УДК 612.821.6—053

ЛАНЦЮГОВІ ХАРЧОДОБУВНІ УМОВНІ РЕФЛЕКСИ У КУРЕЙ РІЗНОГО ВІКУ

М. Ф. Поливана

Інститут фізіології Київського університету

Беручи до уваги особливості будови головного мозку птахів порівняно з ссавцями, а також нечисленні літературні дані про розвиток аналізу і синтезу складних подразників у птахів та відсутність даних про досконалість аналітико-синтетичної діяльності цих тварин у процесі їх індивідуального розвитку, ми досліджували динаміку вироблення складних (ланцюгових) харчодобувних рефлексів у курей різного віку, та вивчали механізм їх утворення.

Нами раніше [5] були викладені дані, одержані у курей раннього віку (з перших днів від народження до 2,5—3 місяців). В цьому повідомленні наведені дані на курях з одно- до чотиримісячного віку і на курях 4—12-місячного віку.

Методика досліджень

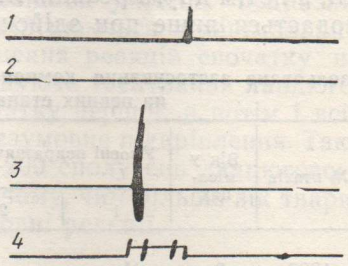
Досліди проведені на курях харчодобувною методикою. Суть цієї методики полягає в тому, що на умовний сигнал тварина виходить з певного місця експериментальної камери, підходить до маніпулятора (педаль, чашечка) і здійснює певну локальну реакцію (натискує лапою на педаль, або клює в чашечку), після чого одержує їжу з кормушки. Показником вироблення умовного рефлексу було здійснення згаданих рухових реакцій. В дослідах враховували латентний період реакцій виходу з місця, підходу до маніпулятора і латентний період умовної харчодобувної реакції клювання в маніпулятор. Рухові реакції через пневматичну передачу реєструвались на електрокімографі.

У курей раннього віку виробляли дво- і тричленні ланцюгові рефлекси, а у дорослих курей — три і чотиричленні ланцюгові рефлекси. В ланцюговому подразнику чергувались зорові і звукові подразники, у одних курей ця система була така: лампа 25 *вт*—тон 300 *гц* — лампа 40 *вт* — дзвоник, у інших — мигаюче світло—дзвоник—лампа 40*вт*, або дзвоник—лампа 25 *вт*—тон 300 *гц*—лампа 40 *вт*. Час дії кожного компонента ланцюгового подразника дорівнював 5 *сек*. Загальна тривалість тричленного ланцюгового подразника становила 15 *сек*, а чотиричленного — 20 *сек*. У всіх піддослідних курей виробляли ланцюгові умовні рефлекси без попереднього утворення окремих реакцій на кожен компонент.

Результати досліджень

Досліди показали, що вироблення дво -і тричленних ланцюгових рефлексів у курчат місячного віку відбувається скоріше, ніж у більш раннього віці. Як показали досліди на місячних курчатах, в середньому після 80 застосувань ланцюгового подразника спостерігається ланцюгова реакція. У курчат більш раннього віку (до місяця), згідно попереднім дослідам, після 147—185 сполучень спостерігались ще неміцні тимчасові зв'язки окремих компонентів з руховими реакціями, і ланцюгового рефлексу майже не було. Якщо порівняти швидкість вироблення ланцюгового рефлексу у курчат місячного віку і дорослих курей, то можна помітити, що у останніх умовні рефлекси закріплюються набагато швидше (в середньому після 58 поєднань ланцюгового подразника). Отже нами

була виявлена залежність швидкості вироблення ланцюгових рефлексів у курей від їх віку. Незважаючи на різницю в швидкості закріплення ланцюгових рефлексів у курей різного віку, закономірності вироблення окремих реакцій, а також ланцюгового рефлексу у всіх піддослідних курей були аналогічними. Найбільш важко вироблявся тимчасовий зв'язок середніх умовних подразників з відповідними реакціями в ланцюговому рефлексі. Про це свідчить відсутність рухових реакцій на другий або третій компоненти як при застосуванні ланцюгового подразника, так і при окремих випробуваннях компонентів цього подразника в певний період тренування рефлексу.



Кімограма досліду по виробленню тричленного ланцюгового рефлексу у курчати № 3198 (двомісячного віку).

1 — умовна реакція на третій компонент, *2* — умовна реакція на другий компонент, *3* — умовна реакція на перший компонент, *4* — умовний подразник.

Перша і, особливо, остання реакція, після якої слідувало безумовне підкріплення, вироблялись відносно швидко (див. рисунок). На рисунку наведена кімограма досліду на курчаті двомісячного віку в початковий період закріплення тричленного рефлексу. Як видно з рисунка, на даному етапі тренування (90 сполучень) була відсутня умовна реакція на середній компонент умовного подразника, а перша і остання реакції проявлялись з невеликим латентним періодом. Подібну динаміку вироблення ланцюгового рефлексу ми спостерігали і на дорослих курях.

Застосовуючи умовні подразники тільки в певному порядку і вимагаючи у всіх піддослідних курей здійснення реакцій відповідно кожному подразнику, незалежно від їх віку, ми спостерігали поступове виникнення ланцюгового рефлексу. Причому, на початку тренування такий рефлекс виявлявся тільки при включенні всіх компонентів ланцюгового умовного подразника, а потім, для прояву ланцюгового рефлексу достатньо було увімкнути один умовний подразник, як правило, перший, пусковий сигнал (див. таблицю). Як видно з таблиці, вже на 68—78 сполученні ланцюгового подразника у дорослих курей ізольоване застосування першого компонента ланцюга викликало не тільки адекватну цьому подразнику реакцію, але й реакцію, яку в ланцюгу викликав другий компонент, а також реакцію, пов'язану з третім компонентом, тобто весь тричленний рефлекс. Причому, майже у всіх птахів цієї групи латентний період кожної реакції був невеликим, і в міру тренування рефлексу всі реакції здійснювалися протягом 10 *сек*, тобто часу ізольованої дії першого компонента.

У курчат до двомісячного віку в такому періоді тренування, ланцюговий рефлекс іноді спостерігався, але він був неповним, була відсутня будь-яка реакція (частіше друга реакція). Про це свідчать дані з випробуванням першого компонента ланцюгового подразника у курчат цього віку не тільки на 60—70 поєднанні (як у дорослих курей), а значно пізніше, на 92—120 поєднанні ланцюгового подразника (див. таблицю, курчата № 3198—3197). Часто відсутність середньої реакції спостерігається у курчат цього віку не тільки при ізольованому застосуванні першого компонента, але і при застосуванні ланцюгового подразника.

Систематичне тренування ланцюга реакцій у курчат згодом приводило до вироблення тричленного ланцюгового рефлексу. Ізольоване застосування другого компонента ланцюгового подразника на цьому етапі

тренування у всіх курей, незалежно від віку, як видно з таблиці, викликало адекватну другу реакцію і навіть третю реакцію, а у дорослих курей іноді весь тричленний ланцюг реакцій (№ 1392).

При випробуванні третього компонента в цьому періоді у всіх піддослідних курей спостерігалась адекватна йому умовна реакція. Таким чином, перевірка сигнального значення кожного компонента умовного подразника на певних етапах тренування ланцюгового рефлексу показала, що у курей поступово закріплюється спочатку перша і третя реакції, а потім друга реакція ланцюга. Але тому, що безумовне підкріплення подається лише при здійсненні реакцій у певному порядку слідування,

Ізольоване застосування компонентів ланцюгового подразника у курей різного віку на певних етапах тренування ланцюгового рефлексу

№ птахів	Вік у місяцях	Умовні подразники (компоненти)			№ поєднання ланцюгового подразника	Час дії компонента	Час (у *сек*) здійснення умовних реакцій		
		1	2	3			1	2	3
1392	8	М. св.	—	—	68	10	6	8	11
1389	8	М. св.	—	—	78	10	3	8	12
3200	2	$Л_{25}$	—	—	93	10	5	—	10
3198	2	$Л_{25}$	—	—	92	10	4	—	6
3197	2	$Л_{25}$	—	—	120	10	2	—	3,5
1392	8	—	Дзв.	—	70	10	3	7	9
1389	8	—	Дзв.	—	82	10	—	5,5	8
3200	2	—	$Т_{300}$	—	94	10	—	3	8,5
0798	2	—	$Л_{40}$	—	97	10	—	2,5	7
1392	8	—	—	Б. св.	71	10	—	—	3,5
1389	8	—	—	Б. св.	84	10	—	—	7
3200	2	—	—	$Л_{40}$	100	10	—	—	3,5
3198	2	—	—	$Л_{40}$	95	10	—	—	2,5

реакції починають проявлятися тільки в певному порядку: перша, друга, третя і четверта. При цьому ланцюг реакцій спостерігається не тільки на ланцюговий подразник або на перший його компонент, але і в проміжках між його застосуваннями, тобто спостерігається синтез рухових реакцій. Показником синтезу свідчить також випередження рухових реакцій включенню окремих компонентів. Про те, що в процесі повторення рухових реакцій у певному порядку здійснювався їх синтез, свідчить факт з виключенням окремих компонентів ланцюгового подразника, а також перестановка їх місцями. В своїх спробах ми виключали середні компоненти складного подразника, замінювали їх паузою такої ж тривалості, яку вони діяли в ланцюгу. Ці спроби показали, що при неміцному синтезі рухових реакцій спостерігається відсутність реакції, відповідної умовному подразнику, який виключається. При міцно виробленому синтезі, незважаючи на те, що компонент ланцюгового подразника виключено, здійснюється звичайна ланцюгова реакція.

Перестановка місцями компонентів, наприклад, застосування подразників ланцюга в зворотному напрямку показало також, що залежно від ступеня тренування ланцюгового рефлексу, міцності синтезу, ефект може бути неоднаковий. Так, у курки № 3198 після 103 сполучень ланцюгового подразника з безумовним подразником застосування подразників у зворотному напрямку викликало реакції, відповідні цим умовним

подразникам. При більш міцному рефлексі (120—150 сполучень), незважаючи на зміну порядку слідування подразників, здійснювався звичайний ланцюг реакцій.

У курчат раннього віку, у яких був нестійкий синтез, перестановка компонентів, як правило, викликала незавершену першу і третю реакції, тобто найбільш міцні реакції. Якщо продовжувати застосовувати умовні подразники в звичайному стереотипі, незважаючи на те, що вже спостерігається синтез рухових реакцій, то з часом спостерігається випередження рухових реакцій включенню відповідних умовних подразників, їх автоматизація. При цьому реакції здійснюються з мінімальним латентним періодом. Потім настає незавершення реакцій спочатку на перший, а потім і на інші компоненти. Послідуюче тренування ланцюгового рефлексу приводило до зникнення спочатку першої, а потім і всіх реакцій, крім останньої, за якою слідувало безумовне підкріплення. Така картина спостерігається у курей після 120—200 сполучень ланцюгового подразника з безумовним підкріпленням, причому, чим більше вік тварини, тим раніше починали зникати згадані умовні реакції.

Обговорення результатів досліджень

Наші експериментальні дані з виробленням ланцюгових умовних рефлексів у курей різного віку свідчать про те, що з віком у птахів швидкість вироблення рефлексів збільшується. Це обумовлено, з нашого погляду, тим, що в ранньому віці повільно виробляються тимчасові зв'язки окремих умовних подразників з відповідними харчодобувними реакціями. В цьому віці превалює генералізований процес збудження, і тому важко виробляються окремі локальні харчодобувні реакції, і тим більше ланцюг реакцій. З місячного віку у курей в зв'язку з посиленням гальмівного процесу нервові процеси стають більш концентрованими, врівноваженими, тому спостерігається інтенсивне закріплення тимчасових зв'язків, швидше виробляються не тільки поодинокі умовні рефлекси, але і більш складні ланцюгові рефлекси. Як показали наші досліди, у деяких курчат з півторамісячного до двомісячного віку спостерігається вже синтез умовних подразників і рухових реакцій у ланцюговий рефлекс, але в основному він мав місце після 2—2,5 місячного віку. Швидкість вироблення ланцюгового рефлексу у курей цього віку наближається до швидкості вироблення його у дорослих птахів.

Незважаючи на різницю в швидкості вироблення ланцюгових рефлексів у курей різного віку, закономірності їх вироблення у всіх курей були схожі: після деякого тренування ланцюга реакцій (залежно від віку курей) починає з'являтись ланцюговий рефлекс, але тільки при застосуванні всіх компонентів ланцюгового подразника. Відсутність будь-якого подразника в ланцюгу приводить до зникнення відповідної реакції. Таким чином, досліди показали, що на першому етапі тренування важливе значення в здійсненні ланцюгової реакції мали безпосередні зв'язки кожного компонента ланцюгового подразника з реакціями, які вироблялись. В міру закріплення стереотипних реакцій провідного значення набували не згадані зв'язки, а послідовні зв'язки між першим сигналом і окремими руховими реакціями. Тому досить було включити перший, пусковий умовний сигнал, щоб виявився весь ланцюг реакцій. Інколи таким сигналом був вигляд експериментальної камери, наявність у ній маніпуляторів, про що свідчить прояв реакцій у проміжках між застосуванням подразників.

Систематичне тренування умовних реакцій приводить до вироблення досить міцного їх синтезу у курей, про що свідчить прояв ланцюго-

вої автоматичної рухової реакції при включенні не тільки першого, але будь-якого компонента ланцюга, або при перестановці їх місцями.

Згідно літературним даним, здатність до аналізу і синтезу як подразників, так і рухових реакцій у тварин різна: чим вище в філогенетичному ряду стоїть тварина, тим краще виражені її аналітико-синтетичні здатності [1]. Так у нижчих хребетних не спостерігається справжнього синтезу умовних подразників і рухових реакцій, а лише механічний. Ми одержали дані, які свідчать про те, що у курей виробляється справжній синтез як умовних подразників, так і рухових реакцій. Наші дані узгоджуються з даними Овчинникової [3], яка теж спостерігала справжній синтез рухових реакцій у курей. Механізм синтезування реакцій у курей аналогічний механізму синтезування рухових реакцій у ссавців [2, 4]. Як свідчать наші експериментальні дані, механізм синтезування рухових реакцій у молодих курчат і старших однаковий, але швидкість синтезування їх була неоднаковою у курей різного віку; чим більше вік тварин, тим швидше здійснюється синтез рухових реакцій, частіше спостерігається їх автоматизація. Так у місячному віці ми тільки іноді спостерігали автоматизацію реакцій, у більшості курчат ланцюгові реакції були неміцні і частіше проявлялись не ланцюгові, а поодинокі реакції. Залежно від віку птахів міцність виробленого синтезу, тривалість збереження ланцюгових рефлексів були також неоднаковими: у курчат молодшого віку (до 1,5 місяців) після двотижневої перерви в застосуванні рефлексів мало місце порушення синтезу, і відновлення ланцюгових рефлексів наставало після трьох-чотирьох днів тренування. У старших курчат більш тривала перерва (до місяця) не викликала значних порушень у виробленому синтезі, спостерігалось лише ослаблення тимчасових зв'язків. Отже, ці дані підтвердили одержані нами раніше факти про те, що з віком курей збільшується здатність до збереження тимчасових зв'язків [5].

Тенденція до незавершення рухових реакцій, а при певних умовах зникнення всіх реакцій ланцюга крім останньої, яку ми спостерігали у піддослідних курей, може розглядатися як пристосування тварини до одержання харчу при найменшій витраті енергії. Незавершена форма рефлексу пов'язана з явищем спеціалізації рухового рефлексу і здійснюється вона за законом концентрації процесу збудження і гальмування в руховому аналізаторі. Можливо, при цьому виробляється запізнювальне гальмування, як гадають деякі дослідники [4].

Таким чином, наші досліди показали, що в процесі індивідуального розвитку курей здійснюється поступове формування механізмів синтетичної діяльності, яке закінчується у них приблизно в двомісячному віці. Хоча механізм синтезування харчодобувних рефлексів у курчат аналогічний механізму синтезування рухових рефлексів у дорослих курей, однак порівняно з дорослими тваринами у них є свої особливості синтезування, які обумовлені значною генералізацією процесу збудження, більш слабким розвитком гальмівного процесу, меншою врівноваженістю нервових процесів, а також більш низькою працездатністю їх нервових клітин.

Висновки

1. Швидкість вироблення ланцюгових харчодобувних рефлексів у курей залежить від їх віку: чим молодші кури, тим важче виробляються ці рефлекси.

2. При виробленні ланцюгових рефлексів вже з 1,5 місячного віку курей можна спостерігати синтез рухових реакцій, але в основному він відзначається з двомісячного віку.

3. У всіх курей, незалежно від віку, механізм синтезування рухових реакцій аналогічний. Спочатку тренування рефлексів важливе значення в здійсненні ланцюгового рефлексу мають безпосередні зв'язки кожного компонента з вироблюваною руховою реакцією, а потім послідовні зв'язки між першим умовним компонентом і ланцюгом вироблених реакцій.

4. Систематичне тривале тренування ланцюгових умовних рефлексів приводить до незавершення окремих реакцій, а потім і до зникнення всіх крім останньої реакції.

5. Швидкість синтезування реакцій, тривалість збереження ланцюгового рефлексу тим вища, чим дорослі кури, що обумовлено значною концентрацією у них процесу збудження, а також посиленням гальмівного процесу і збільшенням врівноваженості нервових процесів.

Література

1. Бару В. В., Малиновский О. В., Овчинникова Н. П., Праздникова Н. В., Черномордиков В. В.— В кн.: Труды ин-та физиол. им. И. П. Павлова, Л., 1959, 8, 107.
2. Воронин Л. Г.— Лекции по сравнительной физиологии, М., 1965.
3. Овчинникова Н. П.— Вестник Ленинградского университета, Л., 1960, 15, 3, 96.
4. Руденко Л. П.— Журн. высш. нервн. деят., 1973, 23, 2, 297.
5. Харченко П. Д., Поливанная М. Ф.— Журн. высш. нервн. деят., 1972, 22, 6, 1149.

Надійшла до редакції
30.X 1974 р.

CHAIN FOOD-PROCURING CONDITIONED REFLEXES IN CHICKENS OF DIFFERENT AGE

M. F. Polivannaya

Institute of Physiology of the T. G. Shevchenko State University, Kiev

Summary

Dynamics of elaborating complex (chain) food-procuring reflexes was studied in chickens at the age from one to four months and from four to twelve months. It is established that the younger the chickens, the more difficult to elaborate the mentioned reflexes. When elaborating this reflex from separate motor reactions their synthesis was observed. This synthesis may be observed in 1.5 month chickens but mainly it is developed by the age of 2 months. Independently from the chickens age the mechanism of motor reactions synthesis is analogous: first there arise direct connections between each component of the chain stimuli and the elaborated motor reaction and then subsequent connections between the first component of the chain and the whole chain of the elaborated reactions. The rate of the reflex synthesis, duration of synthesis are the higher, the older chickens. That is determined by a significant concentration in them of the stimulation process, intensification of inhibitory process and increase in balance of the nervous processes.