

До характеристики специфічних компонентів харчодобувної умовної реакції в онтогенезі у щенят

В. О. Трошихін, В. В. Сиротський, Л. Д. Тихомирова

*Відділ вищої нервової діяльності Інституту фізіології
ім. О. О. Богомольця АН УРСР, Київ*

Зібрані експериментальні дані значною мірою дозволяють обґрунтувати фізіологічний механізм деяких аспектів прояву вищої нервової діяльності, зокрема, поведінки тварин [4, 7, 10].

Проте основним гальмом у вивченні механізму довільних рухів у взаємозв'язку з секреторним компонентом умовного харчового рефлексу є складність одночасної реєстрації рухової і секреторної умовної реакції. Особливо важко кількісно виразити руховий компонент харчового умовного рефлексу. Крім того, перед дослідниками, які провадили дослідження такого характеру на дорослих тваринах, постійно виникало питання про те, як розуміти той чи інший акт поведінки, чи утворився він на основі філогенетичного досвіду або набутий в процесі онтогенетичного розвитку.

Для реєстрації рухового і секреторного компонентів умовнорефлекторної харчової реакції були застосовані різні оригінальні методики [1, 3, 9, 14, 17, 18]. Проте авторам цих методик не вдалося розробити такий метод, який дозволяв би одночасно кількісно виражати величину рухової і секреторної реакцій в умовах вільного пересування тварини. Ця обставина ускладнює проведення аналізу багатьох перехідних стадій секреторних і рухових реакцій.

Завданням нашого дослідження було: 1) вибір спеціалізованої рухової харчової реакції, основаної на філогенетичному досвіді тварини, що за певних умов є компонентом харчової реакції; 2) розробка методики, що дозволяє одночасно реєструвати кількісний аспект рухової і секреторної реакцій в ранньому онтогенезі; 3) вивчення співвідношень між руховим і секреторним компонентами при виробленні умовного рефлексу та при зміні стереотипу умовних рефлексів.

Локальною руховою харчовою реакцією в наших дослідках, послужила харчодобувна риюча реакція, властива тваринам. Ця реакція при певних ситуаціях спрямована на зруйнування перешкод, які виникають у природних умовах на шляху до оволодіння харчем.

Спостерігаючи таку діяльність, ми могли встановити, що вона виникає у собак, кроликів, щурів та інших тварин скоро після прозрівання в одних і тих або однакових формах м'язової діяльності. Згідно з цим ми віднесли її до розряду спадкових реакцій, що відбивають філогенетичний досвід, або, за термінологією І. П. Павлова, до безумовних рефлексів.

мості
і сил
функ

М
умовно
Д
водили
привча
створе
сиглас
щенята
риюча
рефлекс
умовни
ників в

Т
умовни
знаход
З
При по
протяг
шкряба

Д
чотир
дев'ят
чотир
П

умовн
Ролик
тора,
подраз
реотип

Ру
мо на
нят п'я
ник, с

Ст
понент
дослід

У
секрето
При ц

Пр
на реа
(до ше
У

кість с
подраз
умовно
знижав
лід із з
ня досл

Риючу харчодобувну і секреторну реакцію ми розглядаємо як самостійні функціональні системи, які при певному ступені генералізації і сили процесу збудження виникають у корковому комплексі у вигляді функціональної єдності взаємоузгоджених систем.

Методика досліджень

Методика оснований на одночасній реєстрації рухового і секреторного компонентів умовнорефлекторної харчової риючої реакції тварини [13].

Для проведення досліджень за даною методикою щенят тритижневого віку виводили протоку привушної слинної залози. Через три дні після операції щенят привчали їсти м'ясосухарний порошок з чашок кормушки. У наших дослідах в штучно створених умовах перешкодою до харчу для тварини служила кришка з прозорого плексигласу, яка закривала чашки кормушки, наповнені м'ясосухарним порошком. Харч щенята одержували лише тоді, коли вони шкрябали кришку. Після кількох підкріплень риюча діяльність ставала чітко вираженою. Потім приступали до вироблення умовних рефлексів. Стереотип у семи щенят складався з по черешніх позитивних і негативних умовних подразників — дзвоника і зумера. У двох щенят в стереотипі умовних подразників крім дзв+ і зум- був введений подразник світ.

Тривалість ізольованої дії умовного подразника становила 20 сек, інтервали між умовними подразниками — 5 хв. Робота провадилась в умовах, коли експериментатор знаходився в одній кімнаті з твариною.

Заздалегідь щенят привчали лежати в протилежному від кормушки кінці станка. При подачі позитивного умовного подразника кормушка залишалась закритою кришкою протягом ізольованої дії умовного подразника (20 сек). Щеня підбігало до кормушки і шкрябало кришку. Через 20 сек кришку піднімали і висовували чашку з підкормкою.

Результати досліджень

Досліди провадилися на дев'яти щенятах трьох поносів віком від чотирьох тижнів до шести—дев'яти місяців. Досліди на трьох щенятах з дев'яти не вдалося завершити через загибель тварин від чуми у віці чотирьох місяців.

Перший етап роботи полягав у виробленні і закріпленні стереотипу умовних рефлексів. У одних щенят (Роко, Рябчик, Рона, Рекс, Радж, Ролик, Дик) усі подразники адресувались лише до слухового аналізатора, у інших (Крош, Рижик) — до слухового і зорового. До основного подразника (дзв+) була вироблена диференцировка (зум-), яка в стереотипі була застосована двічі.

Рухова умовнорефлекторна реакція риючої діяльності (ми її будемо називати специфічною руховою реакцією) у всіх піддослідних щенят п'ятитижневого віку на дію позитивних умовних подразників (дзвоник, світло) вироблялась надзвичайно швидко (10—20 сполучень).

Строки вироблення диференцировки за руховим і секреторним компонентами харчової умовної реакції приблизно збігались у всіх піддослідних тварин (рис. 1).

У стереотипі умовних подразників є відповідність між руховим і секреторним компонентами (протокол досліду № 44 щеняти Кроша). При цьому додержується закон фізичної сили подразників.

Проте, не у всіх піддослідних тварин умовнорефлекторна специфічна реакція зберігалась незмінною протягом усього часу досліджень (до шести — дев'ятимісячного віку).

У щенят Роко, Рябчик, Рижик, Ролик (вік два-три місяця) кількість специфічних (риючих) рухів при введенні диференціювального подразника стала поступово зменшуватися. Переривчасте згасання умовного рефлексу показало, що у всіх щенят рухальний компонент зникав значно раніше, ніж секреторний. Для ілюстрації наводимо дослід із згасанням на щеняті Рябчику (рис. 2). У наступних після згасання дослідах у частини щенят (Роко, Рябчик, Рижик, Ролик) специфіч-

на рухова реакція не відновилась. У щенят Рона, Рекс, Радж, Дик реакція з'явилась при відновленні стереотипу відразу після згасання.

В результаті проведених кофеїнових проб (вік два — три з половиною місяця) щенята Роко, Рябчик, Рижик і Ролик були віднесені до тварин із слабким збуджувальним процесом. Вони перенесли кофеїн в дозі 0,15—0,3 г. Специфічна умовна реакція у них, як було відзначено раніше, припинилась у віці двох-трьох місяців. У щенят з сильним процесом збудження, які перенесли

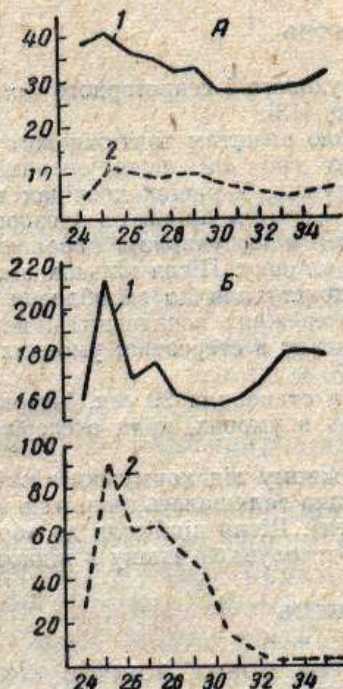


Рис. 1. Вироблення диференцировки у щеняті Джима (вік півтора—три місяці).

А — по вертикалі: кількість ударів-шкрябань; по горизонталі: номери дослідів з початку застосування диференцировки. Б — по вертикалі: величина умовного рефлексу в мг слини; по горизонталі: номери дослідів з початку застосування диференцировки. Суцільна лінія — величина позитивного умовного рефлексу, пунктирна — величина негативного умовного рефлексу.

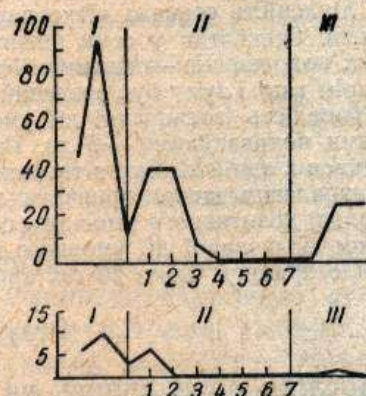


Рис. 2. Переривчасте згасання харчового умовного рефлексу у щеняті Рябчика.

Вгорі: згасання секреторного компонента. По вертикалі: величина слиновиділення в мг слини; по горизонталі: кількість подразників, застосованих при згасанні. І — стереотип до згасання, ІІ — згасання, ІІІ — відновлення загашеного рефлексу. Внизу: згасання рухового компонента, по горизонталі: кількість застосованих подразників.

кофеїн в дозі 0,5—0,8 г (Рона, Радж, Крош, Дик), рухова умовна реакція зберігалась до моменту закінчення дослідів (вік шість — дев'ять місяців).

Таблиця 1

Час дослідження	Порядковий номер умовного подразника		Умовний подразник	Тривалість ізольованої дії умовного подразника (сек)	Кількість рухових реакцій за 20 сек	Величина умовного рефлексу в поділках шкали за 20 сек	Величина безумовного слиновиділення в поділках шкали за 60 сек
	З підкріпленням	Без підкріплення					

Дослід № 44. Щеня Крош (вік п'ять місяців). 21 березня 1964 р.

8 год 20 хв	118	41	дзв ⁺	20	76	8	25
	55		св ⁺	20	30	3	28
			зум ⁻	20	0	0	—
	119	42	дзв ⁺	20	68	8	38
	56		св ⁺	20	41	4	26
			зум ⁻	20	0	0	—
	120		дзв ⁺	20	60	6	25

При переробленні сигнального значення умовних подразників у щенят (Рона, Радж, Крош, Дик) спостерігались такі взаємовідношення між секреторним і руховим компонентами харчової реакції. Для ілюстрації наводимо протоколи дослідів № 75, 99 — 100 щеняти Раджа. Величину рухового і секреторного компонентів до перероблення характеризує протокол № 75.

Специфічна рухова умовна реакція на початку перероблення стала зменшуватися і з другого-третього досліду повністю загасла (протокол дослідів № 99). Для абсолютного перероблення за секреторним компонентом потрібно було застосувати 50—60 сполучень. Перехід на попередній стереотип умовних подразників відновив специфічну рухову ре-

Таблиця 2

Час дослідження	Інтервали між подразниками (хв)	Порядковий номер умовного подразника		Умовний подразник	Тривалість ізольованої дії умовного подразника (сек)	Кількість рухових реакцій за 20 сек	Величина умовного рефлексу в мг слини	Величина безумовного слиновиділення в мг слини за 60 сек
		з підкріпленням	без підкріплення					

Дослід № 75. Щеня Радж (вік шість місяців). 12 грудня 1962 р.

9 год 40 хв	5	249		дзв ⁺	20	30	140	924
			109	зум ⁻	20	0	0	—
		250		дзв ⁺	20	54	125	805
			110	зум ⁻	20	0	0	—
		251		дзв ⁺	20	45	18	787

Дослід № 99. Щеня Радж (сім місяців). 11 січня 1963 р.

9 год 30 хв	5		58	дзв ⁻	20	0	0	—
		58		зум ⁺	20	0	23	1003
			59	дзв ⁻	20	0	0	—
		59		зум ⁺	20	0	134	1097
			60	дзв ⁻	20	0	0	—
		60		зум ⁺	20	0	157	1083

Дослід № 100. Щеня Радж (сім місяців). 13 січня 1963 р.

10 год 37 хв	5	252		дзв ⁺	20	0	14	1099
			111	зум ⁻	20	0	0	—
		253		дзв ⁺	20	35	75	929
			112	зум ⁻	20	0	10	—
		254		дзв ⁺	20	55	206	986

Дослід № 105. Щеня Рона (вісім місяців). 18 січня 1963 р.

9 год 30 хв	5	277		дзв ⁺	20	46	219	977
			129	зум ⁻	20	0	41	—
		278		дзв ⁺	20	51	143	1076
			130	зум ⁻	20	0	0	—
		279		дзв ⁺	20	45	65	1156

Дослід № 116. Щеня Рона (вісім з половиною місяців). 1 лютого 1963 р.

9 год 30 хв	5	310		дзв ⁻	20	0	25	1440
			151	зум ⁻	20	0	0	—
		311		дзв ⁺	20	48	58	1468
			152	зум ⁻	20	0	0	—
		312		дзв ⁺	20	49	266	1442

Таблиця 3

Час дослідження	Інтервали між подразниками, в хв	Порядковий номер умовного подразника		Умовний подразник	Тривалість ізольованої дії умовного подразника, в сек	Кількість рухових реакцій за 3 хв					Величина умовного рефлексу в мг за 3 хв					Величина безумовного слідового ділення за 60 сек., в мг
		З підкріпленням	Без підкріплення			Перша хвилина	Друга хвилина	Третя хвилина	Всього	Перша хвилина	Друга хвилина	Третя хвилина	Всього			
10 год	5	307		дзв ⁺	180	0	0	0	0	30	0	123	153	1247		
40 хв			149	зум ⁻	20	0			0	6			6	—		
		308		дзв ⁺	180	0	0	0	0	0	0	98	98	1192		
		150		зум ⁻	20	0			0	7			7	—		
		309		дзв ⁺	180	0	0	0	0	0	0	157	157	1179		

Д о с л і д № 115. Щеня Рона (вісім з половиною місяців). 31 січня 1963 р.

Дослід № 115. Щеня Рона (вісім з половиною місяців). 31 січня 1963 р.

акцію відразу після першого підкріплення раніше позитивного умовного подразника (протокол дослід № 100). Аналогічні взаємовідношення між руховим і секреторним компонентами спостерігалися і у інших щенят (Рона, Крош, Дик — вік шість-сім місяців). При виробленні запізнювального умовного рефлексу також спостерігалась дисоціація між руховим і секреторним компонентами умовної харчової реакції. Протокол дослід № 105 щеняти Рони характеризує співвідношенням згаданих компонентів до вироблення запізнювального умовного рефлексу. У процесі вироблення запізнювального умовного рефлексу, відставленого на три хвилини, специфічна рухова умовна реакція згасала з другого-третього дослід, тоді як за секреторним компонентом вироблявся умовний рефлекс, про що можна було судити за величиною секреції (протокол дослід № 115).

При переході ж на попередній стереотип умовних подразників, відставлених на 20 сек, рухова специфічна реакція відновила після першого застосування позитивного умовного подразника (протокол дослід № 116 щеняти Рони). Аналогічні співвідношення між цими компонентами при виробленні запізнювального умовного рефлексу спостерігались і у інших піддослідних щенят (Радж, Крош, Дик — вік сім — дев'ять місяців).

Обговорення результатів досліджень

Умовна харчова реакція у своєму ефекторному виразі має ряд специфічних компонентів. На ранніх стадіях онтогенезу у щенят ми вивчали два компоненти цієї реакції: специфічну рухову (риючу) умовнорефлекторну реакцію і секреторну, які при певній ситуації та підвищеній харчовій збудливості виникають у тварини. Між руховим і секреторним компонентами є певний взаємозв'язок у міцно виробленому стереотипі умовних рефлексів (протокол дослід № 44 щеняти Кроша). Проте при ускладненні дослід, що порушує звичайний стереотип, наприклад, при переривчастому згасанні умовного рефлексу, при виробленні запізнювального умовного рефлексу та при переробленні сигнального значення умовних подразників між руховим і секреторним компонентами настає дисоціація. Це, передусім, проявляється в тому, що рухова специфічна реакція загальмовується, а секреторна функція продовжує адекватно реагувати на умовні подразники.

Наші досліді з пробами кофеїну показали, що специфічна умовна реакція краще проявляється і довше зберігається в онтогенезі у щенят з сильним збудливим процесом та неврівноважених у бік збудження. Тварини із слабким процесом збудження загальмовують цю реакцію скоро після введення в стереотип диференціювального подразника або після переривчастого згасання умовного рефлексу.

Очевидно, тварини з сильним процесом збудження мають більшу потенціальну можливість для прояву рухової (риючої) умовної реакції.

Здійснення складної специфічної реакції потребує активної підготовки та участі ряду функціональних систем, що передбачає певну інтеграцію. Нам здається, що відсутність в ряді випадків рухової специфічної реакції при зміні звичайного стереотипу умовних подразників (перероблення, запізнення) пов'язана з порушенням центральної інтеграції. А це порушення в свою чергу призводить до нерівномірного розподілу збуджень, що проявляється в дисоціації, спостережуваних між руховим і секреторним компонентами. Видимо, переведення тварин на попередній стереотип (протокол № 100 щеняти Раджа і № 116 щеняти Рони) відновлює зворотний зв'язок, що відразу ж забезпечує вихід збуджень на розглядувані ефектори.

Про збудження певних ділянок кори при здійсненні рухових харчових і захисних реакцій свідчать також і електрофізіологічні дослідження. Так, Гавлічек [2] показав, що умовнорефлекторна харчова рухова реакція проявлялась та закріплювалась лише на певному фоні сумарної біоелектричної активності. Романовська [11] спостерігала підвищення збудливості рухової ділянки кори при утворенні захисного рефлексу у собак. Пригнічення активності кори великими дозами аміназину запобігає утворенню рухових умовних рефлексів [12].

Той факт, що рухова специфічна умовна реакція у віці п'ять—вісім тижнів вироблялась досить швидко у всіх піддослідних щенят, добре узгоджується з літературними даними [5, 6, 8, 15, 16], які свідчать про те, що цей період онтогенезу у собак характеризується підвищеною збудливістю кори. З три-чотиримісячного віку збудливість у щенят починає поступово знижуватись. Очевидно, цим можна пояснити поступове припинення рухової специфічної умовної реакції у щенят Роко і Рижика, на яких провадили дослідження до шести—дев'ятимісячного віку, та у щенят Ролика і Рябчика, які загинули від чуми у віці чотирьох місяців.

Отже, аналіз дослідів дає нам право припустити, що поріг збудливості харчодобувної риючої (специфічної) реакції значно вище порогу секреторного компонента харчового умовного рефлексу. Інакше кажучи, для приведення в дію риючої харчодобувної функціональної системи потрібна значно більша сила процесу збудження, ніж для пуску секреторного компонента харчового умовного рефлексу.

Висновки

1. У віці п'ять—вісім тижнів специфічна рухова (риюча) умовна реакція проявлялась у всіх піддослідних щенят. Відповідність між руховим і секреторним компонентами харчової умовної реакції спостерігалась лише в стереотипі умовних рефлексів.

2. При зміні стереотипу умовних рефлексів (перероблення, запізнення) виникає дисоціація між руховою (риючою) і секреторною реакцією. Руховий компонент загальмовується, а секреторний продовжує адекватно відповідати на умовні подразники.

3. Специфічна (риюча) умовна реакція перебуває в тісному зв'язку з силою процесу збудження: чим сильніший процес збудження, тим інтенсивніша і триваліша ця реакція. Вона зберігалась до шести — дев'ятимісячного віку. У тварин із слабким процесом збудження ця реакція проявляється в ранньому онтогенезі (два — чотири місяця).

Література

1. Анохин П. К. — Нижегородский мед. журн., 1932, 7—8, 42.
2. Гавличек В. Д. — Условная оборонительная доминанта как модель гипертензивного состояния организма. Медгиз, 1962, 86.
3. Голубых Л. И. — Бюлл. exper. биол. и мед., 1956, XXII, 11, 66.
4. Зеленый Г. П. — Журн. exper. биол. и медицины, 1929, XII, 31, 74.
5. Клепцова М. П. — Об условнорефлекторной генерализации в одноименном и разноименных анализаторах у зрело- и незрелорождающихся животных в онтогенезе. Автореф. дисс., Л., 1955.
6. Козлова Л. Н. — Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова, 1964, XIV, 4, 678.
7. Конорский Ю. и Миллер С. — Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1936, 6, 1.
8. Образцова Г. А. — Формирование и развитие высшей нервной деят. у животных в онтогенезе. Автореф. дисс., Л., 1961.
9. Пахомов П. П., Чернавкин А. А. и Ющенко А. Д. — Советская невропатол., психiatr. и психогигиена, 1932, 1, 8, 327.
10. Петрова М. К. — Труды физиол. лаборатории им. И. П. Павлова, 1951, 10, 41.
11. Романовская Е. А. — X съезд Всес. физиол. об-ва им. И. П. Павлова, Ереван, 1964, 2, Тезисы научн. сообщ., 2, 229.
12. Саакян С. А. — X съезд Всес. физиол. об-ва им. И. П. Павлова, Ереван, 1964, 2, Тезисы научн. сообщ., 2, 237.
13. Сиротский В. В., Тихомирова Л. Д. — Физиол. журн. АН УРСР, 1964, 10, 6, 821.
14. Спикин Г. В. и Шаров А. С. — Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова, 1955, II, 2, 288.
15. Трошихин В. А. — Развитие условнорефлект. деят. в раннем постнатальном периоде у собаки. Автореф. дисс., Л., 1957.
16. Трошихин В. А., Козлова Л. Н. — X съезд Всес. физиол. об-ва им. И. П. Павлова, Ереван, 1964, 2, 2, 326.
17. Федоров В. К. — Физиол. особенности двигат. анализатора собаки, Л., Медгиз, 1955.
18. Чебыкин Д. А. — X совещ. по проблемам высш. нервн. деят. Тезисы и реф. докладов, 1963, 255.

Надійшла до редакції
16.VI 1967 р.

К характеристике специфических компонентов пищедобывательной условной реакции в онтогенезе у щенят

В. А. Трошихин, В. В. Сиротский, Л. Д. Тихомирова

Отдел высшей нервной деятельности Института физиологии
им. А. А. Богомольца АН УССР, Киев

Резюме

На девяти щенках трех пометов изучалось взаимоотношение между специфическими компонентами пищедобывательной условной реакции (секреторного и двигательного) при выработке пищевого условного рефлекса и при изменении стереотипа условных рефлексов.

Показано, что в возрасте пяти — восьми недель специфическая двигательная (роющая) условная реакция проявлялась у всех подопытных щенков. Сроки выработки дифференцировки по двигательному и

секреторному компонентам пищевой условной реакции в основном совпадали. В стереотипе условных рефлексов наблюдалось соответствие между двигательным и секреторным компонентами. Соблюдался также закон физической силы условных раздражителей.

При изменении стереотипа условных рефлексов (переделка, выработка запаздывающего условного рефлекса), возникала диссоциация между двигательной (роющей) и секреторной реакцией. Двигательный компонент затормаживался, а секреторный продолжал адекватно отвечать на условные раздражители.

Специфическая двигательная условная реакция находилась в тесной связи с силой процесса возбуждения; чем сильнее процесс возбуждения, тем интенсивнее и продолжительнее эта реакция. Она сохранилась до шести-девятимесячного возраста. У животных со слабым процессом возбуждения двигательная условная реакция прекращалась в раннем онтогенезе (два-четыре месяца).

Предполагается, что порог возбуждения двигательной специфической реакции значительно выше порога секреторной реакции пищевого условного рефлекса.

On Characteristic of Specific Components of Food-procuring Conditioned Reaction in Puppy Ontogeny

V. A. Troshikhin, V. V. Sirotsky, L. D. Tikhomirova

*Department of Higher Nervous Activity, the A. A. Bogomoletz Institute
of Physiology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR, Kiev*

Summary

Interrelation between specific components secretory and motor of food-procuring conditioned reaction was investigated in nine puppies of three broods while developing the food conditioned reflex and changing a stereotype of the conditioned reflexes.

It is shown that at the age of 5—8 weeks specific motor (digging) conditioned reaction was observed in all the puppies under investigation. The terms of developing differentiation of motor and secretory components of the food conditioned reaction mainly coincided. There was an accordance between secretory and motor components in the stereotype of the conditioned reflexes. The law of physical force of conditioned stimulator was also observed. The dissociation between the motor (digging) and secretory reaction appeared with changing the stereotype of the conditioned reflexes (alteration, development of retarded conditioned reflex). The motor component was retarded, and the secretory one continued responding to conditioned stimulators adequately. The specific motor conditioned reaction was in close connection with the force of the excitation process; the stronger is the excitation process, the more intensive and longer is this reaction. It preserved till the age of 6—9 months. In animals with a weak excitation process the motor conditioned reaction stopped in early ontogeny (2—4 months). The excitation threshold of the motor specific reaction is assumed to be considerably higher than the threshold of the secretory reaction of the food conditioned reflex.