ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՌ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱՅԻ ՏԵՂԵԿԱԳԻՐ
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР
Բիոլոգիական գիտ. XII, № 12, 1959 Биологические науки

Е. В. ПАПОЯН

О СИММЕТРИЧНЫХ ДВИГАТЕЛЬНЫХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСАХ

Вопрос о парности в работе больших полушарий головного мозга в условнорефлекторной деятельности как очередная проблема, требующая разрешения, был поднят в лабораториях И. П. Павлова. Тождественность условнорефлекторной деятельности симметричных пунктов кожи установлена в опытах Н. И. Красногорского [14], Г. В. Анрепа [5], К. М. Быкова [8], И. С. Розенталя [23], Д. С. Фурсикова [27], А. С. Григоровича, Н. А. Подкопаева [12] и др. О парности в работе симметричного слухового анализатора свидетельствует работа В. Л. Протопопова [25].

Одновременно существуют данные, свидетельствующие о раздельной работе симметричных анализаторов: по слюнной методике (Н. А. Попов [20], Д. А. Бирюков [6], О. В. Верике [10], Я. П. Скляров [24], А. А. Линдберг [17], И. В. Введенская [9], Г. Г. Кузьменко [15], Т. Г. Ургандджян [26] и др.); по двигательно-оборонительной (В. Л. Ильинский [13], A. R. Tonturi [31]).

При помощи специально разработанных оперативных методик: К. С. Абуладзе [1] (методика выведения наружу задней трети языка), Д. М. Гедеванишвили и Г. Л. Вепхвадзе [11] (методика съемных зубных электродов), Э. Ш. Айрапетьянца [3] (хроническая фистула рога матки), создаются условия адресовывать безусловное подкрепление к одному из симметричных анализаторов и подтверждается возможность выработки односторонних условных рефлексов. Во всех этих работах и в работах И. А. Лапиной [16], Cinca [32], В. Л. Бианки [7] и др. имеет место раздельная работа «представительства безусловного рефлекса».

Некоторая модификация этих методик создает возможность посылать к одному из симметричных анализаторов не только безусловное раздражение, как в вышеуказанных работах, но и условные сигналы, что приводит к выработке симметричного условного рефлекса (К. С. Абуладзе [2], А. А. Травина [25], И. В. Андгуладзе [4], Д. М. Гедеванишвили и Г. Л. Вепхвадзе [11]. В этом случае можно говорить о раздельной работе симметричных корковых анализаторов, к которым адресуются условные раздражители, и симметричных анализаторов, являющихся «корковыми представительствами безусловных реакций».

Целью нашей работы было изучение особенностей выработки симметричных двигательных условных рефлексов. Работа проводилась под руководством В. В. Фанарджяна.

Методика. Опыты проводились в условнорефлекторной заглушенной камере. Податливое пружинистое основание станка, на который ставилась собака, давало возможность регистрировать сгибательные и

разгибательные реакции всех четырех конечностей. Движение конечностей регистрировалось при помощи рычажно-пневматической системы, запись дыхательных движений грудной клетки осуществлялась при помощи гофрированной трубки.

Безусловным раздражителем служил электрический ток от сети, подаваемый через реостат на манжетку с электродами, укрепленную в области нижней трети лапы. Обычно раздражение не превышало пороговую величину.

В качестве условных раздражителей применялись звонок, зуммер, метроном 110 ударов в мин., свет 200 ватт, касалки.

Опыты проводились по методике В. П. Петропавловского [18], в ряде случаев по В. П. Протопопову [22]. Во всех случаях угашалась ориентировочная реакция на обстановку и избранные раздражители.

В поисках методического приема изучения парной и раздельной работы коры больших полушарий, мы остановились на следующем варианте опытов: вырабатывается симметричный электро-оборонительный двигательный условный рефлекс на каждую из задних лап в отдельности. Движение задней левой связано с одним условным раздражителем, движение задней правой — с другим. Выбирается пара условных раздражителей, адресуемых к одному или разным анализаторам.

Процесс выработки условного рефлекса начинается с обеих лап одновременно. Подкрепление попеременно чередуется то на одну, то на другую лапу. Интервалы между подкреплениями равны 2—3 мин.

Под опытом было 5 собак. На трех из них условные сигналы адресуются к звуковому и световому анализаторам, на двух других — к кожному анализатору ($К_1$ (касалка) — левая, для левой лапы и $К_2$ — правая, для правой лапы). Касалки прикрепляются к бедрам соответствующих задних лап по возможности симметрично.

Результаты опытов. Методическая особенность регистрации движений всех четырех конечностей животного позволила проследить за динамикой становления локального двигательного условного рефлекса. Анализ полученных фактов был произведен как с точки зрения силовой характеристики двигательных актов различных конечностей, т. е. степени участия той или иной лапы в общей двигательной реакции животного, так и с учетом времени вступления (латентного периода) каждой из четырех лап в рефлекторную деятельность.

Первые проявления условного рефлекса, возникающие в среднем после 4—12 сочетаний, выражались в разгибании подкрепляемой лапы. Через 4—5 сочетаний к этой реакции присоединялось сгибание передних лап, а затем сгибание «условной» лапы.

С укреплением условного рефлекса наступала стадия генерализации, характеризующаяся общей двигательной реакцией животного. Продолжительность генерализации варьировала у различных собак, охватывая в среднем около 25—40 опытов.

Важно отметить, что генерализация оказалась более стойкой и продолжительной у собак с условными тактильными раздражителями, хотя

и более мощно выражалась у собак с условными звуковыми раздражителями, физиологически более сильными.

На процесс превращения генерализованной реакции в специализированную оказывали влияние некоторые факторы: введение нового условного раздражителя, месячный перерыв в работе и т. д. Они переводили вырабатываемую специализирующуюся реакцию в генерализованную.

В ходе развертывания рефлекторной деятельности менялась степень участия различных конечностей в генерализованной реакции, выявлялась определенная этапность в выработке локального рефлекса.

Так, после первого этапа — общей двигательной реакции, генерализация характеризовалась активным участием передних лап, в следующем этапе возбуждение охватывало подкрепляемую и переднюю контралатеральную лапу, затем возбуждение концентрировалось в центре «подкрепляемой» лапы.

В процессе генерализации устанавливался вид реакции — разгибание или сгибание, с которого каждая лапа начинала свою реакцию. Как упоминалось выше, первая условная реакция выражалась в разгибании «подкрепляемой» лапы. По мере развертывания условнорефлекторной деятельности реакция разгибания переходила в сгибание, а другие лапы, одновременно участвующие в реакции, начинали свой двигательный акт (в большем числе сочетаний) с разгибания.

В процессе генерализации определенные изменения претерпевала и форма реакции.

Благодаря применяемой методике Петропавловского «подкрепляемая» лапа в конце концов приобретала форму тонического подъема, хотя и начальные реакции имели форму фазического подъема. Тоническая реакция у собак, у которых в дальнейшем удалось выработать симметричный условный рефлекс, всегда являлась как бы переходным этапом для возникновения локальной реакции. Надо отметить, что обычно до появления локальной реакции, имеющей тонический характер подъема, в паре с «подкрепляемой» лапой участвовала и контралатеральная передняя лапа в виде фазического подъема.

Анализ латентного периода двигательных реакций различных конечностей выявил, что наиболее короткий латентный период имеет та лапа, которая с большей интенсивностью участвует в осуществлении условного рефлекса.

Интересно отметить, что при появлении локальной одиночной реакции получение правильного ответа требует более длительного латентного периода, чем неправильная неадекватная реакция.

При выработке симметричных условных рефлексов большое значение имел выбор пары условных раздражителей. У одних собак условные раздражители адресовались к обоим симметричным анализаторам (звонок, зуммер, свет, метроном). У других собак испытывались условные сигналы, адресуемые к одному из симметричных анализаторов (кожно-тактильные $К_1$ — левая, $К_2$ — правая).

У собак Рокк и Ролл условный раздражитель адресовывался к кожно-тактильному анализатору, т. е. к одному из симметричных анализаторов при подкреплении односторонними безусловными рефлексами; после довольно длительной генерализации у них удалось образовать симметричный условный рефлекс. Однако по величине своей он оказался сравнительно уменьшенным с отмеченными до этого реакциями «условной» лапы. Условный рефлекс у этих собак укрепился в среднем к 25-у опыту.

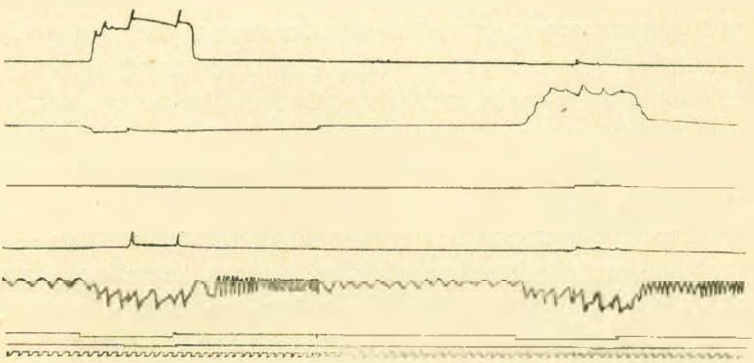

Рис. 1. Двигательные условные рефлексы на кожно-тактильные раздражители (касалки левая и правая) с соответствующих симметричных задних конечностей. Собака Рокк. Опыт от 5.VIII 1958 г. Сверху вниз: движение левой, правой задних конечностей, левой, правой передних конечностей (подъем кривой вверх—сгибание, опускание вниз—разгибание). Пнеймограмма, отметка условного раздражителя, отметка безусловного раздражителя, отметка времени (в 1 сек.).

У собак Бой и Шалун условный раздражитель был связан со звуковыми анализаторами, т. е. условный раздражитель посылался к обоим симметричным анализаторам. При подкреплении односторонними безусловными рефлексами на определенной стадии условный рефлекс у них также вырабатывается в виде адекватного сгибания для обеих лап. Однако он не укрепляется, и, как правило, в конце задалбливается и исчезает (рис. 2).

Для укрепления рефлекса у этих собак применялись различные варианты опытов.

1. В период, когда собака вместо «подкрепляемой» в данном сочетании лапы реагировала другой неадекватной лапой, менялся способ подкрепления. От методики Петропавловского мы переходили к выработке условного рефлекса по методике Протопопова, при которой условная лапа получала не один, а несколько ударов тока. Однако это привело к еще большему запутыванию ответной реакции.

2. Удлинялся интервал между применениями условных раздражителей от 2, 3, 4, а у одной собаки до 8 мин. Однако изменение интервала в наших опытах не способствовало укреплению условнорефлекторной деятельности, а в некоторых случаях, как например, при 8-минутном интервале, еще больше угнетало ее.

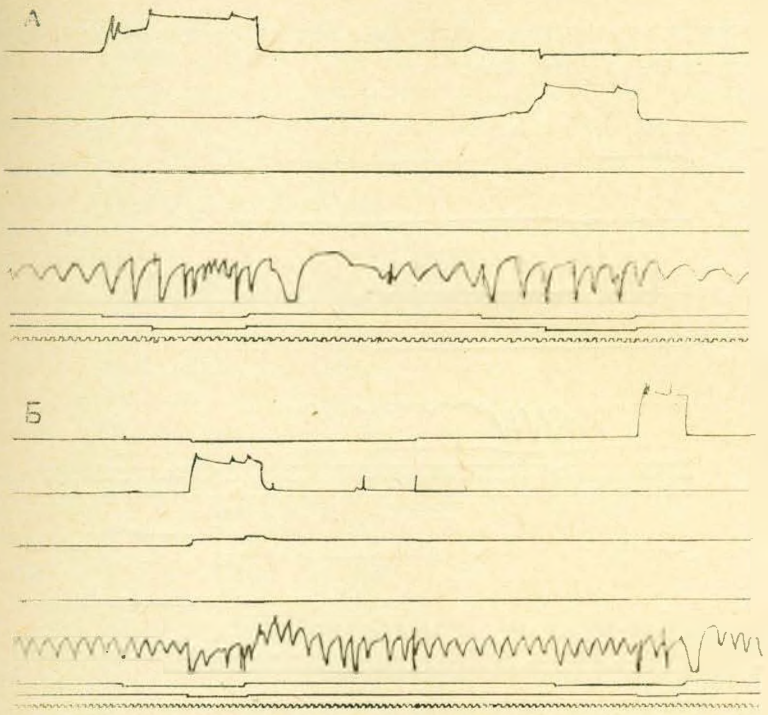

Рис. 2. Выработка двигательных условных рефлексов на звуковые раздражители (звонок и зуммер) с симметричных задних конечностей. А—образование условных рефлексов. Собака Шалун. Опыт от 8.XII 1957 г. Б— исчезновение условных рефлексов. Собака Шалун. Опыт от 10.VI 1958 г. Обозначения те же, что на рис. 1.

3. На время отставлялось подкрепление симметричной лапы и применялось только одностороннее подкрепление с введением новых условных раздражителей. При этом рефлекс на данную лапу появлялся, однако достаточно было применить хотя бы одно сочетание на другую лапу, как появившаяся до того условная реакция полностью исчезала.

4. Испытывалось применение двух условных раздражителей, направленных к различным анализаторам, например, свет и касалка. Но и это не способствовало укреплению условного рефлекса.

5. Введение совершенно новой пары условных раздражителей, например, касалок, давших определенный эффект у других собак, также не повлияло на динамику выработки условного рефлекса. Следует отметить, что в тех случаях, когда кожно-тактильные раздражители применялись после отмены старых условных раздражителей, это не приводило к выработке соответствующих симметричных условных рефлексов.

Самой характерной особенностью для всех собак при выработке симметричного условного рефлекса явилось появление доминантного очага возбуждения в центре одной из «подкрепляемых» лап. Стойкость и продолжительность доминанты варьировала у различных собак. Наметившаяся доминанта начинала привлекать к себе и другие раздражители. На оба условных раздражителя, подкрепляемых электриче-

ским током, посланным к различным лапам, реагировала только одна доминантная лапа (рис. 3А).

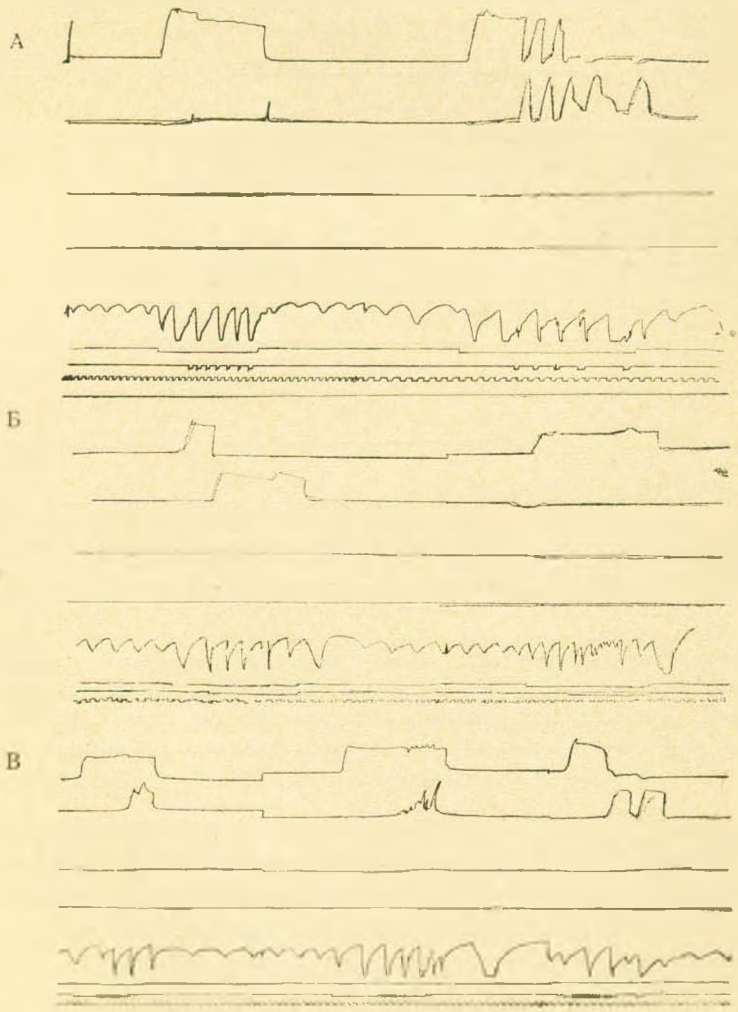

Рис. 3. Доминантные установки у собаки Бой. А и Б — неадекватные реакции на условный раздражитель. Опыт от 4.II и 6.II 1958 г. В — неадекватные реакции на электрокожный безусловный раздражитель. Опыт от 7.II 1958 г

Электрическое раздражение задней правой лапы приводит к сгибанию доминантной задней левой лапы. В конце 1 и 2-й серии раздражений на фоне согнутой доминантной лапы появляется небольшое сгибание адекватной лапы. Доминанта исчезает лишь к концу 3-й серии раздражения. Обозначения те же, что на рис. 1.

Такая картина наблюдалась и тогда, когда, нарушая обычный стереотип, в начале опытного дня испытанию подвергалась «неактивная» лапа (рис. 3Б).

Усиливаясь за счет обоих раздражителей, доминанта приобретала

значение господствующего фактора: она тормозила не только другой «условный», но также и «безусловный» центр, получающий импульсы. На безусловное подкрепление обеих лап реагировала только одна «доминантная» лапа. То же самое наблюдалось при определении порога чувствительности с обеих лап (реагировала только доминантная лапа). Если удавалось определить порог чувствительности другой лапы, то бросалась в глаза разница в пороге чувствительности обеих лап (рис. 3В).

Для затухания доминанты снималась манжетка с «доминантной» лапы; раздражители посылались только к «неактивной» лапе. С целью повышения возбудимости в центре «неактивной» лапы в интервалах между сочетаниями «неактивная» лапа получала электрический ток; применялся перерыв в работе и все это способствовало затуханию доминанты. Обладая свойством инертности, доминанта часто вновь восстанавливалась, требуя дальнейшей борьбы с ней. Оказалось, что вместе с доминантой у собак с условными раздражителями исчезало всякое проявление двигательной реакции.

Очень характерным оказалось распределение реакции разгибания и сгибания в период доминантных установок. При затухании доминанты сгибательная реакция доминантной лапы постепенно переходит в разгибательную, а потом исчезает, и наоборот, при возникновении доминанты реакция, как правило, начинается с разгибания.

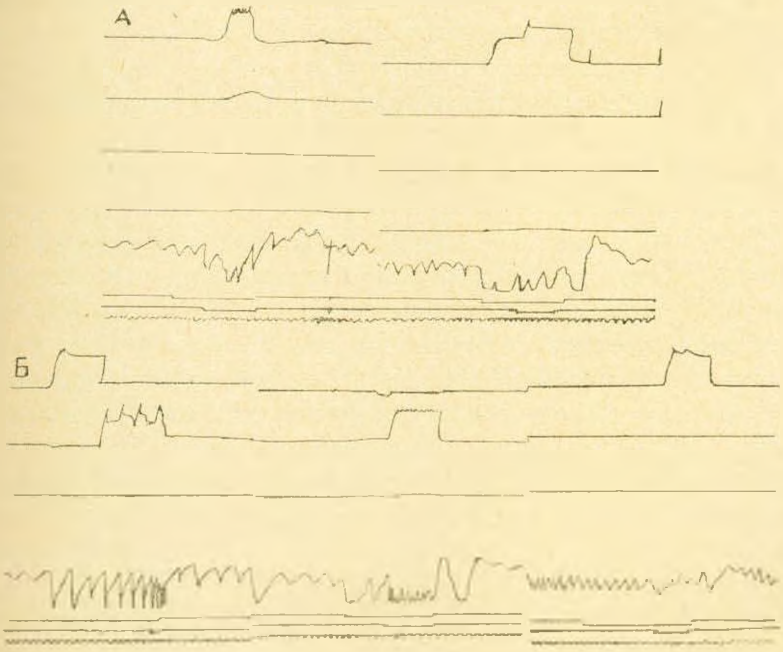

Рис. 4. Различные формы (сгибание и разгибание) двигательной условной реакции у собаки Бой. А— при выработке двигательного условного рефлекса, Б— при затухании доминанты. Обозначения те же, что на рис. 1.

В этом отношении «доминантная» лапа копирует «условную» лапу в период становления локального условного рефлекса (рис. 4).

Все вышеприведенное говорит о трудности выработки симметричных двигательных условных рефлексов у собак. Следующие наблюдения подкрепляют такой вывод.

У собаки Шалун после отмены старых раздражителей были введены новые $К_1$, $К_2$. На новые раздражители несколько раз появлялась условная реакция в виде адекватного незначительного подъема «условных» лап. После такого проявления реакции наблюдалось прихрамывание собаки на одну из «условных» лап. Проверка показала, что до опыта и спустя несколько часов после него походка у собаки была нормальной.

Интересно вела себя собака Двойка. У нее вырабатывался симметричный рефлекс на звонок и зуммер. Безусловное подкрепление — электрический ток пороговой величины. Интервал между раздражителями всегда 8 мин. Адекватный условный рефлекс у этой собаки проявился всего 3—4 раза. Два раза после этого у собаки наблюдалась рвота в станке. В последний опытный день, на 4-е сочетание звонка появилась условная реакция в виде подъема условной лапы и двух передних. Безусловного подкрепления собака не получила и погибла в станке через 20 сек. после условного подъема лап.

С большей долей вероятности в данном случае можно говорить о развитии невротического состояния, появившегося в результате трудной задачи (выработка симметричного условного рефлекса). Немаловажную роль при этом следует отвести и факту применения в качестве безусловного раздражителя электрического тока, на что имеются данные в литературе.

Обсуждение результатов. Из имеющихся литературных данных и нашего экспериментального материала ясно, что процессы, протекающие в одном полушарии, в какой-то мере отражаются в симметричном пункте другого полушария, выражаясь в возникновении периферических эффектов. Это отражение мешает укреплению симметричного условного рефлекса, выработанного одновременно с двух симметричных эффекторов. Однако при специальной постановке опытов, когда условные сигналы наносятся на рецепторы одной или другой стороны при условии подкрепления их односторонними безусловными раздражителями, когда создается возможность ограничить иррадиацию условного и безусловного раздражителей на корковую структуру противоположного полушария, становится очевидной раздельная работа симметричных полушарий головного мозга.

Самой характерной особенностью для всех собак при одновременной выработке симметричных условных рефлексов оказалось появление доминанты, быстро проходящая у одних собак и довольно стойкая у других. Несмотря на правильное попеременное чередование подкрепления то одной, то другой симметричной лапы, с силой тока, слегка превышающей пороговую, на одну из «условных» лап возникала доминан-

та. Обычно она появлялась на той лапе, которая первой проявляла условную реакцию и в дальнейшем быстрее активировалась. На образование доминанты при выработке симметричных условных рефлексов указывают А. М. Ширман [29], R. Beranek [30], А. С. Подсосенная [19].

Условный рефлекс в процессе своего формирования проходит через стадию доминанты, выявляемую при помощи специально поставленного эксперимента (Б. И. Ходоров [28]). Очевидно в нашем случае методическая вариация, выработка симметричного условного рефлекса дает возможность более детально выявить и проследить за доминантным очагом возбуждения в процессе формирования условнорефлекторной деятельности.

В условиях нашего эксперимента процесс генерализации условного рефлекса охватывает довольно длительный период времени. Факт длительного процесса генерализации может быть объясним следующим: из литературных данных известно, что в становлении локального условного двигательного рефлекса немаловажную роль играет возникновение доминанты. Возникнув в центре одной из лап, доминанта с одной стороны обеспечивает ее постоянное локальное реагирование на действие условного раздражителя, с другой — через отрицательную индукцию тормозит двигательную активность других лап. Наличие одновременно двух доминантных центров, постоянно конкурирующих в организме, задерживало процесс локального реагирования, удлиняя стадию генерализации.

Выводы

1. Выработка симметричного условного двигательно-оборонительного рефлекса является трудной задачей для высшей нервной деятельности собак.

2. В выработке условного симметричного рефлекса большую роль играет выбор раздражителей. Условный рефлекс вырабатывается в том случае, если условный раздражитель посылается к одному из симметричных анализаторов при безусловном подкреплении той же стороны. В случае, если условные сигналы адресуются к обоим симметричным анализаторам при одностороннем безусловном подкреплении, то условная реакция появляется, но не укрепляется.

3. При выработке двигательно-оборонительного симметричного условного рефлекса у собак с двух конечностей наиболее адекватным является метод попеременного подкрепления соответствующих конечностей.

4. При выработке симметричного условного рефлекса вышеуказанным методом в корковом конце двигательного анализатора на одной из лап образуется стойкий очаг возбуждения, имеющий все признаки доминанты. Появившаяся доминанта затрудняет дальнейшую выработку симметричного условного рефлекса.

Институт физиологии
Академии наук АрмССР

Поступило 17.VII 1959 г.

ՇԱՐԺՈՂԱԿԱՆ ՍԻՄԵՏՐԻԿ ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ ՌԵՖԼԵՔՍՆԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ե. Վ. ՊԱՊՈՅԱՆ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

Ուսումնասիրվել է շների շարժողական էլեկտրապաշտպանողական սիմետրիկ պայմանական ռեֆլեքսների առաջացման առանձնահատկությունը կենդանու հոր վերջավորությունների շարժումների գրառման պայմաններում:

Ուսումնասիրությունները ցույց տվեցին, որ շարժողական պաշտպանողական սիմետրիկ պայմանական ռեֆլեքսների մշակումը շների բազրատուչ նյարդային գործունեության համար դժվարին խնդիր է: Սիմետրիկ պայմանական ռեֆլեքսների մշակման համար կարևոր դեր է խաղում պայմանական դրգռիչի ընտրումը: Սիմետրիկ պայմանական ռեֆլեքսների մշակման ժամանակ վերջավորությունների շարժողական անալիզատորի կեղևային մասում դոյանում է դոմինանտ հատկություններով օժտված դրգռման կայուն օջախ:

ЛИТЕРАТУРА

1. Абуладзе К. С. Безусловные и условные слюнные рефлексы по новой методике раздражения изолированных участков языка. Дисс. Л., 1950 г.
2. Абуладзе К. С. Журнал высшей нервной деятельности 4, 803, 1954.
3. Айрапетьянц Э. Ш. Интероцептивный условный рефлекс. Тр. Военно-морской мед. академии, т. XVII, 1949.
4. Андгуладзе Н. В. К вопросу о симметричных пунктах звукового анализатора при образовании одностороннего условного рефлекса. Дисс., Тбилиси, 1955.
5. Анреп Г. В. Архив биологических наук, т. XX, 4, стр. 262, 299, 1917.
6. Бирюков Д. А. Сборник, посвященный 30-летию деятельности Ющенко. Ростов-Дон, 1928.
7. Бианки В. Л. Цит. по Айрапетьянцу Э. Ш. Высшая нервная деятельность и рецепторы внутренних органов, 1949.
8. Быков К. М. Избранные произведения, 1, II, 1953. Доклады на 41 заседании. Петроград, Физиологич. бесед. 1922.
9. Введенская И. В. Бюллетень эксперим. биологии и медицины 3, 611, 1937.
10. Верике О. В. Физ. журнал СССР, 9, 1935.
11. Гедеванишвили Д. М. и Вепхвадзе Г. Л. О парной и раздельной работе больших полушарий головного мозга, 1956.
12. Григорович Л. С., Подкопаев Н. А. Русский физиолог. журнал, 6, 309 1923.
13. Ильинский В. П. Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, 1929.
14. Красногорский Н. И. О процессе задерживания и о локализации кожного и двигательного анализатора в коре больших полушарий у собаки. Дис. СПб, 1911.
15. Кузьменко Г. Г. Бюллетень эксперим. биолог. и медиц. 10, 457, 1940.
16. Лапина И. А. Тезисы докладов Всесоюзн. конференции медиц. студенч. общества, М., 1950.
17. Линдберг А. А. Нарушение индукционных отношений между положительным и тормозным рефлексами и последствия этого у собаки возбудимого типа. Физ. журнал, СССР. 20, 6, 1936.

18. Петропавловский В. П. Физиолог. журнал СССР, 17, 2, 1934.
19. Подсосенная Л. С. Тр. Ин-та высшей нервной деят. Академии наук СССР (серия физиолог.), 2, 139—145, 1956.
20. Попов Н. А. Угасание ориентировочного рефлекса у собаки. Реферат. Физиолог. журнал 3, стр. 10, 1921.
21. Протопопов В. П. Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы 1925.
22. Протопопов В. П. О сочетательной и двигательной реакции на звуковые раздражения. Дис., СПб. 1909.
23. Розенталь И. С. Архив биолог. наук, XXIII, 13. 1923.
24. Скляров Я. П. Экспериментальная медицина, 5 (а, б), 1935.
25. Травина А. А. Журнал высшей нервной деятельности (а), 2, 126, 1952.
26. Урганджян Т. Г. Известия Академии наук АрмССР (серия биол. науки), XI, 3, 3, 1958.
27. Фурсиков Д. С. Архив биолог. наук, XXIII, 1, 1923.
28. Ходоров Б. М. Журнал высшей нервной деятельности. т. 8, в. 6, 887, 1958.
29. Шнирман А. Л. Новое в рефлексологии нервной системы, 1926.
30. Beranek R. Ceskol fysiol. 4, 439—444, 1955.
31. Tonturi A. R. American J. of physiology May 1955, v. 181, No 2, 1955.
32 Cinca Y. Pevista Stüntelor medicall seria, 1951.