

До питання про виникнення зорових умовних рефлексів у ранньому онтогенезі

В. О. Трошихін

Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця Академії наук УРСР, Київ, м.м.

В літературі є лише невелика кількість праць, присвячених вивченню становлення оптичних умовних рефлексів у тварин у ранньому онтогенезі. Так, у мавп (за даними Войтоніса і Тіх, 1949) і у морських свинок (Мілягіна, 1949) зорові умовні рефлекси виникають уже в перші дні життя. Щодо незрілороджених тварин (щенят), то, за даними Фуллера, Ізлера і Бенкса (1950), умовний захисний рефлекс утворюється у них у віці 30—36 днів у вигляді загального неспокою.

Узагальнюючи літературні дані щодо строків становлення зорових умовних рефлексів у незрілороджуваних тварин, можна бачити, що єдиної думки з даного питання не існує.

Становлення зорових харчових умовних рефлексів

П'ять щенят з моменту народження постійно знаходилися з самкою в темній кімнаті з підігрітою підлогою*. Умовним подразником служило загальне освітлення кімнати, якого досягали включенням електричної лампи в 200 *вт*, яку підвішували на висоті 3,5 м від підлоги. Умовний агент діяв ізольовано 20 *сек*, після чого для годування щенят впускали самку. Акт годівлі тривав 1 *хв*, потім світло вимикали і самку забирали в кімнату до експериментатора. Умовний подразник в період досліду застосовували до восьми разів з інтервалами від п'яти до десяти хвилин.

Перші досліди з виробленням умовних рефлексів на загальне освітлення кімнати було розпочато з щенятами 15-денного віку, коли вони повністю прозріли. Досліди провадили один раз на день після двох-трьох годин попереднього голодування тварин.

З 15-го до 21-го днів життя, незважаючи на 25 застосувань умовного подразника з актом ссання, умовнорефлекторної діяльності не було. Вперше у слабо вираженій формі руховий умовний рефлекс у щенят № 1 і 3 було зареєстровано на 22-й день народження. На 26-у сполученні умовного подразника двоє щенят стали скиглити, з'явилась розвідувальна рухова реакція на місці, після чого через 10 *сек* щенята заснули. У чіткій формі умовний рефлекс було відзначено на 24-й день життя у щеняти № 1. Щеня на сьому секунду вийшов із загальної «купи» сплячих щенят і повільно попрямував із скавучанням до місця впуску самки; біля дверей він почав посилено скиглити і проявляти розвідувальну харчову реакцію. Потім умовна рухова реакція у того самого щеняти у такій самій чіткій формі проявилася на 27-у сполученні, на 29-й день життя. Інші чотири щенята у ці дні ніяких реакцій на умовний подразник не проявляли. Щенята спали.

* На період дослідів самку від щенят ізольовували і вона знаходилась в суміжній кімнаті разом з експериментатором.

З 34-го дня досліду умовний руховий рефлекс у щенят № 1, 3 і 4 став проявлятися частіше, але, як і раніше, не був міцним і часто був загальмований. Інші два щенята, незважаючи на понад 100 застосованих сполучень, умовного рефлексу не виробили. На 38-й день життя щенят досліди були припинені, тому що у них з'явилась підвищена збудливість, властива для даного вікового періоду. В період досліду тварини все частіше стали зриватися з свого звичайного місця на різні сторонні шуми і підбігати до місця впуску самки.

Отже, нам не вдалося утворити у щенят міцного умовного рефлексу на загальне освітлення кімнати, що було сигнальним значенням ссання матері (у деяких тварин рефлексу ссання не було навіть до 38-го дня життя).

В процесі постановки цих дослідів у більшості щенят постійно не було орієнтувального рефлексу, а якщо він і проявлявся, то був слабким, латентний період був подовженим і коливався в межах 4—8 сек. Все це загалом наводило на думку про слабкість даного подразника для нервової системи тварини в цей віковий період.

Для того, щоб упевнитися у справедливості цього припущення, ми провели інші досліди, в дещо зміненому методичному плані, на п'яти щенятах іншого поносу.

В новому варіанті дослідів як умовний подразник було застосовано переривчастий спалах двох електроламп по 40 вт, які були розташовані на відстані 30 см одна від іншої та на рівні висоти стоячого щеняти. Кімната, в якій жили щенята, була постійно затемнена. Умовний подразник діяв 20 сек і потім ще одну хвилину, поки щенята ссали матір. Протягом досліду подразник застосовували від шести до восьми разів з інтервалом у п'ять хвилин. Досліди було розпочато з 16-го дня життя щенят, коли вони повністю прозріли.

Протягом п'яти дослідів у щенят на умовний подразник не було відзначено ніяких реакцій. Цікаво відзначити, що навіть тоді, коли до них приходила самка, щенята на неї починали реагувати орієнтувальною та харчовою руховою реакцією лише в тих випадках, коли вона до них торкалась носом або частиною тіла. Вперше орієнтувальна реакція слабого характеру з'явилась у частини щенят на 21-й день життя і проявлялася в тому, що тварини, які стояли поруч з лампою, що спалахнула, повертали до неї голову і починали її обнюхувати, а після вимкнення лампи одне з щенят починало її облизувати.

Така сама орієнтувальна харчова реакція була зареєстрована у щенят на 23-й день життя. Проте в обох випадках ця реакція обнюхування і облизування з'являлась лише у тих щенят, які в період дії подразника знаходились безпосередньо біля лампочки. У більшості ж дослідів щенята, як правило, сиділи або лежали на відстані 20—30 см від подразника, і в таких випадках у даний віковий період подібних реакцій у них не виникало.

Чіткий умовний руховий рефлекс вперше було зареєстровано на 25-й день життя у щенят № 1 і 2 на 44—45-му сполученні, коли вони сиділи на відстані 20 см від подразника. Щенята повернули голови і попрямували до лампочки, яку вони довго обнюхували і облизували. Проте і в цей віковий період умовний рефлекс ще не набув стійкості і постійності, і в тих дослідах, коли тварини знаходились більш як на 20 см від умовного подразника, вони на його вплив не реагували видимими рефлекторними реакціями.

Більш стійку і постійну форму умовний рефлекс набув у щенят на 31-й день життя. Тепер щенята на умовний подразник (навіть якщо вони знаходились на відстані 40—50 см від нього) енергійно бігли до нього або до місця входу самки.

Становлення зорових оборонних умовних рефлексів

Щенят перед дослідом фіксували в станку в широких лямках. Як умовний подразник був застосований спалах електролампи в 40 *вт*. Світлові подразники для однієї групи щенят були переривистими, з інтервалом у 2 *сек*, для другої групи — суцільними. В обох випадках умовний подразник діяв ізольовано протягом 20 *сек*, після чого тварині у передню лапу наносили удар електричним струмом порогової сили або вводили у рот 1%-ний розчин соляної кислоти.

Умовний подразник постійно був розташований зліва, на рівні голови щеняти, на відстані 10—15 *см*, і тварина могла вільно обнюхувати і облизувати лампу. Досліди проводились на щенятах починаючи з 13—15-го днів життя, тобто з моменту повного прозрівання. Протягом дослідів умовний подразник застосовували від чотирьох до восьми разів з інтервалами від трьох до п'яти хвилин. В дослід було взято 19 щенят від трьох поносів.

Власні дослідження

Перші захисні реакції у щенят на спалах світла були відзначені у 15-денному віці у вигляді відкривання і закривання повік, відвертання голови від джерела світла. Але ці реакції були короточасними, не мали постійного характеру і спостерігались лише на початку дослідів. Орієнтувальна реакція у вигляді повертання голови у значної частини тварин з'явилася на 19-й день життя та у поодиноких особин на 15—17-й дні народження. Орієнтувальний рефлекс протягом усіх дослідів у більшості випадків був слабо виражений, непостійний, короточасний, а іноді й зовсім не виявлявся.

Вперше умовний рефлекс у загальноруховій формі був відзначений у 16-денному віці у двох щенят: у першого — на 12 сполучень переривистого світла із струмом і у другого — на шостому повторенні суцільного світла із струмом. Утворений умовний рефлекс не був постійним і швидко згасав. Деяку стійкість рефлекс набув з 19-го дня життя, на 16—36-е повторення умовного подразника.

В процесі досліджень були відзначені великі індивідуальні відмінності. Так, незважаючи на дотримання однакових умов проведення дослідів, строки становлення умовного захисного рефлексу у щенят коливались в межах від 16 до 26-го дня життя, незалежно від безумовного підкріплення (електрошкірного або кислотного). Зоровий умовний рефлекс у всіх піддослідних щенят став стійким близько 28-го дня постнатального розвитку. Латентний період у більшості щенят до цього вікового періоду став коротким і постійним.

Обговорення одержаних даних

Порівнюючи результати перших двох серій дослідів з визначенням строків становлення рухових харчових умовних рефлексів із зорового аналізатора з третьою серією дослідів, проведених з цією самою метою, але за рухово-захисною методикою (електрошкірною і кислотною), можна чітко виявити деяку різницю як у строках утворення тимчасових зв'язків, так і в швидкості їх закріплення. Так, наприклад, в першій серії дослідів, коли умовний подразник — електролампа в 200 *вт* — була розташована на висоті 3,5 *м* від щенят, виробити умовний зв'язок на загальне освітлення кімнати, яка була постійно затемнена, вдалося лише у трьох щенят з п'яти, що перебували під дослідом: у щеняти № 1 — на 22-й день життя, після 26 сполучень, і у щенят № 3 і 5 — на 34-й день життя, на 95—98-му застосуванні освітлення кімнати. Умовний рефлекс на всьому протязі дослідів у цих тварин не був стійким і часто взагалі не проявлявся. Наприклад, у щеняті № 3 умовний руховий рефлекс вперше з'явився на 22-й день у нечітко

вираженій формі, потім до 34-го дня його не було, і лише з 37-го дня він набув стабільної форми.

Отже, до 34-го дня життя щеняти умовний рефлекс на загальне освітлення кімнати вдалося утворити лише у одного з п'яти.

У другій серії дослідів, проведений на щенятах іншого поносу, для визначення строків становлення умовного рефлексу з того самого аналізатора, умови дослідів були порівняно з першою серією змінені тим, що дві лампочки по 40 *вт* були розташовані на рівні висоти голови щенят. Джерело світла як умовний подразник діяло переривисто, а відстань між лампочками і щенятами в період дослідів постійно коливалась від 10 до 50 *см*. Така непостійність відстані була зумовлена тим, що тварини на досліді вільно пересувались з місця на місце. В цьому варіанті дослідів перші ознаки становлення умовного рефлексу були зареєстровані у чотирьох щенят з восьми на 25—27-й день, після 44—62 застосувань умовного агента. Умовний рефлекс також не був стійким спочатку, швидко згасав, і якщо проявлявся у щенят, то лише в тих випадках, коли відстань між лампочками і щенятами не перевищувала 20 *см*. Стійкість і ефекторна вираженість рефлексу настала лише на 31—32-й день життя у всіх щенят, після 83—95 сполучень і на відстані 50 *см*.

У третьому варіанті дослідів щенят фіксували у станку в лямках, умовний подразник — лампочка на 40 *вт* — була на рівні голови щенят і постійно знаходилась на відстані 20 *см* від тварини. Безумовним підкріпленням у частини щенят був електричний струм, а у другій групі — введення в рот 1%-ного розчину соляної кислоти. У цих дослідів як становлення, так і зміцнення умовнорефлекторної діяльності наставало значно раніше, ніж у попередніх двох серіях дослідів. Становлення умовнорефлекторної діяльності у цьому варіанті експериментів наставало між 16-м і 26-м днями життя, а стійкості рефлекс набув з 25—27 дня.

Отже, порівнюючи результати всіх трьох серій дослідів, можна чітко виявити великі розходження у строках становлення умовних рефлексів у зоровому аналізаторі. Такі самі розходження можна відзначити і в дослідженнях інших авторів, які вивчали це питання на щенятах. Так, наприклад, якщо зіставити дані Фуллера, Ізлера і Бенкса (1950), які показали, що становлення захисного умовного рефлексу із зорового аналізатора настає з 16-го дня життя щеняти, з даними Новикової (1954), яка встановила, що того самого характеру рефлекс утворюється у даного виду тварин лише у віці понад 30—36 днів, і нашими даними, то питання, на перший погляд, стає мало зрозумілим і навіть парадоксальним. Проте, якщо проаналізувати наші дані і зіставити їх із згаданими працями, то удавана суперечливість може бути стерта і знайдена спільна точка зору, яка пояснює причини одержаних відмінностей у строках становлення умовних рефлексів.

Наші спеціально проведені дослідів і аналіз наведених літературних даних показують, що однією з умов становлення умовнорефлекторної діяльності із зорового аналізатора є відстань умовного агента від щеняти, а також умови, в яких він перебував протягом дослідів. Чим ближче щеня до умовного подразника в період дослідів (і до того, якщо його тримають у станку і він зафіксований, а не вільно рухається по підлозі), тим скоріше утворюється умовний зв'язок із зорового аналізатора. Загальновідомо, що з подовженням відстані до джерела світла фактор розсіювання світлових частинок посилюється, і тим самим зменшується фізична сила подразника. Якщо до того ж взяти до уваги, що поріг збудження у цей віковий період в зоровому аналіза-

торі високий, то стане до деякої міри зрозумілою причина пізнього утворення умовного рефлексу і навіть неспроможність щенят до утворення тимчасового зв'язку на світлові подразники, що знаходяться на відстані 20 см в період третього тижня життя. Крім того, необхідно при зіставленні даних брати до уваги також і умови, в яких знаходиться тварина в період досліду (у фіксованому стані в станку або в настільній камері).

Останнім часом одержані морфологічні дані (Фельдман, 1955) показують, що у новонароджених щенят процес дозрівання перш за все настає у нейронах переднього чотиригорбикового і колінчастого тіла, потім дозрівають нейрони сітківки і в останню чергу — нервові елементи зорової ділянки. В результаті повна диференцировка зорового аналізатора закінчується у собак до шести місяців постнатального розвитку. Перші синапси в зоровому аналізаторі, за даними Ентина (1954), виявляються у корі головного мозку вже в перші дні життя тварини і поступово з віком збільшуються. З цими морфологічними даними цілком узгоджуються і результати фізіологічних досліджень, які вказують на те, що розвиток функції зорового аналізатора здійснюється поступово в бік її посилення.

Висновки

1. Становлення харчового умовного рефлексу на зоровий подразник, який надсилає сильний спалах розсіяного світла, у більшості щенят, які до 38-го дня життя перебувають в умовах вільного пересування, не виникає, а утворений умовний рефлекс у поодиноких тварин не постійний і швидко згасає.

2. Становлення харчової умовнорефлекторної діяльності на зоровий умовний подразник, розташований на відстані 40—50 см від тварин, яких утримують в умовах вільного пересування, настає у чіткій формі на 31-й день постнатального розвитку.

3. Виникнення харчової умовнорефлекторної діяльності на зоровий подразник, розташований на відстані 20 см від щенят, яких утримують в умовах вільного пересування, настає починаючи з 25-го дня життя.

4. Становлення зорових оборонних (електрошкірних і кислотно-рухових) умовних рефлексів у щенят, які знаходяться у фіксованому стані у станку на відстані 20 см від умовного подразника, виникає з 16-го до 27-го дня життя. Стійкості зорові оборонні умовні рефлексі набувають на початку другого місяця життя.

ЛІТЕРАТУРА

- Войтонис Н. Ю. и Тих Н. А., Труды Сухумской биол. станции АМН СССР, Изд-во АМН СССР, 1949.
 Милягин Д. И., Труды Всесоюзного общества физиологов, биохимиков и фармакологов, № 2, 1954.
 Никитина Г. М., Журн. высшей нервной деят., т. IV, в. 3, 1954.
 Фельдман Н. Г., Проблемы физиол. оптики, т. 12, М.—Л., 1958, с. 409.
 Энтин Т. И., Архив анат., гистол. и эмбриол., т. 31, в. 4, 1954, с. 25.
 Fuller J., Easler C., Banks E., Amer. J. Physiol., v. 160, N 9, 1950.

Надійшла до редакції
24.VI 1964 р.

К вопросу о возникновении зрительных условных рефлексов в раннем онтогенезе

В. А. Трошихин

Институт физиологии им. А. А. Богомольца Академии наук УССР, Киев

Резюме

Для выяснения сроков становления пищевых и оборонительных условных рефлексов с зрительного анализатора проводились опыты на щенятах с 13—16-го дня жизни, в условиях свободного их передвижения и на фиксированных в лямках в станке. Безусловным подкреплением у одних групп щенят служило сосание матери, у других — раздражение пороговой силы электрического тока передней лапы или введение в рот 1%-ного раствора соляной кислоты. Условным раздражителем служил электрический свет различной интенсивности, подаваемый с различных дистанций от животных.

Проведенное сопоставление результатов трех серий опытов отчетливо выявило большие различия в сроках становления условных рефлексов. Установлено, что чем ближе находится щенок от условного раздражителя в период опыта и к тому же если он фиксирован в станке, а не свободно движется по полу, тем быстрее возникают и закрепляются условные связи в зрительном анализаторе.

On the Origin of Visual Conditioned Reflexes in Early Ontogeny

V. A. Troshikhin

A. A. Bogomoletz Institute of Physiology of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kiev

Summary

To ascertain the development of alimentary and defensive conditioned reflexes from the visual analyser, the author conducted experiments on puppies from the 13th—16th day of life under conditions of free locomotion and under harness. The unconditioned support in one group of puppies was sucking; in others, stimulation of the forepaw with electric current of threshold intensity or peroral administration of 1 p. c. hydrochloric acid solution. The conditioned stimulus was electric light of varying intensity at various distances from the animals.

A comparison of the results of the three series of experiments distinctly showed great differences in the time of the origin of the conditioned reflexes. It was established that the closer the puppy was to the conditioned stimulus during the experiment — and, especially, if it was fixed in a harness and not permitted to move freely — the sooner the conditioned connections arose and were consolidated in the visual analyser.