

Деякі питання фізіології та патології моторних навиків тварин

А. Н. Шогам

Відділ патофізіології вищої нервової діяльності Українського науково-дослідного психоневрологічного інституту, Харків

На протязі останніх десятиріч проблема моторних навиків залишається предметом дискусій і боротьби між представниками ідеалістичного і матеріалістичного напрямів у психології та фізіології вищої нервової діяльності.

Переоцінка якісних особливостей моторних навиків і заперечення їх умовнорефлекторної суті характерні для різних психологічних теорій ідеалістичного напрямку.

Водночас переважна більшість фізіологів ігнорує якісні особливості навиків, розглядаючи останні як механічний ланцюг «звичайних» моторних умовних рефлексів і тим самим відкривають «з тилу» двері для ідеалістичних спекуляцій на «якісних своєрідностях».

Фізіологія навиків, як різновидності складної форми вищої нервової діяльності, розроблена школою В. П. Протопопова (А. Є. Хільченко, І. М. Аптер, П. В. Бірюкович, С. А. Рушкевич, В. В. Наумова, С. Д. Радієв та інші).

Навик, за В. П. Протопоповим, це складний умовний моторний рефлекс, створений на базі безумовної реакції подолання.

Якщо в клітку, закриту клямкою, кинути м'ясо, то досліджуваний собака, перебуваючи в стані харчового збудження, підбіжить до клітки, але після зіткнення з перешкодою поведінка тварини різко змінюється і починаються різні спроби подолати або обійти перешкоду. До моменту зіткнення з перешкодою поведінка собаки могла бути визначена як харчодобувна; це була позитивна реакція на харчовий подразник. В клітці могла бути не тільки їжа, але будь-який інший «стимул», що викликає позитивну реакцію: такою принадою для самця може бути самка, для самки — її щеня, під час ігрового збудження — який-небудь об'єкт гри, зокрема для собаки — поноска; собаку можна просто замкнути в клітку і застосоване обмеження саме стимулюватиме тварину до подолання перешкоди. Після подолання перешкоди поведінка тварини знову різко змінюється: негативна руйнуюча, відкидаюча, агресивна поведінка знову стає позитивною, добувною. Отже, об'єктивна описова характеристика виявляє три чітко відокремлені етапи поведінки тварини: 1) здобування, 2) подолання, 3) здобування після подолання.

Якість стимулу не впливає на навик, що утворюється в цих умовах. Характер навичу цілком визначається особливостями перешкоди, а в наведеному вище прикладі — побудовою клямки.

В. П. Протопопов запровадив поняття «стимуло-перешкодної ситуації» («стимульно-преградная ситуация», або «стимульно-преградный раздражитель»), підкресливши єдність цього комплексного подразника, бо реакція подолання не може бути викликана жодним з компонентів цього

комплексу, якщо вжити їх окремо один від одного. Клітка без харчу це не перешкода. Сама по собі вона може бути лише подразником орієнтувальної реакції. Іжа, якщо вона не відокремлена від тварини перешкодою, також не викликає реакції подолання, а діє як подразник умовних і безумовних харчових рефлексів. Тільки єдність «стимуло-перешкодної ситуації» створює комплексний подразник безумовного рефлексу подолання.

Після збудження безумовної реакції подолання стимул підтримує це збудження, а перешкода гальмує неадекватні рухи тварини. Тільки відносно випадкове натиснення на важіль клямки, що веде до відкриття дверцят клітки, тобто до реалізації подолання, дає тварині подвійне підкріплення. Перше підкріплення — «задоволення» потреби подолання, яка виникла і стала пануючою в момент зіткнення з кліткою; друге — харчове або інше підкріплення, залежно від стимулу, проте неспецифічне для структури навика.

Отже, за В. П. Протопоповим, утворюється навик, або умовнорефлекторна реакція подолання.

В цьому дослідженні, проведеному на 22 собаках з утворенням простих і складних навиків, ми мали можливість підтвердити основні принципи фізіологічної теорії навиків, а також дещо розвинути окремі положення цієї теорії.

Застосована нами методика взагалі мало відрізняється від методик, розроблених В. П. Протопоповим та його співробітниками.

Камера натурального («вільного») експерименту являє собою кімнату, розміром 6×7 метрів. Вхід має дві звукоізолювані двері і тамбур. У правій половині розміщені дві kabini (№ 1 і № 2), у лівій — дві клітки (№ 3 і № 4). Kabini мають дерев'яні стіни, клітки — ґрати з дроту. Затвори скрізь побудовані за принципом «клямки». В кабіні № 1 і в клітці № 4 весь важіль з педаллю для натискування передньою лапою розташований на зовнішній поверхні дверей kabini, або дверцят клітки. В клітці № 3 на зовнішню поверхню виведена лише педаль, а клямка знаходиться на внутрішній поверхні клітки. В зв'язку з цим собака, замкнутий в клітці № 3, може відчинити дверцята, натиснувши лапою на відповідне плече важеля. В кабіні № 2 педаль затвору винесена за межі дверей і розміщена на нижньому краї зовнішньої стінки kabini.

Завдяки застосуванню клітки № 3 з важелем, розміщеним не на зовнішній, а на внутрішній поверхні дверцят, ми мали можливість з'ясувати характер тих рухів, які закріплюються і згодом входять до складу навика як ефектор нового умовного рефлексу. Виявилось, що після ряду «випадкових» натискань на педаль, остання стає подразником рефлексу «що таке». Після короткої, ледве помітної паузи (зміна рефлексу подолання на рефлекс «що таке»), собака, роблячи адверзивні рухи головою або тільки очима, фіксує зір на педалі й обережно, розслабленою передньою лапою із схованими кігтьми немов «випробовує» педаль. Цей момент стає «критичним моментом замикання»: в дальшому відбувається лише процес закріплення та «автоматизації» («звуження аферентації» за П. К. Анохіним) навика. Отже, не частина агресивної безумовної реакції подолання, а принципово новий дослідний рух закріплюється і стає ефектором нового умовного рефлексу. Як зазначає І. М. Аптер, ці дані лише уточнюють положення В. П. Протопопова про те, що в процесі свого удосконалення реакція подолання наближається до дослідного рефлексу. На підставі наших даних слід вважати, що це удосконалення відбувається через гальмування безумовної агресивної реакції подолання з позитивною індукцією дослідного рефлексу, що виявляється «випробним» рухом передньої лапи. Саме цей «випробний» рух закріплюється в новому умовному рефлексі подолання.

Отже, користуючись термінами А. Г. Іванова-Смоленського, можна сказати, що, на відміну від звичайних умовних рефлексів, навик виявляється не як «умовно-безумовний», а як «умовно-умовний», або кортико-пірамідний рефлекс.

Ми встановили, що в дослідах з перенесенням навиків відкривання клітки № 3 в умови кабіни № 2 майже всі наші собаки шкрябали центральну частину дверей, відповідно до центрального розміщення педалі в клітці № 3. Така поведінка тварин свідчить про те, що вони мають можливість відокремлювати таку абстрактну відносну відзнаку як відношення «периферія-центр». Про можливість вироблення у тварин умовних рефлексів на відносні відзнаки свідчать дослідження В. П. Протопопова та його співробітників (А. Є. Хільченко, І. М. Аптер, П. В. Бірюкович, С. Д. Расін та інші), а також ряду іноземних дослідників (див. у Л. І. Анцифорової). Слід також зауважити, що поведінка собак в умовах перенесення навиків до умов кабіни № 2 може бути розглянута з точки зору вчення П. К. Анохіна про «акцептор дії». Зокрема ми, а також Л. Г. Воронін спостерігали збудження орієнтувально-дослідної поведінки під час порушення «акцептора» неадекватними йому новими умовами.

Змінюючи в наших дослідах відношення між стимулом і перешкодою, ми мали можливість «спровокувати» реакцію подолання навіть тоді, коли спочатку ця реакція зовні зовсім не виявлялася.

Розміщуючи їжу в різних ділянках клітки (в центрі або в так званій «зоні досяжності», тобто в безпосередній близькості від однієї із стінок клітки), ми змінювали відношення між стимулом і перешкодою. В «зоні досяжності» собака міг, протиснувши через ґрати лапу, зачепити м'ясо, але витягти принаду не мав можливості, бо натикався на планку в 6,5 см завширшки.

Провокація реакції подолання після вироблення відносно тривкого навиків виразно змінювала загальну тривалість дії. Відповідні дані наводяться в табл. 1.

Отже, розміщення принади в «зоні досяжності» збільшувало тривалість дії більш ніж у п'ять разів (з 3 до 16,2 сек.).

У 6 собак з 22 в тим'яній ділянці мозку було зроблено кортиколейкектомію (проф. Н. М. Чибукмахер видалив гострою ложечкою 0,5—1,0 см³ сірої та білої речовини; дефект твердої мозкової оболонки був закритий шматком капрону). У 2 собак із 6 зроблено двобічну, а у 4 тварин — односторонню (правобічну) кортиколейкектомію. У всіх собак «органіків» виявлялись ознаки парезу відповідних передніх лап. Жодний з цих шести собак не дав початкової агресивної реакції на стимуло-перешкодну ситуацію. Для вироблення навиків у всіх шести собак довелося застосовувати «наведення» — розмішувати додатковий шматок м'яса на педаль, або на важелі. Поріг збудження дослідного рефлексу у всіх

Таблиця 1

Зміни тривалості дії (в секундах) залежно від розміщення стимулу

Кличка собаки	Стимул в центрі		Стимул в «зоні досяжності»	
	мінімум	максимум	мінімум	максимум
Дружок	1	2	4	34
Букет	—	2	7	11
Барс	4	7	8	18
Бой	1	5	5	12
Сокол № 2	2	3	7	17
Шарик № 1	0,5	1	3	6
Куций	1	2	7	23
Пілот	1	2	4	20
Муму	1	2,5	2,5	5
В середньому	1,3	3,0	5,3	16,2

«органіків» був дуже високим. В зв'язку з цим у них довго не наступав «критичний момент» у вигляді «випробного» руху передньої лапи. Замість зібраної, із схованими кігтьми і розслабленими м'язами передньої лапи, як це спостерігалось у здорових собак, «органіки» діяли розчепіреною лапою з різко напруженими м'язами, тобто замість орієнтовально-дослідної дії реагували хвотальним рухом передньої кінцівки.

Високий поріг дослідного рефлексу впливав і на загальну поведінку цих тварин, зокрема під час дослідів з перенесенням навиків у нову ситуацію. Проте у цих собак значно легше, ніж у здорових, можна було провокувати реакцію подолання і значно важче було загальмувати спровоковану агресивну реакцію на перешкоду (собаки Сокол № 2, Куций, Пілот — див. табл. 1).

Порівняльна характеристика процесу вироблення навиків у практично здорових собак і у собак «органіків» дана в табл. 2.

Таблиця 2

Порівняльна характеристика процесу вироблення навиків у собак

Групи собак	Поріг реакції подолання	Середня кількість дослідів до натиснення на педаль під контролем зору	Середня кількість дослідів до вироблення навиків	Середня кількість дослідів до «випадкового» відкриття клітки	Відносно повне загальмування безумовної реакції подолання (середня кількість дослідів)
Практично здорові	+	5,5	5,5	3	16,2
Собаки з кортиколейкектомією	++++	21	18,6	7,6	79,6

Серед наших піддослідних собак було також шість тварин, які перебували в стані експериментального неврозу. «Невротики» як і «органіки», відрізнялись від здорових собак відсутністю реакції подолання на початку дослідження; ця реакція в них погано гальмувалася після провокації (застосування стимулу в «зоні досяжності»). На відміну від «органіків» поріг дослідного рефлексу був у «невротиків» значно нижчим, ніж у здорових тварин. Цей рефлекс у них легко переростав у дифузну реакцію «біологічної обережності» (І. П. Павлов). Після згасання рефлексу «біологічної обережності» у собак — «невротиків» іноді спостерігалися розгальмовані ігрові і старі натуральні умовні рефлекси.

Висновки

1. Проведені дослідження дають підставу підтвердити основні принципи фізіологічної теорії навиків, яка була вироблена В. П. Протопоповим та його співробітниками.

2. Моторний навик — це умовна реакція подолання, утворена на ґрунті відповідної безумовної реакції.

3. Вирішальне значення у формуванні умовної реакції подолання має складна динаміка взаємодії безумовної реакції подолання і дослідних рефлексів.

4. Умовна реакція подолання якісно відрізняється від інших («умовно-безумовних») рефлексів тим, що має тимчасовий зв'язок у вихідній частині дуги і тому її слід віднести до «умовно-умовних рефлексів».

5. Дослідження в умовах натурального експерименту дозволяють відзначити ряд особливостей, які відрізняють здорових собак від тва-

рин з неврозами або із штучно ушкодженою корою. «Органіки» відзначаються високими порогами реакції подолання і дослідних рефлексів, заміною «випробного» рефлексу хватальним рефлексом передньої кінцівки; у них погано гальмується спровокована безумовна реакція подолання. «Невротики» відзначаються виразним зниженням порога дослідного рефлексу, який відразу переростає в рефлекс «біологічної обережності». В них погано гальмуються спровокована реакція подолання, ігрові і старі натуральні умовні рефлекси.

ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К., Методол. анализ узловых проблем условного рефлекса. М., 1962; Внутреннее торможение как проблема высшей нервной деятельности. М., 1958.
 Аптер И. М., Труды УНИПНИ, т. 23, 1947; Сессия АН УССР, посвящ. 100-летию со дня рожд. И. П. Павлова. Тезисы докладов, К., 1949; Врач. дело, 10, 1950; Экспер. неврозы в двигательной сфере у собак в станке и в эксперименте. Дисс. Харьков, 1953.
 Анциферова Л. И., О закономерностях элементарной познавательной деят., М., 1961.
 Бирюкович П. В., Сложный моторный навык у собак в кн. «Исслед. высшей нервной деят. в естеств. эксперименте». К., 1950.
 Воронин Л. Г., Журн. высшей нервной деят. им. И. П. Павлова, т. II, в. 3, 1961.
 Лихтерев М. И., в кн. «Исслед. высшей нервной деят. в естеств. эксперименте», К., 1950.
 Наумова В. В. и Бирюкович П. В., в кн. «Исслед. высшей нервной деят. в естеств. эксперименте». К., 1950.
 Павлов И. П., Лекции о работе больших полушарий головного мозга. Биомедгиз, 1937.
 Павлов И. П., Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных, Изд. 6-е, Л., 1938.
 Протопопов В. П., Врач. дело, № 11, 1935; Условия образования моторных навыков и их физиол. характеристика, Харьков, 1935; Доклад на сессии АН УССР, К., 1950; в кн. «Исслед. высшей нервной деят. в естеств. эксперименте», К., 1950.
 Расин С. Д., в кн. «Исслед. высшей нервной деят. в естеств. эксперименте», К., 1950.
 Рушкевич Е. А., Там же.
 Хильченко А. Е., Там же.

Надійшла до редакції
10.VI 1962 р.

Некоторые вопросы физиологии и патологии моторных навыков животных

А. Н. Шогап

Отдел патофизиологии высшей нервной деятельности
Украинского научно-исследовательского психоневрологического института, Харьков

Резюме

По методу В. П. Протопопова исследованы простые и сложные навыки у 22 собак. У шести из них была произведена кортиколейкэктомия в теменной области, шесть собак находились в состоянии экспериментального невроза. Установлено, что навык возникает после «критического момента замыкания» — т. е. после исследовательского «пробующего» воздействия передней лапой на педаль. Пробующее движение передней лапы четко отличается по своей кинетической формуле от хватания, локомоторных и антигравитарных функций. После выработки навыка удается спровоцировать безусловную реакцию преодоления путем размещения стимула в «зоне доступности», т. е. в непосредственной близости от стенки клетки.

Наши опыты дают основание подтвердить основные принципиальные положения физиологической теории моторных навыков, разработанной В. П. Протопоповым и его сотрудниками. Моторный навык представляет собой условную реакцию преодоления, образующуюся на основе соответствующей безусловной реакции.

Решающее значение в формировании условной реакции преодоления имеет сложная динамика взаимодействия безусловной реакции преодоления и исследовательских рефлексов.

Условная реакция преодоления качественно отличается от других («условно-безусловных») рефлексов наличием временной связи в эфферентной части дуги и должна быть отнесена к «условно-условным» рефлексам.

Some Questions of the Physiology and Pathology of Motor Habits of Animals

A. N. Shogam

Division of the pathology of higher nervous activity of the Ukrainian Psychoneurological Research Institute, Kharkov

Summary

V. P. Protopopov's method was used to investigate simple and complex habits in 22 dogs. Corticoleulectomy was performed in the sincipital region in six of them; six dogs were in a state of experimental neurosis. It was established that a habit arose after the «critical moment of closure», i.e. after the investigating «trial» effect of the forepaw on the pedal. The trial motion of the forepaw differs distinctly in its kinetic formula from the grasping, locomotor and antigravital functions. After the habit has been developed, it is possible to provoke an unconditioned response of overcoming by placing the stimulus in the «zone of accessibility», i. e. in the immediate neighbourhood of the cage wall.

These experiments corroborate the basic principles of the physiological theory of motor habits, elaborated by V. P. Protopopov and his collaborators. The motor habit is a conditioned response of overcoming on the basis of the corresponding unconditioned response.

The decisive significance in the formation of the conditioned response of overcoming belongs to the complex dynamics of the interaction of the unconditioned overcoming response and the investigating reflexes.

The conditioned response of overcoming differs quantitatively from other (conditioned-unconditioned) reflexes by the existence of a temporary connection with the efferent part of the arc and should be referred to the «conditioned-conditioned» reflexes.

скла
(Ма
ших
дом
рин.
пока
1954
ня
помі
чим

істор
сив
1960
за
стер
твар

логі
поед
ної
і то
вови

лиш
норе
у со
тисн
диф
Вол
рефл
(195
соба
виро
жан
захи

рефл

2-Фіз