ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՌ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱՅԻ ՏԵՂԵԿԱԳԻՐ
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР
Բիոլ. և գյուղատնտ. գիտություններ X, № 7, 1957 Биол. и сельхоз. науки

Р. А. АБРАМОВА

РОЛЬ КИНЭСТЕЗИЧЕСКОГО РАЗДРАЖЕНИЯ В МЕХАНИЗМЕ ОБРАЗОВАНИЯ ЗРИТЕЛЬНОГО СЛЕДОВОГО УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА У СОБАК И НИЗШИХ ОБЯЗЬЯН

Сообщение 1

Как известно, вся сложная деятельность животного организма в окружащей его среде обусловлена действием как наличных, так и следовых раздражений. В лабораториях И. П. Павлова секреторной методикой установлены основные физиологические закономерности протекания следовых искусственных условных рефлексов (П. П. Пименов [15]; Ф. С. Гроссман [7]; В. М. Добровольский [8]; В. И. Павлова [14]; М. Ф. Белиц [1]; Ю. П. Фролов [16] и др.).

Хотя с начала первых исследований следовых условных рефлексов прошло полвека (1907), физиология следовых рефлексов остается одним из наименее изученных вопросов.

Настоящее исследование проводилось с целью выяснения механизма образования, дифференцирования и взаимодействия условных рефлексов, образованных на следовые (зрительный, кинэстезический) раздражения.

В нашем исследовании мы пользовались пищевой двигательной методикой, представляющей собой вариант так называемого метода отсроченных реакций*.

Этот метод впервые применяли студенты Чикагского университета Хейм и Рид. В практику лабораторных исследований он вошел после соответствующих работ Гантера (Hunter [21, 22]) и Керра. (Carr [19]). У нас данный метод был применен Э. Г. Вацуро [5], Н. Войтонисом [6] и Н. А. Шустиным [18].

Согласно литературным данным, значительную роль отсрочки в механизме, т. е. сохранения следов зрительных раздражений в центральной нервной системе животного, играет кинэстезический фактор (Гонцик (Honzik) [20], Э. Г. Вацуро [4,5]; Н. А. Шустин [18]; Н. Войтонис [6]).

Исследования, направленные на изучение взаимоотношения условнорефлекторных связей, образованных на базе различных анализаторов, указывают на сравнительно большую значимость временных связей, адресованных к кинэстезическому анализатору (Э. Г. Вацуро, [4,5]; А. И. Емченко [9]; Н. А. Шустин, [18 и др.).

---

* Подробный обзор литературы по этому вопросу дан в монографии Э. Г. Вацуро „Исследование высшей нервной деятельности антропоида (шимпанзе)", 1948 г

Как известно, в основе взаимоиндукционных отношений лежит движение процессов как возбудительного, так и тормозного. Согласно указанию И. П. Павлова [13] как раздражение, так и задерживание сначала иррадиируют, а затем концентрируются, сосредотачиваются.

„...По мере упрочения координационных отношений,— отмечает Л. А. Орбели, — волна иррадиаций в коре дает знать себя все меньше и меньше, так что, наконец, некоторые очаги как бы совершенно обходит"...*.

В лабораториях И. П. Павлова было произведено большое число работ по изучению иррадиирования и концентрирования нервных процессов в коре больших полушарий собак (Д. С. Фурсиков [17]; К. М. Быков [2], Е. М. Крепс [10, 11]; А. В. Вальков [3] и др.). Авторы пришли к заключению, что с установлением корковых координационных отношений нервные процессы подвергаются концентрации.

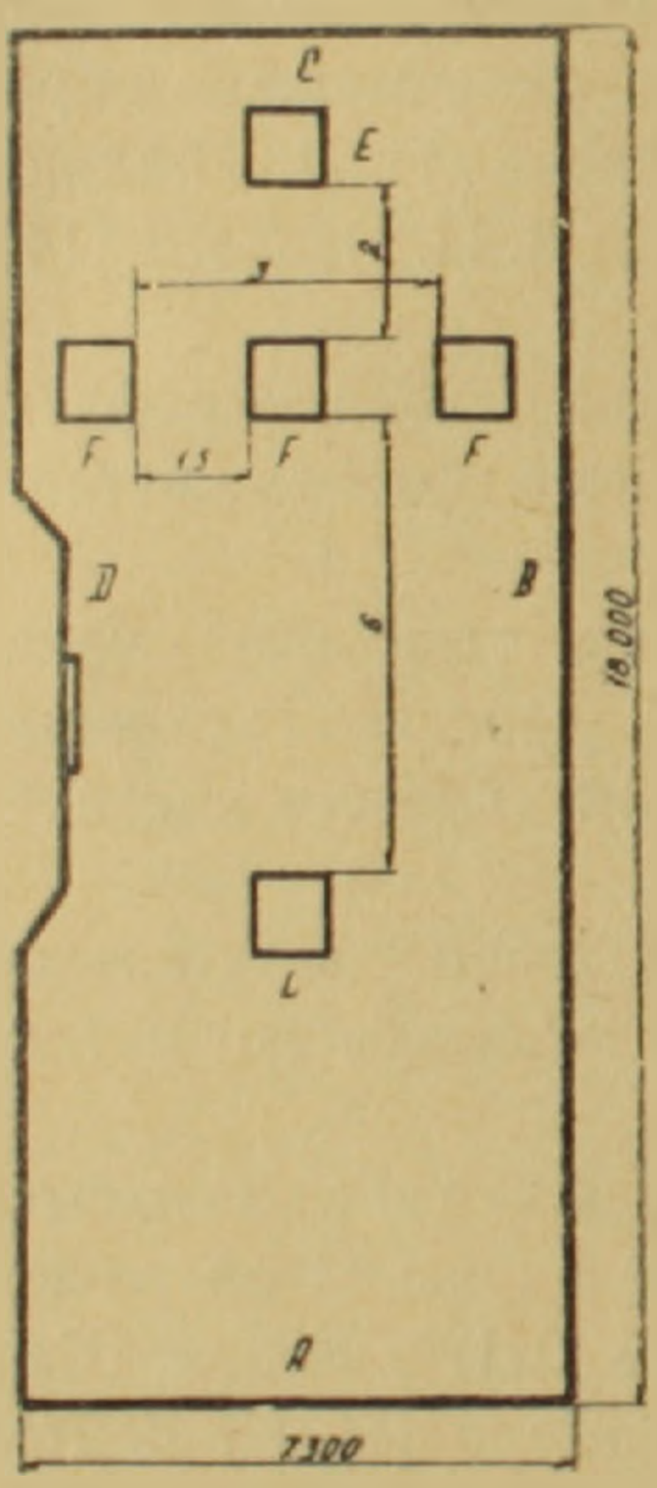

Рис. 1

Условные обозначения: А, Б, С, Д — четыре стены экспериментального помещения.

I—будка для подопытного животного Р, Р, Р, — 3 кормушки; Е — стол для экспериментатора.

Настоящая работа велась на 4-х обезьянах и трех собаках.

Условия и метод экспериментирования с собаками. Работа с собаками велась в манеже (рис. 1), где находились экспериментальные кормушки и будка для собаки (рис. 2-а, б и 3). Зарядка пищей одной из кормушек производилась на виду у животного, находящегося в будке. Положительный двигательный условный рефлекс вырабатывался в результате сочетания вида пищи с подкармливанием собаки. Корм помещался каждый раз в одну из трех экспериментальных кормушек. После зарядки кормушки пищей животное получало доступ к кормушкам: в ответ на зрительный натуральный раздражитель собака подбегала к кормушке с пищей и после поедания её** возвращалась в исходное место — в будку. Таким образом, был выработан четкий двигательный условный рефлекс — бег животного к кормушке с пищей и возвращение на исходное место. Во избежание образования у животных условного рефлекса на место кормления, пространственное расположение кормушки с пищей по отношению к другим кормушкам постоянно менялось.

В качестве натурального условного раз-

---

* Л. А. Орбели. О механизме возникновения спинномозговых координаций. Известия Научного института им. П. Ф. Лесгафта, т. V, Петроград, стр. 207, 1923 [12].

** Животное надавливало одной или обеми передними лапами особую педаль, в результате чего открывалась крышка кормушки, на дне которой находилась пища.

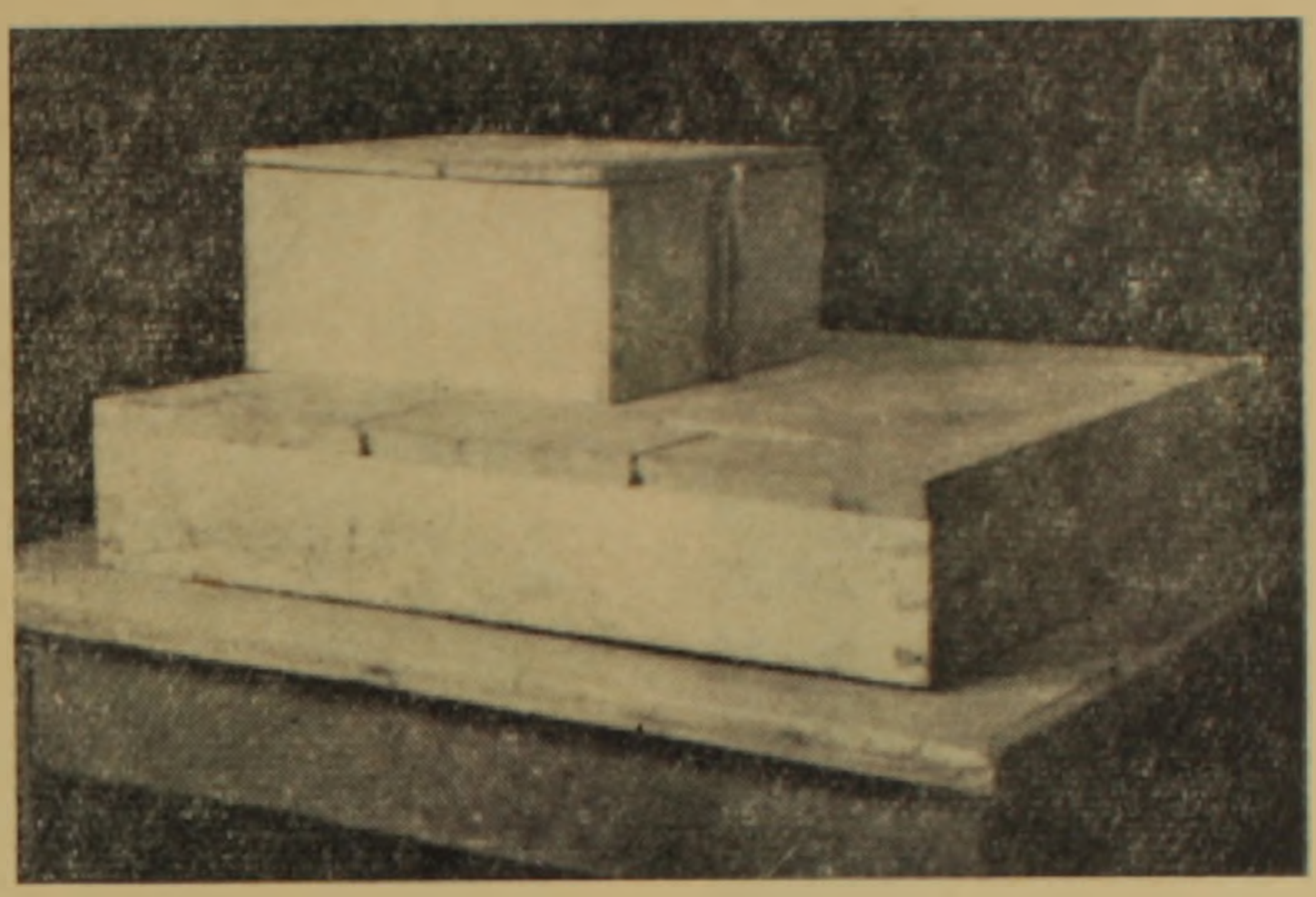

Рис. 2а. Экспериментальный ящик (в закрытом виде).

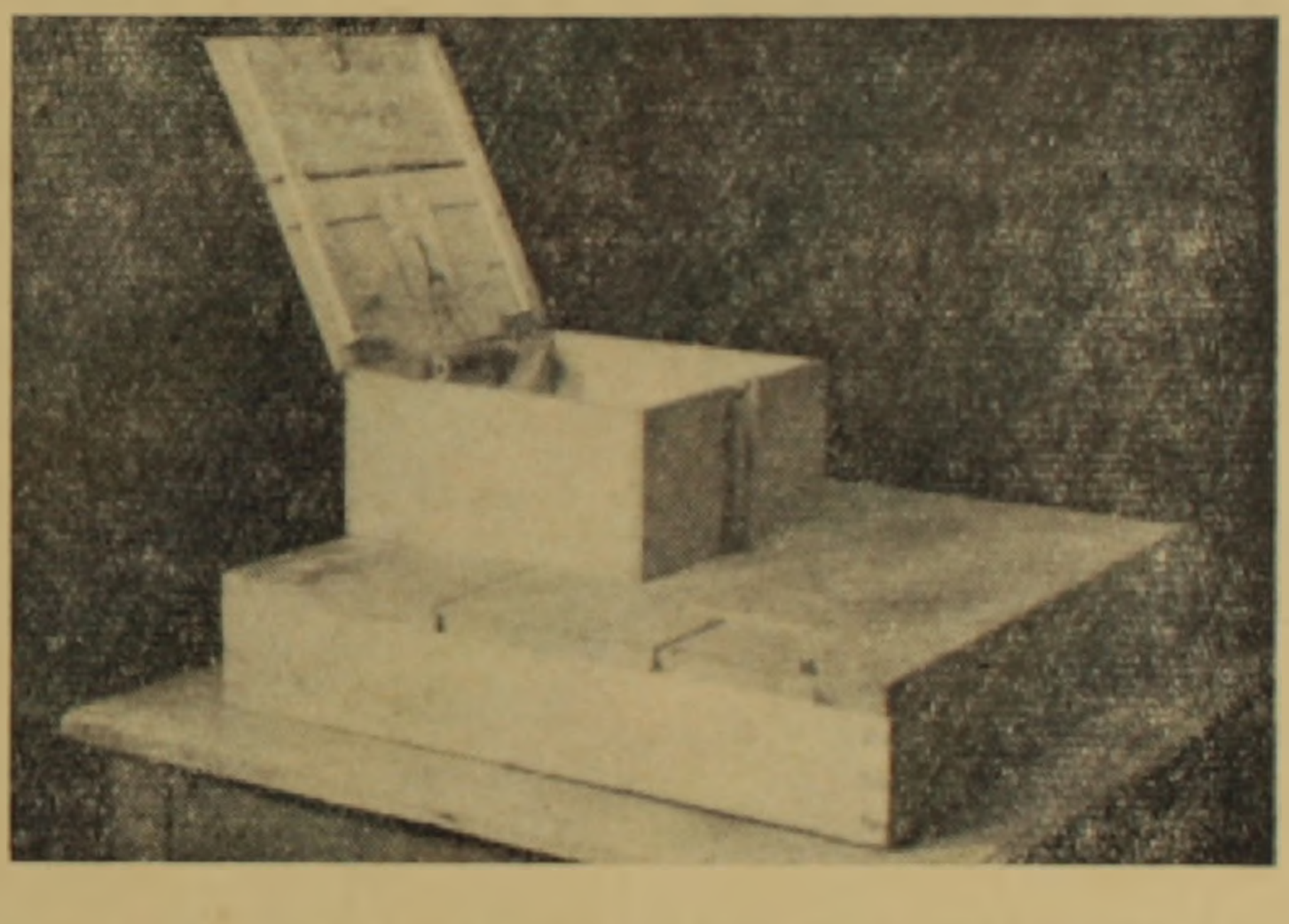

Рис. 2б. Экспериментальный ящик (в открытом виде).

дражителя в опытах на собаках применялся хлеб. Время изолированного раздражения видом пищи равнялось 5-и секундам, интервалы между зарядками составляли 2 минуты, за исключением специальных испытаний, где применялись более короткие интервалы.

Ход экспериментов заключался в выработке наличных рефлексов, которые затем переводились в следовые. Для этого в опытах применялся экран (рис. 3), который по истечении установленной следовой паузы поднимался и животное получало доступ к кормушкам.

В опытах регистрировались: 1) период запаздывания условного двигательного рефлекса; 2) скорость прихода животного к кормушке с пищей; 3) число правильных ответов из общего количества сочетаний. Характер условной двигательной пищевой реакции каждый раз описывался и изображался графически. Кроме того, в протоколах велась подробная запись поведения животного в течение всего опыта.

Эксперименты на собаках засняты на кинопленку, на которой иллюстрируется применявшаяся методика и ход экспериментов.

Условия и метод экспериментирования с обезьянами. Опыты с обезьянами проводились в привычной для обезьян обстановке. Подопытное животное находилось в клетке, где оно жило.

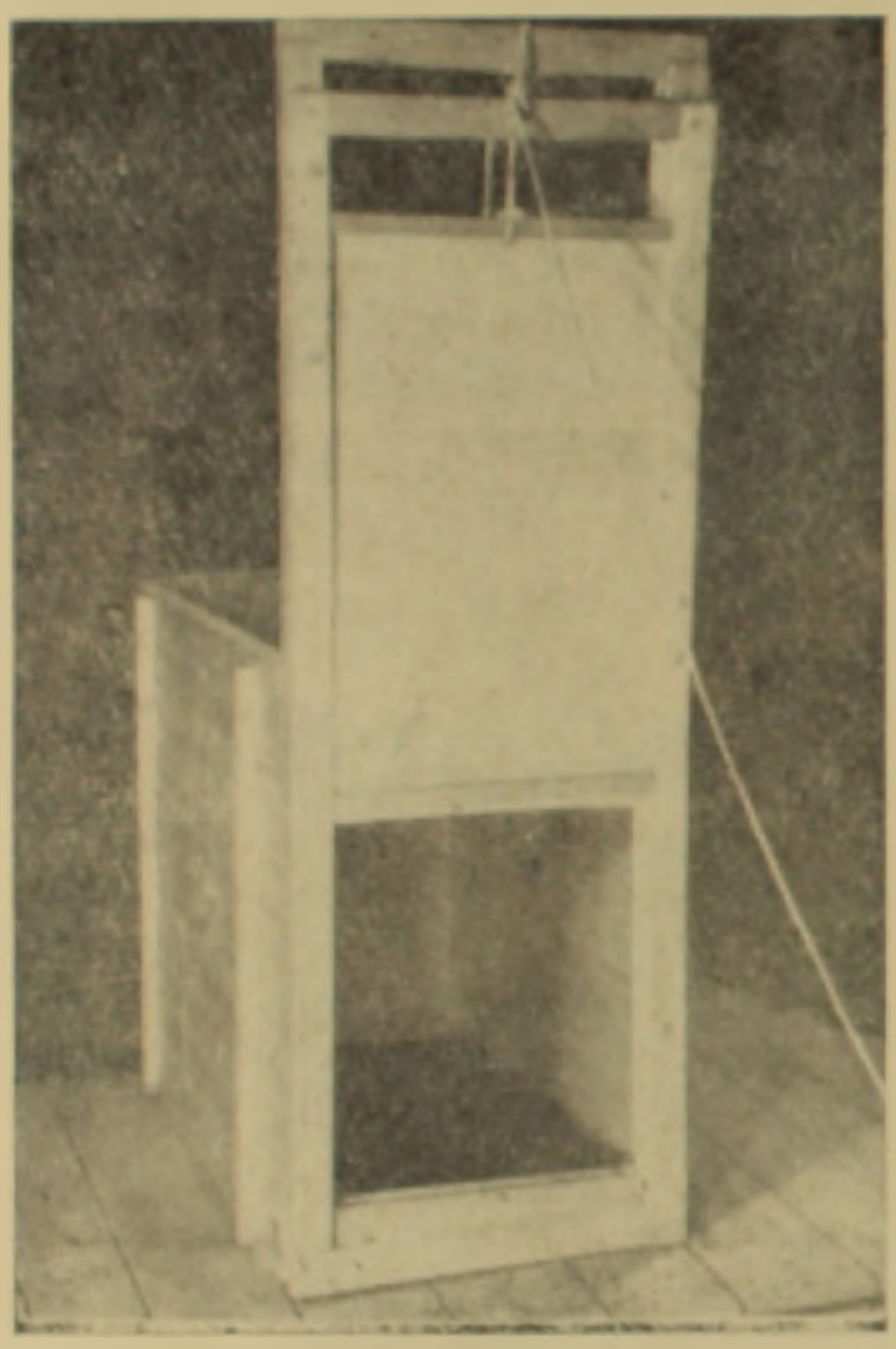

Рис. 3. Экспериментальная будка с экраном (в открытом виде).

На глазах у обезьяны под одной из двух одинаковых металлических кормушек, находящихся друг от друга на расстоянии 19 см и помещавшихся на столе, закладывалась пища. Затем стол приближался к решетке клетки, так что кормушки находились примерно на расстоянии 20—25 см от решетки. После того, как обезьяна была приучена к открыванию кормушки, содержащей пищу, добыванию оттуда корма, эксперимент усложнялся удлинением периода отставления пищевого безусловного раздражителя, введением экрана, увеличением числа кормушек (3 кормушки). Через определенный отрезок времени (следовая пауза) экран поднимался и животное получало доступ к кормушкам: просунув передние конечности сквозь прутья клетки и открыв соответствующую пищесодержащую кормушку, оно доставало корм. После извлечения пищи обезьяна обычно отходила от экспе-

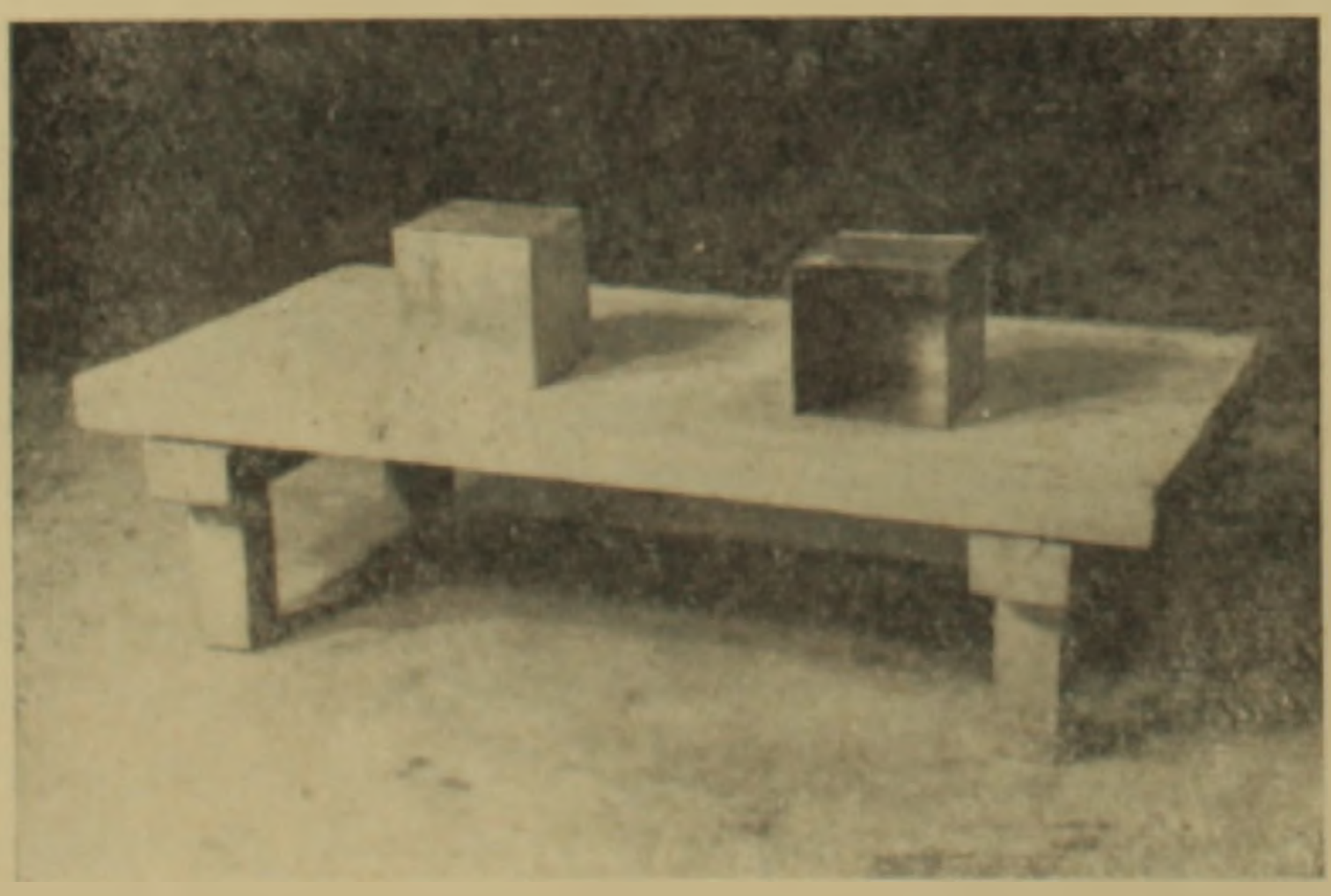

Рис. 4. Экспериментальный стол с кормушками (для экспериментирования с обезьянами).

риментальной аппаратуры, не дотрагиваясь до второй кормушки. Экспериментальный стол с кормушками и экран изображены на рис. 4 и 5.

Во избежание образования у животных условного рефлекса на место кормления, пространственное расположение кормушки с пищей по отношению к другим кормушкам постоянно менялось. В качестве натурального условного раздражителя в опытах с обезьянами применялись разные пищевые вещества: для обезьяны Звезда пищевым раздражителем являлись конфета и черешня; для Идиллии и Вани — конфета, а для Паука — семячки. Время изолированного раздражения видом пищи равнялось 5 сек., интервалы между отдельными испытаниями составляли 2 минуты, за исключением специальных испытаний, где применялись короткие интервалы (0; 30 сек; 1′; 1,5′).

В эксперименте регистрировались: 1) период запаздывания условного двигательного рефлекса; 2) скорость прихода животного к кормушке с пищей; 3) число правильных ответов из общего количества сочетаний. Кроме того, в протоколах велась подробная запись характера условной двигательной реакции и поведения животного в течение всего опыта.

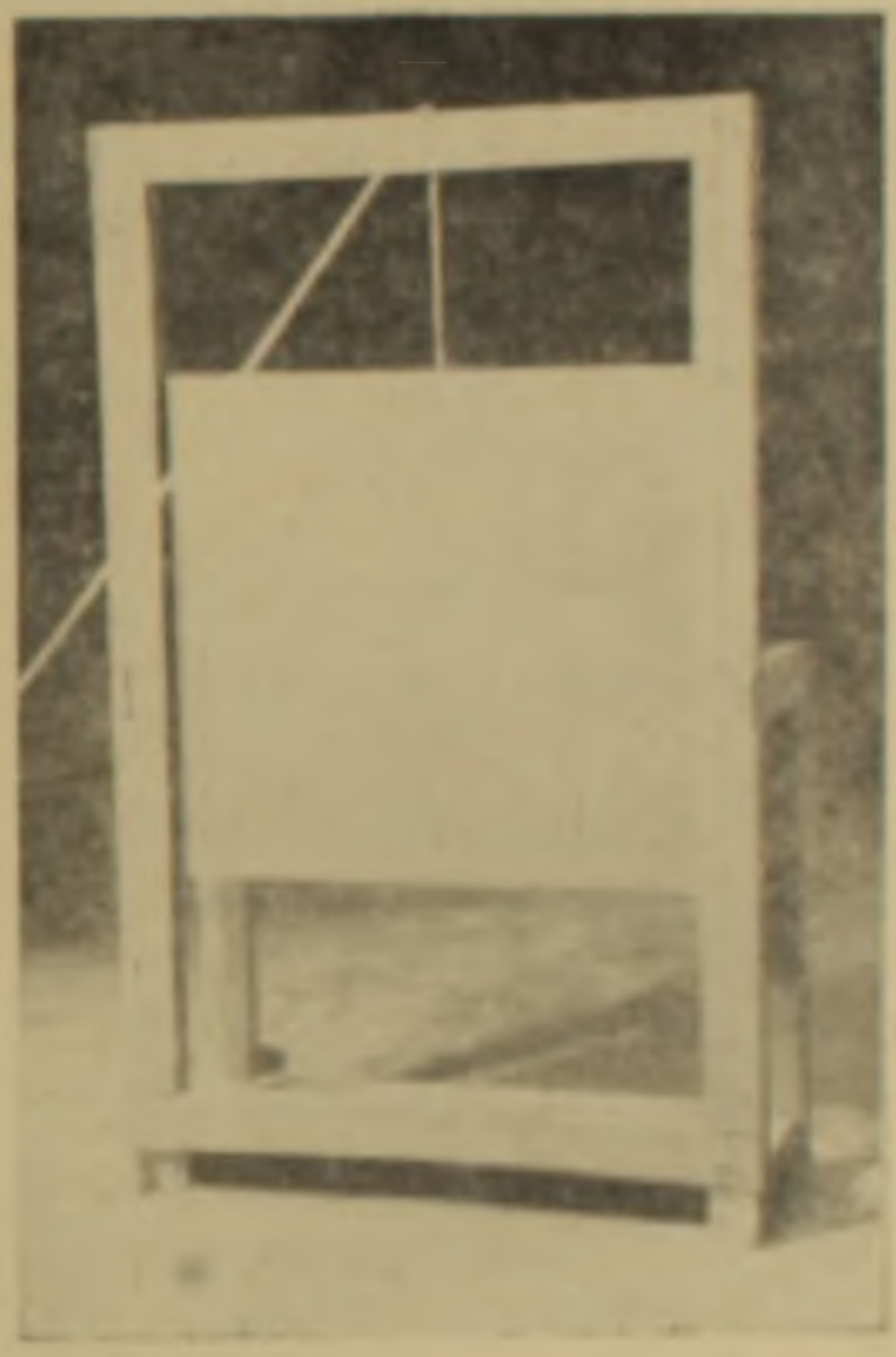

Рис. 5. Экран со столом.

Результаты экспериментов

Опыты с обезьяной Звезда. После того, как обезьяна была приучена к открыванию содержащей пищу кормушки и добыванию оттуда корма, мы приступили к выработке зрительного отставленного рефлекса. Величина времени отставления в опыте № 2 равнялась от 0 до 15 сек., интервал между испытаниями = 2 минутам (табл. 1). Опыты ставились без экранирования кормушек.

Как видно из приведенных данных (табл. 1), подопытное животное в период отставления принимает соответствующее пространственное местоположение в отношении пищесодержащей кормушки: а именно, обезьяна садится перед заряженной кормушкой. Она во всех случаях дает правильные решения кроме зарядки № 6, после которой животное ориентировалось на кормушку, содержавшую приманку в предшествующей зарядке. Таблица 1 показывает, что правильность „выбо-

Обезьяна Звезда

Опыт № 2 — 22. 1. 1950 г. — Таблица 1

Интервал между раздражениями в сек. и минутах	Порядковый номер применения условного раздражителя с подкреплением	Условный раздражитель	Продолжительность изолированного применения условного раздражителя в секундах	Периоды отставления подкрепления в секундах и минутах	Кормушка, содержащая безусловный (пищевой) раздражитель	Кормушка, избранная животным	Условная двигательная реакция	Периоды запаздывания условного двигательного рефлекса в секундах	Величина условного двигательного рефлекса в секундах	Поведение животного в опыте с момента действия условного раздражителя до открывания кормушки животными
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	1	вид пищи	5"	0	правая	правая	+	—	3"	Сидит напротив правой кормушки, затем в правом углу. Подходит с правой стороны, открывает правую кормушку, ест, отходит от кормушки.
2'	2	"	5"	0	левая	левая	+	—	5"	Сидит посредине клетки. Подходит к кормушкам с левой стороны.
2'	3	вид пищи	5"	5"	правая	правая	+	1"	2"	Сидит в правом углу. Подходит к кормушкам с правой стороны
2'	4	"	5"	5"	левая	левая	+	2"	3"	Сидит в левом углу клетки. Подходит с левой стороны.
2'	5	"	5"	15"	правая	правая	+	2	2"	Сидит в правом углу клетки. Подходит с правой стороны.
2'	6	"	5"	15"	левая	правая	—	3	7"	Сидит в правом углу — на полке клетки. Спускается вниз с правой стороны. Подходит к кормушкам с правой стороны.

ра" животным находится в прямой зависимости от поведения обезьяны в период отставления.

В дальнейшем, в результате тренировки (в течение 3 опытов), время отставления постепенно увеличилось до 20 секунд.

Наблюдалось, что правильность ответов, в отличие от предыдущих опытов, не зависит от поведения животного в периоде времени отставления. Обезьяна может занимать любое положение в клетке и давать правильные ответы (табл. 2).

Обезьяна Звезда

Опыт № 6 27. I. 1950 г. Таблица 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	24	вид пищи	5"	20"	правая	правая	+	—	4"	Обезьяна в течение всего опыта сидит на полке — в левом углу, спускается вниз слева, подходит к кормушкам с левой стороны.
2'	25	.	5"	20"	левая	левая	+	—	5"	
2'	26	.	5"	15"	правая	правая	+	—	8"	
2'	27	.	5"	15"	левая	левая	+	2"	5"	
2'	28	.	5"	20"	правая	правая	+	—	7"	
2'	29	.	5"	20"	левая	левая	+	—	5"	
2'	30	.	5"	20"	правая	правая	+	—	11"	

Обезьяна Звезда

Опыт № 11 3. II. 1950 г. Таблица 3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	63	вид пищи	5"	40"	правая	правая	+	—	3"	Обезьяна сидит против кормушек.
2'	64	"	5"	40"	левая	левая	+	1"	7"	Ходит в клетке. Подходит к пищесодержащей кормушке с правой стороны.
2'	65	"	5"	55"	правая	правая	+	—	5"	Сидит в левом углу. Подходит к кормушке с левой стороны.
2'	66	"	5"	55"	левая	левая	+	—	5"	Сидит в правом углу. Подходит к кормушке с правой стороны.
2'	67	"	5"	60"	правая	правая	+	2"	6"	Сидит в левом углу. Подходит к кормушке с левой стороны.
2'	68	"	5"	60"	левая	левая	+	3"	7"	Сидит в правом углу. Подходит к кормушке с правой стороны.

Из протокола видно, что в течение всего опытного дня поведение животного носит стереотипный характер, однако процент правильных ответов равен 100.

Дальнейшей тренировкой животного удалось довести величину времени отставления после наличного зрительного раздражения до 1 мин. (табл. 3).

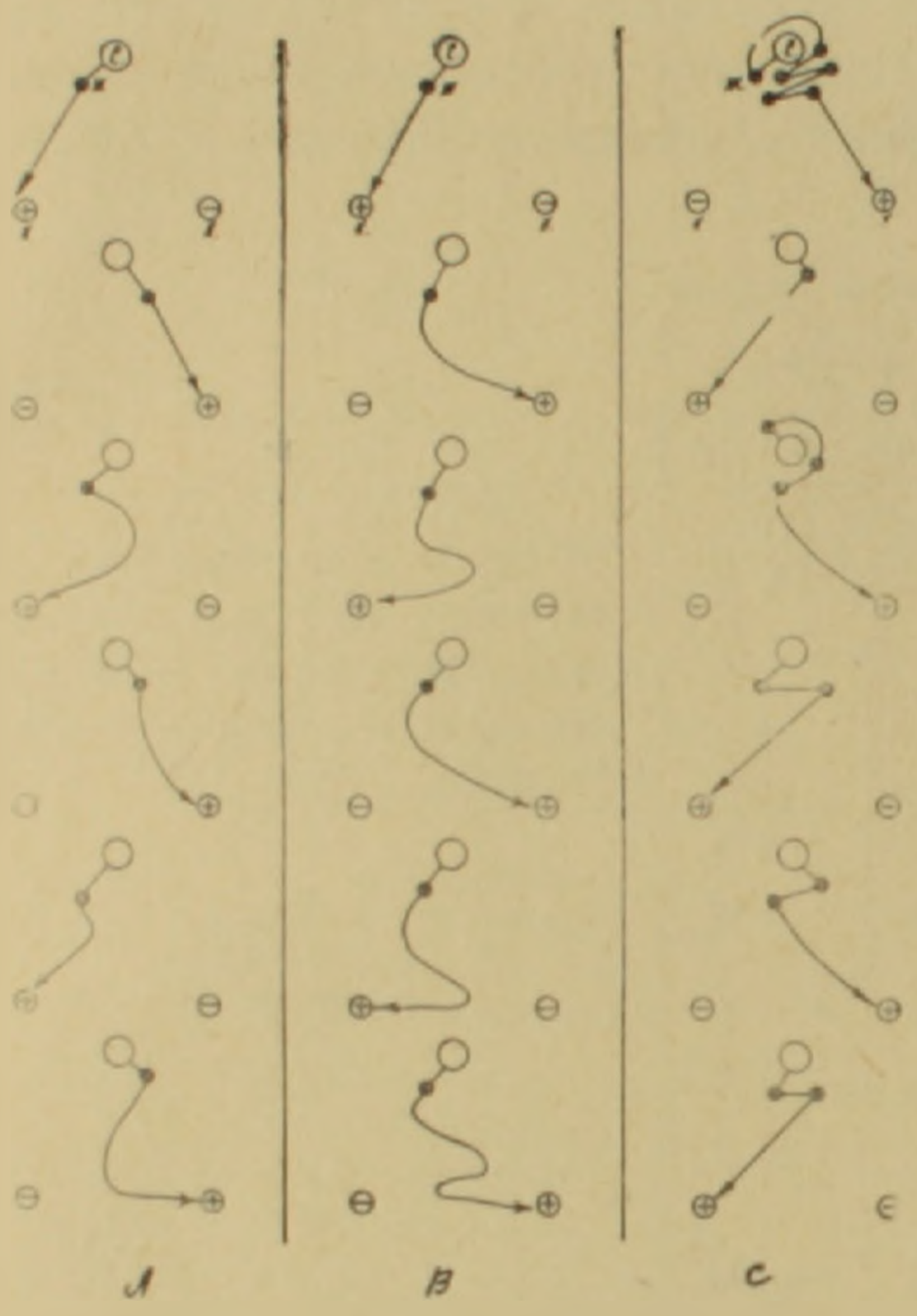

Рис. 6. Условные обозначения: с—столб; ж — подопытное животное; К, К;—кормушки;+, заряженная кормушка.

Как видно из приведенного протокола, животное в продолжении периода отставления приобретает ориентировку на кормушку, избранную в предшествующем испытании. Аналогичную картину наблюдали в опытах с собаками (рис. 6). Выработка отставленного условного рефлекса в опытах на собаках демонстрируется на таблице 4.

После этого ставились опыты с экранированием кормушек с целью выработки зрительного следового условного рефлекса.

Введение экрана (табл. 5). настолько усложнило условия эксперимента, что даже при незначительной следовой паузе обезьяна давала большое количество ошибочных ответов, обнаруживая тенденцию избирать кормушку, расположенную справа. С целью угашения этой реакции мы в дальнейшем в течение опыта заряжали кормушку, расположенную слева (табл. 5).

После зарядок №№ 70, 75 животное правильно ориентируется в отношении пищесодержащей кормушки и дает правильные ответы. В остальных испытаниях животное открывает правую кормушку, содержащую пищу в начале опытного дня (зарядка № 70). Поведение животного в течение всего опыта, за исключением зарядки № 75, носит характер правой пространственной ориентации: животное большей частью сидит в правом углу клетки, спускается с полки с правой стороны. Оно постоянно проявляет тенденцию к открыванию правой кормушки.

На следующий опытный день обезьяна при применении непродолжительных следовых пауз давала правильные ответы (71,4%, табл. 6.).

Собака Трезор

Опыт № 3 21 V 1949 г. Таблица 4

Интервал между раздражениями в секундах и минутах	Порядковый номер применения условного раздраж. с подкреплением	Условный раздражитель	Продолжительность изолированного применения условного раздраж. в секундах	Периоды отставления подкрепления в секундах и в минутах	Кормушка, содержащая безусловный (пищевой) раздражитель	Кормушка, избранная животным	Условная двигательная реакция	Периоды запаздывания условного двигательного рефлекса в секундах	Величина условного двигательного рефлекса в секундах	Поведение животного в опыте с момента действия условного раздражителя до открывания кормушки животным
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	6	вид пищи	5"	5"	левая	левая	+	—	5"	Тянется вперед, по направлению к кормушкам.
2'	7	"	5"	10"	правая	правая	+	—	6"	Лает, тянется вперед.
2'	8	"	5"	30"	левая	левая	+	—	4"	Облизывается, беспрерывно лает, тянется вперед.
2'	9	"	5"	30"	правая	правая	+	—	5"	Смотрит на заряженную кормушку, лает, скулит, тянется вперед.
2'	10	"	5"	1'	левая	левая	+	—	4"	То же
2'	11	"	5"	1'	правая	правая	+	—	6"	Крутится на месте, скулит, смотрит на заряженную кормушку, облизывается.

В результате тренировки (177 сочетаний), удалось довести длительность следовой паузы до 25 сек. (табл. 7).

Выработка зрительного следового условного рефлекса в опытах на собаках иллюстрируется на таблицах 8, 9.

С целью выяснения влияния интервала между зрительными условными раздражителями на зрительный следовой рефлекс мы применяли короткие интервалы между отдельными испытаниями (табл. 10).

Как видно из таблицы 10, при коротких интервалах (от 5; 30 сек. до 1 мин.) животное, как правило, всегда избирает ту кормушку, которая содержала приманку в предшествующей зарядке. Когда удлиняется интервал между зарядками, обезьяна дает правильные ответы.

Таким образом, из приведенных протокольных данных следует:

Обезьяна Звезда

Опыт № 12 4. II. 1950 г. Таблица 5

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	69	вид пищи	5"	10"	пра-вая	ле-вая	—	—	13"	Обезьяна сидит на полке — в левом углу. Спускается вниз слева.
2'	70	.	5"	10"	пра-вая	пра-вая	+	3"	9"	Сидит на полке — в правом углу. Спускается вниз справа.
2'	71	.	5"	10"	ле-вая	пра-вая	—	—	4"	Ходит по клетке, стоит справа от кормушки.
2'	72	.	5"	10"	ле-вая	пра-вая	—	1"	4"	Ходит по клетке. Подходит к кормушке с правой стороны.
2'	73	.	5"	10"	ле-вая	пра-вая	—	—	6"	То же (к открыванию заряженной кормушки не допущена).
2'	74	.	5"	5"	.	.	—	2"	5"	Стоит слева. Подходит с правой стороны.
2'	75	.	5"	5"	.	ле-вая	+	—	7"	Сидит в левом углу. Спускается вниз слева.
2'	76	.	5"	10"	.	пра-вая	—	—	15"	Сидит справа. Подходит с правой стороны.
2'	77	.	5"	7"	.	.	—	3"	9"	Сидит в левом углу. Спускается вниз с правой стороны.
2'	78	.	5"	5"	.	.	—	1"	11"	Сидит в левом углу, затем в правом. Спускается с правой стороны.

Обезьяна Звезда

Опыт № 13 7. II. 1950 г. Таблица 6

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	79	вид пищи	5"	5"	ле-вая	пра-вая	—	2"	4"	Обезьяна стоит против заряженной кормушки, затем справа от кормушки.
2'	80	.	5"	5"	ле-вая	ле-вая	+	—	2"	Стоит против промежутка между кормушками.
2'	81	.	5"	5"	пра-вая	пра-вая	+	—	2"	То же
2'	82	.	5"	10"	ле-вая	ле-вая	+	1"	2"	То же
2'	83	.	5"	10"	пра-вая	пра-вая	+	—	5"	Стоит против кормушек, затем в левом углу, подходит к кормушкам с левой стороны.
2'	84	.	5"	15"	ле-вая	ле-вая	+	—	4"	Ходит по клетке, подходит по прямой линии к кормушкам.
2'	85	.	5"	20"	пра-вая	ле-вая	—	—	4"	Ходит по клетке. Подходит к кормушкам с левой стороны.

Обезьяна Звезда

Опыт № 27 22. II. 1950 г. Таблица 7

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	177	вид пищи	5"	25"	пра-вая	пра-вая	+	—	7"	Обезьяна сидит в левом, затем в правом углу клетки. Подходит по прямой линии.
2'	178	.	5"	25"	левая	левая	+	2"	11"	Сидит в левом углу клетки. Спускается вниз слева, подходит с левой стороны.
2'	179	.	5"	25"	пра-вая	пра-вая	+	3"	9"	То же
2'	180	.	5"	25"	левая	левая	+	—	5"	Сидит справа, подходит к кормушкам с правой стороны.
2'	181	.	5"	25"	пра-вая	пра-вая	+	—	5"	Ходит по клетке. Подходит к кормушкам с левой стороны.
2'	182	.	5"	25"	левая	левая	+	4"	6"	Сидит слева от кормушек. Подходит к кормушкам с левой стороны.
2'	183	.	5"	25"	пра-вая	пра-вая	+	3"	6"	Сидит в левом углу. Спускается вниз справа. Подходит к кормушкам с правой стороны.

Собака Трезор

Опыт № 11 4. VI. 1949 г. Таблица 8

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	48	вид пищи	5"	8'	пра-вая	пра-вая	+	—	5"	
2'	49	.	5"	10'	левая	пра-вая **левая**	—	3"	5"	
2'	50	.	5"	10'	левая	пра-вая	—	—	6"	Опыты ведутся с экранированием кормушек.
2'	51	.	5"	10'	пра-вая	пра-вая	+	—	5"	
2'	52	.	5"	10'	левая	пра-вая **левая**	—	—	7"	
2'	53	.	5"	10'	левая	пра-вая	—	4"	10"	

Собака Трезор

Опыт № 20 25. VI. 1949 г. Таблица 9

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	117	вид пищи	5"	10'	пра-вая	пра-вая	+	—	6"	К концу следовой паузы (с 8,5'—9') животное проявляет беспокойство, лает, облизывается, тянется вперед
2'	118	.	5"	10'	левая	левая	+	—	5"	
2'	119	.	5"	10'	пра-вая	пра-вая	+	—	5"	
2'	120	.	5"	10'	левая	левая	+	—	7"	

Обезьяна Звезда

Опыт № 94 26. VII. 1950 Таблица 10

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	541	вид пищи	5"	5'	левая	левая	+	—	11"	Ходит по клетке, стоит справа от кормушек, подходит с левой стороны.
2'	542	.	5"	5'	пра-вая	пра-вая	+	—	4"	Сидит в правом углу клетки, затем в левом. Сидит против кормушек.
2'	543	.	5"	5'	центр.	центр.	+	1"	5"	Сидит в правом углу, затем против кормушек.
5"	544	.	5"	5'	левая	центр. ле-вая	—	—	13"	Сидит справа от кормушек, затем на полке — в левом углу клетки. Спускается вниз слева, подходит к кормушкам с левой стороны.
2'	545	.	5"	5'	цен-тра-льн.	центр. левая	+	3"	7"	Сидит справа от кормушек, затем в левом углу клетки, стоит в правом углу, подходит к кормушкам с левой стороны.
1'	546	.	5"	5'	пра-вая	левая пра-вая	—	2"	9"	Сидит справа от кормушек, затем в левом углу клетки, подходит к кормушкам с левой стороны.
2'	547	.	5"	5'	цент-рал.	цент-ральн.	+	1"	5"	Сидит в правом углу, затем в левом, подходит к кормушкам с левой стороны.
30	548	.	5"	5'	левая	цент-ральн. левая	—	—	4"	Сидит справа от кормушек, ходит по клетке, сидит слева от кормушек, подходит к кормушкам с левой стороны.

1. а) при коротких (до 15″) оставлениях между наличным зрительным раздражением (вид заряжаемой пищей кормушки) и безусловным раздражением едой зрительный рефлекс образуется быстро, с первого сочетания раздражителей, б) при более длительном отставлении (до 60″) зрительный рефлекс образуется несколько медленнее, требуя для своего упрочения нескольких повторных сочетаний (68) раздражителей (табл. 1, 2, 3).

2. Введение экрана (табл. 5), даже при наличии коротких следовых пауз (до 10″), нарушает выработанный зрительный отставленный условный рефлекс — в начале преобладает кинэстезический следовой рефлекс: животное избирает ту кормушку, к которой подходило в предшествующем испытании (например, зарядка № 70). Для восстановления зрительного условного рефлекса, отставленного на 10—25″, потребовалось многократное сочетание условного и безусловного раздражителей (табл. 5, 6, 7—109 сочетаний).

3. При сокращении интервала между зрительными раздражениями с 2′ до 30″; 5″ выявилось преобладающее значение кинэстезического следового рефлекса, тормозящего зрительный следовой условный рефлекс (табл. 10).

Аналогичные данные при сокращении интервала между условными раздражениями были получены и в опытах на собаках (табл. 11).

Собака Трезор

Опыт № 66 11. VII. 1950 г. Таблица 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2′	416	вид пищи	5″	30′	правая	правая	+	7″	10″	В паузах сидит в будке совершенно спокойно.
2′	417	.	5″	30′	левая	левая	+	3″	9″	
30″	418	.	5″	30′	правая	левая	—	—	11″	
0″	419	.	5″	30′	центр.	левая цент.	—	5″	8″	
1″	420	.	5″	30′	правая	центр. правая	—	3″	10″	

Приведенные ниже протокольные данные показывают зависимость условнорефлекторной деятельности животного от величины интервалов между зрительными раздражениями.

В дальнейшем, в результате проведенной тренировки условнорефлекторная деятельность животных всегда носит правильный характер, несмотря на сокращение интервала между условными раздражениями от 1-ой минуты до 0 секунд (табл. 12, 13, 14).

Таким образом, при укорочении интервала между испытаниями

Обезьяна Звезда

Опыт № 96 29. VII. 1950 г. Таблица 12

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	557	вид пищи	5"	2,5'	левая	левая	+	—	4"	Сидит против заряженной кормушки, затем против кормушек, подходит с левой стороны.
5"	558	.	5"	2,5'	центр-ральн.	центр-ральн.	+	—	7"	Сидит справа от кормушек, затем в левом углу клетки, подходит с левой стороны.
1'	559	.	5"	2,5'	пра-вая	пра-вая	+	—	3"	Сидит справа, ходит по клетке, подходит с правой стороны.
30"	560	.	5"	2,5'	центр-ральн.	центр-ральн.	+	2"	5"	Сидит справа от кормушек, затем в левом углу клетки, подходит к кормушкам с левой стороны.
5"	561	.	5"	2,5'	левая	левая цент.	+	—	13"	Сидит в правом углу — на полке клетки, спускается вниз справа, подходит к кормушкам с правой стороны.
0"	562	.	5"	2,5'	пра-вая	пра-вая	+	—	7"	Сидит справа от кормушек, затем в левом углу клетки, подходит с левой стороны.

Собака Трезор

Опыт № 68 14. VII. 1950 г. Таблица 13

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	431	вид пищи	5"	30'	центр.	центр.	+	—	13''	
30"	432	.	5"	30'	левая	левая	+	—	9''	
1.5'	433	.	5"	30'	правая	правая	+	2"	11''	
0"	434	.	5"	30	левая	левая правая	+	7"	10''	
1'	435	.	5"	30'	праная	правая	+	—	13''	

Собака Трезор

Опыт № 75 25. VII. 50 г. Таблица 14

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	494	вид пищи	5"	2.5'	центр.	центр.	+	—	12''	В течение следовой паузы животное проявляет беспокойство (лает, скулит, царапает стены будки и экран).
0''	495	.	5''	2.5'	правая	правая	+	1''	11''	
0''	496	.	5''	4'	центр.	центр.	+	—	7''	
0''	497	.	5''	2.5'	левая	левая центр.	+	2''	10''	
0''	498	.	5''	2.5'	правая	правая	+	—	9''	
0''	499	.	5''	4'	левая	левая	+	1''	10''	

до 30, 0 секунд зрительный следовой условный рефлекс не только не тормозится кинэстезическим следовым условным рефлексом (табл. 12, 13, 14; опыты №№ 68, 75, 96), а, наоборот, зрительный следовой условный рефлекс затормаживает кинэстезический следовой рефлекс в зар. № 434 (табл. 13), 561 (табл. 12), 497 (табл. 14).

Соответствующие результаты были получены в опытах и с остальными животными. Во избежание повторений протоколы этих опытов не приводятся.

Обсуждение экспериментальных материалов

Приведенные материалы дают основание выделить в поведении животных 3 взаимообусловливающих периода, свидетельствующих о значительной роли кинэстезических раздражений в механизме образования зрительного отставленного условного рефлекса.

1. Начальная стадия образования зрительного отставленного рефлекса характеризуется активным *изменением расположения животного* соответственно местонахождению заряженной пищей кормушки (кинэстезическая ориентация по Э. Г. Вацуро). По-видимому, следы от предшествующих зрительных раздражений сохраняются в центральной нервной системе и внешне проявляются в пространственной ориентировке животного в отношении кормушек.

2. Поведение животного приобретает стереотипный характер в результате упрочения и воспроизведения в моторном акте обезьяны кинэстезических следовых временных связей, возникших в предшествующих (часто в первом) сочетаниях при открывании соответствующей пищесодержащей кормушки. Несмотря на наличие двигательной стереотипии в моторной деятельности животных, условная ответная реакция последних всегда правильная.

3. Поведение животного носит характер адекватной пространственной ориентации в отношении той кормушки, которая избрана животным при предшествующей зарядке, что указывает на влияние следов проприоцептивных импульсов, возникших в предшествующем испытании, на поведение животного.

Вышеупомянутые стадии являются тремя возможными вариациями реагирования животных (начиная с момента действия наличного условного зрительного раздражителя до момента наступления пищевого подкрепления). Закономерная последовательность стадий проявляется особенно в начале образования отставленного рефлекса.

При данной постановке экспериментов у животного образуются 2 следовых условных рефлекса: зрительный, на вид пищи, и кинэстезический — связанный с побегом животного от исходного положения к кормушке и обратно. Оба этих следовых условных рефлекса, образованные с зрительного и кинэстезического анализаторов, находятся в антагонистических отношениях, так как пространственное расположение заряжаемой пищей кормушки постоянно меняется. Это взаи-

моотношение двух следовых условных рефлексов особенно демонстративно проявляется в опытах на обезьянах с применением экрана, который оказывается ослабляющим фактором для зрительных раздражений, при этом кинэстезический следовой условный рефлекс берет перевес; ответная реакция животного обусловливается влиянием воздействия проприоцептивных импульсов, возникших в предшествующем испытании: животное подходит к той кормушке, в которой находилась пища в предыдущей зарядке. Данный вариант опытов (с экраном), как и опыты с укорочением величины интервалов между зрительными раздражителями подтверждают положение, что кинэстезические следовые рефлексы образуются быстрее и обладают большей прочностью по сравнению со зрительным следовым рефлексом. Рассматривая ответную реакцию животного как результат взаимодействия зрительных и кинэстезических условнорефлекторных следовых связей, необходимо отметить, что характер этой реакции зависит от интенсивности сохранившихся в центральной нервной системе следов зрительных и проприоцептивных раздражений.

Таким образом, нами получены отчетливые факты затормаживания вновь образуемых (или сложившихся) зрительных следовых условных рефлексов следами предшествующих кинэстезических раздражений при сокращении интервала между зрительными раздражениями. В дальнейшем, по мере тренировки период иррадиации первных процессов сокращается. Задерживающее влияние следов кинэстезических раздражений на зрительные следовые временные связи через интервал в 0 сек., практически оказывается не действенным, что указывает на исключительную быстроту концентрирования процесса возбуждения в кинэстезическом анализаторе.

Итак, с повышением подвижности условнорефлекторных кинэстезических следовых связей процесс возбуждения в кинэстезическом анализаторе подвергается концентрации: зрительный анализатор освобождается от задерживающего влияния отрицательной индукции со стороны ранее иррадиированного возбужденного кинэстезического анализатора, чем и обусловливается упрочение зрительных следовых временных связей.

На основании полученных данных можно сделать следующие выводы:

1. В процессе выработки зрительного следового условного рефлекса у животных образуется кинэстезический следовой условный рефлекс на местоположение кормушки с пищей*.

2. Кинэстезический следовой условный рефлекс образуется с первого подкрепления.

3. В начальной стадии выработки зрительного следового рефлекса, при сокращении интервала между условными раздражениями кинэ-

---

* Данные сравнительно-физиологического характера будут изложены в следующем сообщении.

стезические следовые временные связи затормаживают зрительные.

4. В основе взаимодействия условнорефлекторных следовых связей, образованных с зрительного и кинэстезического анализаторов, лежит принцип взаимной индукции.

5. По мере тренировки зрительные и кинэстезические следовые процессы все больше и больше концентрируются в соответствующих пунктах данных анализаторов, чем и обусловливается выработка зрительного следового условного рефлекса.

Институт физиологии им. И. П. Повлова
АН СССР г. Ленинград (Колтуши).

Поступило 26. I. 1957

Ռ. Ա. ԱԲՐԱՄՈՎԱ

ԿԻՆԵՍՏԵԶԻԿ ԳՐԳՌՈՒՄՆԵՐԻ ԴԵՐԸ ՏԵՍՈՂԱԿԱՆ ՀԵՏՔԱՅԻՆ ՌԵՖԼԵՔՍԻ ԱՌԱՋԱՑՄԱՆ ՄԵԽԱՆԻԶՄՈՒՄ ՅԱՄՐԱԳՈՒՅՆ ԿԱՊԻԿՆԵՐԻ ԵՎ ՇՆԵՐԻ ՄՈՏ

(Առաջին հաղորդում)

Ամփոփում

Չնայած հետքային պայմանական ռեֆլեքսների առաջին ուսումնասիրությունից անցել է կես դար (1907), հետքային ռեֆլեքսների ֆիզիոլոգիան մինչև օրս շարունակում է մնալ ամենաքիչ ուսումնասիրված հարցերից մեկը։

Ներկա աշխատությունը նվիրված է հետքային (տեսողական, կինէստեզիկ), պայմանական ռեֆլեքսների առաջացման, դիֆերենցման և փոխազդեցության մեխանիզմի ուսումնասիրմանը։

Ուսումնասիրության հիման վրա գալիս ենք հետևյալ եզրակացությունների.

1. Տեսողական հետքային պայմանական ռեֆլեքսի մշակման պրոցեսում կենդանիների մոտ առաջանում է կինէստեզիկ հետքային պայմանական ռեֆլեքս՝ կեր պարունակող պնակի տեղի վերաբերմամբ։

2. Տեսողական հետքային պայմանական ռեֆլեքսի մշակման սկզբնական ստադիայում նախորդող կինէստեզիկ հետքային ժամանակավոր կապերը կարող են արգելակել տեսողականը։

Կինէստեզիկ ժամանակավոր կապերի արգելակող ազդեցության վերաբերյալ մեր ստացած փաստը տեսողական հետքային ռեֆլեքսների առաջացման սկզբնական ստադիայում համընկնում է գրականության մեջ եղած տվյալներին (Է. Գ. Վացուրո, [4, 5], Ն. Ա. Շուստին, [18] և ուրիշ.)։

3. Շնորհիվ ներվային պրոցեսների երկարատև վարժեցման, տվյալ անալիզատորներում ընթացող ներվային պրոցեսների տարածման և կենտրոնացման (իռադիացիա և կոնցենտրացիա) ժամանակը կրճատվում է։

Դրդման պրոցեսը, իր առաջացումից անմիջապես հետո, բացարձակ

արտաբերյամբ կենտրոնանում է կինէստեզիկ անալիզատորում, տեսողական անալիզատորն ապահովում է կինէստեզիկ անալիզատորի կողմից եզած բացասական ինդուկցիայի ազդեցությունից, որով և պայմանավորվում է տեսողական հետքային ռեֆլեքսի ամրացումը

ЛИТЕРАТУРА

1. Белиц М. Ф. О следовых условных рефлексах. Дисс., Петроград., 1917.
2. Быков К. М. Взаимоотношение процессов возбуждения и торможения в коре головного мозга. Сборник работ физиологической лаборатории Ленгосуниверситета, посвящен. 25-летию научной деятельности А. А. Ухтомского, М.—Л., 1930.
3. Вальков А. В. Дальнейшая судьба процесса внутреннего торможения при дифференцировке. Русский физиологический журнал. Том VI, в. I, II и III, 1923.
4. Вацуро Э. Г. Исследование высшей нервной деятельности антропода (шимпанзе). Изд. АМН СССР, М., 1948.
5. Вацуро Э. Г. Исследование методом отсроченных реакций способности низших обезьян к ретенции следов визуальных раздражений. Труды физиологических лабораторий имени И. П. Павлова, т. XIV, 1948.
6. Войтонис Н. Предистория интеллекта. Изд. АН СССР, М.—Л., 1949.
7. Гроссман Ф. С. Материалы к физиологии следовых условных слюнных рефлексов. Дисс., 1909.
8. Добровольский В. М. О пищевых следовых рефлексах. Дисс., 1911.
9. Емченко А. И. О факторах пространства и времени в условнорефлекторной деятельности животных. Сессия, посвященная 100-летию со дня рождения И. П. Павлова (тезисы докладов), Киев, 1949.
10. Крепс Е. М. Явления индукции и иррадиации внутреннего торможения в коре больших полушарий у собаки. Русский физиологический журнал т. VI, вып. 1—2—3, 1923.
11. Крепс Е. М. Положительная индукция и иррадиация торможения в коре больших полушарий. Сборник, посвященный 75-летию со дня рождения академика И. П. Павлова, 1924.
12. Орбели Л. А. О механизме возникновения спинномозговых координаций. Известия Научного института им. П. Ф. Лесгафта, т. VI, Петроград, 1923.
13. Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных, 1938.
14. Павлова В. И. О следовых условных рефлексах. Доклад в обществе русских врачей, 7 февраля 1913 г. Труды общества русских врачей, январь 1914.
15. Пименов П. П. Особая группа условных рефлексов. Дисс., 1907.
16. Фролов Ю. П. Опыт дифференцирования следовых условных раздражителей и следовых условных тормозов. АБН, т. XIV, вып. 1—3, М., 1924.
17. Фурсиков Д. С. Явление взаимной индукции в коре головного мозга. АБН, т. XXIII, вып. 1—3, М.—Л., 1923.
18. Шустин Н. А. Условные рефлексы у собак на отношения раздражителей, различающихся по весу. Труды физиологических лабораторий им. И. П. Павлова, т. XVI, Изд. АН СССР, 1949.
19. Carr H. A. The alternation problem. Jour. Anim. Behav., VII, 1917.
20. Honzik C. H. Delayed reaction in rats. Univ. Californ. Publ. Psych. 4, 1931.
21. Hunter W. S. The delayed reaction in animals and children Behav. Monogr. 2, 1, 1913.
22. Hunter W. S. The delayed reaction in a child. Psychol. Rev., 1917.