

УДК 612.825.251

А. Є. Корольова

ВПЛИВ ВИДАЛЕННЯ ЛОБНИХ ВІДДІЛІВ МОЗКУ НА ВИРОБЛЕННЯ І ПЕРЕБІГ СКЛАДНОГО МОТОРНОГО НАВИКУ У СОБАК

Значення лобних відділів мозку для здійснення складних форм рухової поведінки у тварин було предметом досліджень багатьох авторів [3, 6, 9, 11, 13—18]. Показано, що основним розладом, який виникає при зруйнуванні передніх відділів мозку, є нецілеспрямована поведінка.

Павлов [9] вважав, що лобні долі є частиною коркового відділу рухового аналізатора, і їх зруйнування веде до порушення «синтезу направленого на відому мету руху».

На думку Анохіна [3] і Шуміліної [13], в основі нецілеспрямованої поведінки лобектомованих тварин лежить розлад аферентного синтезу.

Висловлюється думка про те, що зруйнування лобних відділів мозку веде до порушення енергетичного аспекту умовнорефлекторної діяльності і внаслідок цього — до порушення системності нервових процесів [11, 14, 15].

Раніше нами показано [8], що як повне видалення прореальної звивини, так і, особливо, одночасне видалення прореальної і передньої сигмовидної звивини утруднює вироблення простого моторного навичу у собак.

Ми вивчали вплив видалення лобних відділів мозку на вироблення і перебіг складного моторного навичу.

Методика досліджень

У піддослідних тварин в асептичних умовах під нембуталовим або тіопенталовим наркозом шляхом відсмоктування частково або повністю видаляли прореальну звивину (поля F_1 , F_2 , F_3 , F_4), у деяких тварин уражували також передню сигмовидну звивину (поле PrC_1).

У двох собак після операції та у трьох — до операції за методикою Протопопова [7, 10] виробляли складний моторний навич, навчання якому розподілили на вісім етапів (див. рисунок). I етап — вироблення простого моторного навичу натискувати на важіль дверця клітки № 1; собака має увійти в клітку, спонукуваний харчовим стимулом, навчившись відкривати дверця, зачинені на засувку що має форму двоплечого важеля. II етап — вироблення навичу тягти за мотузку на підлозі. Взятий на цеп собака має навчитися, потягнувши за вільний кінець мотузки, дістати їжу, прив'язану до другого її кінця. III етап — вироблений раніше навич натискувати на важіль тварина має перенести на важіль клітки № 2; піднімаючи важіль у цій клітці від досліду до досліду, собаку навчають натискувати на нього на рівні, на якому можна його дістати, підвівшись на задні лапи. IV етап — собака має увійти в клітку № 2, смикаючи за зв'язану з правого плеча важеля мотузку; важіль піднято на такий рівень, що собака не може натиснути на нього безпосередньо. V етап — собака має увійти в клітку, смикаючи за мотузку, яка від нього відставлена. Спочатку мотузка звисає близько від клітки, але згодом її поступово відставляють, в міру того, як собака навчається смикати за неї на кожному новому місці; отже, мотузку поступово наближають до клітки № 1. VI етап — зв'язана мотузка розташована в клітці № 1; собака має смикнути її та попрямувати до клітки № 2, де знаходиться принада. VII етап — дверця клітки № 1 зачинені на за-

РЕГІЯ

актор), П. В. Бірюко-
пенко, М. В. Ільчевич,
ко, П. Г. Костюк,
ков, М. М. Сиротинін,
юкіна (відповідальний

Тікітін
Склярів
Спасокукоцький
Райтельберг
Рельдман

ул. Богомольця, 4,

Коректор В. С. Гладка

друку 23.XII 1975 р. Формат 70×108/16.
д. арк. 12,67. Тираж 840. Зам. 5-808.Київ, Репіна, 4.
Київського виробничого об'єднання «Полі-
Київ, Репіна, 4.

враль. (На українському мові). Научно-
виробничого Красного Знамени Інститута
друк 6 раз в год. Адрес редакції: 252024,
А. Богомольця. Киевская книжная типо-
графічного об'єднання «Полиграфкнига» Гос-
ул. Репіна, 4.

л», 1976

к?
Альбертом?

сувку; щоб увійти до неї і смикнути за мотузку, собака має відчинити дверцята, натиснувши лапою на важіль. VIII етап — на очах у собаки в другу клітку кидають м'ясо; після цього тварину відпускають за дзвоником; здійснивши обхідний шлях, натиснувши на важіль і смикнувши за зв'язану в клітці № 1 мотузку, собака прямує в другу клітку і дістає принаду.

Отже, складний моторний навик — це ланцюг простих навиків, вироблених в умовах стимульно-перешкодної ситуації і перенесених з однієї ситуації в іншу, схожу, але більш складну із застосуванням обхідного шляху і проміжних ланок [7].

Для прикладу наводимо дані, одержані у інтактного собаки Рекса. Жвавий активний собака віком близько п'яти років. Моторний навик натискувати на важіль було вироблено в другому і зміцнено в 13-му досліді. Навик тягнути за мотузку на підлозі (при довжині її 35 см) було вироблено в дев'ятому досліді. Починаючи з 11-го досліді, собака тягнув мотузку і з'їдав прив'язане до неї м'ясо при будь-якій довжині мотузки (70 см, 1 м, 1 м 40 см, 1 м 75 см, 2 м 10 см, 2 м 20 см). Перенесення навиків натискувати на важіль з дверцят клітки № 1 на дверцята клітки № 2 було здійснене в першому досліді, але до п'ятого досліді навик залишався нечітким (перед тим як натиснути на важіль, собака дряпав лапами дверцята клітки).

При підніманні засувки на більш високі рівні собака спочатку дряпав лапами дверцята, а потім натискував на важіль. Коли важіль було піднято на недосяжний рівень, до нього прив'язали мотузку. Дряпаючи лапами стінку клітки або дверцята, тварина чіпляла мотузку і дверцята відчинялись. Вперше собака одразу потягнув за мотузку в 25-му досліді. Чіткий навик без неадекватних дій було вироблено в 53 досліді.

Навик смикати за мотузку, прив'язану до троса біля клітки (перше положення), вперше з'явився в 11 досліді. Протягом перших десяти дослідів собака дряпав лапами стінку і дверцята клітки або жував мотузку з прив'язаним до її кінця м'ясом. Чіткий навик було вироблено в 25 досліді. Проте при віддаленні мотузки від клітки № 2 (II—IX положення на тросі) у собаки знову з'явилися неадекватні дії: він прямував до клітки № 2, дряпав її стінку або дверцята лапами і тільки після цього смикав за мотузку. Кількість неадекватних дій поступово зменшувалась і, починаючи з 20 досліді, навик смикати за мотузку став чітким.

За зв'язану в клітці № 1 мотузку собака вперше смикав самостійно в 23-му досліді. До цього тварину доводилось гукати в клітку № 1, показувати мотузку з прив'язаним м'ясом, а після того, як вона смикала за мотузку, кликати в клітку № 2. В наступних дослідіх собака прямував до клітки № 2, дряпав її дверцята лапами, а потім прямував до клітки № 1 і здійснював навик. В деяких дослідіх, увійшовши до клітки № 1, тварина виходила з клітки, не смикаючи за мотузку, і прямувала до клітки № 2. Чіткий навик з вірною послідовністю всіх його ланок було вироблено в 51 досліді.

При дверцятах клітки № 1, зачинених на важіль, у перших п'яти дослідіх собака натискував на важіль і прямував до клітки № 2, але згодом повертався до клітки № 1 і виконував всю ланку рухових реакцій. В 6—17 дослідіх собака тільки повертався в бік клітки № 2. Починаючи з 18-го досліді, тварина, натиснувши на важіль, одразу входила в клітку № 1. У деяких дослідіх, увійшовши в клітку № 1, собака виходив з неї, не смикаючи за мотузку і розглядав дверцята клітки № 2, але потім повертався і виконував весь навик. В інших дослідіх, увійшовши в клітку № 1, він слабо смикав за мотузку. Вийшовши з клітки, тварина розглядала дверцята клітки № 2, потім поверталась і смикала сильніше.

Складний навик з обхідним шляхом вперше з'явився в четвертому досліді. У перших трьох дослідіх собака прямував спочатку до клітки № 2, але не дійшовши до неї, повертався до клітки № 1.

Міцний навик був вироблений в 11-му досліді. Аналогічні дані були одержані у собаки Мулата (табл. 1).

Результати досліджень

Вплив видалення лобних відділів мозку на вироблення складного моторного навик.

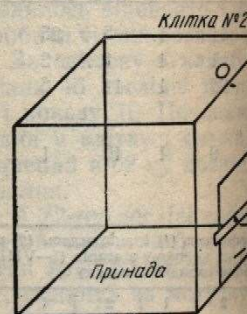
Собака Пірат. Жвавий активний собака віком близько двох років. Повністю видалені поля F_1 , F_2 , F_3 і F_4 та передня третина передньої сигмовидної звивини.

Дослідження розпочато на восьмий день після операції. Протягом перших двох тижнів у тварини відзначалась підвищена рухова активність, маяжкоподібні рухи і наслідувальні реакції. Через два тижні після операції ці порушення минули.

Моторний навик натискувати на важіль був вироблений у 20-му, зміцнився в 23-му досліді. Протягом перших 19 дослідів тварина перед

тим, як зробити адекватну ласу на задні лапи, упираючись передню стінку або дверцята.

Перенесення навик у клітку № 2, було здійснене



ших десяти дослідів тварина лапою дверцята або вироблено в 11-му досліді.

Вироблення навик смикати за мотузку, прив'язану до важеля або троса біля клітки (перше положення) було вироблено в 11-му досліді.

Проте навик смикати за мотузку, прив'язану до троса біля клітки (друге положення), було вироблено тільки в 52-му досліді. В 51 досліді собака прямував до клітки № 2, натиснувши на важіль, і показував мотузку, коли її показували.

При дверцятах клітки № 1, зачинених на важіль, в 18 дослідіх собака натискувала на важіль і входила у ній м'ясо, а потім прямувала до клітки № 2, де здійснювала ланку смикання за мотузку. В деяких дослідіх після кількох спроб смикання за мотузку, собака виходила з клітки № 1 і смикала за мотузку.

Вперше вірно виконала ланку натискання на важіль в 19-му досліді, а міцний навик — в 23-му досліді. Проте навик смикати за мотузку, прив'язану до троса біля клітки (друге положення), було вироблено тільки в 52-му досліді. В 51 досліді собака прямував до клітки № 2, натиснувши на важіль, і показував мотузку, коли її показували.

У деяких дослідіх після кількох спроб смикання за мотузку, собака виходила з клітки № 1 і смикала за мотузку. Вперше вірно виконала ланку натискання на важіль в 19-му досліді, а міцний навик — в 23-му досліді. Проте навик смикати за мотузку, прив'язану до троса біля клітки (друге положення), було вироблено тільки в 52-му досліді. В 51 досліді собака прямував до клітки № 2, натиснувши на важіль, і показував мотузку, коли її показували.

бака має відчинити дверцята, натис-
баки в другу клітку кидають м'ясо;
існивши обхідний шлях, натиснувши
гузку, собака прямує в другу клітку

простих навиків, вироблених в умо-
з однієї ситуації в іншу, схожу, але
проміжних ланок [7].

кного собаки Рекса. Жвавий актив-
навик натискувати на важіль було
навик тягнути за мотузку на підлозі
досліді. Починаючи з 11-го досліді,
м'ясо при будь-якій довжині мотузки
м). Перенесення навик натискувати
тки № 2 було здійснене в першому
чітким (перед тим як натиснути на

собака спочатку дряпав лапами двер-
було піднято на недосяжний рівень,
тінку клітки або дверцята, тварина
оба одразу потягнув за мотузку в
було вироблено в 53 досліді.

оса біля клітки (перше положення),
сяти дослідів собака дряпав лапами
в'язаним до її кінця м'ясом. Чіткий
аленні мотузки від клітки № 2 (II—
неадекватні дії: він прямував до
і тільки після цього смикав за мо-
тувалась і, починаючи з 20 досліді,

е смикав самостійно в 23-му досліді.
і, показувати мотузку з прив'язаним
кликати в клітку № 2. В наступних
дверцята лапами, а потім прямував
ах, увійшовши до клітки № 1, твари-
ямувала до клітки № 2. Чіткий навик
чено в 51 досліді.

іль, у перших п'яти дослідіх собака
де згодом повертався до клітки № 1
дослідіх собака тільки повертався в
ина, натиснувши на важіль, одразу
вши в клітку № 1, собака виходив з
клітки № 2, але потім повертався і
ши в клітку № 1, він слабо смикав
на дверцята клітки № 2, потім повер-

з'явився в четвертому досліді. У пер-
клітки № 2, але не дійшовши до неї,

ді. Аналогічні дані були одержані у

джені

озку на вироблення складного

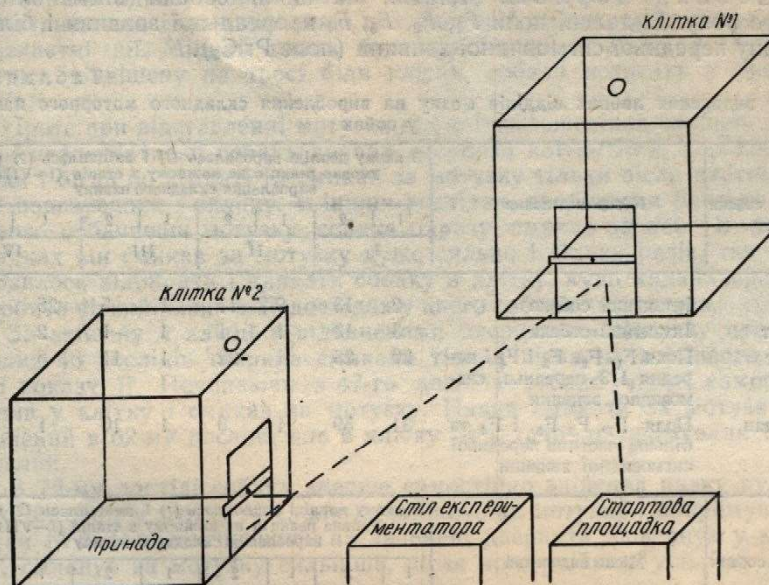
ий собака віком близько двох
і F_4 та передня третина перед-

день після операції. Протягом
лась підвищена рухова актив-
льні реакції. Через два тижні

жіль був вироблений у 20-му,
ших 19 дослідіх тварина перед

тим, як зробити адекватну дію, виконувала ряд неадекватних: підводи-
лась на задні лапи, упираючись передніми в стінку клітки, дряпала ла-
пою передню стінку або дверцята тощо.

Перенесення навик у нову ситуацію, коли принада знаходилась
у клітці № 2, було здійснене в першому ж досліді, проте протягом пер-



Методика утворення складного навик (за В. П. Протопоповим).

ших десяти дослідіх тварина, перед тим, як натиснути на важіль, дря-
пала лапою дверцята або бокову стінку клітки. Чіткий навик було
вироблено в 11-му досліді.

Вироблення навику смикати за мотузку, яка лежить на підлозі, при-
в'язану до важеля або троса, не відрізнялось від спостережуваного у
інтактних тварин (табл. 1).

Проте навик смикати за мотузку, звішену в першій клітці, був ви-
роблений тільки в 52-му досліді, а зміцнився в 72-му. Протягом перших
51 дослідіх собака прямував до клітки № 1 тільки на оклик і смикав за
мотузку, коли її показували.

При дверцятах клітки № 1, зачинених на важіль, протягом перших
18 дослідіх собака натискував на важіль, входив у клітку № 1, шукав
у ній м'ясо, а потім прямував до клітки № 2 і дряпав її дверцята. В де-
яких дослідіх після кількох таких проб тварина поверталась до клітки
№ 1 і смикала за мотузку.

Вперше вірне виконання всієї ланки рухових реакцій відзначено в
19-му досліді, а міцний навик був вироблений в 45-му. До закріплення
навику вірне його виконання чергувалось зі здійсненням тільки першої
ланки (натискання на важіль дверцяти клітки № 1) з побіжкою до кліт-
ки № 2, після чого собака повертався і здійснював весь навик.

У деяких дослідіх тварина слабо смикала за мотузку, і дверцята
другої клітки не відчинялись. Після кількох спроб собака, смикнувши
за мотузку, став виходити з клітки № 1 і роздивлятися дверцята клітки
№ 2. Якщо дверцята були зачинені, тварина поверталась до клітки № 1

і смикала за мотузку сильніше. Іноді подібна «перевірка результату дії» повторювалась кілька разів.

Користування обхідним шляхом було вироблено міцно в 13-му досліді. До цього вірні побіжки до клітки № 1 чергувались з побіжками до клітки № 2, куди на очах у собаки кидали м'ясо.

Собака Чорниш. Жвавий активний собака віком близько одного року. Видалені поля F_1 , F_2 , F_3 , F_4 прореальної звивини і більшу частину передньої сигмовидної звивини (поле $Pg C_2$).

Таблиця 1

Вплив видалення лобних відділів мозку на вироблення складного моторного навичу у собак

Кличка собаки	Місце видалення	В якому досліді виробилась (1) і зміцнилась (2) рухова умовна реакція на кожному з етапів (I–VIII) вироблення складного навичу							
		1	2	1	2	1	2	1	2
		I		II		III		IV	
Рекс	Інтактний собака	2	13	9	11	1	5	25	53
Муллат	Інтактний собака	3	13	1	1	1	1	2	13
Пірат	Поля F_1 , F_2 , F_3 і F_4 і передня 1/3 передньої сигмовидної звивини	20	23	1	22	1	11	6	22
Чорниш	Поля F_1 , F_2 , F_3 , і F_4 та більша частина передньої сигмовидної звивини	31	59	1	9	1	10	1	39

Кличка собаки	Місце видалення	В якому досліді виробилась (1) і зміцнилась (2) рухова умовна реакція на кожному з етапів (I–VIII) вироблення складного навичу							
		1	2	1	2	1	2	1	2
		V		VI		VII		VIII	
Рекс	Інтактний собака	11	25	23	51	6	18	4	11
Муллат	Інтактний собака	2	32	16	41	13	20	1	12
Пірат	Поля F_1 , F_2 , F_3 і F_4 і передня 1/3 передньої сигмовидної звивини	1	15	52	72	19	45	1	13
Чорниш	Поля F_1 , F_2 , F_3 , і F_4 та більша частина передньої сигмовидної звивини	2	в 37 не зміцнилась	47	в 72 не зміцнилась	2	в 80 не зміцнилась	4	в 24 не зміцнилась

Дослідження було розпочате на 11-й день після операції. Як і у Пірата, у Чорниша відзначалась підвищена рухова активність, стереотипні маятникоподібні рухи і різко виражена наслідувальна реакція. Вони тривали близько трьох тижнів, а потім поступово згладились, рухова ж активність залишалась підвищеною і проявлялась у стереотипному ходінні по кімнаті з обнюхуванням підлоги і стінок.

Тварина не завжди реагувала на сторонні подразники, на кличку, і привчити її ходити на оклик на місце не вдалося.

Моторний навик натискувати на важіль був вироблений тільки в 31-му досліді, зміцнився в 59-му. Протягом тривалого часу собака виконував велику кількість неадекватних дій, спрямованих на різні частини клітки.

Вироблення моторного навичу смикати за мотузку на підлозі не відрізнялось від спостережуваного у інтактних тварин. Перенесення навичу натискувати на важіль з дверця клітки № 1 на дверця клітки

№ 2 було здійснене одразу виконання передували тривалим сигналом «дзвоник», тварина нюхувала стінку, натискувала на важіль, навик був вироблений в 46-му досліді.

Тварина одразу потягнула за мотузку в наступних дослідах виконання навичу неадекватні дії. Міцний навик смикати за мотузку, підвищений на тривалість в 62-му досліді.

Проте при відставленні тварини стала неадекватною: собака бігла по кімнаті, не реагувала на оклик, не виконувала команд, що вказували на виконання навичу. Випадках він смикав за мотузку, доводилось відбирати і класти її в клітку. Виробити чіткий навик в 31-му досліді.

За звичину в клітці № 2 перших 46 дослідів тварина не виконувала навичу, показу її. Починаючи з 47-го досліді, тварина входила у клітку і смикала за мотузку, зміцнений в 62-му досліді на оклик.

В 72-му досліді собака виконувала реакції: побіг у клітку № 2. Наштовхнувшись на стіну клітки № 2, смикнув за мотузку з їв принаду.

При дверцятах клітки тварина снів всю низку рухових реакцій: побіг у клітку № 2, наштовхнувшись на стіну, тварина виходила з клітки (побіг і відходив до вікна), тварина ланки з неадекватними діями: тварина пав її дверцята і відходив до вікна, тварина тискував на важіль і знову входив у клітку № 1, сильно смикав за мотузку (побіг у клітку № 2). Вироблення навичу смикати за мотузку в 80 дослідіх на оклик.

Вплив видалення різьмозв'язки на вироблення складного навичу

Собака Рябчик. Вік близько 1 року. Видалена більша частина передньої сигмовидної звивини і частина передньої сигмовидної звивини. Приведений в клітку з їв принаду. Поведінка звичайна.

Як видно з табл. 2, вироблення складного навичу чергувалось з неадекватними побіжками до клітки № 1.

На шостий день після операції тварина ввійшла до клітки № 2 і стала дримати, тварина щілину тощо.

В наступних дослідах виконання навичу спостережувалось

дібна «перевірка результату

вироблено міцно в 13-му до-
д і чергувались з побіжками
и м'ясо.

вний собака віком близько
прореальної звинини і більшу
ле $Pg C_2$).

Таблиця 1
вироблення складного моторного навичу

ді виробилась (1) і зміцнилась (2) рухова
реакція на кожному з етапів (I—VIII)
вироблення складного навичу

1	2	1	2	1	2
II		III		IV	
9	11	1	5	25	53
1	1	1	1	2	13
1	22	1	11	6	22
1	9	1	10	1	39

ді виробилась (1) і зміцнилась (2) рухова
реакція на кожному з етапів (I—VIII)
вироблення складного навичу

1	2	1	2	1	2
VI		VII		VIII	
23	51	6	18	4	11
16	41	13	20	1	12
52	72	19	45	1	13

47 в 72 не 2 в 80 не 4 в 24 не
зміц- зміц- зміц-
нилась нилась нилась

день після операції. Як і у Пі-
рухова активність, стереотип-
наслідувальна реакція. Вони
ступово згладились, рухова ж
являлась у стереотипному хо-
стінок.

оронні подразники, на кличку,
далося.

кіль був вироблений тільки в
ом тривалого часу собака ви-
й, спрямованих на різні части-

ати за мотузку на підлозі не
ктих тварин. Перенесення на-
літки № 1 на дверцята клітки

№ 2 було здійснене одразу, але протягом перших дев'яти дослідів його виконанню передували грубо неадекватні дії: будучи випущеною за сигналом «дзвоник», тварина ходила по кімнаті або навколо клітки, обнюхувала стінку, натискувала на важіль задньої дверки тощо. Міцний навик був вироблений в десятому досліді.

Тварина одразу потягнула за мотузку, прив'язану до важеля, але в наступних дослідів виконанню цих операцій також часто передували неадекватні дії. Міцний навик був вироблений у 39-му досліді. За мотузку, підвішену на тросі біля клітки, собака потягнув у другому досліді.

Проте при відставленні мотузки від клітки поведінка тварини знову стала неадекватною: собака дряпав дверцята клітки № 2, відходив від клітки і бігав по кімнаті та смикав за мотузку тільки після настійливо-го її показування і оклику. В інших дослідів, пробігаючи близько і випадково побачивши мотузку, собака одразу смикав за неї. В деяких випадках він смикав за мотузку дуже сильно і кілька разів, так що її доводилось відбирати і кликати собаку в клітку, куди кидали принаду. Виробити чіткий навик в 37 дослідів у цього собаки не вдалося.

За зв'язу в клітці з відчиненими дверцятами мотузку протягом перших 46 дослідів тварина смирала тільки після настійливого оклику і показу її. Починаючи з 47-го дослідів собака часто самостійно входив у клітку і смикав за мотузку. Навик смикати за мотузку був зміцнений в 62-му досліді, але в клітку № 2 тварина прямувала тільки на оклик.

В 72-му досліді собака вперше самостійно здійснив низку рухових реакцій: побіг у клітку № 1, злегка смикнув за мотузку і попрямував до клітки № 2. Наштовхнувшись на зачинені дверцята, повернувся у клітку № 1, смикнув за мотузку сильніше, після чого увійшов у клітку № 2 і з'їв принаду.

При дверцятах клітки № 1, зачинених на важіль, собака вірно здійснив всю низку рухових реакцій у другому досліді. Проте згодом його поведінка стала знову не цілеспрямованою. Він то виконував лише окремі фрагменти навичу (наприклад, входив у клітку, смикав за мотузку і відходив до вікна), то, виконуючи весь навик, чергував окремі його ланки з неадекватними діями (наприклад, прямував до клітки № 2, дряпав її дверцята і відходив до вікна, потім повертався до клітки № 1, натискував на важіль і знову прямував до клітки № 2, потім вертався у клітку № 1, сильно смикав за мотузку, а коли мотузку забирали, прямував у клітку № 2). Виробити міцний навик з послідовним виконанням усіх ланок в 80 дослідів не вдалося.

Вплив видалення різних ділянок лобних долей на перебіг раніше виробленого складного навичу.

Собака Рябчик. Різно збудливий собака віком близько п'яти років. Видалена більша частина поля F_2 (крім нижньої частини) зліва і справа. Приведений в лабораторію на шостий день після операції. Поведінка звичайна.

Як видно з табл. 2, перед операцією вірно відтворення низки складного навичу чергувалось з нечітким його виконанням, що полягало в неадекватних побіжках до клітки № 2 після відтворення окремих ланок.

На шостий день після операції, натиснувши на важіль клітки № 1 і відчинивши дверцята, тварина, не смикаючи за мотузку, попрямувала до клітки № 2 і стала дряпати її дверцята лапою, протискувати ніс у щілину тощо.

В наступних дослідів на 6, 11 і 13-й день після операції чітке виконання навичу спостерігалось тільки в двох із 15 випадків. При

Таблиця 2
Вплив видалення різних ділянок лобних долей на перебіг раніше виробленого моторного навичу

Кличка собаки	Місце видалення	Середній час в сек (А) і характер рухової реакції (Б)									
		До операції протягом 5 дослідних днів					Після операції				
		А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Рябчик	Більша частина по- ля F ₂	7,38	н	7,6	+	7,58	н	6,68	+	6,96	н
			н		н		н		н		н
			+		+		+		+		+
			+		+		+		+		+
			н		+		н		н		н
Рекс	Поля F ₁ і F ₃ част- ково F ₃ і F ₄	8,84	н	8,98	н _{пс}	7,66	н	7,7	н	8,98	н
			н		+		н		+		н _{пс}
			н		+		н		+		+
			н		+		н		+		+
			н		+		н		+		+
Мулат	Поля F ₂ і F ₃ біль- ша частина F ₁ част- ково F ₄	11,14	н	8,4	н	7,77	н	6,8	н	7,62	н
			н		н		н		н		н
			+		+		+		+		+
			н		+		н		н		н
			н		+		н		н		н

Примітка: + — чітке виконання навичу в даному досліді; «н» — нечітке виконання навичу з побіжкою до клітки № 2 або виходом з клітки № 1 і поглядом на дверцята клітки № 2 після виконання однієї з ланок навичу; «н_{пс}» — нечітке виконання навичу з побіжкою до клітки № 2 і реакцією подолання, направленою на цю клітку; «н_{пс}» — нечітке виконання навичу з явищами персеверації. Арабськими цифрами позначено, які ланки навичу виконані. Римськими цифрами позначено, на який день після операції взятий собака.

нечіткому виконанні побіж-
стіше, в зв'язку з чим сер-

Починаючи з 18-го дня

Собака Рекс. Ж
років. Повністю видалені
F₃ і F₄ зліва і справа. Пр

операції. Поведінка звичай-
Як і у Рябчика, перед-
лось з нечітким, при якому

ня мотузки собака виходив
тим повертався і виконував

На п'ятий день після
лось в усіх дослідях. Воно

ми персеверації, які проя-
за мотузку, виходив з кліт

повторювалися багаторазо-
На 11-й день після опе-

не відрізнявся від доопера-
Собака Мулат. Ж

рьох років. Повністю вида-
Частково уражене поле F₁

на восьмий день після опе-
які йшлося раніше, перед-

валось з нечітким, при яко-
собака виходив з клітки M

На восьмий день після
жиль і слабо смикала за

ши всієї низки рухових ре-
виконував лише першу лан-

дзвоником, але згодом відх-
На 11, 15 і 17-й день ви-

дійного. Проте згодом дні,
данням, чергувались з дня

боти, або тільки бігла на д-
Обговорення

З наведених даних ви-
звивиною і, особливо, з од-

сигмовидною звивиною ви-
кувати на важіль в умо-

утруднене.
Водночас швидкість ут-

яка лежить на підлозі або
спостережуваної у інтактни-

Можна гадати, що ут-
важіль пов'язане переважи-

часових зв'язків, оскільки з-
ції подолання, при вироб-

зв'язок утворюється тільки
а між іншими частинами пе-

рюються гальмівні зв'язки [
При відставленні мотуз-

реальною і передньою сигм-

на тросі протягом тривалого часу здійснювався тільки при її показуванні або випадковому потраплянні в поле зору тварини. Очевидно, утруднення вироблення умовної реакції на місце розташування мотузки на тросі пов'язане з слабкістю зорового і кінестетичного слідового збудження, завдяки чому умовний подразник у вигляді клітки № 2 виявлявся більш сильним і тварина в більшості дослідів прямувала до цієї клітки.

При розташуванні мотузки в клітці № 1, коли зв'язана всередині клітки мотузка не видна зовні, утруднення вироблення навички смикати за мотузку спостерігалось і у собак з видаленою прореальною звивиною.

Отже, поряд з утрудненням, утворення гальмівних тимчасових зв'язків видалення прореальної звивини і, особливо, одночасне видалення прореальної та передньої сигмовидної звивини веде до порушення вироблення рухових умовних реакцій на слідові подразники.

Вироблення ланцюгової рухової реакції: побіжка до клітки № 1 — натиснути на важіль — увійти в клітку — смикнути за мотузку — побіжка до клітки № 2 також було порушене у обох тварин. Проте, якщо у собак з видаленою прореальною звивиною відзначалось тільки уповільнення вироблення зв'язків між окремими ланками низки з неадекватними побіжками до клітки № 2, то при одночасному видаленні прореальної і передньої сигмовидної звивини спостерігались грубі порушення поведінки: собака то виконував лише один з фрагментів навички і відходив у бік, то чергував виконання окремих ланок навички з неадекватними діями, то повторював ту саму ланку навички кілька разів.

У відповідності з літературними даними, фізіологічною основою складного навички є цілісна динамічна структура з певною функціональною архітектонікою [2, 4, 5, 12]. Для здійснення складного навички необхідний такий рівень збудливості структури, при якому сигналом початку кожної наступної ланки навички може служити закінчення попередньої.

Очевидно, як при видаленні прореальної звивини, так і, особливо, при одночасному видаленні прореальної і передньої сигмовидної звивини коркові механізми, що забезпечують енергетичний аспект умовно-рефлекторної діяльності, порушуються. Низька збудливість мозкових структур, відповідальних за вироблення і здійснення складного навички, веде до утруднення вироблення ланцюгової рухової реакції та її актуалізації.

Низький рівень збудливості в динамічній структурі навички веде також до порушення механізму домінування, за яким здійснюється будь-яка мозкова діяльність. Завдяки цьому тварина з одночасно видаленою прореальною і передньою сигмовидною звивиною легко відволікається сторонніми подразниками, і здійснення навички переривається.

На думку Шогама [12], додаткові побіжки до клітки, в якій розташована принада, які порушують процес реалізації складного навички у собак слабого типу нервової системи, служать для додаткової активації динамічної структури навички з допомогою коркової стимуляції реакції подолання.

Такі побіжки протягом тривалого часу спостерігались при виробленні навички у собак з видаленою прореальною звивиною.

Більш часті побіжки до клітки № 2 спостерігались також при видаленні зовнішніх відділів прореальної звивини на 5—13 день після операції у собак з виробленим до операції навичком. Очевидно, ці порушення пов'язані з минулим ослабленням кліток рухового аналізатора в зв'язку з операційною травмою.

Стійкі порушення в певності відзначались у тварин прореальної звивини. Вони виходили, в результаті чого тварина задовільно, чергувала від роботи або виконувала.

У собак із зруйнованою п'ятим днем після операції полягали в багаторазовому жаючі на те, що тварина в клітці № 2, які не відбувся порушений кінестетичний дії, оскільки перевірка ротора не приводила до усунення.

Іншого характеру були реальні і передній сигмовидні, поки її не відбирали.

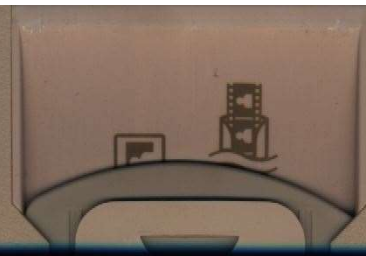
На думку Шогама [12] в тих випадках, коли «центральна» про адекватне його мації про руховий акт, передньою сигмовидною звивиною.

1. У собак з видаленою одночасно видаленою прореальною звивиною вироблення складного моторного навички ситуації утруднене.

2. Це утруднення пов'язане з порушенням рухової реакції та умовної звивини одночасному зруйнуванню прореальної звивини також з неможливістю утворення навички та з порушенням.

3. При зруйнуванні звивини короточасне порушення складного моторного навички полів виникає стійке порушення лярності.

1. Андрианов О. С., Мерицкая Е. П. — Журн. высш. нерв. деят., 1950, т. 3, 32—41.
2. Анохин П. К. — В сб.: Проблемы физиологии высшей нервной деятельности, 1950, т. 1, 210.
3. Анохин П. К. — В сб.: Проблемы физиологии высшей нервной деятельности, 1950, т. 1, 210.
4. Анохин П. К. — В сб.: Проблемы физиологии высшей нервной деятельности, 1950, т. 1, 210.
5. Аптер И. М. — Журн. высш. нерв. деят., 1950, т. 3, 32—41.
6. Бехтерев В. М. — Основы физиологии высшей нервной деятельности, 1950, т. 1, 210.
7. Бирюкович П. В. — В сб.: Проблемы физиологии высшей нервной деятельности, 1950, т. 1, 210.
8. Корольова А. Е. — Физiology высшей нервной деятельности, 1950, т. 1, 210.
9. Павлов И. П. — Полн. собр. соч., 1950, т. 1, 210.
10. Протопопов В. П. — В сб.: Проблемы физиологии высшей нервной деятельности, 1950, т. 1, 210.
11. Сыренский В. И. — Механизмы высшей нервной деятельности, 1950, т. 1, 210.
12. Шогама А. Н. — Матер. к исследованию, 1966, т. 1, 210.



снювався тільки при її показу-поле зору тварини. Очевидно, на місце розташування мотузкового і кінестетичного слідового азник у вигляді клітки № 2 виступі дослідів прямувала до цієї

клітки № 1, коли звідси всередині вироблення навички смикання з видаленою прореальною

на гальмівних тимчасових зв'язках, особливо, одночасне видалення звичини веде до порушення виділові подразники.

акції: побіжка до клітки № 1 — смикнути за мотузку — поєне у обох тварин. Проте, якщо виною відзначалось тільки упо-емними ланками низки з неадек-при одночасному видаленні про-ини спостерігались грубі пору-лише один з фрагментів навичку окремих ланок навичку з неадек-ланку навичку кілька разів.

даними, фізіологічною основою структура з певною функціональ-дійснення складного навичку не-ктури, при якому сигналом по-може служити закінчення попе-

альної звичини, так і, особливо, бі і передньої сигмовидної зви-ть енергетичний аспект умовно-

Низька збудливість мозкових і здійснення складного навичку, ової рухової реакції та її актуа-

мічній структурі навичку веде та-ння, за яким здійснюється будь-тварина з одночасно видаленою звичиною легко відволікається навичку переривається.

побіжки до клітки, в якій розта-с реалізації складного навичку у служать для додаткової актива-омогою коркової стимуляції ре-

часу спостерігались при вироб-реальною звичиною.

2 спостерігались також при ви-звичини на 5—13 день після опе-навиком. Очевидно, ці порушен-кліток рухового аналізатора в

Стійкі порушення в перебігу складного навичку з явищами періодичності відзначались у тварини з ураженням зовнішніх і внутрішніх полів прореальної звичини. Вони полягали в зниженні працездатності коркових клітин, в результаті чого дні, коли тварина справлялась із завданням задовільно, чергувались з днями, коли вона зовсім відмовлялась від роботи або виконувала лише першу ланку навичку.

У собаки із зруйнованими зовнішніми полями прореальної звичини на п'ятий день після операції відзначались явища персеверації. Вони полягали в багаторазовому слабкому посмикуванні за мотузку, незважаючи на те, що тварина виходила з клітки № 1 і дивилася на дверцята клітки № 2, які не відчинялись. Можна гадати, що у цього собаки був порушений кінестетичний компонент механізму оцінки результатів дії, оскільки перевірка результатів дії з допомогою зорового аналізатора не приводила до усунення помилки.

Іншого характеру була персеверація при одночасно видаленій прореальній і передній сигмовидній звичині: собака смикав за мотузку до-ти, поки її не відбирали.

На думку Шогама [12], такого роду персеверація спостерігається в тих випадках, коли «центр» відповідної ланки навичку не дістає інформацію про адекватне його завершення. Можна гадати, що аналіз інформації про руховий акт, що здійснюється, пов'язаний, переважно з передньою сигмовидною звичиною.

Висновки

1. У собак з видаленою прореальною звичиною і, особливо, з одночасно видаленою прореальною і передньою сигмовидною звичиною вироблення складного моторного навичку в умовах стимульно-перешкодної ситуації затруднене.

2. Це затруднення пов'язане з порушенням вироблення ланцюгової рухової реакції та умовної реакції на слідові подразники, а при одночасному зруйнуванні прореальної і передньої сигмовидної звичини — також з неможливістю утворення стійкої домінанти в динамічній структурі навичку та з порушенням механізму оцінки результатів дії.

3. При зруйнуванні зовнішніх полів прореальної звичини спостерігається короточасне порушення перебігу виробленого до операції складного моторного навичку. При зруйнуванні зовнішніх і внутрішніх полів виникає стійке порушення перебігу навичку з явищами циркулярності.

Література

1. Андрианов О. С., Меринов Т. А. — Атлас мозга собаки. М., 1959.
2. Анохин П. К. — Ученые записки Моск. Университета (Психология), 1947, т. 2, в. 3, 32—41.
3. Анохин П. К. — В сб.: Проблемы высшей нервной деятельности, М., 1949.
4. Анохин П. К. — В кн.: «О сущности жизни», М.—Л., Изд-во «Наука», 1964, 204—210.
5. Аптер И. М. — Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова, 1952, 1, 104—112.
6. Бехтерев В. М. — Основы учения о функциях мозга, М., 1906—1907, 6, 7.
7. Бирюкович П. В. — В сб.: Исслед. высш. нервн. деят. в естеств. exper., К., 1950.
8. Корольова А. Є. — Фізіол. журн. АН УРСР, 1974, т. XIX, № 4, с. 462.
9. Павлов И. П. — Полн. собр. трудов, М.—Л., 1949, III.
10. Протопопов В. П. — В сб.: Исслед. высш. нервн. деят. в естествен. exper., Киев, 1950.
11. Сыренский В. И. — Механизм саморегуляции голов. мозга, Л., 1970.
12. Шогама А. Н. — Матер. к изуч. физиол. механизмов конструктивных действий человека. Автореф. дисс., 1966, т. I.

