

## Зміна умовних рефлексів у собак при штучному викривленні нормальної харчової реакції

Повідомлення II. Зміна умовних рефлексів у собак при перегодуванні

А. М. Луканьова

В цьому повідомленні викладена друга частина наших досліджень, присвячених вивченню змін у стані харчового центра при штучному викривленні нормальної харчової реакції. Таке викривлення досягалось штучним хронічним надмірним годуванням тварин тією самою їжею, яку піддослідним собакам давали в камері для дослідження умовних рефлексів як безумовний подразник.

Реєстрація сили збуджувального і гальмівного процесів у харчовому центрі, як уже було відзначено в першому нашому повідомленні (Фізіол. журн. АН УРСР, т. 3, № 2, 1957), здійснювалась за класичною павловською секреторною харчовою методикою вивчення умовних рефлексів, а також за термоелектричною методикою. Поряд з визначенням величини секреторної реакції ми вивчали концентрацію твердого залишку одержуваної під час досліду слини за допомогою рефрактометрії її універсальним рефрактометром.

Надмірне годування провадилось на чотирьох піддослідних собаках на протязі 25 — 38 днів. Ці досліди відрізнялись від наших дослідів по насичуванню тварин тим, що собаці, після того як він відмовлявся від пропонованої йому харчової речовини, цю речовину примусово всипали в рот. Надмірне годування провадилось поза камерою умовних рефлексів протягом півгодини у різні інтервали часу до досліду.

В результаті тривалого перегодування можна було зареєструвати у всіх піддослідних собак значне зниження рівня секреторних і температурних умовнорефлекторних реакцій на позитивні штучні умовні подразники, підкріплювані харчовою речовиною, якою здійснювалось надмірне годування (рис. 1, а, б). В міру продовження досліду з надмірним годуванням у тварин збільшувалась кількість нульових значень температурних і секреторних умовнорефлекторних реакцій на штучні умовні подразники позитивного значення (дзвінок, метроном-120, світло). Більш того, у тварин дедалі частіше спостерігались негативні температурні реакції на ці подразники, тобто нижчі від вихідного показника, який відзначався в момент застосування подразника (рис. 1, в). Це свідчить про розвиток і поглиблення у харчовому центрі гальмівного стану, який заважає виникненню загальної позитивної харчової реакції.

В ряді випадків у результаті надмірного годування, особливо наприкінці його, спостерігався не тільки розвиток гальмування, а й розбіжність між секреторною та температурною реакціями залози (рис. 1, г). Подібні явища спостерігав М. І. Путілін при експериментально спричинених у собак неврозах.

Систематично клікає також на секреторний жок часу від

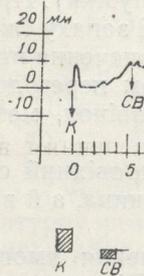
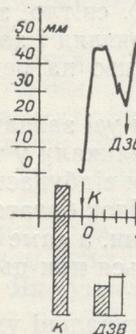


Рис. 1. Зміна

а — норми (дослід перегодування)  
Крива від

На осі ординат в мм  
вій шкалі в мм  
сування умовних  
лицину температури  
(заштриховані)  
дразник, другий  
ний подразник

Перегодування  
в нормі рефракції  
ку 1,3469 — 1,3459  
останніх його  
до 1,3459 — 1,3459  
речовин у слині  
споживання речовини  
Реєстрація процесів  
собак в процесі

Систематичний, день-у-день створюваний стан переогодовування викликає також зміну безумовнорефлекторної діяльності тварини. Величина секреторних і температурних безумовних реакцій через певний проміжок часу від початку дослідів з надмірним годуванням падає.

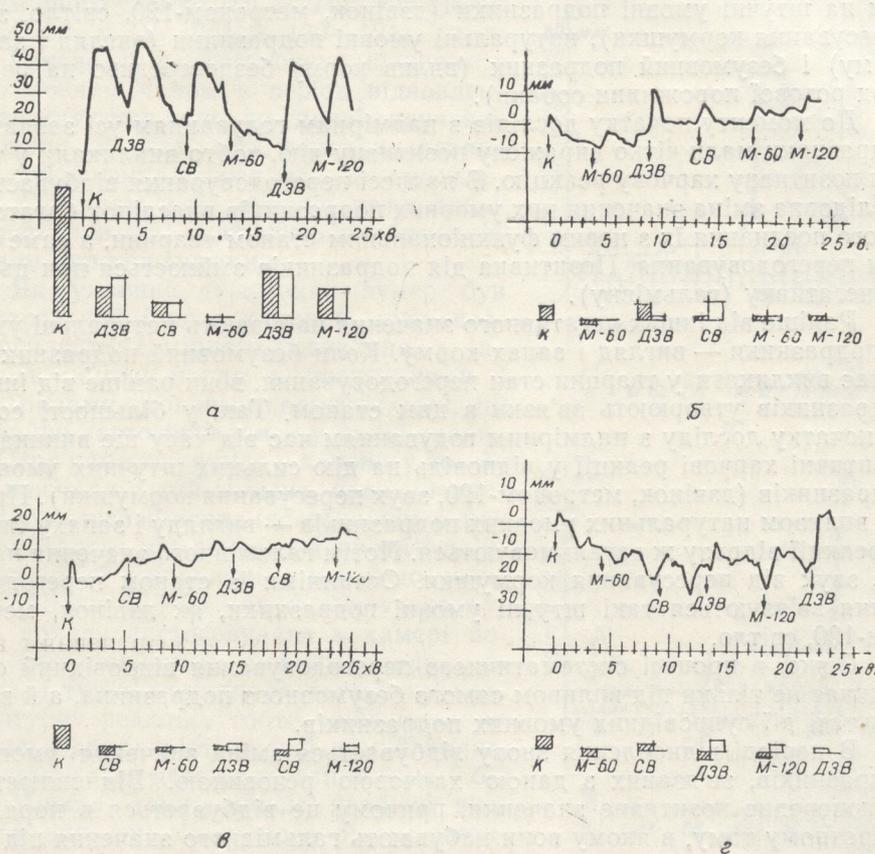


Рис. 1. Зміна температурної і секреторної умовнорефлекторної реакції привушної слинної залози у собаки Пірата при станах:

а — норми (дослід від 5.IV 1954 р.); б — переогодовування (дослід від 27.IV 1954 р.); в — переогодовування (дослід від 9.IV 1954 р.); г — переогодовування (дослід від 3.V 1954 р.).

Крива відбиває зміни температури привушної слинної залози.

На осі ординат показані відхилення зайчика гальванометра на міліметровій шкалі в мм, на осі абсцис — час у хв. Стрілками позначено момент застосування умовного подразника. Перший стовпець з позначкою «к» показує величину температурної реакції на корм. В усіх дальших парах стовпців першим (заштрихованим) позначена величина температурної реакції на умовний подразник, другим (білим) — величина секреторної реакції на той самий умовний подразник.

Переогодовування приводить до зниження рефракції слини. Якщо в нормі рефракція слини у собаки Пірата визначається величиною порядку 1,3469 — 1,3470, то в період надмірного годування з перших і до останніх його днів рефракція слини виявляється різко зниженою до 1,3459 — 1,3461, що свідчить про зменшення концентрації органічних речовин у слині і нагадує реакцію на введення тварині непридатних до споживання речовин.

Реєстрація змін у харчовій рефлексорній діяльності піддослідних собак в процесі тривалого переогодовування, а також на протязі певного

періоду після закінчення всіх дослідів з надмірним годуванням (період відновлення) дозволила зробити ряд важливих висновків про роль різних умовних подразників у підтриманні, пригніченні і відновленні апетиту тварин до певної харчової речовини.

В дослідях реєстрували зміни харчових рефлексорних реакцій тварин на штучні умовні подразники (дзвінок, метроном-120, світло, звук пересування кормушки), натуральні умовні подразники (вигляд і запах корму) і безумовний подразник (вплив корму безпосередньо на рецептори ротової порожнини собаки).

До моменту початку дослідів з надмірним годуванням усі зазначені подразники мали чітко виражену позитивну дію, тобто викликали у тварин позитивну харчову реакцію. В процесі переогодовування відбувається послідовна зміна значення цих умовних подразників внаслідок багаторазового поєднання їх з новим функціональним станом тварини, а саме станом переогодовування. Позитивна дія подразників змінюється при цьому на негативну (гальмівну).

Раніше від інших негативного значення набувають натуральні умовні подразники — вигляд і запах корму. Коли безумовний подразник починає викликати у тварини стан переогодовування, вони раніше від інших подразників утворюють зв'язки з цим станом. Так, у більшості собак на початку дослідів з надмірним годуванням час від часу ще виникають позитивні харчові реакції у відповідь на дію сильних штучних умовних подразників (дзвінок, метроном-120, звук пересування кормушки). Проте під впливом натуральних умовних подразників — вигляду і запаху їжі — ці реакції відразу ж загальмовуються. Потім гальмівного значення набуває звук від пересування кормушки. Останніми із станом переогодовування зв'язуються такі штучні умовні подразники, як дзвінок, метроном-120, світло.

Отже, в процесі систематичного переогодовування відповідний стан виникає не тільки під впливом самого безумовного подразника, а й в результаті дії супровідних умовних подразників.

В періоді відновлення знову відбувається зміна значення умовних подразників, зв'язаних з даною харчовою речовиною. Відновлюється їх попереднє позитивне значення, причому це відбувається в порядку, зворотному тому, в якому вони набувають гальмівного значення під час переогодовування. Насамперед позитивну рефлексорну харчову реакцію починають викликати у тварини штучні умовні подразники, передусім найсильніші з них — дзвінок і метроном-120. Потім відновлюється позитивна дія звуку пересування кормушки. Так, звук пересування кормушки досить швидко починає викликати позитивну рухову, невелику температурну, а іноді і слабку секреторну реакції. Однак усі ці реакції все ще гальмуються впливом корму як натурального умовного подразника.

Гальмівна дія вигляду і запаху їжі припиняється через 9 — 15 днів, потім тварини починають з'їдати корм, який їм дають після застосування сильних штучних подразників — дзвінка і метронома-120 (рис. 2, а, б). Потім собака з'їдає корм і після слабого подразника — світла.

Інакше обстоїть справа з умовними подразниками, які сполучались тільки із станом переогодовування і не були раніше зв'язані з нормальним з'їданням даної харчової речовини. В наших дослідів як такий подразник був застосований зумер. При цьому ми виходили з того, що подразник, поєднуваний з актом надмірного годування, тобто з гальмівним станом харчового центра, служитиме сигналом зазначеного стану.

І. П. Павлов, посилаючись на досліді Г. В. Фольборта, з цього приводу писав: «Якщо індіферентні подразнення потрапляють у кору півкуль, коли там переважає гальмівний процес, то вони хронічно набува-

ють гальмівне  
пункти кори,  
ронні подразни  
і самі по собі  
гальмівного ст  
собр. соч., т. I

Цікаво б  
дії головним  
ня апетиту тв  
речовини на  
ків, які раніш  
ним з'їданням  
подразників, я  
станом переод

Як умовн  
застосований і  
жуючи акт на  
кож в камері  
гальмівними ум  
звичайно засто  
ни. Поза камерс  
ді включали в  
лось примусове  
собаці, потім в  
снення всієї ма  
ням. Після 12-  
мер почали за  
ряд із звичайн  
ками, і тут він  
пературну реак  
харчову збудли  
які самий стан п

Можна, та  
новок, що, оцін  
них подразників  
процесів, що лез  
втрати, а тако  
збудливості, не  
різніти подразн  
ли збудженню з  
певних умов з  
подразники, які  
індіферентними  
до даної харчово  
тільки із станом,

Відновлення  
цесом, воно відб  
альних особлив  
реакцій спостері  
умовнорефлексор

Концентраці  
близко через 9 —

Досліді з па  
були умовні реф.  
кріплювали сухар

ють гальмівної функції, тобто коли ними потім впливають на діяльні пункти кори, вони викликають у них гальмівний процес». І далі: «Сторонні подразники, повторювані без дальших наслідків для тварини, також і самі по собі ведуть до розвитку в корі гальмівного стану» (И. П. Павлов, Полн. собр. соч., т. IV, 1951, с. 120—121).

Цікаво було встановити різницю в дії головним чином в період відновлення апетиту тварини до даної харчової речовини на харчовий центр подразників, які раніше зв'язались із нормальним з'їданням цієї харчової речовини, і подразників, які зв'язались виключно із станом переогодовування.

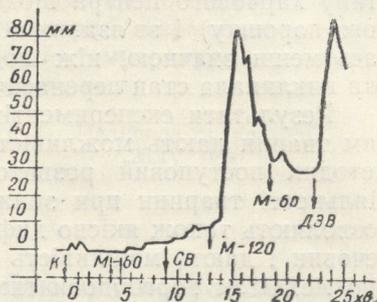
Як умовний подразник зумер був застосований і поза камерою, супроводжуючи акт надмірного годування, а також в камері поряд з позитивними і гальмівними умовними подразниками, які звичайно застосовувались у даної тварини. Поза камерою зумер у кожному досліді включали в той момент, коли починалось примусове всипання порошку в рот собаці, потім він звучав на протязі здійснення всієї маніпуляції з переогодовуванням. Після 12—20 таких сполучень зумер почали застосовувати в камері поряд із звичайними умовними подразниками, і тут він викликав негативну температурну реакцію, тобто здійснював на харчову збудливість такий самий вплив, як і самий стан переогодовування (рис. 2, б).

Можна, таким чином, зробити висновок, що, оцінюючи роль різних умовних подразників у розвитку нервових процесів, що лежать в основі зниження, втрати, а також відновлення харчової збудливості, необхідно насамперед розрізнити подразники, які раніше сприяли збудженню апетиту і лише потім за певних умов змінили своє значення, і подразники, які з самого початку були індивідуальними щодо апетиту тварини до даної харчової речовини, а зв'язались тільки із станом, який приводить до зниження або втрати апетиту.

Відновлення загальної нормальної харчової реакції є тривалим процесом, воно відбувається на протязі 2—4,5 міс. залежно від індивідуальних особливостей собаки. Нормалізація безумовнорефлекторних реакцій спостерігається значно раніше, ніж відновлення нормальної умовнорефлекторної діяльності.

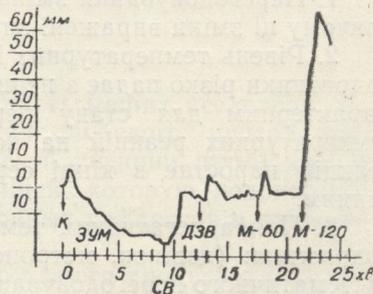
Концентрація твердих речовин у слині відновлюється до норми приблизно через 9—20 днів після закінчення дослідів з переогодовуванням.

Досліди з переогодовуванням, проведені у собаки Дуная, у якого були умовні рефлекси з різним харчовим підкріпленням (дзвінок підкріплювали сухарним порошком, а світло — м'ясним порошком) пока-



К М-60 СВ М-120 М-60 ДЗВ

а



К ЗУМ СВ ДЗВ М-60 М-120

б

Рис. 2. Зміна температурної і секреторної умовнорефлекторної реакції привушної слинної залози собаки Пірата при стані відновлення:

а — дослід від 14.V 1954 р.; б — дослід від 17.V 1954 р. Позначення такі самі, як і на рис. 1.

зали, що надмірне годування порушує умовнорефлекторну діяльність тварини, зв'язану не тільки з тією харчовою речовиною, якою провадилось переогодовування (м'ясним порошком), а й з іншою харчовою речовиною (сухарним порошком). Проте глибина порушень функціонального стану харчового центра щодо «сторонньої» харчової речовини (сухарного порошку) і зв'язаних з ним умовних подразників (світла) виявилась менш значною, ніж щодо харчової речовини (м'ясного порошку), яка викликала стан перенасичення.

Результати експериментів з насиченням і штучним переогодовуванням тварин дають можливість зареєструвати з допомогою об'єктивних методик поступовий розвиток змін у харчовій умовнорефлекторній діяльності тварини при зниженні, втраті і відновленні апетиту; вони дозволяють також якісно диференціювати апетит щодо різних харчових речовин і дають можливість створити попереднє теоретичне уявлення про механізм перебудови тимчасових зв'язків у корі головного мозку, які лежать в основі цих змін.

### Висновки

1. Переогодовування змінює функціональний стан харчового центра, причому ці зміни виражені значно різкіше, ніж при насичуванні.

2. Рівень температурних і секреторних реакцій на позитивні умовні подразники різко падає з першого дня дослідів з надмірним годуванням. Характерним для стану переогодовування є виникнення негативних температурних реакцій на позитивні умовні подразники. Частота цих реакцій наростає в кінці серії дослідів із систематичним переогодовуванням.

3. Поява негативних температурних реакцій на позитивні умовні подразники (дзвінок, метроном-120 і світло) вказує, що під впливом систематичного переогодовування змінюється і дія подразників: з агентів, які раніше викликали в клітинах коркової частини харчового центра процес збудження, вони перетворюються в агентів, які поглиблюють в ньому гальмівний стан.

4. Надмірне годування спричиняє падіння рефракції слини. Слина, яка виділяється після переогодовування, за концентрацією твердих речовин нагадує слину, що виділяється на введення непридатних до споживання речовин.

5. В результаті систематичного переогодовування змінюється реакція харчового центра не тільки на подразники, зв'язані з цією харчовою речовиною, з допомогою якої здійснюється надмірне годування, а й на подразники, зв'язані з іншою харчовою речовиною. Змінена реакція харчового центра на подразники, зв'язані з іншим харчовим продуктом, виникає пізніше і зникає раніше.

6. Відновлення нормальної харчової реакції тварини на дану харчову речовину після закінчення дослідів з переогодовуванням настає через 2—4,5 міс. Нормальна рефракція слини відновлюється через 9—20 днів після закінчення дослідів з переогодовуванням.

7. Відновлення нормального позитивного значення умовних подразників відбувається в порядку зворотному тому, в якому змінювалось їх значення в процесі переогодовування.

Штучні умовні подразники, які відновлюються раніше від натуральних умовних подразників, відіграють провідну роль у відновленні апетиту тварини до даної харчової речовини.

8. Індиферентний харчовий подразник (зумер), який поєднується

тільки із стано реакцію, що свідкує про стану га

9. Застосування дало можливість зниженні і відновлення методика дозволяють (тощо), які не ре

Український науковий інститут харчової (Київ), лабораторія

### Изменение у извр:

### Сообщение II.

В данном сообщении посвященных искусственному перекармлению собак получали безусловного раз

Регистрация вом центре, как АН УРСР, т. 3, Павловской секретарей, а также тер

Перекармление пр 25—38 дней. Эти животному, после

пищевых веществ

На основании к следующим выв

1. Перекармление

2. Уровень темп ерные условные раз

Характерным для тельных температур жители. Частота

систематическому

3. Появление тельные условные

вадет, что под влиянием раздражителей в раздражители, у

тільки із станом переогодовування, викликає негативну температурну реакцію, що свідчить про наявність при переогодовуванні в корі великих півкуль стану гальмування.

9. Застосування в наших дослідженнях термоелектричної методики дало можливість одержати додаткові дані про зміни, що настають при зниженні і відновленні харчової збудливості тварин. Термоелектрична методика дозволяє виявляти зміни (негативні температурні реакції тощо), які не реєструються секреторною методикою.

Український науково-дослідний  
інститут харчування  
(Київ), лабораторія фізіології

Надійшла до редакції  
25.IV 1956 р.

## Изменение условных рефлексов у собак при искусственном извращении нормальной пищевой реакции

Сообщение II. Изменение условных рефлексов у собак при перекорме

А. М. Луканева

### Резюме

В данном сообщении изложена вторая часть наших исследований, посвященных изучению изменений состояния пищевого центра при искусственном извращении нормальной пищевой реакции путем хронического перекорма животных той самой пищей, которую подопытные собаки получали в камере для изучения условных рефлексов в качестве безусловного раздражителя.

Регистрация силы возбуждательного и тормозного процессов в пищевом центре, как уже указывалось в первом сообщении (Физиол. журн. АН УРСР, т. 3, № 2, 1957), осуществлялась с помощью классической павловской секреторной пищевой методики изучения условных рефлексов, а также термоэлектрической методики.

Перекорм проводился на четырех подопытных собаках в течение 25—38 дней. Эти опыты отличались от опытов по насыщению тем, что животному, после того как оно стало отказываться от предлагаемого ему пищевого вещества, это пищевое вещество насильно всыпали в рот.

На основании результатов опытов по перекорму собак можно прийти к следующим выводам:

1. Перекорм изменяет функциональное состояние пищевого центра, причем эти изменения выражены значительно резче, чем при насыщении.

2. Уровень температурных и секреторных реакций на положительные условные раздражители с первого дня перекорма резко падает. Характерным для состояния перекорма является возникновение отрицательных температурных реакций на положительные условные раздражители. Частота этих реакций нарастает к концу серии опытов по систематическому перекорму.

3. Появление отрицательных температурных реакций на положительные условные раздражители (звонок, метроном-120 и свет) указывает, что под влиянием систематического перекорма изменяется и действие раздражителей — из агентов, ранее вызывавших в клетках корковой части пищевого центра процесс возбуждения, они превращаются в раздражители, углубляющие в нем тормозное состояние.

4. Перекорм влечет за собой падение рефракции слюны. Слюна, отделяемая после перекарма, по концентрации плотных веществ напоминает слюну, отделяемую на отвергаемые вещества.

5. В результате систематического перекарма изменяется реакция пищевого центра не только на раздражители, связанные с тем пищевым веществом, с помощью которого производился перекарм, но и на раздражители, связанные с другим пищевым веществом. Измененная реакция пищевого центра на раздражители, связанные с другим пищевым веществом, позже возникает и раньше исчезает.

6. Восстановление нормальной пищевой реакции животного на данное пищевое вещество после окончания перекарма происходит через 1,5—4,5 мес. Нормальная рефракция слюны восстанавливается через 9—20 дней по окончании опытов по перекарму.

7. Восстановление нормальной положительного значения условных раздражителей происходит в порядке, обратном тому, в каком изменялось их значение по ходу перекарма.

Искусственные условные раздражители, восстанавливающиеся раньше натуральных условных раздражителей, играют ведущую роль в восстановлении аппетита животного в отношении данного пищевого вещества.

Индифферентный условный раздражитель (зуммер), сочетающийся только с состоянием перекарма, вызывает отрицательную температурную реакцию, что свидетельствует о том, что при перекарме в коре развивается процесс торможения.

## Changes in Canine Conditioned Reflexes on Artificial Disturbance of the Normal Reaction to Food

### Communication II. Change in Conditioned Reflexes in Overfed Dogs

A. M. Lukanyova

#### Summary

In this paper the author presents the second part of his investigation devoted to a study of the changes in the state of the alimentary centre on artificial disturbance of the normal alimentary reaction by chronic overfeeding of the animal with the same food which the experimental animals received in the conditioned reflex chamber as unconditioned stimulators. The recording of the intensity of the excitation and inhibition processes in the alimentary centre was effected, as indicated in the first communication\*, by means of Pavlov's classical secretory alimentary method of conditioned reflexes, as well as by the thermoelectrical method.

Overfeeding alters the functional state of the alimentary centre, inducing inhibition which is manifested by a considerable reduction in the values of the conditioned temperature and secretory responses to artificial conditioned stimulators, as well as in the appearance of negative temperature responses to these stimulators.

The latter phenomenon indicates that, under the influence of systematic overfeeding, the effect of the positive conditioned stimulators change — they are transformed from agents previously inducing an excitation process in the alimentary centre cells into stimulators intensifying the state of inhibition.

\* Communication I—Change in Conditioned Reflexes in Sated Dogs. *Fiziologichny Zhurnal* vol. III, No. 2, 1957.

The restorati  
the given food oc

The restorat  
occurs in a sequ  
ues occurred in

Artificial cor  
ural conditioned  
alimentary excita

The restoration of the normal alimentary response of the animals to the given food occurs in 1.5—4.5 months after the cessation of overfeeding.

The restoration of the normal positive value of the conditioned stimuli occurs in a sequence opposite to the one in which the change of the values occurred in the course of overfeeding.

Artificial conditioned stimulators, being restored sooner than the natural conditioned stimulators, play a leading part in the restoration of the alimentary excitability of the animal in respect to the given food.

Відновлення нормального харчового реакційного зв'язку у собак після переїдання відбувається протягом 1,5—4,5 місяців після припинення надмірного годування. Відновлення нормального позитивного значення умовних стимулів відбувається в послідовності, протилежній до тієї, в якій відбулися зміни в процесі переїдання. Штучні умовні стимулятори, відновлюючись швидше, ніж натуральні умовні стимулятори, відіграють провідну роль у відновленні харчової збудливості тварин щодо даного їжі.

В. В. Пашков, М. Н. Павлов, Фізйологічний журнал, т. 2, № 4, 1931, с. 449.