

А. М. Алексанян, Г. Г. Демирчоглян, М. А. Аллахвердян

Новые данные об условно рефлекторных изменениях в зрительном анализаторе человека

В настоящем сообщении излагаются первые результаты наших исследований, направленных на глубокое изучение механизмов условно рефлекторной регуляции одной из важных зрительных функций—светочувствительности глаза. Исходным положением при этом явилась интересная работа А. О. Долина [1], в которой впервые продемонстрирована возможность образования условно рефлекторной связи в зрительном анализаторе человека.

Присоединяя действие метронома, не влиявшего на установившуюся адаптационную кривую, к действию света, резко нарушавшего ту же кривую в сторону снижения чувствительности, А. О. Долин показал, что после ряда таких сочетаний удается получить яркий эффект понижения чувствительности при изолированном применении метронома. Принципиально важным в этих опытах явилось то, что неадекватный для зрительного анализатора звуковой сигнал, приобретающий сигнальное значение, вызывал идентичный световой эффект.

Придавая работе А. О. Долина важное значение, при разборе ее результатов на „среде“ от 13 ноября 1935 года И. П. Павлов говорил: „В данном случае... как быть с употреблением слова „условный рефлекс“?... свет производит химическую реакцию, разложение и т. д., а вместо света то же самое делает метроном. Так что, пожалуй, в данном случае можно это назвать „условным рефлексом“. Тут особенность в том, что у вас прямо видно, как внешняя энергия, в данном случае звуковая, превращается в раздражительный процесс звукового характера, получает свою окраску в виде звукового ощущения, одновременно сообщаясь световой клетке, являясь для нас в виде светового ощущения. Так что, по-моему, это все до последней степени отчетливо. Вы прямо видите, как световая энергия обуславливает химическую реакцию, а потом звуковая, отдаленная энергия, обуславливает ту же реакцию. По-моему тут все ясно“ [2].

Позже в этом направлении велись работы в лаборатории С. В. Кравкова [3, 4], где были установлены сходные факты.

Такого рода своеобразные условные сенсорные рефлексы наблюдались также К. Х. Кекчеевым [5].

В последнее время Л. М. Курилова и П. Г. Снякин [6] использовали в качестве показателя условно рефлекторной деятельности изменение величины пороговой площади раздражения сетчатки. Ими

установлено, что при многократном сочетании звукового или запахового раздражителя со светом, вызывающим повышение пороговой площади раздражения, вырабатывается условный рефлекс на этот раздражитель, причем условно рефлекторное значение могут приобрести также раздражители второй сигнальной системы. Разработанную методику авторы предлагают для изучения особенностей высшей нервной деятельности человека.

В лаборатории Б. Н. Теплова [7, 8] недавно были получены интересные данные, показывающие, что методика А. О. Долина (условный фотохимический рефлекс по терминологии авторов) может быть использована для изучения типологических различий высшей нервной деятельности человека, в частности для оценки силы возбuditельного процесса.

Итак, как в работе А. О. Долина, так и в серии последующих исследований выявлена возможность условно рефлекторных изменений основных зрительных функций (палочковой чувствительности, остроты зрения, критической частоты слития мельканий и пр.), факт, несомненно приобретающий важное значение в физиологии анализаторов.

Необходимо, однако, отметить, что до сих пор отсутствуют экспериментальные данные, которые касались бы анализа механизма вышеописанных явлений. При подобном анализе одно из важных мест должно занять определение участия периферического и коркового отделов анализатора в развитии тех или других рефлекторных изменений.

В целях разработки данной проблемы нами ведутся исследования по двум направлениям: с одной стороны, по линии дальнейшего уточнения характера изменения зрительных функций при развитии процессов условного, коркового возбуждения и торможения, с другой—по линии изучения механизма наблюдаемых сдвигов. В настоящем сообщении приводятся результаты исследований, проводимых в первом из указанных направлений.

Методика опытов

Определение световой чувствительности глаза производилось на адаптометре системы Дашевского, бинокулярно. После предварительной 5-минутной световой адаптации, определялась чувствительность периферической зоны сетчатки в течение 40—50 минут опыта. Происходившее увеличение световой чувствительности характеризовалось кривой, первая часть которой отражала быстрое повышение палочковой чувствительности, вторая же отражала более или менее установившийся, стабильный уровень чувствительности (начиная с 25—35-й минуты пребывания в темноте).

Известно, что если в течение темновой адаптации подействовать на глаз ярким светом, то происходит резкое снижение чувствительности зрительного прибора, выражающееся в изменении хода адаптационной кривой. Для вызова такой безусловно рефлекторной реакции

мы воспользовались кратковременным, 10-секундным засветом глаз, который приводил к падению уровня установившейся чувствительности на 80%. Восстановление упавшей чувствительности происходило в темноте в течение 3—5 минут. Иногда для точной характеристики хода восстановления чувствительности производилось более частое определение порога с интервалом в 1 минуту.

В качестве условного раздражителя применялся зуммер, в качестве дифференцировочного — звонок. Условный раздражитель в наших опытах предшествовал действию безусловного на 3 секунды при каждом сочетании. Таким образом, в общей сложности действие условного и безусловного раздражителей длилось 13 секунд. Сочетания производились на фоне установившегося уровня световой чувствительности с интервалами 4—5 минут. Определение порога начиналось сразу же после окончания действия безусловного и условного раздражителей и занимало 10—15 секунд. Опыты проводились в затемненной и заглушенной комнате, ежедневно в течение 6 месяцев на 5 испытуемых (здоровые женщины в возрасте 25—30 лет).

Результаты экспериментов

В первой серии опытов у всех испытуемых проводилось ежедневное снятие адаптационных кривых в течение 15—20 дней. Эти тренировочные опыты показали, что с течением времени у каждой из испытуемых вырабатывалась своеобразная картина адаптационной кривой, которая вместе с тем не оставалась всегда строго постоянной, а варьировала в некоторых пределах. На рис. 1 для примера показан ход увеличения чувствительности в темноте у одной из испытуемых; из рисунка видно, что начиная с 25—30-й минуты наступает стабилизация адаптационной кривой по линии, параллельной оси абсцисс.

Далее изучалось влияние безусловного светового раздражителя на установившуюся световую чувствительность темноадаптированного

Исп. А. С. 3 IV 1953 г.

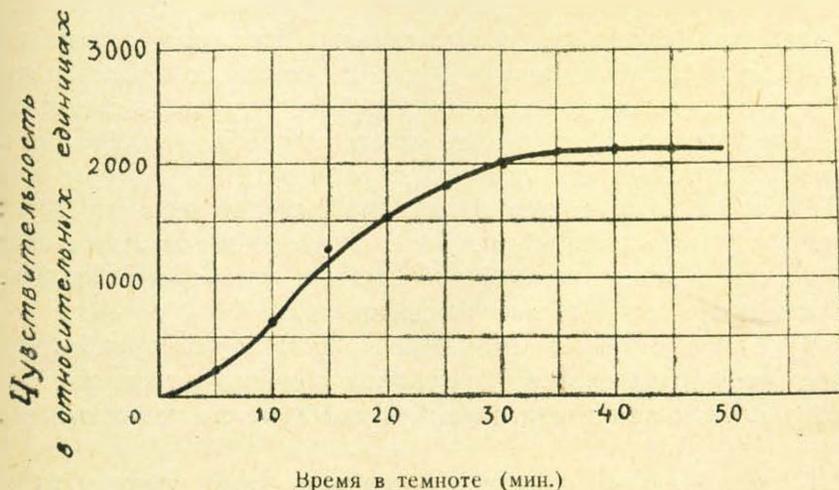


Рис. 1. Увеличение чувствительности глаза в темноте.

глаза. 10-секундное освещение обоих глаз (4 лампы по 10 w) на 30—40-й минуте после начала темновой адаптации приводило к значительному снижению палочковой чувствительности, что носило обратимый характер. Последующее неминуемое восстановление адаптационной кривой занимало 3—5 мин. При этом чувствительность возвращалась к исходным значениям или несколько превышала их.

Степень снижения адаптационной кривой в результате действия света была различной у разных испытуемых, колеблясь в пределах 50—85%. На рис. 2 изображены результаты одного из таких опытов.

Исп. А. С. 8 IV 1953 г.

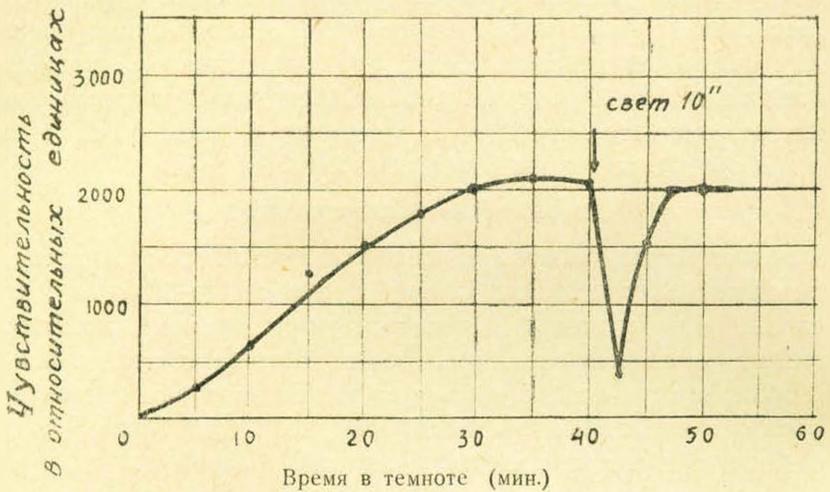


Рис. 2. Действие света на ход адаптационной кривой.

Выявив характер безусловно рефлекторной деятельности в отношении световых раздражений у наших испытуемых, мы приступили к выработке положительных условных рефлексов. Для этой цели производилось сочетание безусловного светового раздражителя с условным звуковым (зуммер). В предварительных опытах подвергалось угашению некоторое действие зуммера на уровень световой чувствительности глаза. В результате такого угашения зуммер не изменял характера адаптационной кривой (рис. 3а и 3б).

Приступив затем к сочетаниям коротко отставленного (на 3 сек.) условного раздражителя-зуммера с безусловным световым раздражителем, мы отмечали неизменное падение установившейся чувствительности после каждого такого сочетания.

После ряда сочетаний (от 7 до 30 у разных испытуемых) обнаружилось, что изолированное действие в темноте условного сигнала способно резко снизить световую чувствительность палочкового аппарата.

На рис. 4а и 4б приводятся примеры двух таких опытов из большого числа аналогичных наблюдений.

Исп. А. С. 13 IV 1953 г.

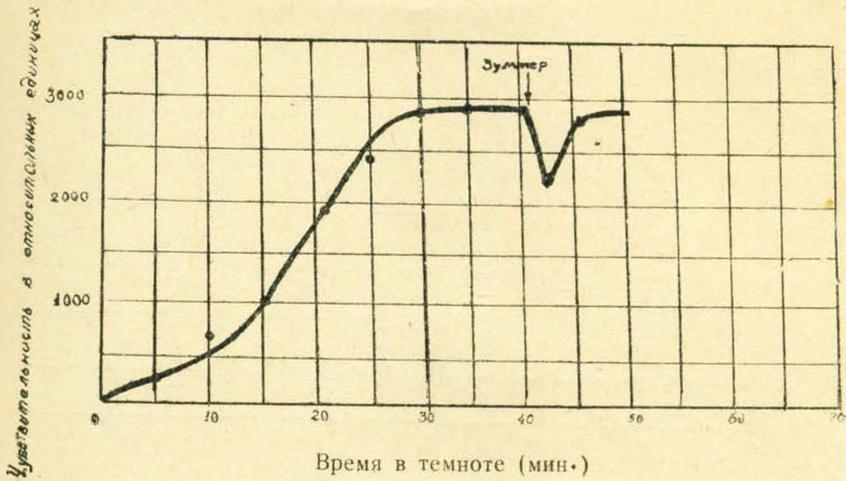


Рис. 3а. Первое действие зуммера на адаптационную кривую.

Исп. А. С. 15 IV 1953 г.

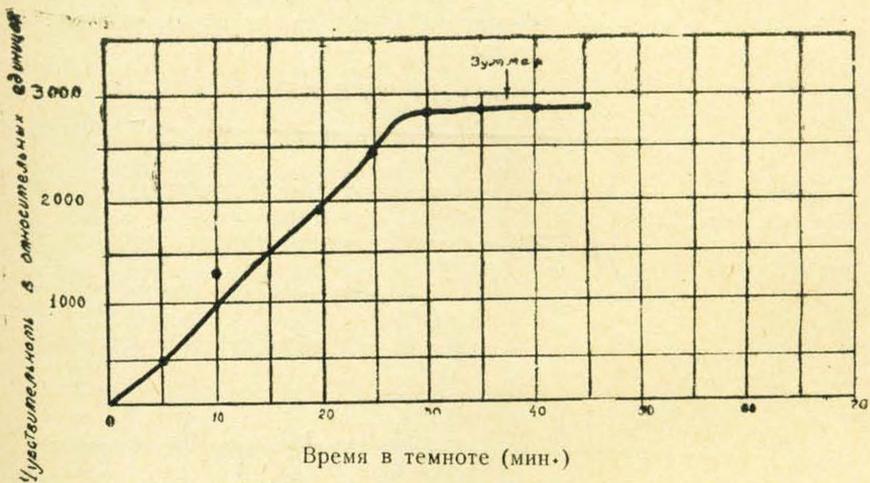


Рис. 3б. Последующее влияние зуммера.

Восстановление исходных величин чувствительности как после применения условного, так и безусловного раздражителей протекало, как правило, с идентичной скоростью.

С целью выработки прочных положительных условных рефлексов мы ежедневно в течение двух-трех недель по несколько раз сочетали действие света с действием звукового раздражителя.

После того, как эти рефлексy были упрочены, мы перешли к следующей серии опытов, в которой вырабатывалась дифференцировка. В этом случае чувствительность определялась после действия как условного, так и дифференцировочного раздражителей. В качестве дифференцировочного раздражителя служил звонок.

Исп. Д. Р. 29 IV 1953 г.

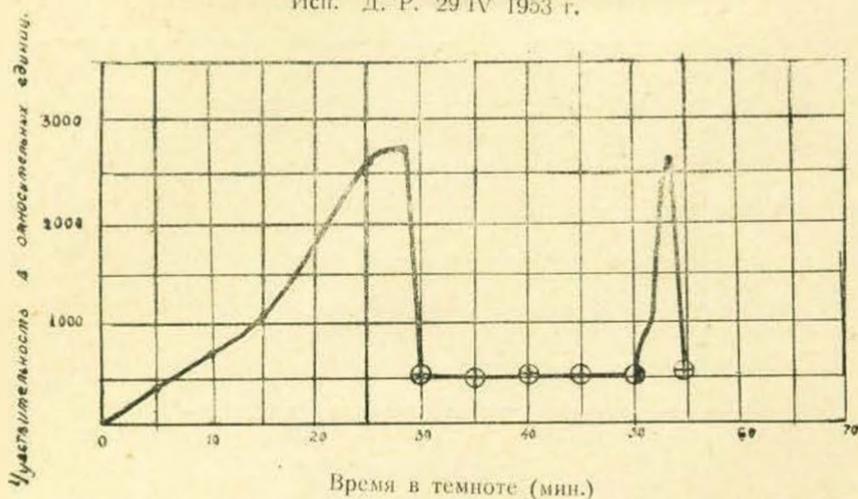


Рис. 4а. Условные изменения чувствительности глаза: \odot — значения чувствительности, обнаруженные после действия сочетаний, \bullet — величина чувствительности, обнаруживаемой после действия условного раздражителя.

Исп. Ал. С. 2V II 1953 г.

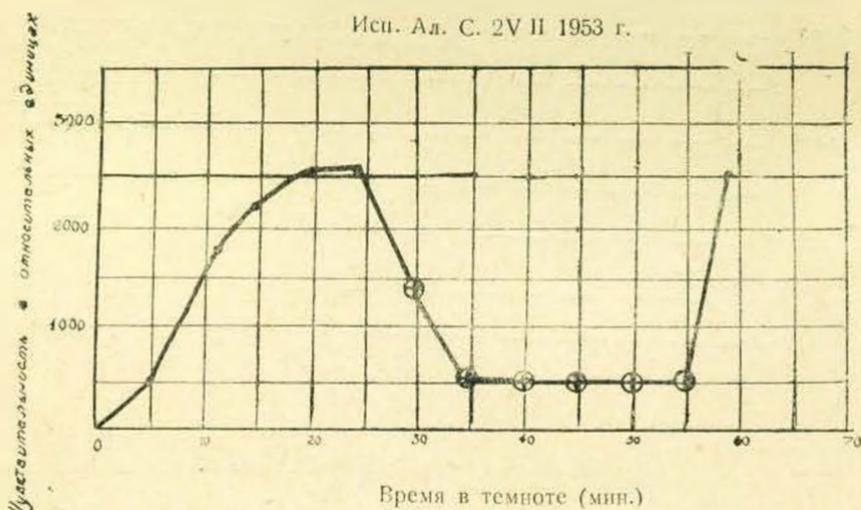


Рис. 4б. Подобный опыт с другой испытуемой.

В первую фазу генерализации дифференцировочный раздражитель вызывал тот же эффект снижения световой чувствительности, как и зуммер. Однако при последующих применениях звонок уже не вызывал изменения характера адаптационной кривой, в отдельных случаях повышая чувствительность глаза. Это иллюстрируется рис. 5а и 5б.

Последняя серия опытов была предпринята с целью угашения выработанных стойких рефлексов. При этом мы интересовались вопросом о том, какое влияние на световую чувствительность палочкового аппарата может оказать процесс внутреннего торможения.

Мы заметили, что в результате развития угасательного торможения в коре больших полушарий условный сигнал постепенно теряет свое положительное действие по отношению к световой чувствительности палочкового аппарата.

Исп. Д. Р. 7/V 1953 г.

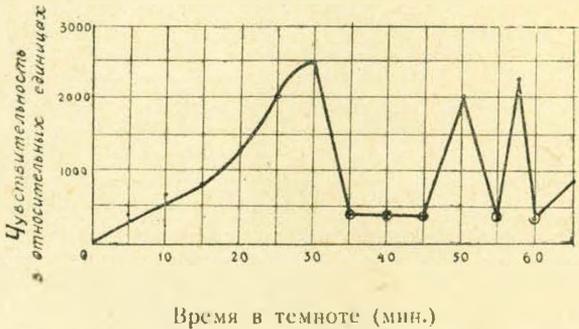


Рис. 5а. Изучение дифференцировки условных рефлексов. Обозначения те же, (●) — чувствительность, обнаруживаемая после применения дифференцировки.

Исп. Д. Р. 11/V 1953 г.

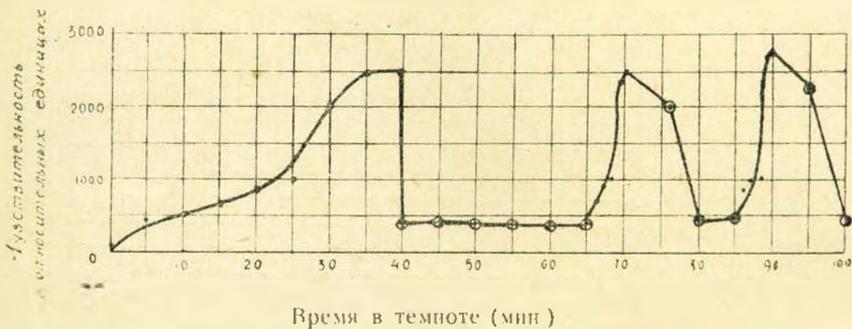


Рис. 5б. Подобный опыт с другой испытуемой.

Продолжая угашение после того, как условный раздражитель потерял свое положительное действие, мы столкнулись с принципиально новым фактом, заключающимся в том, что на фоне „углубления“ тормозного процесса условный сигнал вызывает обратный эффект — значительное повышение световой чувствительности. Световая чувствительность в этих случаях намного превышает установившийся в темноте уровень, что отражает своеобразное высвобождение скрытых резервов.

Этот эффект безотказно наблюдался у всех наших испытуемых; он изображен на рис. 5а и 5б.

Для доказательства того, что это повышение чувствительности не является результатом длительного пребывания испытуемых в темноте, были поставлены контрольные опыты, которые показали, что длительное пребывание испытуемых в темноте (около 2 часов) не вызывало подобных изменений.

Исп. А. Г. 3 VII 1953 г.

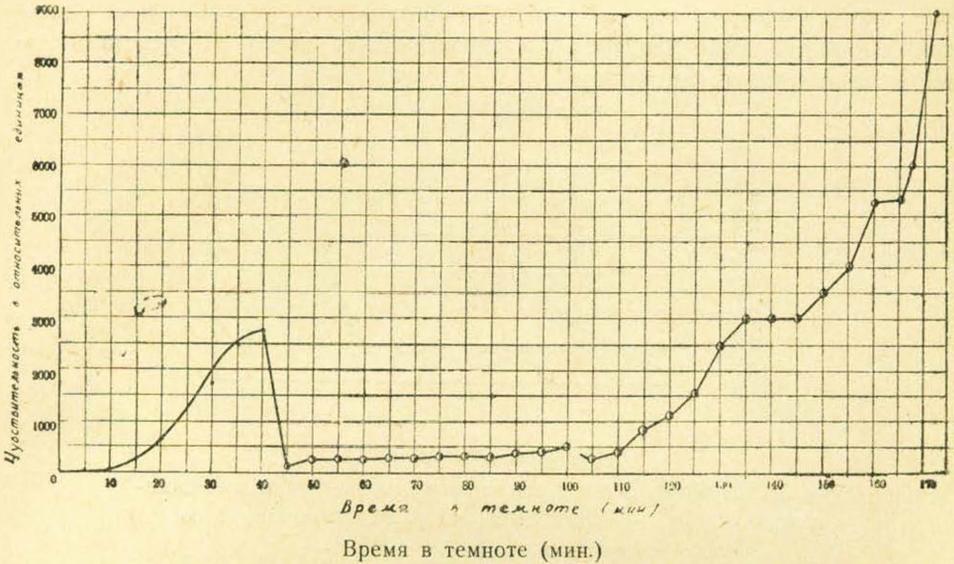


Рис. 6а. Угашение условного рефлекса.

Исп. Ал. С. 7 VII 1953 г.



Рис. 6б. Подобный опыт с другой испытуемой.

Обсуждение результатов

Как было указано выше, в работе А. О. Долина были получены первые факты относительно условно рефлекторной регуляции уровня световой чувствительности глаза человека. Трудно переоценить значение этого факта, поскольку он с несомненностью указывал на важную роль состояния центральной нервной системы для процесса адаптации, т. е. процесса, который до тех пор многими связывался лишь с функцией периферической части анализатора. Это последнее положение нашло свое наиболее яркое выражение в трудах акад. П. П. Лазарева, полагавшего, что кинетика восстановления и разрушения зрительного

пурпура определяет изменение световой чувствительности глаза в адаптационных процессах.

Известна высокая оценка Павлова этих первых опытов Долина. Это делает тем более досадным тот факт, что впоследствии эти исследования не были развиты, и мы имеем лишь единичные исследования в данном направлении, в основном повторяющие работу А. О. Долина.

Полученные нами изложенные выше данные, с одной стороны, вполне подтверждают опыты А. О. Долина, поскольку свидетельствуют об условно рефлекторных сдвигах световой чувствительности глаза, с другой стороны, они вместе с тем являются совершенно новыми. Новизна их заключается в том, что путем вызова условного внутреннего торможения в коре головного мозга удается значительно повысить световую чувствительность глаза по сравнению с установившимся в темноте уровнем. Таким образом, как условное корковое возбуждение, так и условное корковое торможение существенно влияют на уровень световой чувствительности глаза.

Значительное повышение уровня световой чувствительности под действием угашенного раздражителя можно объяснить высвобождением скрытых резервов чувствительности глаза при направленном воздействии на центральную нервную систему человека.

Полученные нами в этом отношении факты вполне согласуются с работами, проводимыми в Институте физиологии АН АрмССР проф. Г. Х. Бунятыном [9] и его сотрудниками, которые на примере тонких биохимических тестов убедительно продемонстрировали активный характер процессов внутреннего торможения, а также с работой А. М. Алексаняна, С. С. Александрян и Б. Т. Аветикяна [10].

При обсуждении результатов наших опытов возникают в первую очередь два вопроса: где разыгрываются описанные изменения—в центральном или периферическом конце анализатора? И с другой стороны—каков внутренний физиологический механизм условно рефлекторных сдвигов в зрительном анализаторе человека.

В настоящее время не представляется возможным дать окончательный ответ на поставленные вопросы, однако уже сейчас ясно, что истолкование этих фактов затруднительно с точки зрения периферической теории адаптации, поскольку сам факт образования условной связи уже свидетельствует о корковой регуляции этой функции.

В настоящее время мы склонны думать, что условно рефлекторное понижение и повышение световой чувствительности глаза в темноте объясняются как процессами в центральном отделе анализатора, так и изменениями, возникающими в его периферическом отрезке (изменение диаметра зрачка, изменение концентрации зрительного пурпура, ретиномоторные явления и т. д.).

В ы в о д ы

1. Сочетанием действия света, как безусловного раздражителя, с действием зуммера, как условного, выработан условный рефлекс на Известия VII, № 9—5

изменение функционального состояния зрительного анализатора, сводившееся к резкому падению световой чувствительности глаза.

2. У всех испытуемых была выработана дифференцировка условных рефлексов. Применение дифференцировочного раздражителя, как правило, не вызывало изменения хода адаптационной кривой, а в отдельных случаях повышало чувствительность глаза.

3. Опыты с угашением условных рефлексов показали, что в результате развития и углубления внутреннего торможения условный сигнал проявляет обратный эффект—значительно повышает установившуюся световую чувствительность глаза.

4. Контрольными опытами установлено, что такое резкое повышение чувствительности связано не с длительным пребыванием испытуемых в темноте, а зависит от специфического действия угашенного условного раздражителя.

Институт физиологии
АН АрмССР

Поступило 20 XI 1953 г.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Долин А. О. Архив биологич. наук, т. 42, вып. 1—2, 1936.
2. Павлов И. П. Павловские среды, III, 1935.
3. Кравков С. В. Советский вестник офтальмологии, т. 8, 6, 1935.
4. Севрюгина М. А. Вестник офтальмологии, 12, 2, 1938.
5. Кекичев К. Х. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. 2, вып. 5, 1936.
6. Курилова Л. М., Снякин П. Г. Бюллетень экспериментальной биологии и мед., вып. 6, 1953.
7. Теплов Б. Н. Тезисы совещания по психологии. Москва, 1953.
8. Майзель Н. И. Тезисы совещания по психологии. Москва, 1953.
9. Бунятян Г. Х. Известия АН АрмССР, биол. и сельхоз. науки, V, 4, 1952.
10. Алексанян А. М., Александрян С. С., Аветикян Б. Г. Известия АН АрмССР, биол. и сельхоз. науки, VI, 4, 89, 1953.

Ա. Մ. Ալլախվերդյան, Հ. Գ. Դեմիրչոգլյան, Մ. Ա. Ալահվերդյան

ՆՈՐ ՏՎՅԱԼՆԵՐ ՄԱՐԴՈՒ ՏԵՍՈՂԱԿԱՆ ԱՆԱԼԻԶԱՏՈՐՈՒՄ ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ ՌԵՖԼԵԿՏՈՐ ՓՈՓՈՒՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Այս հոդվածում շարադրված են հետազոտությունների նախնական օրոգյունքները, որոնք վերաբերում են տեսողության կարևոր ֆունկցիաներից մեկի՝ աչքի լույսազդացության պայմանական ռեֆլեկտոր կարգավորման մեխանիզմին: Մեր հետազոտություններից էլնելով, գալիս ենք հետևյալ եզրակացություններին՝

1. Զուգակցելով լույսը, որպես անպայման գրգռիչ զուամերի ազդեցության հետ (պայմանական գրգռիչ), առաջացվել է պայմանական ռեֆ-

լեկս, տեսողական անալիզատորի ֆունկցիոնալ միճակի փոփոխութեան ուղղութեամբ, որի հետեանքով աստջացել է լույսազգացութեան խիստ անկում:

2. Բոլոր փորձարկվողների մոտ ստացվել է պայմանական ռեֆլեկսների դիֆերենցում:

3. Պայմանական ռեֆլեկսների մարման փորձերը ցույց են տալիս, որ ներքին արգելակման պրոցեսի խորացման դեպքում, պայմանական փրգոխը ի հայտ է բերում հակասակ էֆեկտ՝ զզալի կերպով բարձրացնում է աչքի սովիա լույսազգացութեանը:

4. Կոնտրոլ փորձերով ապացուցված է, որ լույսազգացութեան այդ խիստ բարձրացումը կախված չէ փորձարկվողներին երկար ժամանակ մթութեան մեջ պահելու հետ, այլ բացատրվում է պայմանական գրգոխի սպեցիֆիկ ազդեցութեամբ: