

СИНТЕЗ УМОВНИХ РУХОВИХ РЕАКЦІЙ У КУРЕЙ В РАНЬОМУ ОНТОГЕНЕЗІ

П. Д. Харченко, М. Ф. Поливана

Інститут фізіології Київського університету

В фізіологічній літературі є дані про вироблення рухових реакцій на ланцюг подразників у тварин різного філогенетичного рівня розвитку. За цими даними, здатність до аналізу і синтезу як подразників, так і рухових реакцій у тварин неоднакова: чим вище в філогенетичному ряду стоїть тварина, тим краще виражені аналітико-синтетичні її здібності [1].

Враховуючи особливості будови головного мозку птахів у порівнянні з ссавцями (слабкий розвиток кори), а також нечисленні дані по дослідженню аналізу і синтезу складних подразників у птахів та відсутності літературних даних про досконалість аналітико-синтетичної діяльності цих тварин в процесі їх індивідуального розвитку, ми провели вивчення динаміки утворення ланцюгових рухових рефлексів у курей в різні вікові періоди. При цьому ми намагалися з'ясувати механізм синтезування окремих елементів складного рухового рефлексу в автоматизований ланцюговий рефлекс у цих тварин в процесі їх росту та розвитку.

Методика досліджень

Досліди провадили харчодобувною методикою, суть якої полягає в тому, що на умовний сигнал тварина повинна вийти з вихідного місця, підійти до маніпулятора і здійснити певну локальну (натиск лапою на педаль або клювання в металеву чашечку) реакцію, а потім одержати харч з кормушки. Показником наявності умовного рефлексу було здійснення згаданих рухових реакцій. Світлові умовні подразники знаходились в експериментальній клітці, а звукові (звукогенератор, зумер, дзвоник тощо) — поза кліткою.

Досліди проведені на дев'яти курчатах, починаючи з першого дня життя до 2,5—3-місячного віку. У курчат виробляли тричленний ланцюг умовних харчодобувних реакцій зразу без попереднього вироблення рефлексів на окремі компоненти. Структура умовного складного подразника і ланцюгового рефлексу у одних курчат була: мигаюче світло (клювання в чашечку) + дзвоник (натискання лапою на педаль) + суцільне світло (клювання в чашечку); у інших — суцільне світло (клювання в чашечку) + тон звукогенератора частотою 300 гц (нажим на педаль) + темний квадрат на освітленому екрані (клювання в чашечку). В дальшому першу систему ми позначатимемо М. св. + Дзв. + Св., а другу — Св. + Т₃₀₀ + Кв. Кожен компонент складного подразника ізолювано діяв 5 сек, потім його виключали і включали слідуєчий подразник. В початковий період вироблення рефлексів ізолювана дія умовного подразника тривала до здійснення твариною відповідної умовної реакції. В міру тренування рефлексу тварина здійснювала кожну умовну реакцію на протязі 5 сек, тому час ізолюваної дії умовного подразника було скорочено до 5 сек. Загальна тривалість ізолюваної дії тричленного ланцюгового подразника становила 15 сек. В спробах враховувався латентний період реакції виходу з вихідного місця, підходу до маніпулятора і здійснення локальної реакції. Рухові реакції через пневматичну передачу реєструвались на електрокімографі.

Результати досліджень

Харчодобувний ланцюговий умовний рефлекс у курчат раннього віку на протязі першого місяця життя вироблявся важко. В перший тиждень життя у курчат була знижена загальна рухова активність, що не дозволяло застосовувати понад чотири-п'ять сполучень умовного подразника в день. Приблизно через 10—15 днів у курчат спостерігався генералізований процес збудження: вони хаотично бігали по експериментальній клітці, перелітали через маніпулятори, на місце повертались з

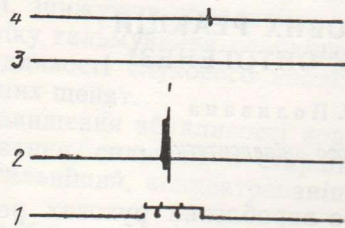


Рис. 1. Кімограма дослідження у курчати № 7884 з відсутністю другої реакції на ланцюговий подразник

1 — відмітка умовного подразника, 2 — перша рухова реакція, 3 — друга рухова реакція, 4 — третя рухова реакція.

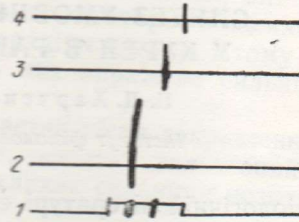


Рис. 2. Кімограма дослідження у курчати № 7879 з чітким проявом ланцюга реакцій на тричленний подразник.

великими труднощами, часто вилітали з експериментальної клітки. У курчат раннього вікового періоду не відзначено чітких реакцій на окремі компоненти складного подразника і тому доводилось часто направляти курчат до маніпуляторів; якщо вони й здійснювали вірний підхід до певного маніпулятора, то, як правило, локальної реакції не було, або вона була дуже слабка, тому початковий період вироблення складного рефлексу був тривалим. Але, застосовуючи умовні подразники в певному порядку і вимагаючи здійснення відповідних реакцій, ми спостерігали у курчат поступове вироблення рухових реакцій на компоненти ланцюгового подразника. Причому, не на всі компоненти ланцюгового подразника реакції вироблялись однаково. У більшості курчат на другий (середній) компонент умовна реакція вироблялась значно важче, ніж на перший і останній компоненти ланцюгового подразника. Досліди показали, що у курчат до місячного віку утворювались нетривалі тимчасові зв'язки окремих компонентів з руховими реакціями, незважаючи на те, що було застосовано 147—185 сполучень ланцюгового подразника. При дальшому тренуванні ланцюгового подразника, приблизно з місячного до півторамісячного постнатального періоду розвитку курчат відбувається інтенсивне закріплення безпосередніх тимчасових зв'язків кожного компонента з відповідною руховою реакцією. В наших дослідках у більшості курчат найменш міцним виявився тимчасовий зв'язок другого компонента з відповідною реакцією (рис. 1). В той же час у деяких курчат вже з місячного віку можна було спостерігати прояв усіх реакцій на ланцюговий подразник. Але в основному така реакція спостерігалася з півтора-двомісячного віку курчат. З цього вікового періоду ланцюгова реакція проявлялась як на ланцюг подразників, так і на ізольоване застосування першого компонента. На рис. 2 наведена кімограма дослідження одного піддослідного курчати (№ 7879) з чітким проявом ланцюгових реакцій на складний подразник (М. св+Дзв+Св). Як видно з рис. 2, на включення кожного умовного подразника з невеликим латентним

періодом проявлялась адекватна умовна реакція. Слід відзначити, що в цьому періоді тренування ланцюгового рефлексу можна спостерігати ланцюгову реакцію не тільки при застосуванні ланцюгового подразника, але й в інтервалах між його застосуванням, тобто мали місце міжсигнальні ланцюгові реакції.

Тренуючи ланцюговий умовний рефлекс, ми періодично перевіряли сигнальне значення кожного компонента, щоб з'ясувати, яке сигнальне значення вони мають на певному етапі тренування. В табл. 1 наведені

Таблиця 1

Ізольоване випробування першого (М.св), другого (Дзв, Т₃₀₀) і третього (Кв, Св) компонентів ланцюгового подразника в період з півтора до двомісячного віку курчат

№ курчати	Умовний подразник (компоненти)	Поеднання ланцюгового подразника	Час дії подразника (компонента)	Латентний період умовних реакцій (в сек) на компоненти		
				I	II	III
7879	М.св	200	10	4,5	7,5	10,0
7877	М.св	230	10	3,5	6,5	10,0
7880	М.св	243	10	3,0	6,0	8,0
7876	М.св	244	10	3,5	7,0	10,0
7878	М.св	269	10	3,0	9,0	12,0
7884	Т ₃₀₀	226	10	—	4	7
0787	Т ₃₀₀	231	10	—	3	5
0789	Т ₃₀₀	280	10	—	3	6
7877	Дзв	280	10	—	3	10
7876	Дзв	325	10	—	6	8
0797	Кв	199	10	—	4	6
0789	Кв	263	10	—	—	4,5
7880	Св	266	10	—	—	3
7877	Св	306	10	—	—	3,5
7878	Св	342	10	—	—	4

дані про ізольоване випробування першого, другого і третього компонентів ланцюгового подразника в процесі його тренування у курчат у період з півтора-до двомісячного віку. Як видно з табл. 1 після 200—269 сполучень ланцюгового подразника (в середньому 237 сполучень) ізольоване застосування першого компонента цього ланцюга викликало не тільки адекватну цьому подразнику реакцію, але і реакцію, яку в ланцюгу викликав другий компонент, а також реакцію, пов'язану з третім компонентом, тобто всю тричленну реакцію. Причому, майже у всіх тварин латентний період кожної реакції був невеликим і реакції здійснювались на протязі 10 сек, тобто на протязі часу ізольованої дії першого компонента.

Ізольоване застосування другого компонента ланцюгового подразника, як видно з табл. 1, викликало адекватну умовну реакцію і третю реакцію, з таким же латентним періодом, як на компоненти в ланцюгу подразників. Отже, у курчат в середньому після 268 застосувань ланцюгового подразника застосування лише другого компонента викликало двоچленну ланцюгову реакцію. Застосування лише третього компонента в цьому періоді викликало адекватну (третю) умовну рухову реакцію і тільки іноді на цей компонент спостерігалась друга і третя реакції (№ 0797).

Тренуючи ланцюговий умовний рефлекс, ми звернули увагу на той факт, що на певному етапі тренування рефлексу, приблизно з півтора до двомісячного віку, у курчат рухові реакції починали випереджати включення відповідного умовного подразника. Наприклад, курча, здійснивши на перший компонент адекватну реакцію, підходило до другого маніпулятора і, не чекаючи його включення, здійснювало другу реакцію, а потім і третю. Якщо в дальшому підкріплювати ланцюгову реакцію при такому випередженні рухових реакцій, то спостерігається поступове зникнення реакцій. В першу чергу зникала перша реакція (після 256 — 289 застосувань ланцюгового подразника), цьому передували незавершені реакції (підхід до маніпулятора, але не здійснення реакції). Умовна реакція на другий компонент ланцюгового подразника з такими ж закономірностями зникла після 283—316 сполучень, в дальших спробах здійснювалась тільки остання умовно- рухова реакція.

Таблиця 2
Поступове зникнення вироблених умовних реакцій на окремі компоненти ланцюгового рефлексу у курчати № 7877

№ поєднання ланцюгового подразника, після якого випробували компоненти	Умовний подразник (компоненти)	Тривалість дії умовного подразника (компонента)	Латентні періоди (в сек) умовних реакцій на компоненти		
			I	II	III
279	М.св-I	10	—	3,5	8
302	М.св	10	—	3(—)	4,5
337	М.св	10	—	—	4
280	Дзв-II	10	—	3	8
295	Дзв	10	—	4(—)	8
338	Дзв	10	—	—	7
343	Дзв	10	—	—	3,5
306	Св-III	10	—	—	4

В табл. 2 наведені дані про зникнення рухових реакцій на перший і другий компоненти ланцюгового подразника в міру тренування ланцюгового рефлексу (М. св + Дзв + Св) у курчати № 7877. Як видно з табл. 2, після 279 застосувань ланцюгового подразника у цього курчати вже не спостерігалось реакції на перший компонент, але на другий компонент вона ще була. Через 15—23 поєднань мала місце лише реакція підходу до другого маніпулятора на другий компонент, яка швидко зникла. Третій компонент в цей час викликав лише свою реакцію. В дальшому, приблизно з двомісячного віку, включення будь-якого компонента ланцюгового подразника викликало лише останню реакцію.

Таким чином, в процесі тренування ланцюгового рефлексу у курей спостерігалось кілька стадій: спочатку у курчат закріплювалися зв'язки кожного умовного сигналу з певною руховою реакцією, потім наставав синтез рухових реакцій, при цьому провідне значення мав перший пусковий сигнал, в дальшому спостерігалось поступове зникнення окремих реакцій на перший і другий компоненти ланцюга і здійснення тільки останньої умовної реакції.

Обговорення результатів досліджень

Вивчення динаміки синтезування ланцюгових рухових харчодобувних реакцій на тричленний ланцюговий подразник у птахів (курей) в онтогенезі показало, що на протязі першого місяця життя курчат вироб-

ляються відносно нетривалі тимчасові зв'язки кожного компонента з руховою реакцією. В цьому віковому періоді переважає генералізований процес збудження і тому важко було виробити направлену реакцію, часто рефлексі не закінчувались локальною харчодобувною реакцією. Приблизно з місячного до півторамісячного постнатального періоду розвитку курчат відбувається інтенсивне закріплення тимчасових зв'язків кожного компонента з відповідною руховою реакцією. Виробленню цих зв'язків сприяло, очевидно, значне посилення гальмівного процесу, яке спостерігається в міру росту і розвитку курчат. Про це свідчить більш спокійна поведінка курчат з віком, а також одержані нами раніше дані про посилення гальмівного процесу в місячному віці курчат [8].

При викладі експериментального матеріалу ми відзначали, що не на всі компоненти ланцюгового подразника рефлексі вироблялись однаково. В наших спробах менш стійкою була реакція на другий компонент. Наявність слабого тимчасового зв'язку на другий компонент пояснюється, мабуть, з одного боку, неадекватністю реакцій (натискування лапою на педаль — менш адекватна реакція для курей, ніж клювання в маніпулятор), а з іншого боку, і це більш важлива обставина, структурою складного подразника: педальна реакція була середньою в системі реакцій і тому мала менше біологічне значення, ніж перша пускова реакція, або остання реакція, яка підкріплювалась безумовним подразником. Подібні закономірності спостерігав Руденко [6] при виробленні харчових ланцюгових рефлексів у собак.

Внаслідок систематичного застосування умовних подразників у певному порядку і закріплення відповідних рухових реакцій, у курчат півтора — двомісячного віку спостерігається синтезування як подразників, так і рухових реакцій. Це виявляється в тому, що при застосуванні ланцюгового подразника відзначається випередження умовних реакцій включенню відповідного умовного подразника. Ланцюг рухових реакцій проявляється не тільки на ланцюговий подразник, але і на ізольоване застосування першого компонента. Цей компонент стає, так би мовити, пусковим для прояву всього ланцюга рухових реакцій. Отже, внаслідок синтезу рухових реакцій зникало сигнальне значення умовного подразника і провідним ставало пропріоцептивне подразнення, яке виникало при здійсненні твариною певного руху; тобто провідне значення мали не безпосередні зв'язки між зовнішнім подразником і виробленим на нього рухом, а послідовні зв'язки між першим умовним подразником і ланцюгом рухів, і тому досить було застосувати перший компонент складного подразника, щоб здійснився весь ланцюг рухів. Одержані нами дані щодо механізму синтезування рухових реакцій аналогічні спостережуваним іншими дослідниками при вивченні ланцюгових умовних рефлексів у дорослих тварин [2—5,7].

Наші дослідження показали, що підкріплення ланцюгової реакції в тому разі, коли рухові реакції випереджають включення відповідного компонента ланцюгового умовного подразника, приводить до появи спочатку незавершених реакцій, а потім до зникнення всіх реакцій, крім останньої. Тенденція до незавершення, а при певних умовах зникнення рухових умовних рефлексів, може бути розглянута як явище пристосування, внаслідок якого тварина при мінімальній затраті енергії одержує їжу. Отже, незавершена форма рефлексу пов'язана з явищем спеціалізації рухового умовного рефлексу і здійснюється по закону концентрації процесу збудження і гальмування в руховому аналізаторі.

В процесі тренування ланцюгового рефлексу ми спостерігали часті міжсигнальні реакції різного характеру: вихід до маніпулятора, здійснення тільки першої реакції, або першої, другої і третьої реакції, або

другої і третьої, або тільки третьої реакції. Мабуть, сигналом до прояву цих реакцій є сам вид експериментальної камери, наявність маніпуляторів у ній, певне розміщення умовних подразників (аферентний синтез). Міжсигнальні реакції в наших дослідах відображали різний ступінь тренування ланцюгового рефлексу.

Таким чином, вивчення динаміки синтезування рухових рефлексів у курчат показало, що в процесі індивідуального розвитку курей йде поступове формування механізмів синтетичної діяльності, яке завершується у них до двомісячного віку. Механізм синтезування харчодобувних рефлексів у курчат аналогічний механізму синтезування рухових рефлексів у дорослих курей. Однак, порівнюючи з дорослими тваринами у них є особливості синтезування, які обумовлені значною генералізацією процесів збудження, більш слабким розвитком гальмівного процесу, меншою врівноваженістю нервових процесів, а також більш низькою працездатністю їх нервових клітин.

Висновки

1. На протязі першого місяця постнатального розвитку курчат виражаються відносно слабкі тимчасові зв'язки окремих компонентів ланцюгового подразника з руховими реакціями, не спостерігається синтезу умовних подразників і рухових реакцій.
2. З місячного до півторамісячного віку здійснюється інтенсивне закріплення тимчасових зв'язків кожного компонента з відповідною руховою реакцією. Найбільш стійким виявляється зв'язок останнього компонента і найменш стійким — другого компонента.
3. З півторамісячного до двомісячного віку спостерігається синтез умовних подразників і рухових реакцій, зміна безпосередніх тимчасових зв'язків на послідовні. В цей період ланцюгова реакція спостерігається як на весь ланцюг подразників, так і на перший його компонент. Рухові реакції в цей період, як правило, випереджають включення відповідного умовного компонента ланцюгового подразника. При підкріпленні безумовним подразником таких реакцій спостерігається поступове зникнення всіх реакцій крім останньої.
4. Формування механізмів синтезу компонентів ланцюгового подразника і відповідних рухових реакцій у курей завершується до двомісячного віку.

Література

1. Бару В. В. и др.— В сб.: Труды Ин-та физиол. им. И. П. Павлова, Л., 1959, 8, 107.
2. Воронин Л. Г.— В сб.: Эволюция физиол. функций, М., 1960, 7.
3. Воронин Л. Г.— Лекции по сравнительной физиологии, М., 1965.
4. Иорданис К. А.— В сб.: II научн. совещ. по пробл. эвол. физиол., М., 1959, 86.
5. Овчинникова Н. П.— Вестник Ленингр. ун-та, 1960, 15, 3, 96.
6. Руденко Л. П.— Журн. высш. нервн. деят., 1973, 23, 2, 297.
7. Тагиев Ш. К.— Журн. высш. нервн. деят., 1958, 8, 3, 431.
8. Харченко П. Д., Поливанна М. Ф.— Журн. высш. нервн. деят., 1972, 22, 6, 1149.

Надійшла до редакції
5.VII 1973 р.

SYNTHESIS OF CONDITIONED MOTOR REACTIONS
IN CHICKENS IN EARLY ONTOGENESIS

P. D. Kharchenko, M. F. Polyvannaya

Institute of Physiology of State University, Kiev

Summary

The dynamics and mechanism of synthesizing food-procuring conditioned reflexes were studied in chickens of early age. It was found that during the first month of the postnatal period relatively weak time relations of individual components with motor reactions are developed. The synthesis of conditioned stimuli and motor reactions is absent. From the age of one month to one and a half month the time relations are consolidated, the relation of the last component is the most stable, that of the second — the least stable. The synthesis of conditioned stimuli and motor reactions is observed within a period of 1.5–2 months. In the process of training the chain reflex the conditioned stimuli lost their signal significance, the leading significance being acquired by the proprioceptive stimulations. The formation on the mechanisms of synthesis activity in chickens is completed by the age of two months.