

ДЕЯКІ ПІДСУМКИ ВИВЧЕННЯ ВИЩОЇ НЕРВОВОЇ ДІЯЛЬНОСТІ ТВАРИН У ВІКОВОМУ АСПЕКТІ

В. О. Трошихін

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

Основоположником фізіологічного вивчення вищих мозкових функцій тварин і людини у віковому аспекті є І. М. Сеченов. У ряді принципальних питань фізіології нервової системи Сеченов висунув вихідні теоретичні положення, що лягли в основу досліджень дальших поколінь вітчизняних фізіологів.

Так, наприклад, у своїй праці «Елементи думки» [37] І. М. Сеченов у 1878 р. відзначає, що при встановленні загального типу еволюції у фізіологічному ряду особливе значення має вивчення історії розвитку зародків у тварин.

Найбільш плідну послідовність дістали ідеї Сеченова у вченні І. П. Павлова, яке викристалізувалось у принципово новий напрямок науки про вищу нервову діяльність людини і тварин і, зокрема, вікової фізіології функцій центральної нервової системи. Перші конкретні експериментальні дані про функції центральної нервової системи у тварин раннього віку були одержані Тархановим [38] і Бехтеревим [3], які показали, що кора головного мозку у кроликів і щенят набуває збудливості лише після десятого дня життя, а у морської свинки — до моменту народження, а іноді за кілька днів до народження.

Вперше систематичне дослідження вищої нервової діяльності дітей, починаючи з однорічного віку було проведено Красногорським [23, 24] з допомогою методу умовних рефлексів. У цій серії досліджень автор вперше показав особливості розвитку вищої нервової діяльності здорової дитини і прийшов до висновку, що мовні реакції є рефlekсами, що утворюються за законом формування тимчасового зв'язку. Дальша розробка цього напрямку досліджень проводилась при більш строгому і об'єктивному підході до визначення особливостей дозрівання аналізаторних систем у дітей в ранньому онтогенезі [7, 8, 16—18, 22, 32, 42, 47].

Характерною особливістю праць Іванова-Смоленського [16] та його співробітників було чітко спрямоване вивчення співвідношень першої і другої сигнальної систем у дітей віком від чотирьох до 12 років.

В результаті широкого фронту досліджень на дітях з перших днів їх життя до пубертатного періоду було одержано багато нових даних про розвиток деяких умовних і безумовних рефлексів, про функціонування аналізаторних систем, становлення, розвиток і взаємовідношення першої і другої сигнальних систем, про формування і розвиток фенотипових і генотипових рис типу нервової системи тощо.

Проте, хоч вивчення вищої нервової діяльності у дітей розвивалось плідно, дослідження умовнорефлекторної діяльності у віковому аспекті на тваринах протягом довгого часу не привертало уваги вчених. Водночас саме ці дослідження мають дати пряму відповідь на ряд кардинальних питань біології і фізіології — які саме фізіоло-

гічні механізми беруть участь у пристосувальній діяльності тваринного організму і як саме здійснюється у віковому аспекті перехід від одних форм урівноважування організму з середовищем до інших, як здійснюється формування фенотипових і генотипових рис типу нервової системи і як змінюються основні властивості типу нервової системи в процесі всього онтогенезу тварини.

До того часу, коли ми з нашими співробітниками розпочали свої дослідження, були відомі окремі праці щодо деяких питань вікової фізіології вищої нервової діяльності тварин різних видів. У зрілонароджених дослідження починались з першого дня життя, а у незрілонароджених і, зокрема, у щенят, з двадцятого дня життя. Цими працями було встановлено, що чим старша тварина, тим швидше утворюються умовні рефлекси, процеси гальмування у них надмірно генералізовані, а диференціювання настає значно повільніше, ніж у дорослих тварин. Такі основні віхи у розвитку досліджень вищої нервової діяльності тварин у віковому аспекті з перших праць у павловській школі й до початку 50-их років.

Різким переломним моментом у розробці досліджень з онтогенезу вищої нервової діяльності тварин можна вважати 50-ті роки. Мабуть, основним поштовхом до розвитку цієї проблеми послужили еволюційні ідеї Л. А. Орбелі [32], які він успішно застосовував при розв'язанні ряду досліджень з вищої нервової діяльності.

У цей період з'явилися нові методичні прийоми дослідження умовнорефлекторної діяльності, що дозволяють за адекватних умов вивчати як рухові, так і секреторні умовні рефлекси, з перших днів після народження тварин.

Серед них, насамперед, заслуговує на увагу методика, запропонована Бронштейном і Петровою [6], що дозволяє реєструвати сисні — рухи у новонароджених тварин. Широкого застосування дістала обтрушувальна методика Волохова і Образцової [8], а також Трошихіна і Макаренкова [40], які дозволили вивчати харчові умовні рефлекси у щенят з першого дня їх народження, а також методика нашої співробітниці Торопої [39], яка сконструювала так званого «автоматичного собаку».

За останні 15 років у нашій лабораторії зібрано великий експериментальний матеріал по вивченню становлення і розвитку умовнорефлекторної діяльності з різних аналізаторів у зріло- і незрілонароджених тварин за харчовою і захисною методиками. Одержані нові дані з формування типу нервової системи [21], з розвитку основних властивостей вищої нервової діяльності та деяких вегетативних реакцій [36], динаміки сили та врівноваженості нервових процесів [26], впливу кастрації у різні вікові періоди на зміну основних властивостей типу нервової системи [27] та впливу видалення щитовидної залози на умовнорефлекторну діяльність щурів різного віку і статі.

Як було відзначено вище, на перших етапах досліджень нами було розроблено ряд рухових харчових методик, де безумовним підкріпленням служило ссання матері або штучної самки. При застосуванні цієї методики було встановлено, що у щенят нюхово-смакові умовні рефлекси утворюються з першого дня народження і замикаються після першого акту ссання. Утворені умовні рефлекси є стійкими, їх важко загасити, а після загасання вони самовідновлюються. Інакше кажучи, ці рефлекси несуть у собі всі закономірності, властиві тимчасовому зв'язку дорослого організму. Проведений аналіз природи нюхового рефлексу показав, що він виражається у ранній період онтогенезу тільки на одночасно діючий комплекс подразників, спрямованих до нюхової і смакової рецепції. Усуненням з комплексу подразників сма-

кового компонента утворення рефлексу відсувається до двадцятого дня постнатального розвитку щеняти.

Крім нюхового аналізатора, що відіграє велику роль у пристосувальній діяльності організму тварини із зовнішнім середовищем уже з перших годин, ми не менше цікавились і шкірно-температурно-пропріоцептивним аналізатором.

В результаті експериментів було встановлено, що руховий умовний рефлекс на місце годування може бути вироблений у щенят на четвертий-п'ятий день їх життя, після трьох — шести сполучень. До шостого дня життя тварини умовний рефлекс настільки зміцнюється і спеціалізується, що щенята безпомилково за дві хвилини проповзують відстань у 3 м 20 см (у наших умовах дослідної установки) до місця підкормки. Було встановлено, що руховий умовний рефлекс на місце годування є спеціалізованим, піддається загасанню і швидко самовідновлюється після гострого загасання. Крім того, проведеним аналізом було виявлено, що одним із провідних компонентів цього складного комплексного подразника, видимо, є тактильні подразнення, спрямовані з подушечок лап і, можливо, кінчика морди. Аналогічні дані були одержані в ранній період онтогенезу у мишей [46].

Отже, можна гадати, що в перші дні життя незрілонароджуваних тварин до прозрівання і відкриття слухового проходу тактильно-температурно-пропріоцептивний аналізатор без спрямованого руху щеняти, миші і щура до місця годування має не менше значення, ніж нюховий аналізатор, який у ранній період онтогенезу сприймає запахові подразники на короткі дистанції.

Певний інтерес становило з'ясування строків становлення умовних рефлексів з слухового і зорового аналізаторів. При виробленні цих умовних рефлексів підкріплюючим безумовним подразником було для щенят сосання матері, а умовними агентами різної фізичної сили — звукові і світлові подразники. Цими дослідями було встановлено, що умовні рефлекси на звукові подразники у щенят виникають на 15-й день життя, а на зорові — на 25-й.

Аналізуючи одержані експериментальні дані, можна бачити, що еволюція ранньої харчової умовнорефлекторної діяльності (нюхово-смакової і тактильно-температурно-пропріоцептивної) здійснюється від одночасної комплексності умовних подразників і адекватності підкріплення до здатності щеняти в більш старому віці виробляти умовні зв'язки не на комплексні і екологічні неадекватні подразники. Найменше порушення природного комплексу в будь-якій ланці у ранній період онтогенезу призводить до затримки вироблення умовної реакції у щеняти до певного вікового періоду, яким є 20—25-й дні постнатального розвитку.

Звичайно у природних умовах зрідка можна спостерігати подразники, адресовані тільки до будь-якого одного аналізатора. Як правило, вони комплексні. Тому комплексність умовного подразника і певний комплекс при здійсненні підкріплення у новонароджених щенят можна розглядати як один із проявів біологічної адекватності. Не виключено, що потреба в такого роду комплексності пов'язана зі зниженою збудливістю вищих відділів головного мозку тварин і дитини раннього віку. На користь висловленого припущення про слабку функціональну активність вищих відділів центральної нервової системи на ранньому етапі онтогенезу свідчать високі пороги збудливості кори і найближчої підкормки мозку на електричні подразнення, одержані В. І. Бехтеревим у 1886 р. [3], Вулом [11], а також наявність низького рівня активності окисних ферментів мозку [25], слабкість морфологічного розвитку аналізаторних систем [35].

Тому можна гадати, що лише одночасне подразнення ряду функцій зрілих структур може забезпечити розвиток сумарного збудження, необхідного за силою для проторення замикання такого роду тимчасових зв'язків. При випадінні окремих ланок комплексу умовних і безумовних подразників збудження, видимо, виявляться надто слабким, і тому не відбувається завершення функції замикання тимчасового зв'язку.

У процесі досліджень, спостерігаючи виняткову швидкість замикання нюхово-смакових, шкірно-температурно-пропріоцептивних умовних рефлексів, їх вузьку спеціалізацію, відсутність процесу узагальнення, складність загасання і швидке самовідновлення при наявності незрілості клітин і провідних шляхів кори, природно виникає питання, в якому саме відділі мозку і на якому рівні відбувається замикання цих первинних і своєрідних умовних зв'язків?

Пряких експериментальних даних для відповіді на це питання досі в літературі нема.

Тому ми припускаємо, що дуга цих видів умовних рефлексів замикається у стародавній або старій корі, які, виходячи з морфологічних даних Поленова, до моменту народження у незрілонароджених тварин перебувають уже в зрілому стані.

На користь нашого припущення свідчать літературні відомості [2, 13, 14, 19], в яких показано, що утворення і збереження спрощених умовних рефлексів і грубих диференцировок може здійснюватися й безкорковими тваринами. Тому незрілість кори великих півкуль у перші дні після народження щеняти не повинна служити підставою для заперечення утворення умовних рефлексів у період до її морфологічного дозрівання.

Беручи до уваги важливу роль захисних оборонних умовних рефлексів у пристосувальній діяльності зріло- і незрілонароджуваних тварин, ми в спеціальній серії дослідів вивчали, коли відбувається становлення електрозахисних і кислотно-рухових умовних рефлексів з нюхового, шкірного, слухового і зорового аналізаторів. Досліди проводились з першого, третього, п'ятого, восьмого, десятого і дванадцятого дня життя щенят. На деяких пометах щенят досліди проводились двічі — вранці і ввечері.

Досліди показали, що, незважаючи на велику кількість сполучень умовних подразників з пороговим больовим подразником або 0,5%-ним розчином соляної кислоти, у щенят умовний захисний рефлекс нестійкого загально рухового характеру виникав у середньому на 26—27-й дні життя.

Аналогічна картина при виробленні захисних умовних рефлексів у ранньому онтогенезі була відзначена Волоховим [9] у щурів, кроликів і щенят, Образцовою [32] у кроликів і щенят, Вороніним [10] у нижчих мавп, Касаткіним [17] у дітей, і Бояндуровим [1] у деяких видів незрілонароджуваних птахів. Щодо зрілонароджуваних козлят і морських свинок, то у них умовно-захисні рефлексі виробляються практично з першого дня життя. Аналогічні дослідження проведені нами на живородящих і ікрумечущих рибах у період раннього онтогенезу.

Вивчали питання про строки становлення і зміцнення харчових і захисних умовних рефлексів із зорового, слухового і нюхового аналізаторів. У цій серії дослідів було встановлено, що у живородящих риб захисний умовний рефлекс виникає в перші дні життя на шостому сполученні і відразу закріплюється.

У ікрумечущих риб харчові рефлексі утворюються на світловий подразник після переходу личинки на активне харчування, на стадіях розвитку C_1 — C_2 і зміцнюються у середньому на п'ятому-шостому спо-

лученні. Захисні умовні рефлекси виникають пізніше на стадіях розвитку D_2 — E . Умовні захисні рефлекси, що виникли у цей період, нестійкі, швидко загасають, потребують щоденного тренування. Видимо, такого характеру тимчасові зв'язки за своєю природою у ранній період онтогенезу більше нагадують не умовний рефлекс, а Банциг-рефлекс.

Отже, й на цьому виді тварин можна бачити, що захисна функція у живородящих риб у ранньому онтогенезі цілком зріла і підготовлена до функціонування з перших днів життя особини, тоді як у ікромечущих риб захисна функція винесена еволюцією на більш пізній віковий період. На користь нашої точки зору свідчать і досліді Попова [33], який свої дослідження по виробленню захисних умовних рефлексів проводив на мальках плітки і рибаця.

Ми вважаємо, що наші досліді, так само, як і Г. В. Попова, мають певне практичне значення для рибозаводів, оскільки відомо, що ранній випуск молоді із закритих водоймищ у відкриті приводить до масової загибелі мальків раннього віку від хижаків.

Видимо, можна з упевненістю вважати, що така чітка приуроченість виникнення захисних умовних рефлексів до певного вікового періоду у незріло- і зрілонароджуваних тварин, які стоять на різних ступенях еволюційного розвитку, вказує не на одночасне дозрівання захисної функціональної системи, яка, за електрофізіологічними даними, представлена в області Люїсова тіла, підоптичних ядер, ретикулярної формації блідого тіла і передніх частин воронки. Необхідно відзначити, що до періоду становлення захисних умовних рефлексів у щенят вперше відзначаються й елементи пасивно-захисної поведінки.

Не викликає сумніву, що захисна функція та її функціонування перебувають в тісному зв'язку з адренергічним субстратом. Так, наприклад, Клявіна [21] виявила, що у щенят вміст адреналіну різко збільшується до одно — тримісячного віку, коли швидкість замикання умовних зв'язків найвища. Бірюков та ін. [4] відзначили, що видалення мозкового шару надниркових залоз у ранньому онтогенезі приводить до зменшення міцності позитивних умовних рефлексів та ослаблення інтенсивності їх відповідей. Філіпова і Валуєва [43] встановили, що видалення надниркових залоз у дорослих собак приводить до випадіння захисних умовних рефлексів, тоді як рухово-харчові рефлекси зберігаються без зміни.

В літературі є дані про те, що у щенят екскреція адреналіну набагато нижча, ніж у дорослих собак. У ранній період онтогенезу у собак переважає норадреналін, досягаючи 85—90% загальної кількості катехоламінів надниркових залоз, і тільки наприкінці 30-го дня життя вміст адреналіну збільшується, а норадреналіну — зменшується до 5—10%. Водночас у зрілонароджуваних тварин, зокрема, у курчат, як визначає Лейбсон [29], вміст обох катехоламінів зрівнюється відразу після вилуплення, а з тижневого віку переважає адреналін.

Проведені нами [41] гістохімічні і морфологічні дослідження мозкового шару надниркових залоз у щенят з першого до 25-го дня життя показали, що до 17—25-го дня співвідношення мозкової і коркової речовин наближається до показників дорослого собаки.

Отже, узагальнюючи літературні дані і власні дослідження, ми маємо підстави гадати, що виникнення перших захисних умовних рефлексів, а також становлення природного рефлексу біологічної обережності (за І. П. Павловим) збігається в часі з дозріванням адреналінової системи, яка, практично, у щенят починає функціонувати лише з третього тижня життя, тоді як у зрілонароджуваних тварин захисна функціональна система дозріває ще у внутріутробному періоді.

Література

1. Балидуров Б. И.—В сб.: Труды норм. физиол., Томск. мед. ин-та, 1948, 6.
2. Беленков Н. Ю.—Услов. рефлекс и подкорковые образы мозга, М., 1965.
3. Бехтерев В. М.—Врач, 1886.
4. Бирюков Д. А., Богданов О. В., Яковлева М. П.—Нейрогормональная регуляция функций в раннем онтогенезе, Матер. Симпозиума, К., 1964.
5. Благовещенская В. П.—В кн.: Новое в рефлексол. и физиол. нервн. сист., М.—Л., 1929, 3.
6. Бронштейн А. Н., Петрова Е. П.—Журн. высш. нервн. деят., 1952, 11, 3.
7. Волохов А. А.—В кн.: Разв. мозга ребенка, Под ред. С. А. Саркисова, М., 1965.
8. Волохов А. А., Образцова Г. А.—Бюлл. exper. биол. и мед., 1953, 36, 3.
9. Волохов А. А.—Очерки по физиол. нервн. сист., Л., 1968.
10. Воронин Л. Г.—Реф. научно-исслед. работ медико-биол. наук, Изд-во АМН СССР, 1947.
11. Вул И. М.—В сб.: Научн. работы Красноярского мед. ин-та, 1946.
12. Горшелева Л. С.—Арх. биол. наук, 1936, XIII, 1—2.
13. Дзидзишвили Н. Н.—В кн.: Матер. II Закавказ. съезда физиол., биохим. и фармакол., Тез. докл., Тбилиси, 1956.
14. Зеленый Г. П.—В кн.: Труды Об-ва русск. врачей, СПб., 1911.
15. Иванов-Смоленский А. Г.—Труды лабор. физиол. и патол. высш. нервн. деят. ребенка, 1934, IV.
16. Иванов-Смоленский А. Г.—Опыт объективного изучения работы и взаимодействия сигнальных систем головного мозга, М., 1963.
17. Касаткин Н. И.—Ранние условные рефлексы в онтогенезе человека, М., 1948; Очерк развития высш. нервн. деят. у ребенка раннего возраста, М., 1951.
18. Кларова З. И.—Физиол. высш. нервн. деят. ребенка, М., 1968.
19. Клоссовский Б. Н.—Тез. докл. XV Междунар. физиол. конгр., Л.—М., 1935.
20. Клявина М. Н.—В кн.: Матер. VI научн. конфер. по возрастной морфол., физиол. и биохим., М., 1963.
21. Козлова Л. Н.—Динамика основных нервных процессов в онтогенезе, Автореф. дисс., К., 1967.
22. Кольцова М. М.—Материалы по изучению формирования сигнальных систем действительности ребенка, Автореф. дисс., Л., 1953.
23. Красногорский Н. И.—Русский врач, 1907.
24. Красногорский Н. И.—Развитие учения о физиол. деят. мозга у детей (статьи, доклады, лекции), Л., 1939.
25. Крейс Е. М., Пигарева З. Д., Четвериков Д. А., Помазанская Л. Ф.—Журн. высш. нервн. деят., 1952, 11, 1.
26. Крученко Ж. А.—Динамика силы и уравновешенности нервных процессов в онтогенезе у белых крыс, Автореф., К., 1968.
27. Киенко В. М.—Влияние половых гормонов на состояние основных свойств типа нервной системы собак-самцов в онтогенезе, Автореф. дисс., К., 1968.
28. Лейбсон Л. Г., Мазина Т. И., Стабровский Е. М.—Матер. X съезда Всесоюзн. физиол. об-ва им. И. П. Павлова, Ереван, 1964, 2.
29. Майоров Ф. П.—Арх. биол. наук, 1929, 29, 3.
30. Макаренко Н. В.—Влияние тиреоидэктомии на условнорефлект. деят. крыс неполовозрелого и половозрелого возраста, Автор. дисс., К., 1966.
31. Образцова Г. А.—Вопросы онтогенеза высшей нервной деят., М.—Л., 1964.
32. Орбели Л. А.—Журн. высш. нервн. деят., 1955, V, 5.
33. Попов Г. В.—Журн. высш. нервн. деят., 1953, III, 5.
34. Розенталь И. С.—Арх. биол. наук, 1930, 30, 1.
35. Саркисов С. А.—В кн.: XX междунар. конгр. физиол. Тез. докл., М., 1956.
36. Сиротский В. В.—Развитие основных свойств высш. нервн. деят. и некоторых вегетат. реакций в онтогенезе, Автореф. дисс., К., 1968.
37. Сеченов И. М.—Элементы мысли. Избр. произв. физиол. и психол., М., 1952, I.
38. Тарханов И. Р.—О психомоторных центрах у новорожденных животных и развитие их под влиянием разнообразных условий, СПб., 1879.
39. Торопова Н. В.—Журн. высш. нервн. деят., 1964, 11, 2.
40. Трошихин В. А., Макаренко А. Н.—Журн. высш. нервн. деят., 1954, IV, 5.
41. Трошихин В. О., Фатеев А. Е.—Физиол. журн. АН УРСР, 1965, XI, 5.
42. Фигурин Н. Л., Денисова М. П.—Этапы развития поведения детей в возрасте от рождения до одного года, М., 1949.
43. Филипова А. Г., Валуева Т. К.—Журн. высш. нервн. деят., 1967, XVII, 3.
44. Фролов Ю. П.—Успехи соврем. биол., 1938, VIII, 2.
45. Цитович М. С.—Происхождение и образование натуральных условных рефлексов, Дисс., СПб., 1911.
46. Чебыкин Д. А.—В кн.: Труды Ин-та физиол. им. И. П. Павлова, 1956, 5.
47. Шелованов Н. М.—Воспитание детей в яслях, М., 1939.