удаление зрительных покрывок приводит к «слепоте»: лягушка перестает реагировать на зрительное раздражение — не хватает добычу, не уклоняется от опасности.

Помимо крыши среднего мозга существует ряд других, меньших по объему зрительных центров. В вертикальную часть того же среднего мозга — в базальные ядра — направляется сравнительно небольшой пучок волокон, так называемый базальный корешок зрительного тракта. Несколько самостоятельных образований, снабжаемых отдельными пучками волокон, лежит в промежуточном мозгу: это протектальные ядра, наружное коленчатое тело, ядро Беллончи и супраоптические ядра, к которым непосредственно от хиазмы поднимается далеко не всегда выявляемая группа волокон — так называемый пучок Фрея. Таким образом, у лягушки существует, по крайней мере, шесть морфологически различных первичных зрительных центров. Сами зрительные центры могут быть функционально неоднородными: так, в зрительные покрывки травяной лягушки приходит три четко различных типа волокон. В чем же смысл множественности зрительных центров? Какие волокна приходят в другие зрительные центры? Дублируют ли они зрительный сигнал, посылая его параллельно в разные зрительные центры, или же каждый из них получает свою специализированную афферентацию, снабжается самостоятельным типом волокон и предназначен для своей специальной функции? Ответ на этот вопрос представляет принципиальный интерес, и значительная часть наших экспериментальных усилий направлена именно на его решение. Результаты выглядят следующим образом.

Серия наших опытов, в которых принимали участие студенты В. Бастаков и Е. Киселева, была посвящена характеру сигналов, поступающих по базальному корешку. Базальные ядра лежат в непосредственной близости к глазодвигательным ядрам, и представлялось правдоподобным, что базальный корешок может иметь прямое отношение к глазодвигательным рефлексам. У лягушки нет произвольных движений глаз, связанных с фиксацией добычи (в отличие от рыб, рептилий и млекопитающих). Движе-

ния глаз лягушки можно вызвать двумя способами: стимуляцией вестибулярного аппарата либо вращением оптоmotorного барабана вокруг лягушки, т. е. предъявлением зрительно воспринимаемой движущейся картины, при закрепленном положении головы и туловища.

В этой поведенческой реакции лягушки есть одна интересная деталь: при вращении барабана в горизонтальной плоскости поворот глаз вызывается только движением картины от виска к носу, а именно при вращении барабана вокруг лягушки сигнал поступает только от одного из глаз. В связи с этим представлялось весьма интересным выяснить, не поступает ли по базальному корешку сигнал от так называемых дирекционально-чувствительных ганглиозных клеток, т. е. от таких клеток сетчатки, которые реагируют только в ответ на движение объектов в одном определенном направлении.

Опыты подтвердили это предположение: были зарегистрированы ответы отдельных окончаний волокон базального корешка и реакции нейронов среднего мозга в области базального ядра и глазодвигательных ядер, причем в обоих случаях было выявлено свойство дирекциональности. И сетчаточные волокна и нейроны отвечали только на движение объектов (в поле зрения противоположного глаза) от виска к носу. Сетчаточные волокна имели небольшие рецептивные поля, а рецептивные поля нейронов охватывали все поле зрения противоположного глаза. Этот факт интересен по крайней мере в двух отношениях.

Во-первых, в морфологически самостоятельном пути из глаза в мозг обнаружен новый тип волокон, отсутствующий как в крыше среднего мозга, так и в ядре Беллончи.

Во-вторых, волокна такого типа очень обычны и легко обнаруживаются у рыб, рептилий и птиц именно в крыше среднего мозга, где их совершенно нет у лягушки. Изучение этого проективного пути продолжается, однако уже сейчас, видимо, можно говорить о том, что перед нами пример явной физиологической специализации, смысл которой нам понятен.

Не меньший интерес представляют и другие проективные пути, в особенности это касается таламических путей и таламических ядер, т. е. зрительных центров, лежащих в промежуточном мозге. Через эти ядра, хорошо представленные у лягушки, лежит путь сигналов, поступающих в передний мозг. Этот путь представляет огромный интерес с эволюционной точки зрения, ибо его прогресс привел к доминирующей роли именно этого пути у высших позвоночных (млекопитающих) и сам прогресс переднего мозга в какой-то мере связан с развитием таламокортикальных проводящих путей.

Важная роль дорзального таламуса и претектальной области в организации зрительно-управляемого поведения была установлена опытами Эверта на серых жабах. При микроэлектродном

исследовании этой области наше внимание привлекли электроотчеты нейронов двух типов, названных «нейронами внимания». Эти нейроны, довольно детально изученные В. Бастаковым, интересны тем, что их рецептивное поле охватывает оба поля зрения двух глаз; такие нейроны реагируют залпом импульсов на движение объекта в любом месте, видимом хотя бы одним глазом лягушки. Однако для того чтобы вызвать реакцию таких нейронов, надо, чтобы объект некоторое время уже совершал небольшие перемещения в этом месте. Образно говоря, необходимо «привлечь внимание» этих нейронов к определенному месту (объекту), чтобы его движения вызвали реакцию (причем все нейроны данного типа будут «смотреть» тогда в это место).

Отличие между двумя типами нейронов, о которых идет речь, состоит в том, что одни из них реагируют сильнее всего на небольшие, но резкие смещения объекта, тогда как другие способны давать непрерывно длящийся ответ на очень медленное плавное движение. Изложенные свойства «нейронов внимания» ставят целый ряд новых вопросов, касающихся возможной функциональной роли специфики этих нейронов и того, какими средствами она достигается, однако обсуждение этих вопросов слишком далеко увело бы нас в сторону от основной темы — функциональной специализации разных проективных путей из сетчатки.

Среди этих путей несколько особое положение занимает упомянутый пучок Фрея. Этот пучок зрительных волокон направляется в область дна желудочка промежуточного мозга, богатую нейросекреторными клетками. Есть основания связывать его с некоторыми зрительно-регулируемыми вегетативными функциями, например с регуляцией состояния меланофоров. Здесь следует напомнить, что наряду со зрительным восприятием деталей окружающего мира, которое, собственно, обычно и имеют в виду, говоря о зрении, глаза и зрение животных участвуют в регуляции ряда вегетативных функций организма.

На многих животных (птицы, черепахи) легко наблюдать непосредственную зависимость двигательной активности от уровня освещенности. Регулярное чередование дня и ночи определяет «ход» внутренних физиологических «часов». Световой режим дня и его сезонные изменения служат ведущим сигнальным фактором, включающим сложные гормональные перестройки, связанные с линькой, активацией гонад, вызывающие появление брачных форм поведения животных. Восприятие общего уровня освещения или общей продолжительности светлого времени суток может требовать своей специфики передаваемого из глаза сигнала, и есть основания ожидать, что при исследовании пучка Фрея будут обнаружены волокна, реагирующие непрерывным разрядом в течение всего времени освещения (во всех известных сейчас у лягушки волокнах сигнал поступает только на изменение освещения или на движение объектов).

Большое внимание в наших исследованиях уделяется вопросам, имеющим отношение к цветному зрению. В этом направлении ведутся — как нейрофизиологические, так и поведенческие опыты. Здесь мы обратим внимание на тот новый аспект, который приобрела проблема цветного зрения в связи с развитием детекторной концепции. Действительно, если разные типы волокон, идущие в самостоятельных пучках в отдельные зрительные центры, так отличаются по своим функциональным свойствам, то резонно поставить вопрос: все ли типы волокон несут сигнал о цвете? Все ли типы ганглиозных клеток способны отличать цвета? Если раньше нас удовлетворял результат, полученный при регистрации сигнала с целого зрительного нерва животного (в котором все типы волокон равномерно перемешаны), то теперь возникает необходимость детального изучения каждого типа волокон в отдельности. При этом заранее можно допустить, что в пределах зрительной системы одного и того же животного могут быть проективные пути и первичные центры, в разной степени причастные к цветному зрению: функциональная специализация может привести к тому, что один путь из глаза в мозг окажется специально предназначенным для передачи сигналов о цвете, другие же могут быть в разной степени пригодны для передачи такого сигнала вплоть до полного отсутствия такой способности.

Выше уже говорилось о том, что у лягушки четкая зависимость сигналов от цвета освещения обнаруживается только в волокнах, идущих в ядро Беллончи, и что такие волокна совершенно отсутствуют в составе пучка, снабжающего главный зрительный центр — зрительные покрывки среднего мозга. Согласно литературным данным у других животных — суслика, обезьян, птиц — волокна, передающие сигнал о цвете, тоже направляются в ядра промежуточного мозга и практически отсутствуют в крыше среднего мозга. Очевидно, перед нами пример явной функциональной специализации определенного типа волокон для передачи сигнала о цвете, но значит ли это, что остальные типы волокон не могут обеспечить цветоразличения? В процессе поисков ответа на этот вопрос экспериментатору приходится сталкиваться со своеобразными проблемами.

В зрительные покрывки травяной, озерной и прудовой лягушек, по нашим наблюдениям, приходят волокна трех типов, оканчивающиеся (и регистрируемые в опыте) на разных глубинах от поверхности крыши мозга: 1) детекторы движущегося пятна; 2) «on—off» — волокна, отвечающие на любое изменение освещенности и движение залпом импульсов; 3) «off» — волокна, реагирующие только на уменьшение освещенности. Прежние исследования цветного зрения, выполненные методом колориметрии, основывались на регистрации электроответов нервных структур при замещении разных цветов, т. е. при смене их во времени. Но поскольку детекторы движущегося пятна совершен-

но не реагируют ни на какое изменение общей освещенности, становится ясно, что в прежних исследованиях мы просто не могли ничего узнать о свойствах детекторов пятна. Для того, чтобы выяснить, обладают ли эти волокна, точнее, данный тип ганглиозных клеток способностью различать цвета, необходима иная форма эксперимента. В наших совместно с В. Гнубкиным опытах цветоразличительные способности детекторов пятна изучались с помощью подвижных цветных пятен, контрастных к цвету фона. Выполненные из цветной бумаги красные пятна на зеленом фоне и зеленые на красном предъявляли в поле зрения того одиночного элемента, реакцию которого регистрировали с помощью микроэлектрода, и выясняли, можно ли путем изменения относительной интенсивности красного и зеленого (с помощью дополнительной цветной подсветки) сделать пятно неотличимым от фона? Или же уравнивать цвета подбором их интенсивности невозможно? Эксперимент показал совершенно убедительно, что для детекторов пятна цвет пятна и фона можно сделать полностью неотличимым, что при определенной яркости красного и зеленого подвижное пятно совершенно перестает замечаться детекторами пятна.

Следовательно, волокна этого типа (ганглиозные клетки) совершенно лишены цветоразличения. Существенно, что для двух других типов волокон, идущих в крышу среднего мозга, и для волокон, идущих в ядро Беллончи, уравнивать цвета подбором их яркости не удастся: движение границы красного и зеленого полей, цветного пятна на контрастном фоне и просто смена цветов во времени всегда вызывают ответ соответствующих ганглиозных клеток. Опыты с волокнами разных типов проводились на одних и тех же лягушках, и это повышает уверенность в результатах, полученных для детекторов пятна.

Исследование цветоразличительных свойств будет продолжаться и на других типах волокон, идущих в составе иных пучков. В частности, для волокон базального корешка экспериментальная ситуация приобретает свою специфику: ведь даже границу черного и белого полей они «видят» только при движении в одном избранном направлении. Так же, как для детекторов движущегося пятна, при их изучении необходимо применение подвижных стимулов (границы контрастных по цвету полей), но при этом информативной для экспериментатора будет лишь реакция (наличие импульсов или их отсутствие) только в момент движения стимула в предпочтительном направлении — ведь дирекционально-чувствительные волокна базального корешка «молчат» не только на включение — выключение света, но и при движении в неподходящем направлении.

Изложенный подход применим не только к сетчаточным волокнам, но с не меньшим интересом и к последующим звеньям, т. е. центральным нейронам зрительного анализатора, среди которых мы видим примеры не менее четкой специализации

(например, «нейроны внимания»). Исследование их цветоразличительных особенностей с помощью специфически подобранных тест-объектов является одной из интереснейших ближайших задач в этом направлении. Если существуют центральные нейроны, получающие сигналы только от волокон, совершенно лишенных способности различать цвета, то такие нейроны тоже должны оказаться «цветно-слепыми». Наконец, если нам удастся найти некоторую форму поведения, явным образом связанную с таким типом нейронов, мы можем столкнуться с парадоксальной, казалось бы, ситуацией, что животное, в общем способное различать цвета, в некоторой определенной поведенческой ситуации окажется цветно-слепым!

Таким образом, сегодня проблема цветного зрения (применительно к лягушке) выглядит следующим образом. Было известно, что глаз лягушки способен различать цвета и что по зрительному нерву лягушки поступают разные сигналы в ответ на включение красного и синего света. Было известно далее, что в сетчатке глаза существует несколько разных типов ганглиозных клеток. По мере накопления нейрофизиологических данных стало ясно, что в разные зрительные центры направляются волокна разных функциональных типов. Детальное изучение цветоразличительных способностей некоторых (далеко не всех) типов волокон уже сейчас показывает их очень существенные отличия в этом отношении.

Поскольку существующие представления дают основания связывать с разными проективными путями определенные формы зрительно-управляемого поведения, возникает новая постановка задачи: необходима точная классификация таких форм поведения, необходимо знать те экспериментальные ситуации, в которых эти формы поведения срабатывают максимально воспроизводимым, повторяющимся образом; необходимо найти такие зрительно-двигательные реакции, которые управляются возможно более чисто одним, изолированным типом сетчаточных волокон, и затем, зная свойства этих волокон, сопоставить их с соответствующей поведенческой реакцией на цветные стимулы. Наконец, один из экспериментальных подходов к проблеме цветного зрения, находящийся сейчас в стадии разработки, состоит в следующем.

Существует ситуация, в которой поведение лягушки совершенно четко определяется цветом стимула: это тот случай, когда лягушка стремится выбраться из замкнутого затемненного помещения через светлое окошко. Собранный С. Кондрашевым установка позволяет благодаря несложной механизации получать большие и совершенно достоверные отсчеты числа прыжков в то или иное из двух одновременно предлагаемых окошек. Опыт показывает, что из двух окошек, отличающихся по яркости, лягушки предпочитают более светлое («положительный фототаксис»), однако если одно из совершенно одинаковых око-

шек прикрыть голубым светофильтром, то лягушки предпочитают голубое окошко. Светофильтр может только уменьшить количество проходящего света; следовательно, лягушки предпочитают голубое окошко, несмотря на то, что оно темнее другого. Поскольку есть все основания связывать это цветовое предпочтение с работой зрительных волокон, идущих в ядро Беллончи, представляется интересным выяснить, как отразится на данной форме поведения выключение этого пути (путем двустороннего выжигания ядра Беллончи).

Эти эксперименты, которые уже начаты и будут продолжаться в ближайшее время, позволят ответить на ряд принципиальных вопросов, касающихся не только механизмов цветного зрения, но и узловых моментов детекторной концепции как совокупности представлений об организации сравнительно простых форм поведения у сравнительно примитивных животных. До каких пределов справедливо представление о лягушке как о живом «автомате» с различными, независимыми программами поведения, снабжаемыми изолированными афферентными каналами? Хотя детекторная концепция еще представляется плодотворной — на сегодняшний день она служит источником интересных постановок вопросов, — тем не менее уже видна ограниченность этой концепции, уже известны примеры, показывающие значительную гибкость зрительно-управляемых реакций амфибий, плохо укладывающиеся в жесткую схему, связывающую реакцию животного на некоторый круг стимулов с определенным типом сетчаточных волокон.

Два примера иллюстрируют сказанное. Первый касается изученных Эвертом реакций серой жабы на макеты «добычи» и «опасности» — маленькие и большие движущиеся объекты. Опыт показывает, что при стандартном предъявлении этих макетов в строго контролируемых условиях существует некоторый оптимальный размер макета добычи, который наиболее часто вызывает охотничье поведение — сложную цепочку действий жабы (ориентация на стимул, бинокулярное фиксирование его, «выстрел» языком, движения глотания и чистка морды). Макеты, угловые размеры которых превосходят оптимальный, реже вызывают охотничье поведение, а при определенных размерах провоцируют реакцию избегания, уклонения от зрительно воспринимаемой «опасности» — жабы прижимаются к грунту, пятаются, прячут голову между передними лапами и т. д. Один из интереснейших фактов, обнаруженных Эвертом в ходе этих классических исследований, заключается в следующем. Оказывается, если находящейся в опыте жабе вдуть запах мучных червей, которыми жабу перед этим долго кормили, то она начинает активно разыскивать червя, а при предъявлении ей в этот момент больших подвижных макетов, вызывающих в норме реакцию уклонения от опасности, принимает их за добычу — реагирует на них совокупностью охотничьих движений! Этот пример тем более

замечателен, что одним из краеугольных камней детекторной теории служат результаты сопоставления именно охотничьего поведения и свойств детекторов подвижного пятна: глубокие параллели между свойствами стимулов, вызывающих максимальный ответ одиночного волокна и максимальную поведенческую реакцию, привели к заключению, что охотничье поведение управляется именно данным типом детекторов. Несомненно, в описанном опыте с жабами мы имеем дело с проявлением взаимодействия органов чувств, меняющим оценку сетчаточного сигнала вследствие изменения мотивационного состояния животного.

Другой пример касается некоторых особенностей брачного поведения самцов травяной лягушки, которые удалось выявить при полевых экспериментах весной 1970 г. на Звенигородской биостанции. Цель этих экспериментов состояла в том, чтобы с помощью простых макетов выяснить роль зрения в брачном поведении самцов. Из литературы известно, что в брачный период самцов привлекает любой объект подходящих размеров, движущийся по воде. В ходе несложных опытов, проведенных на небольшом пруду, переполненном ожидающими самок самцами, удалось установить следующее.

1. Простой макет (бутылочная пробка), передвигаемый по поверхности воды с помощью бечевки, лучше всего привлекает самцов при движении плавными рывками, имитирующими плывущую лягушку. Такой макет привлекает самцов, которые подплывают к нему с расстояния 2—5 метров и пытаются спариваться с макетом. Разумеется, такой макет не является чисто зрительным стимулом: от него расходится волна, и, кроме того, он может распространять звуковые волны, не воспринимаемые нашим ухом. Предположение о важности вибрационных стимулов подтверждается следующими наблюдениями.

Для передвижения макета пользовались бечевкой, огибающей две трубы, вбитые в дно пруда. При движении намокшая бечевка скользит по поверхности трубы с некоторым трением и издает едва слышимый скрип. В результате и сама бечевка, и погруженная в воду часть трубы, излучающие вибрацию, привлекают самцов лягушки. Подплыв к вибрирующей бечевке, самец характерным образом прикасается к ней «подбородком» — подъязычной перепонкой. После ряда поисковых движений, не обнаружив объекта спаривания, самцы отплывают прочь. Что же касается металлической трубы, то она через некоторое время оказывается сплошь облепленной самцами, плотно обхватившими трубу передними конечностями. Более того, оказалось, что после того, как первые самцы обхватили трубу (привлекаемые вибрацией бечевки), последующие продолжают привлекаться и «спариваться» с трубой без приложения к ней источника вибрации. Видимо, это объясняется тем, что труба служит резонатором, излучающим в воду звуки, издаваемые теми самцами, которые уже «спарились» с трубой.

Далее обнаружилось, что сильным привлекающим действием обладает плеск воды, получающийся, например, при движении пальцев руки в полупогруженном положении. Привлекаемые этим звуком самцы подплывают к руке экспериментатора и после характерного прикасания к пальцу нижней челюстью плотно обхватывают палец передними лапами. При некотором терпении на одной руке оказывается пять—семь самцов, которые не только не покидают руку, но энергично отталкивают друг друга.

Видимо, есть все основания говорить, что вибрационный сигнал служит типичным и мощным «ключевым стимулом», запускающим врожденные формы брачного поведения, что приводит к характерным для таких случаев ошибкам—ориентация по какому-то избранному параметру ведет к тому, что самец спаривается с предметами, имеющими массу отличительных признаков, доступных его восприятию.

Спрашивается, играет ли зрение все же какую-либо роль в поиске и сближении самца с самкой лягушки? Некоторые сведения по этому поводу дает следующая серия наблюдений.

2. При наблюдении большой группы самцов в их естественной обстановке удается наблюдать, как сидящие в пруду особи реагируют на появление на берегу вновь прибывающих лягушек. Некоторые самцы устремляются к тому месту, куда скачет новая лягушка, с расстояния 3—5 метров; иногда встречающийся самец даже выходит на берег, движется навстречу и пытается спариваться с вновь прибывшей лягушкой на берегу. Во всех наблюдавшихся случаях новая лягушка оказывалась самцом и спаривание не осуществлялось. Однако эти наблюдения натолкнули на мысль, что описанное поведение возбужденных самцов вызывается именно зрительным стимулом—видом приближающейся лягушки. Для проверки этого предположения мы воспользовались весьма примитивным макетом, с помощью которого попытались имитировать прыгающую лягушку,—бутылочной пробкой, покрашенной в зеленый цвет и подвешенной с помощью лески на удочке.

При имитации движения лягушки таким макетом, передвигаемым «прыжками» вдоль берега (по суше), удается привлечь самцов, которые подплывают к берегу с расстояния 2—3 метра, а дважды самцы даже выходили на берег, преследовали макет и пытались спариваться с ним, вначале опять-таки характерным образом касаясь макета нижней челюстью. Два вывода можно сделать из этого наблюдения. Во-первых, вряд ли легкая пробка, падающая при «прыжке» на покрытый влажной травой берег, производит сколько-нибудь заметную вибрацию. Видимо, можно считать, что использованный макет представляет собой чисто зрительный стимул. Следовательно, можно констатировать, что в отдельных случаях сближение самца с самкой может быть вызвано чисто зрительным стимулом. Во-вторых, из мно-

жества самцов, наблюдавших движения макета, лишь единичные особи преследовали его и пытались спариваться, тогда как большинство их только приближалось к берегу. Этот результат может быть следствием несовершенства макета — самцы могут видеть, что макет отличается от самки. В связи с этим интересен результат последней серии наблюдений.

3. Совсем иная картина наблюдалась, если макет сначала передвигали по воде плавными рывками, имитирующими плывущую лягушку, а затем уже имитировали прыжки лягушки по берегу. В этом случае макет оказывал сильнейшее привлекающее действие, и многие самцы, начавшие преследовать его в воде, продолжали преследование на берегу и пытались спариваться с макетом.

Очевидно, в описанной ситуации, как и в опытах Эверта, значимость зрительно воспринимаемого «ключевого стимула» четко меняется благодаря действию иного, не зрительного, в данном случае вибрационного, стимула. Все это говорит о том, что поведение живой лягушки или жабы далеко не всегда укладывается в простую, быть может чрезмерно упрощенную, схему.

Есть в этих наблюдениях и еще одна интересная сторона. Вся совокупность движений, выполняемых самцом при попытке спаривания с макетом и включаемых зрительным стимулом, очень сильно отличается от комплекса движений при схватывании добычи и, несомненно, в норме не может наблюдаться ни в какое иное время года, кроме короткого брачного периода весной. С другой стороны, и в брачный период соответствующее поведение наблюдается, очевидно, только у самцов. В период спаривания лягушки не питаются, т. е. не отвечают охотничьим поведением на мелкие подвижные объекты. Таким образом, перед нами пример сезонной перестройки зрительно-двигательных координаций, несомненно, вызванный внутренними гормональными перестройками. Не лишен интереса вопрос, обслуживается ли эта форма поведения (т. е. осуществляется ли здесь выделение зрительного «ключевого стимула») теми же детекторами, что и в иное время года, когда подвижные объекты разделяются амфибиями на два класса — «добычу» и «опасность»?

Описанный пример сезонной перестройки зрительно-двигательной координации затрагивает более общую проблему перестройки такого рода реакций в онтогенезе. Ярким примером такой смены служит изменение зрительно-управляемых форм поведения в процессе метаморфоза головастика в лягушонка. Достаточно сказать, что возникающий у лягушонка способ питания требует возникновения достаточно сложных зрительно-управляемых автоматизмов, полностью отсутствующих (и невозможных из-за другого способа локомоции и строения ротового аппарата) у головастика. При внимательном наблюдении реакций лягушки на разных стадиях метаморфоза в ответ на макет добычи, можно видеть проявление так называемой гетерохронии

созревания рефлексов — сначала формируется реакция открывания рта на движение «добычи», и лишь затем лягушонок начинает делать прыжки с одновременным выбрасыванием языка.

Вряд ли есть необходимость специально акцентировать интерес такого рода наблюдений и вытекающих из них экспериментальных подходов для специалистов смежных специальностей, например экологов и эмбриологов. Одна из задач настоящего сообщения — показать, сколь близко подходит сегодня нейрофизиология к выяснению проблем, традиционно рассматриваемых другими разделами биологии. Приведенные примеры касаются только амфибий. Несомненно, аналогичный подход к изучению зрительно-управляемых форм поведения должен быть плодотворным и в применении к иным группам животных, в том числе и к беспозвоночным. Среди последних наибольший интерес представляет изучение членистоногих, в первую очередь насекомых и паукообразных, и головоногих моллюсков. Все эти группы имеют в своем составе активных хищников с великолепно развитым зрением. Зрительный аппарат их возник и развивался независимыми путями, и детальное изучение представителей столь далеких групп обещает интереснейший материал, касающийся проблемы физиологического параллелизма.