

Латентний період умовного рефлексу випрямлення

А. І. Ємченко і А. І. Возна

Вивчаючи специфічні процеси кори великих півкуль головного мозку, фізіологія вищої нервової діяльності має в той же час виходити із закономірностей загальної фізіології. В останній тривалість латентного періоду є дуже важливим, грутовним показником, на підставі якого роблять висновки як про структуру рефлекторної дуги, так і про процеси, які в ній відбуваються.

Багато фізіологів вдавалося до виміру цієї величини. Гельмгольц, який розвіяв легенду про блискавичну швидкість нервового процесу, перший виміряв величину латентного періоду, швидкість передачі збудження через спинний мозок жаби. З того часу, дедалі поглиблюючи наші знання про механізми центральної нервової системи, Вундт (1876), Розенталь (1873), Екснер (1894), П. Гофман (1922), Форбс і Гріг (1915), Шеррінгтон і Ікклз (1931), Лоренте де Но (1938), Брукс і Ікклз (1948), а у нас Берітов (1948), Костюк (1953) вимірювали латентний період і центральний час рефлексу, синаптичну затримку.

Шеррінгтон і його учні встановили дуже важливі загальні закономірності щодо величини латентного періоду спінальних рефлексів. Вони показали, що ця величина не є сталою і змінюється в оберненій залежності від інтенсивності подразнення за рахунок центрального часу рефлексу, що для рефлексів різних типів вона є різною.

Для згинального рефлексу собаки при вимірах за механічним ефектом Шеррінгтон наводить величину латентного періоду від 22 мілісек. при сильному подразненні до 200 мілісек.—при подразненні невеликої інтенсивності. При приближно такій самій довжині рефлекторної дуги латентний період чесального рефлексу собаки змінюється від 140 до 3540 мілісек.

Якщо провадити виміри за електричними реакціями аферентного й еферентного нервів, то для згинального рефлексу при середній інтенсивності подразнення латентний період набуває величини 10,4 мілісек. Для центрального часу цього рефлексу Ікклз і Шеррінгтон наводять величину латентного періоду залежно від інтенсивності подразнення — від 2,75 до 4,35 мілісек., а при деяких умовах — навіть 0,5 сек.

Ця залежність величини латентного періоду від інтенсивності подразнення пояснюється особливостями передачі збудження в центральній нервовій системі, а саме: конвергенцію нервових волокон різних сегментів на сомі мотонейрона і сумацією нервових імпульсів.

На підставі величини латентного періоду можна судити про кількість синапсів у рефлекторній дузі (рефлекс на розтягання — Ллойд, Костюк, інші рефлекси), про механізм передачі збудження через синапси. Лоренте де Но систематичними дослідженнями встановив для синаптичної

затримки величину від 0, не відведення потенціал тенціал розвивається че-

Здавалося б, що з методи загальної нейрофіріду, і для розкриття ми не згадувати старих пра-реакцій, то в сучасній фі-тентного періоду умови з'ясування загальних за-

Загальні закономірні I. П. Павловим на осно-характеристика умовного кріплення, що приводить запропонував латентний і періодом запізнення: він датна для визначення ла-

В лабораторії I. П. Глатентний період умовного ня голови собаки в бік підкріплень умовного Мінімальне значення 1 «справжнім латентним пе-ції на перше застосування застосування дзвоника ве-досягаючи 200 мілісек., щ

Для рухового умови величина латентного пері (дзвоника) індукційним на перше застосування, а шувалась, досягаючи 190

Величину латентного дині визначав Кейсон (262 мілісек. Латентний автори: захисного рефле Е. Л. Уокер (1938), ко (1938), мигального рефле (1936), у мавп і собак — Б. Юз і Шлосберг (1938) автори вказували на зна-коливань.

З наведених літерат латентного періоду у фіз не вивчалось. Як змінюють лення умовних рефлексів, ного подразника, чи зале дразника, які значення ц стеми, нарешті, від яких в якій мірі від кожного залишаються невисвітлені.

Займаючись в останні діякі з цих питань дати досліджені, а щодо інших здогадки.

затримки величину від 0,5 до 0,9 мілісек. Використовуючи внутріклітинне відведення потенціалів, Брукс і Ікклз показали, що синаптичний потенціал розвивається через 0,3—0,45 мілісек. після пресинаптичного.

Здавалося б, що з таким самим успіхом можна використовувати методи загальної нейрофізіології і, зокрема, визначення латентного періоду, і для розкриття механізмів вищої нервової діяльності. Але, якщо не згадувати старих праць фізіологів по вимірюванню часу психічної реакції, то в сучасній фізіології вищої нервової діяльності величину латентного періоду умовного рефлексу дуже мало використовували для з'ясування загальних закономірностей.

Загальні закономірності вищої нервової діяльності були встановлені І. П. Павловим на основі класичної секреторної методики. Кількісна характеристика умовно-рефлекторного процесу вимагає відставлення підкріплення, що приводить до розвитку гальмування. Тому І. П. Павлов запропонував латентний період умовного секреторного рефлексу називати періодом запізнення: він вважав, що секреторна методика взагалі непридатна для визначення латентного періоду умовного рефлексу.

В лабораторії І. П. Павлова К. М. Биков і М. К. Петрова визначали латентний період умовного рефлексу за руховим компонентом (повертання голови собаки в бік кормушки) секреторного рефлексу після 600 підкріплень умовного подразника (дзвоника) у однієї тварини. Мінімальне значення цієї величини — 80 мілісек. — вони називали «справжнім латентним періодом»; цю величину вони спостерігали в реакції на перше застосування умовного подразника; в реакціях на дальші застосування дзвоника величина латентного періоду збільшувалась, іноді досягаючи 200 мілісек., що автори пояснювали виникненням гальмування.

Для рухового умовного рефлексу згинання ноги собаки мінімальна величина латентного періоду після 100 підкріплень умовного подразника (дзвоника) індукційним струмом виявилась рівною 60 мілісек. в реакції на перше застосування, а в подальших застосуваннях величина ця збільшувалась, досягаючи 190 мілісек.

Величину латентного періоду умовного мигального рефлексу у людини визначав Кейсон (1922), він наводить середнє його значення — 262 мілісек. Латентний період ряду інших рефлексів визначали інші автори: захисного рефлексу згинання ноги собаки — В. Н. Келлог і Е. Л. Уокер (1938), колінного рефлексу людини — А. А. Кемпбелл (1938), мигального рефлексу у людини — Е. Р. Гілгард і А. А. Кемпбелл (1936), у мавп і собак — Е. Р. Гілгард і Д. Г. Маркіс (1935), у щурів — Б. Юз і Шлосберг (1938). Вимірюючи величину латентного періоду, ці автори вказували на значні її коливання, проте не наводять причин цих коливань.

З наведених літературних даних видно, що питання про величину латентного періоду у фізіології вищої нервової діяльності систематично не вивчалось. Як змінюється величина латентного періоду під час вироблення умовних рефлексів, як впливає на цю величину інтенсивність умовного подразника, чи залежить вона від органу рецепції, аналізатора, подразника, які значення цієї величини у тварин різних типів нервової системи, нарешті, від яких саме процесів у центральній нервовій системі і в якій мірі від кожного з них залежить ця величина — усі ці питання залишаються невисвітленими.

Займаючись в останні роки вивченням цієї проблеми, ми можемо на деякі з цих питань дати відповіді на підставі наших експериментальних досліджень, а щодо інших питань висловити більш або менш імовірні здогадки.

Методика досліджень

Ми провадили досліди на собаках за модифікованою методикою побіжок. Спочатку тварин привчали сидіти на рухомій низенькій платформі; задній край платформи був закріплений на осі, а під передній край підкладали спіральні пружини і гумовий балон, з'єднаний з капсулою Марея, для реєстрації рухів платформи. Пульт управління, кімограф, осцилограф та інші прилади для реєстрації — усе це було розміщене в кабіні, експериментатор стежив за рухами собаки з кабіні за зображенням тварин в дзеркалі. У відповідь на умовний подразник собака зводився на ноги і біг лабіринтом до кормушки з іжею, що знаходилась в кінці лабіринту. Отже, в нашій модифікації рухової методики не було приводу для розвитку запізнювального гальмування.

Умовними подразниками були: звук зумера, світловий круг на екрані, звуки електричного метронома, переривисті тони звукового генератора з 60 переривами на одну хвилину — позитивний — 250 гц ($T_{60}-250$) і диференціональний — 500 гц ($T_{60}-500$), ритмічні струшування платформи, на якій сидів собака. Дослідження починали з вироблення умовного рухового рефлексу на зумер, далі вводили інші умовні подразники і таким чином створювали стереотипну систему подразників: 1) зумер, 2) світлова фігура, 3) $T_{60}-250$, 4) струшування, 5) $T_{60}-500$ і 6) зумер. На барабані кімографа відмічали момент застосування подразника, рух платформи і час, що давало змогу обчислити латентний період реакції, але не коротший за 0,1 сек. Коли величина латентного періоду ставала нижчою за 0,1 сек., ми застосовували розроблений нами осцилографічний метод його визначення, здійснюючи давно задуманий для іншої мети (балістокардіографії) метод запису руху платформи. Принцип методу полягає в перетворенні механічних рухів платформи в електричні струми за допомогою кристалу з п'єзоелектричним ефектом. Ми використали елемент з п'єзоелектричним ефектом від програвача платівок, який ми приспособили до платформи. На екрані осцилографа з розгортанням «напоготові» подавалася синусоїда будь-якої частоти коливань (наприклад 100 гц) від звукового генератора, на якій легко було відмітити момент застосування умовного подразника. Коли собака зводився на ноги, здійснюючи умовний рефлекс випрямлення, на синусоїду накладались електричні коливання від кристала. Таким чином ми визначали латентний період умовного рефлексу випрямлення (зведення на ноги) собаки.

В дослідженнях були використані п'ять собак: Каштан (12 років), Сніжок (12 р.), Рекс (9 р.) і Жунька (1,5 р.), тип нервової системи яких визначали за малим стандартом секреторною і руховою методиками, і Жук, тип якого не визначали. Каштан був собакою сильного типу із зрівноваженими і досить рухомими процесами, Сніжка слід віднести до собак сильної варіації слабкого типу, Рекс належав до собак проміжного типу нервової системи з переважанням збуджувального процесу, Жунька за секреторною методикою виявився собакою проміжного типу з переважанням гальмівного процесу; при дослідженні за руховою методикою сила збуджувального процесу у нього виявилася дуже великою, нервові процеси були досить рухомими.

Результати досліджень

Особливістю умовного рефлексу, яка ґрунтуює його від безумовного, є велика мінливість величини латентного періоду на протязі його вироблення і застосування. Закономірності цих змін можуть бути виявлені лише при тривалому дослідженні вищої нервової діяльності тварин; зміни ці зв'язані з характером основних процесів у центральній нервовій системі, їх тривалістю та змінами в структурних елементах. Перебіг цих змін у рухових реакціях можна схематично поділити на три етапи. Перший етап — вироблення умовного рефлексу — характеризується великими коливаннями величини латентного періоду, причому уже рано бувають величини, близькі до мінімальної. Другий етап — закріплення умовних рефлексів — є найбільш тривалим, він характеризується повільним зменшенням латентного періоду з наближенням до сталої мінімальної величини з дуже незначними коливаннями. Третій етап — міцно закріплених умовних рефлексів — характеризується латентним періодом мінімальної або близької до неї величини.

Для ілюстрації цієї закономірності наводимо дані про величини латентного періоду реакцій на зумер у двох собак — Сніжка і Жуньки.

Собака Сніжок. Латентний	
№ застосувань зумера	25
Латентний період в сек.	6

Собака Сніжок. Латентний (на останній)	
№ застосувань зумера I	693
Латентний період в мілісек.	100
№ застосувань зумера II	694
Латентний період в мілісек	90

Собака Жунька. Латентний	
№ застосувань зумера	5
Латентний період в сек.	4
Собака Жунька. Латентний	
№ застосувань зумера 157	162
Латентний період в мілісек	60 90

Ці дані можна вважати. У Сніжка перший етап застосування, другий етап був відсутнім, тобто мінімальна кількість застосувань зумера 157. К. Петрової щодо величини латентного періоду має значення для з'ясування, як у 37 застосуваннях латентного періоду становить $\pm 0,031$ сек.

У перебігу змін латентного періоду виявляються три незрівнянно менша, ніж близко після 30 застосувань зумера. Для Жуньки ми виявили меншим від 0,1 фіксованого запису, а осцил

Таблиця 1
Собака Сніжок. Латентний період реакцій на зумер (кімографічний запис)

№ застосувань зу- мера	25	26	49	60	84	114	151	183	426	603
Латентний період в сек	6	2,5	0,2	13	0,15	11	0,15	0,33	0,2	0,1

Таблиця 2
Собака Сніжок. Латентний період реакцій на зумер I (на першому місці) і зумер II
(на останньому місці) (осцилографічний запис)

№ застосувань зу- мера I	693	700	702	704	706	714	736	740	742	748
Латентний період в мілісек	100	120	112	112	85	100	110	100	115	112
№ застосувань зу- мера II	694	701	703	705	707	715	737	741	743	749
Латентний період в мілісек	90	115	134	120	110	100	105	120	110	110

Таблиця 3
Собака Жунька. Латентний період реакцій на зумер (кімографічний запис)

№ застосувань зу- мера	5	6	10	13	14	16	21	26	30	35
Латентний період в сек	4	2	0,1	0,5	1	0,1	1	0,1	0,1	0,1

Таблиця 4
Собака Жунька. Латентний період реакцій на зумер (осцилографічний запис)

№ застосувань зумера 157	162	164	168	176	321	323	327	519	520	521
Латентний період в мілісек . . .	60	90	80	75	80	70	60	60	60	60

Ці дані можна вважати типовими.

У Сніжка перший етап тривав приблизно до 80-го застосування зумера, другий етап був особливо тривалим, з 80-го до 600-го застосування, тобто мінімальна величина встановилась у Сніжка після такої ж кількості застосувань зумера, як це зазначено в роботі К. М. Бикова і М. К. Петрової щодо дзвоника. Важливо підкреслити, що коливання величини латентного періоду на протязі другого етапу були незначні, що має значення для з'ясування механізму процесів на протязі цього етапу; так, у 37 застосуваннях зумера з 151-го по 187-е — середня величина латентного періоду становила 0,199 сек. з відхиленням в межах $\pm 0,031$ сек.

У перебігу змін латентного періоду реакцій на зумер у Жуньки також виявляються три етапи, але тривалість першого і другого етапів незрівнянно менша, ніж у Сніжка. Перший етап закінчився у нього приблизно після 30 застосувань зумера. Встановити точно кінець другого етапу для Жуньки ми не мали змоги, бо латентний період швидко став у нього меншим від 0,1 сек., тобто меншим від межі точності кімографічного запису, а осцилографічний метод ми застосували, починаючи

з 157-го застосування зумера, вже на третьому етапі, як це видно з табл. 4. Отже, і другий етап у Жуньки тривав значно менше, ніж у Сніжка.

Зазначимо, що Жунька до нашого дослідження не був використаний у дослідах по вивченню умовних рефлексів, а третій наш собака, збудливий Рекс, був до цього використаний у 32 дослідах, які провадились за руховою методикою.

У Рекса перший етап тривав стільки ж часу, скільки у Жуньки, тобто закінчився приблизно після 30-го застосування зумера. Другий етап у Рекса тривав значно довше, ніж у Жуньки, хоч точно кінця його ми не встановили, бо мінімальна величина латентного періоду у нього була такою ж, як і у Жуньки, а саме 60 мілісек., а осцилографічну методику у Рекса застосовували, починаючи лише з 527-го застосування зумера.

Як показують кімографічні записи, величина латентного періоду до цього часу рідко була менше 0,1 сек. Вперше латентний період тривалістю 65 мілісек. зареєстрований у реакції на 533-му застосуванні зумера і далі величина його коливалась у межах 60—90 мілісек., причому мінімальне значення її траплялось набагато рідше, ніж у Жуньки (в 30% випадків).

Зовсім особливе положення займають дані, одержані при дослідженні Каштана. Каштан — собака сильного типу нервової системи — дуже повільно призвичаювався до обстановки дослідів за руховою методикою. Цим, очевидно, і пояснюється те, що у нього величина латентного періоду падала дуже повільно і з великими коливаннями; лише після 250 застосувань зумера вона часто становила менше від 1 сек. Незважаючи на 521 застосування, величина латентного періоду коливалася в межах 130—500 мілісек. і як виняток становила 110 мілісек.

Якщо виходити з швидкості вироблення умовних рефлексів, то найслабкішим із застосованих нами подразників виявився світловий круг на екрані.

При виробленні і практикуванні умовного рефлексу на цей подразник вища нервова діяльність також проходила через три етапи, але тривалість їх була більшою, ніж на зумер. Так, якщо у Жуньки перший етап на зумер закінчився після 30 застосувань зумера, то на світло він тривав до 50-го застосування, хоч його ввели в систему подразників пізніше, ніж зумер.

У зв'язку з довшою тривалістю етапів на світло нам спочатку неясним було питання про співвідношення величин латентного періоду реакцій на зумер і на світло.

Тому ми поставили серію дослідів з іншими собаками, у яких всі подразники застосовувались рівнобіжно, тобто в кожному досліді йшли під одинаковим порядковим номером.

Ці досліди показали, що в реакціях з одинаковим порядковим номером латентний період на світло завжди більший, ніж на зумер; це й зрозуміло в зв'язку з більшою тривалістю етапів на перший подразник; так було і на третьому етапі реакцій на обидва подразники, тобто і щодо мінімальних величин латентного періоду. Проілюструємо це даними з дослідів з Жунькою (табл. 5).

На зумер у Жуньки мінімальна величина латентного періоду встановилася приблизно після 100 застосувань.

Можна вважати, що наведені в табл. 5 величини латентного періоду на світло, наближаючись до мінімальної, коливаються, очевидно, в ширших межах, ніж на зумер.

Слід відзначити, що у Каштана латентний період на другий зву-

Собака Жунька. Латентний період

№ застосування світла I	42
Латентний період в мілісек.	17
№ застосування зумера	47
Латентний період в мілісек.	5
№ застосування світла II	43
Латентний період в мілісек.	16
№ досліду	29

ковий подразник, перерив ків четвертим, уже після меншої від 1 сек., в той че свідчить про значне скоєння подразник. Але так введений другим — після світлового. У Сніжка після першого етапу вищої нервової у малих значеннях латентності другого етапу зміни величина одного аналізатора не впливає на аналізатора. Так, уста Сніжка, Жуньки і Рекса реагують на світловий круг в систему поступово і наявність на всі подразники наявністю (на тривалості), але для різних. Так, як видно з табл. 6, латентний період величини третього етапу

Собака Сніжок. Латентний період

№ досліду	Зумер	Фігура	T ₂₀
237	0,2	0,7	0,7
239	0,5	0,9	1,1
245	0,1	0,7	6,6
246	0,1	1,1	2,2
248	0,4	1,1	2,2
249	0,1	0,7	2,2
250	0,1	2,5	2,2
251	0,1	1,1	0,7
253	0,5	1,3	1,1
254	0,1	0,4	2,2
В середньому	0,22	1,05	2,2

Таблиця 5
Собака Жунька. Латентний період реакцій на світло і на зумер
(осцилографічний запис)

№ застосування світла I	429	453	467	499	503	507	513	515	519
Латентний період в мілісек.	170	165	120	200	145	200	140	140	100
№ застосування зумера	476	489	495	511	513	515	518	519	521
Латентний період в мілісек.	50	65	80	110	80	65	60	60	60
№ застосування світла II	430	454	468	—	—	508	514	516	520
Латентний період в мілісек.	160	135	80	—	—	90	185	185	95
№ досліду	290	297	303	319	321	323	326	327	329

ковий подразник, переривистий T_{60} —250, введений в систему подразників четвертим, уже після 10-го його застосування часто був величини, меншої від 1 сек., в той час як на зумер це було після 250 застосувань. Це свідчить про значне скорочення першого етапу на цей другий звуковий подразник. Але так само скоротився перший етап у Каштана і на введений другим — після зумера — подразник другого аналізатора — світлового. У Сніжка після вироблення рефлексів на зумер і на тон перший етап вищої нервової діяльності на світловий подразник виявився у малих значеннях латентного періоду реакцій на нього. На протязі другого етапу зміни величини латентного періоду реакцій на подразник одного аналізатора не впливають на латентний період подразника другого аналізатора. Так, усталення латентного періоду реакцій на зумер у Сніжка, Жуньки і Рекса не вплинуло на перебіг змін цієї величини реакцій на світловий круг. В нашому дослідженні ми вводили подразник в систему поступово і на певний час дослідження вища нервова діяльність на всі подразники належала до другого етапу (завдяки його довготривалості), але для різних подразників до різних періодів цього етапу. Так, як видно з табл. 6, латентний період реакцій на зумер уже близький до величин третього етапу, а на тон він ще перебуває на рівні, власти-

Таблиця 6
Собака Сніжок. Латентний період реакцій на різні подразники в сек.
(кімографічний запис)

№ досліду	Зумер	Фігура	T_{60} —250	Струшування	T_{60} —500	Зумер	Примітка
237	0,2	0,7	0,4	0,9	0	0,2	№ застосувань умових подразників в досліді 237:
239	0,5	0,9	1,7	4,6	0	0,3	зумер—509,
245	0,1	0,7	6,7	1,0	0	0,1	фігура—188,
246	0,1	1,1	2,7	0,8	0	0,5	T_{60} —250—100,
248	0,4	1,1	2,7	0,8	0	0,5	струшування—193,
249	0,1	0,7	2,1	—	0	0,1	T_{60} —500—101,
250	0,1	2,5	2,3	1,1	0	0,1	зумер—510.
251	0,1	1,1	0,8	0,9	0	0,1	
253	0,5	1,3	1,4	1,0	0	0,1	
254	0,1	0,4	2,6	1,2	0	0,1	
В середньому	0,22	1,05	2,34	1,38	—	0,22	

вому початку другого етапу. Цілком тотожні дані ми одержали і в дослідах з Каштаном, Рексом і Жунькою: процеси в різних аналізаторах відбуваються на протязі другого і третього етапів незалежно.

Обговорення результатів досліджень

Всі, хто вивчав питання про тривалість латентних періодів, відзначають велику мінливість цієї величини. Під час наших систематичних досліджень ця мінливість виявилась особливо виразно. Величина ця весь час змінюється як під час вироблення умовних рефлексів, так і при їх практикуванні. Отже, про величину латентного періоду умовного рефлексу можна говорити лише в зв'язку з його історією та історією вищої нервової діяльності тварини взагалі. Однак ці зміни не випадкові, вони детерміновані певними факторами і певними процесами в корі, і саме тому латентний період умовного рефлексу є конкретним показником стану рефлексу, стану рефлекторної дуги, показником індивідуальних особливостей тварин і у фізіології вищої нервової діяльності він має зайняти таке ж важливе місце, яке займає цей показник у загальній нейрофізіології.

Зазначені вище особливості першого етапу — великі коливання латентних періодів, вплив на них передуючої вищої нервової діяльності свідчать про провідну роль аналітично-синтетичної діяльності на протязі першого етапу. Перший етап — це вираз специфічної діяльності кори, яка орієнтує тварину в просторі і часі, коли вивчаються фактори обстановки, визначається вплив кожного з них, виявляються провідні. Другий етап починається тоді, коли тварина реагує на провідні фактори, коли починає формуватись і закріплюватись тимчасовий зв'язок, відбуваються морфологічні зміни в структурних елементах рефлекторної дуги, які вивчали Агдур (1920), Апієнс Капперс (1921), Гольт (1931), Тауер (1937), Ікклз (1953), Костюк (1956). Третій етап відповідає відносному усталенню морфологічного стану структурних елементів рефлекторної дуги.

Рефлекторна дуга вироблюваних нами рефлексів складалася із спільної для всіх рефлексів ефекторної частини, починаючи від рухового аналізатора і кінчаючи ефекторними органами, та аферентної частини — аналізатора відповідно до подразника — звукового, світлового, механічного. Ефекторна ланка рефлекторної дуги у наших тварин була сталаю уже до дослідів. Наше дослідження виявило незалежність нервових процесів аналізатора під час другого та третього етапів, отже морфологічні зміни могли відбуватися або у відповідному аналізаторі, або в нервових з'єднаннях відповідного аналізатора з руховим аналізатором, або в обох цих ланках.

Другий важливий фактор, який зумовлює величину латентних періодів, — це індивідуальні особливості тварин. Сюди насамперед входить вік, значення якого мало вивчене. Індивідуальні особливості тварин впливають передусім на тривалість першого і другого етапів, а також на абсолютну величину латентного періоду на протязі всіх етапів. Індивідуальні особливості Каштана, Сніжка, Жуньки і Рекса, як вони виявилися у змінах величини латентного періоду, ніяк не збігаються з типологічними особливостями тварин, визначеними за секреторною методикою. Дещо більша відповідність виявляється при визначені типів за руховою методикою. Очевидно, сила, зрівноваженість і рухомість нервових процесів ще не повністю характеризують поведінку тварини при застосуванні методу вільних рухів. Нам здається, що важливу роль у регуляції діяльності тваринного організму відіграють структури, якими зу-

мовлюється аналітично-синтетична мінливість.

Значну різницю ми виявили між періодами на умовній і рефлекторній ланках (органів речовини) та на умовній і рефлекторній ланках (органів речовини). Так, як це показує швидкість нашого світлового подразника, яке велике значення має для фізіології тварин, загальний тонізуючий вплив значення системи зв'язок, як це має місце і в нервових з'єднаннях.

Ми виявили різницю між періодами на умовній і рефлекторній ланках (органів речовини) та на умовній і рефлекторній ланках (органів речовини). Так, як це показує швидкість нашого світлового подразника, яке велике значення має для фізіології тварин, загальний тонізуючий вплив значення системи зв'язок, як це має місце і в нервових з'єднаннях.

Наше дослідження різницю між періодами на умовній і рефлекторній ланках (органів речовини) та на умовній і рефлекторній ланках (органів речовини). Так, як це показує швидкість нашого світлового подразника, яке велике значення має для фізіології тварин, загальний тонізуючий вплив значення системи зв'язок, як це має місце і в нервових з'єднаннях.

Отже, проведені нами дослідження виявили деякі закономірності.

1. Під час вироблення умовного рефлексу періоди їх змінюються. Перший етап — вироблення умовного рефлексу, а другий — зменшується, наближаючись до звичайного.

2. Тривалість першого етапу відповідає відносному усталенню рефлексу з мінливістю.

3. Тривалість етапу відповідає відносному усталенню рефлексу з мінливістю.

4. Після міцного застосування методу вільних рухів відповідає відносному усталенню рефлексу з мінливістю.

в до-
порах

від-
ніч-
чина
так
ного
рею
кові,
рі, і
нни-
них
нає
шай

влас-
ності
про-
сті
ори
цні.
так-
шок,
твої
ІІ),
дає
еф-

із
хоча-
то,
ла
ер-
же
рі,
пі-

чес-
на
ші-
о.
о.
о.
о.
о.

мовлюється аналітично-синтетична діяльність, а вони не можуть бути однаковими у кожної тварини.

Значну різницю ми виявили у тривалості етапів і величині латентного періоду на умовні подразники різних аналізаторів. Це питання потребує докладного вивчення. Нам здається, що ця різниця насамперед зумовлена фізіологічною природою самого аналізатора, його периферичної ланки (органів рецепції — ока та вуха) і центральної ланки. Крім того, як це показує швидкість вироблення рефлексів, фізіологічна сила нашого світлового подразника була значно меншою, ніж звукових, а відомо, яке велике значення має сила умовного подразника в умовнорефлекторній діяльності тварин. Зокрема, треба враховувати так званий загальний тонізуючий вплив на кору умовного подразника. Мають також значення системи зв'язків між нейронами центральної нервової системи, як це має місце і в дузі безумовного рефлексу, що зумовлює значення інтенсивності подразника.

Ми виявили різні значення мінімальної величини латентного періоду умовних рефлексів у різних собак; так, на звук зумера у Жуньки і Рекса ця величина була такою самою, як і встановлена К. М. Биковим та М. К. Петровою, а саме 60 мілісек., а у Сніжка ця величина становила 110 мілісек. Як показав Франк, латентний період скорочення м'яза ноги собаки при подразенні рухової ділянки кори головного мозку дорівнює 70—100 мілісек. Відповідно до цього слід було б сподіватися, що мінімальна величина латентного періоду умовного рухового рефлексу має бути більшою, ніж 60 мілісек., бо до наведеної Франком величини треба додати час на проходження збудження по аферентній частині рефлекторної дуги умовного рефлексу.

Наше дослідження показало особливу важливість латентного періоду умовного рефлексу для характеристики умовнорефлекторної діяльності, виявило деякі закономірності в змінах цієї величини і поставило перед нами ряд питань, які потребують дальнього експериментального дослідження, яке ми тепер і провадимо.

Висновки

Отже, проведені нами дослідження дали можливість встановити ряд закономірностей.

1. Під час вироблення та практикування умовних рефлексів латентні періоди їх змінюються. Ці зміни схематично вкладаються в три етапи: перший етап — вироблення умовного рефлексу, на протязі якого величина латентного періоду коливається у великих межах; другий етап — закріплення рефлексу, найбільш тривалий, коли ця величина поступово зменшується, наближаючись до мінімального значення, з коливаннями у вузьких межах, і третій етап міцно закріпленого автоматизованого рефлексу з мінімальною величиною латентного періоду і невеликими відхиленнями від цієї величини.

2. Тривалість першого і другого етапів у різних тварин коливається у великих межах.

3. Тривалість етапів, особливо першого, а також і другого залежить від роду подразника: на світловий подразник меншої фізіологічної сили вона більша, ніж на звуковий — сильний подразник.

4. Після міцного закріплення рефлексу на звуковий подразник тривалість першого і другого етапів скорочувалась при виробленні рефлексів на наступні звукові подразники і скорочувався перший етап та змінювався його характер при виробленні рефлексів на подразники інших аналізаторів.

5. Тривалість етапів залежить від індивідуальних властивостей тварин, проте вона не збігається з типологічними особливостями, визначуваними секреторною методикою умовних рефлексів.

6. Величина латентного періоду реакцій на зумер на протязі другого етапу менша, ніж на світловий круг того ж порядкового номера. Меншою є й мінімальна величина реакції на зумер.

7. Величина латентного періоду реакції на той самий подразник однакового порядкового номера на протязі другого етапу і мінімальне значення цієї величини залежать від індивідуальних особливостей тварин.

ЛІТЕРАТУРА

- Беритов И. С., Общая физиология мышечной и нервной системы, 1948.
 Быков К. М. и Петрова М. К., Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 2, 1927.
 Костюк П. Г., Физiol. журн. СССР, 39, 1953, с. 173.
 Костюк П. Г., Дисс., 1956.
 Павлов И. П., Лекції про роботу великих півкуль, К., 1952.
 Agduhr E., J. Psych. Neur., 25, 1920, p. 463.
 Ariëns Kappers, Die vergleichende Anatomie des Nervensystems, 1921; Acta Psychiatr. et neurol., 2, 118, 1927.
 Brooks C. M. a. Eccles J. C., J. Neurophysiol., 11, 1948, p. 401.
 Campbell A. A., Hilgard E. R., J. exper. Psychol., 19, 1936, 561.
 Campbell A. A., J. exper. Psychol., 22, 1938, 225.
 Cason H., J. exper. Psychol., 5, 1922, 153.
 Eccles J. C., The Neurophysiological Basis of Mend., 1953.
 Forbes A. a. Gregg A., Am. J. Physiol., 37, 1915, p. 159.
 Hilgard E. R. a. Campbell A. A., J. exper. Psychol., 19, 1936, p. 227.
 Hilgard E. R. a. Marquis D. G., Psychol. Monogr., 47, N 212, 1936, p. 186.
 Hilgard E. R. a. Marquis D. G., J. comp. Psychol., 19, 1935, p. 29.
 Hoffmann P., Unters über Eigenreflexe, 1922.
 Holt. Animaldrive..., 1931.
 Hughes B. a. Schlossberg H., J. exper. Psychol., 23, 1938, 641.
 Kellogg W. N. a. Walker E. R., J. gen. Psychol., 18, 1938, p. 253.
 Lorente de Nò R., J. Neurophysiol., 1, 1938, p. 187.
 Rosenthal J., Mschr. K. Preuss. Akad. Wiss., 1873.
 Sherrington C. S., The integrative Action of the Nervous system, 1923.
 Tower S. S., Arch. compar. Neur., 67, 1937, p. 1909.
 Wundt W., Untersuch. Mechanis. d. Nerven und Nervenzentren, 2 Abt., 1876.

Київський державний університет ім. Т. Г. Шевченка,
 кафедра фізіології тварин і людини.

Латентный период условного рефлекса выпрямления

А. И. Емченко и А. И. Возная

Резюме

Проведено систематическое изучение латентных периодов условного рефлекса выпрямления методом двигательного условного рефлекса (побежек) в нашей модификации на раздражители разных анализаторов у собак различных типов нервной системы. Исследование показало важность латентного периода условного рефлекса для характеристики условнорефлекторной деятельности животных и обнаружило некоторые закономерности в изменчивости этого показателя.

Установлена большая изменчивость величины латентного периода на протяжении выработки и практикования условного рефлекса. Протекание изменений латентного периода схематически можно свести к трем этапам: первый этап — выработка условного рефлекса — характеризуется большими колебаниями величины латентного периода, второй этап — закрепление условного рефлекса — наиболее продолжительный, на протяжении которого происходит медленное постепенное уменьшение величины латентного периода до минимальной с колебаниями в узких пре-

делах и третий этап проходит в периодом минимума.

Продолжительность дуальных особенностей жи- налиция ранее выработаны. У разных животных и того же животного пр световой раздражитель на сильный звуковой раз

После прочного закре житель сокращается про выработке условных рефл сокращается продолжите тер при выработке усло лизаторов. Прочное закр одного анализатора не в периодов реакций на раз

Между продолжител кой нервной системы жив методикой, корреляции не

Величина латентного условного раздражителя На протяжении второго э меньше, чем на световой латентного периода усло раздражитель величина колеблется в больших величина латентного пе 60 миллисек., для других

Латентный период у зателем состояния рефл животного.

Latent Period of

A. I.

A systematic study from a sitting posture to a (running) in dogs with variously partitioned stimulators enables changes in the latent period stages: the first being the fluctuations in the magnitude of the protracted being the stage of the duration of the latent period being the stage of a firmly the latent period.

The duration of the first period depends on the individual as well as on the character minimum magnitude of the latter proved to be 60 millisecond.

делах и третий этап прочно закрепленного условного рефлекса с латентным периодом минимальной величины и небольшими отклонениями от нее.

Продолжительность первого и второго этапов зависит от индивидуальных особенностей животных, от вида условного раздражителя и от наличия ранее выработанных условных рефлексов на другие раздражители. У разных животных она колеблется в больших пределах. У одного и того же животного продолжительность этапов, особенно первого, на световой раздражитель меньшей физиологической силы больше, чем на сильный звуковой раздражитель.

После прочного закрепления условного рефлекса на звуковой раздражитель сокращается продолжительность первого и второго этапов при выработке условных рефлексов на последующие звуковые раздражители, сокращается продолжительность первого этапа и изменяется его характер при выработке условных рефлексов на раздражители других анализаторов. Прочное закрепление условного рефлекса на раздражитель одного анализатора не влияет на протекание второго этапа латентных периодов реакций на раздражители других анализаторов.

Между продолжительностью этапов и типологической характеристикой нервной системы животных, определенной классической секреторной методикой, корреляции не наблюдается.

Величина латентного периода условного рефлекса зависит от вида условного раздражителя и от индивидуальных особенностей животного. На протяжении второго этапа на сильный раздражитель — зуммер — она меньше, чем на световой. Меньшим является и минимальное значение латентного периода условного рефлекса на зуммер. На один и тот же раздражитель величина латентного периода реакций у разных животных колеблется в больших пределах. Так, для одних собак минимальная величина латентного периода условного рефлекса на зуммер была 60 миллисек., для других — вдвое больше.

Латентный период условного рефлекса является конкретным показателем состояния рефлекторной дуги и индивидуальных особенностей животного.

Latent Period of the Conditioned Reflex of Righting

A. I. Yemchenko and A. I. Voznaya

Summary

A systematic study of the conditioned reflex of righting (transition from a sitting posture to a standing) by the conditioned motor reflex method (running) in dogs with various nervous system types and with different conditioned stimulators enabled the authors to establish certain laws of the changes in the latent period of this reflex. These changes pass through three stages: the first being the stage of developing the reflex, with considerable fluctuations in the magnitude of the latent period; the second and most protracted being the stage of fixing the reflex, where there is a gradual reduction of the latent period with slight fluctuations in its magnitude; the third being the stage of a firmly established reflex with a minimum magnitude of the latent period.

The duration of the first and second stages and the length of the latent period depends on the individual peculiarities of the animals' nervous system as well as on the character of the conditioned stimulator. In some dogs, the minimum magnitude of the latent period of the conditioned reflex to a buzzer proved to be 60 milliseconds; while in others it was considerably greater.