

М. М. АТАЕВ

ОБ УСЛОВНОМ РЕФЛЕКСЕ КАК ПРОЦЕССЕ ЗАПОМИНАНИЯ ОТСЧЕТА ВРЕМЕНИ

Большое число нейро-физиологических исследований, посвященных изучению механизмов межсенсорной связи, обусловлено, главным образом, представлением, что «замыкание» между центрами, воспринимающими условный и безусловный раздражители, лежит в основе формирования условного рефлекса. Одним из условий образования условного рефлекса является проявление минимум двух независимых друг от друга событий в окружающей среде так, что каждое в отдельности может вызвать нарушение текущих равновесных процессов организма и одно из них возникает во времени раньше другого. Другое и основное условие для формирования условного рефлекса—**«это совпадение во времени действия ранее индифферентного агента с действием безусловного»***. Таким образом, совпадение во времени наличного или следового действия индифферентного и безусловного раздражителей хотя бы один раз является обязательным для проторения пути между двумя центрами центральной нервной системы для вызова первым раздражителем эффекта второго. Иначе формируется рефлекс на время. Единственным условием его образования является повторяемость события через равные интервалы времени.

Как было показано ранее [1, 2, 3], форма и характер проявления функциональных изменений в центральной нервной системе, по данным изменений электроэнцефалограммы (ЭЭГ), пульсограммы, электромиограммы и поведенческого акта в процессе становления рефлекса на время, очень похожи на те, которые мы наблюдали при формировании обычного условного рефлекса. Обращало на себя внимание то, что рефлекс на время, как и условный рефлекс, формируясь, проходит фазу генерализации и фазу концентрации. Фаза генерализации отличалась генерализованной ЭЭГ и ЭМГ реакцией активации, генерализованной реакцией усвоения ритма и активацией сердечной деятельности. В фазе концентрации указанные реакции проявлялись только в конце периода отставления в случае условного рефлекса и в конце межсигнального интервала в случае рефлекса на время. Период отставления и межсигнальный интервал в этой фазе характеризовался как период активного торможения. Применение раздражителей в конце периода отставления и близко к

* Павлов И. П., т. IV, стр. 40, 1951 г.

концу межсигнального интервала обнаруживало наиболее отчетливое проявление вызванных потенциалов в корковом представительстве безусловного рефлекса.

Феномен концентрации возбуждения, который проявляется в конце периода отставления при условном рефлексе и в конце межсигнального интервала при рефлексе на время, ставит вопрос о возможности образования условного рефлекса на посторонний раздражитель без предварительного его сочетания с безусловным.

В настоящей работе в трех сериях опытов изучалось влияние посторонних раздражителей на ЭЭГ и поведение животных в разные периоды межсигнального интервала времени после выработки и упрочения защитного рефлекса на время. Опыты ставились на кошках и моллюсках (*Planorbis corneus* var. *rubra*).

1. Эффект влияния посторонних раздражителей в середине и в конце межсигнального интервала на характер изменений ЭЭГ у кошек.

Прежде чем приступить к изучению поставленного вопроса, у 6 кошек обычным путем вырабатывался защитный условный рефлекс с переменным межсигнальным интервалом времени от 3 до 10 мин. Кошки с вживленными электродами в зрительную, слуховую и сенсомоторную кору, ретикулярную формацию среднего мозга, в передний и задний гипоталамус обучались путем перехода в смежную половину камеры или путем нажатия на педаль выключателя разрывать цепь электрического тока (рис. 1). В качестве положительного условного раздражителя при-



Рис. 1. Кошки в экспериментальной камере. 1 — животное с электродами в межсигнальный интервал времени, 2 — лапа животного на педали выключателя, 3, 4, 5 — три положения животного в процессе выполнения рефлекса на время.

менялся тон 3000 гц, к которому через 5 сек. присоединялся мелькающий свет 8 имп. в сек., в качестве дифференцировочного — тон 1000 гц, к которому через 5 сек. присоединялся мелькающий свет — 15 имп. в сек. Подкрепление положительного условного комплекса производилось электрокожным раздражением. В данном сообщении мы не будем специально останавливаться на тех данных, которые могли быть отнесены к вопросу

корреляции электрической активности мозга с условной защитной поведенческой реакцией, поскольку они в основном повторяли те, которые были получены в предыдущих наших работах [1, 2, 3]. Здесь же следует остановиться на некоторых данных, которые, на наш взгляд, имеют существенное значение для обсуждаемого вопроса. Следует подчеркнуть, что в нашей постановке опытов каждый из компонентов условного комплекса в отдельности представляет собой два различных индифферентных раздражителя, адресуемые к различным анализаторам. Однако по своему характеру один из них (звук) в период его изолированного действия выступает как подкрепляемый, а другой (ритмический свет) как ассоциируемый раздражители. Иначе говоря, в период их последовательно-совместного действия мы имеем дело с сенсосенсорными или ассоциативными процессами. Таким образом, в нашей постановке опытов электрокожный раздражитель выступает как безусловный агент, подкрепляющий одновременно два сенсорных раздражения, поступающих в мозг по разным путям так, что одно возникает на 5 сек. раньше другого.

Было обнаружено, что по мере упрочения условного поведенческого рефлекса и дифференцировки латентный период ответной реакции, претерпевая значительную флуктуацию, постепенно приурочивался к концу периода отставления (рис. 2). Как видно из рисунка, положительная

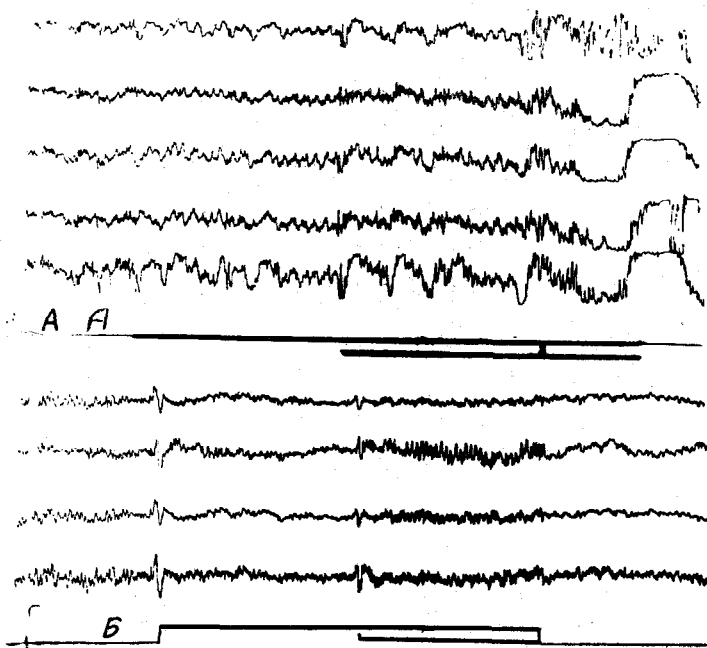


Рис. 2. Записи, полученные после упрочения условного рефлекса на действие положительного — А и дифференцировочного — Б комплексов. На ЭЭГ сверху вниз: слуховая кора, зрительная кора, задний гипоталамус, сенсомоторная кора.

поведенческая реакция наступает через 10 сек. после начала действия условного комплекса. Перед началом поведенческой реакции ЭЭГ реак-

ция усвоения ритма проявляется генерализованно. Вызванные потенциалы наиболее отчетливо проявляются в сенсомоторном отведении. На действие дифференцировочного комплекса (рис. 2 Б) вызванные потенциалы проявляются во всех отведениях как на включение звука, так и на присоединение мелькающего света. ЭЭГ реакция усвоения проявляется везде, но наиболее отчетливо в зрительном корковом отведении. Поведенческая реакция отсутствует. Обращает на себя внимание тот факт, что с включением звука наряду с возникновением вызванных потенциалов в ЭЭГ можно было отчетливо наблюдать появление ассоциированного ритма в период изолированного действия положительного и дифференцировочного звуковых компонентов. Сначала они проявлялись генерализованно, а затем концентрировались в сенсомоторном отведении после отмены болевого подкрепления. Указанные явления наиболее отчетливо проявлялись на действии дифференцировочного раздражителя. Такая ассоциация ритма в период изолированного действия звука постепенно отодвигалась вправо, приурочиваясь к моменту присоединения мелькающего света. По мере увеличения числа сочетаний, когда условный поведенческий рефлекс был прочно выработан, а электрокожное подкрепление отменено, указанные ассоциированные ритмы исчезали в период изолированного действия звука. Однако их можно было обнаружить, если при очередном предъявлении условного раздражителя ритмический световой компонент отменить или отодвинуть вправо. Рис. 3 демонстрирует изменение ЭЭГ при действии дифференцировочно-

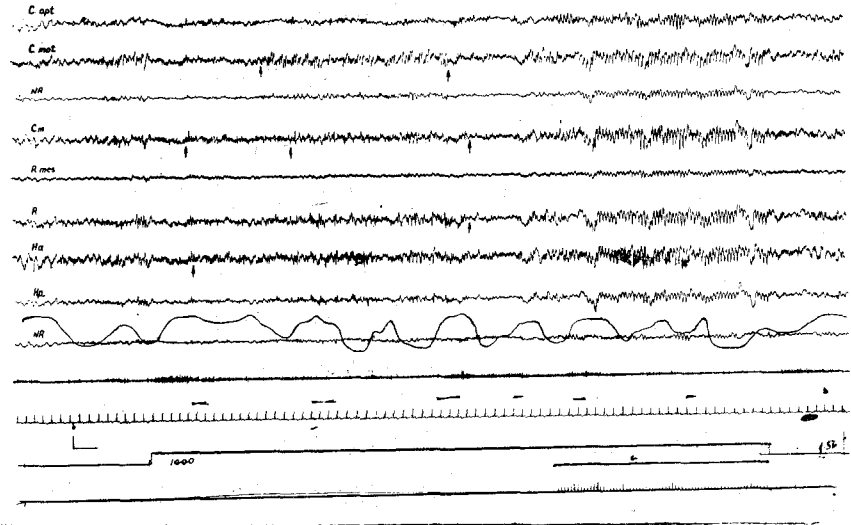


Рис. 3. Условная ассоциация характерных изменений ЭЭГ через временные отношения на действие дифференцировочного раздражителя после упрочения условного рефлекса. Ритмический световой компонент нарочито отодвинут вправо, вместо обычных 15 имп. в сек. подано 8 имп. в сек. Отведения отмечены на рисунке.

го комплекса, в котором ритмический световой компонент нарочито отодвинут вправо. ЭЭГ реакция пробуждения, вызванная включением зву-

ка, через 2 сек. сменяется ритмом 15 в сек., который наиболее отчетливо проявляется через 5 сек. там, где должен был быть включен ритмический свет. Ранее ассоциированный ритм длится 5 сек. Это то время, в течение которого обычно длилось действие ритмического светового компонента. На 11 сек. ЭЭГ претерпевает реакцию пробуждения. Тут же обычно, включался дифференцировочный комплекс. Через 2 сек. после такой депрессии присоединяется ритмический свет. Однако на этот раз вместо 15 имп. в сек. подается 8 имп. в сек. При присоединении светового компонента сначала проявляется ранее ассоциированный с дифференцировочным звуковым компонентом ритм 15 имп. в сек.; затем через кратковременную депрессию генерализованно усваивается предъявленный ритм 8 имп. в сек. Хотя ритм 8 имп. в сек. является компонентом положительного комплекса, положительная поведенческая реакция отсутствует. Данный пример наиболее отчетливо демонстрирует не только ассоциацию ранее навязанного ритма, но и ассоциацию временных параметров. Последняя подвергается ломке, если условный раздражитель применять через равные интервалы времени.

Рис. 4 демонстрирует фрагмент из опытов, где условные раздражители стали предъявлять через строго равные интервалы времени. Как видно из рис. 4А, латентный период положительной поведенческой реак-

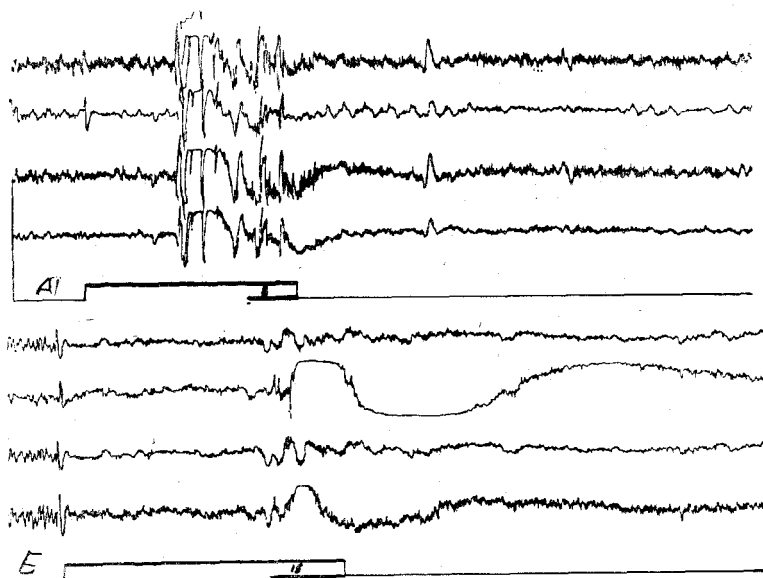


Рис. 4. Уменьшение латентного периода условного рефлекса — А и нарушение дифференцировки — Б при переделке условного рефлекса в рефлекс на время.

Сверху вниз: кора слуховая, кора сенсомоторная, кора зрительная, задний гипоталамус.

ции сильно сдвинут влево. Подвергается ломке также дифференцировка (рис. 4Б). Вызванные включением звука потенциалы отчетливо проявляются во всех отведениях. Латентный период поведенческой реакции больше, чем при действии положительного комплекса. На рисунке поведенческая реакция видна по артефактам, вызванным движением живот-

ного. По мере увеличения числа сочетаний наблюдалось постепенное приурочение положительной поведенческой реакции к концу периода отставления вместе с усвоением межсигнального интервала времени в 5 мин. После упрочения рефлекса на время кошки могли 2, 3, а иногда 4 раза самостоятельно через каждые 5 мин. отвечать положительной поведенческой реакцией (3). На этой стадии становления рефлекса изучалось влияние посторонних раздражителей в середине интервала и за 40—10 сек. до истечения межсигнального интервала времени. Рис. 5 демонстрирует изменение ЭЭГ при действии экстрараздражителя, примененного в середине интервала (рис. 5А) и за 40 сек. до истечения межсигнального интервала (рис. 5Б). Как видно из рисунка, посторонний раздражитель в середине интервала восстанавливает весь стереотип ЭЭГ реакции. Хотя вызванные потенциалы выражены плохо, короткий

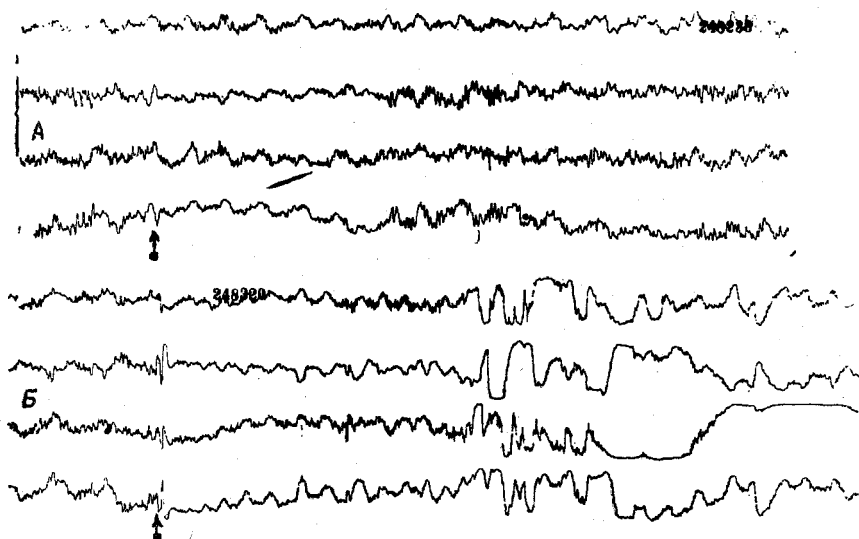


Рис. 5. Эффект влияния посторонних раздражителей, примененных А — в середине интервала и Б — за 40 сек. до истечения межсигнального интервала. Сверху вниз: кора слуховая, кора двигательная, задний гипоталамус, кора зрительная.

звонок вызывает реакцию депрессии ЭЭГ в течение 6 сек., вслед за которой появляется ритм около 15 в сек. и длится 4 сек. Хотя экстрараздражитель с определенной точностью восстанавливал характер изменений ЭЭГ, наблюдающийся при действии условного комплекса, поведенческая реакция тем не менее отсутствовала. Применение того же постороннего раздражителя за 40 сек. до истечения срока вызывает положительную поведенческую реакцию. Вызванные потенциалы отчетливо проявляются во всех отведениях. Поведенческая реакция возникает на девятой секунде.

Так как в приведенных опытах рефлекс на время вырабатывался путем переделки обычного условного рефлекса с применением условных раздражителей, то положительный результат ответной реакции на посторонний раздражитель в конце интервала мог быть истолкован как результат эффекта фазы генерализации. Поэтому в другой серии опытов

была сделана попытка образовать у кошек условные рефлексы на посторонние раздражители, ранее ни разу не применявшиеся, без их предварительного сочетания с безусловным, используя для этого фазу концентрации рефлекса на чистое время.

2. Эффект влияния посторонних раздражителей в середине и в конце межсигнального интервала после упрочения рефлекса на чистое время у кошек.

Кошек учили через каждые 5 мин. нажимать на переднюю педаль, затем по истечении 30 сек. поворачиваться в обратную сторону, поднимать лапу, нажимать на заднюю педаль, через 30 сек. вновь опускать лапу и возвращаться к исходному положению (рис. 1).

После упрочения рефлекса, когда животные могли два, три, а иногда 4 раза самостоятельно через каждые 5 мин. повторять весь стереотип сложного поведенческого акта, применялись посторонние раздражители—звук или свет—в середине и в конце межсигнального интервала за 40—10 сек. до истечения срока. В середине интервала животные оставались безразличными к раздражителю или отвечали ориентировочной реакцией. При их предъявлении в конце интервала кошки сразу отвечали положительной реакцией: на действие тона или ритмического света, не применявшихся ранее ни разу, все 8 кошек отвечали положительной реакцией в соответствии с той сложной программой, которой они обучались. С этого момента указанные «индифферентные» раздражители становились готовыми условными сигналами. В пределах от 40 до 10 сек. до истечения межсигнального интервала можно было варьировать момент предъявления такого условного раздражителя. Латентный период реакции оказывался тем меньше, чем ближе к концу интервала применялись эти раздражители. С увеличением числа их применений наблюдалось постепенное увеличение латентного периода при одном и том же отставлении раздражителя от конца истечения срока. После 8—10 применений раздражителей без подкрепления рефлексы постепенно угасали и восстанавливались уже после одного или двух подкреплений. Оказалось, что теперь можно путем подкрепления такой «условный сигнал» постепенно отодвигать вправо или влево по оси времени. При этом рефлекс на время постепенно разрушался.

Как было видно из первой серии опытов, изменения ЭЭГ, вызванные действием звука и ритмического света, могли быть в точности воспроизведены как по форме проявления, так и по временному параметру. Как нам представляется, такая ассоциация ранее навязанного стереотипа функциональных сдвигов на сенсорные раздражения, различных как по форме, так и по характеру, является универсальным свойством живых организмов на всем протяжении филогенетической лестницы. Поэтому в следующей серии опытов нами в качестве объекта для исследования были взяты моллюски (*Planorbis corneus*).

3. Эффект влияния посторонних раздражителей в середине и в конце межсигнального интервала после упрочения защитного рефлекса на время у моллюсков.

У моллюсков (*Planorbis corneus*) вырабатывались защитные общедвигательные рефлексы на одномодалый раздражитель (электрический ток) на время. Причем применялись одиночные и двойные удары, на которые моллюски отвечали соответственно однократным или двукратным сокращением. По замыслу, характер ответной реакции у моллюсков на время должен был подтвердить или отклонить вышеизложенное предположение.

Для опытов животное из своего постоянного аквариума, который хранился в поле красного света, переносилось в рабочий, где подвешивалось при помощи специальных прищепок. Рефлекс на время вырабатывался в поле белого света путем пропускания электрического тока через воду рабочего аквариума. Если сила раздражителя оказывалась достаточной, то в ответ на одиночный короткий электрический удар следовало быстрое сокращение мускулатуры всего тела животного. Если подавалось двойное раздражение с коротким интервалом между ними, то моллюск отвечал бинарным сокращением. В день применялось 10—15 раздражений с интервалом между ними в 5 мин. Первые «межсигнальные» реакции появлялись после 15—20 применений тока, а после 80—100—множество межсигнальных реакций (от 3-х до 7) заполняло весь межсигнальный интервал. По мере увеличения числа раздражений наблюдалось уменьшение числа межсигнальных реакций, приближаясь постепенно к моменту истечения срока. После 300—350 применений тока происходила концентрация процесса так, что моллюски могли 2, а иногда 3 раза без видимых внешних причин сокращаться через каждые 5 мин. или к концу периода—за 5—10 сек. Причем, если рефлекс вырабатывался на одиночный удар, то рефлекс на время проявлялся однократным сокращением, если же выработка производилась двойными ударами, то рефлекс на время проявлялся двойным сокращением.

Следующим вопросом, имевшим для нас значение, был вопрос о возможности вызвать рефлекс на индифферентные раздражители без сочетания с безусловным путем предъявления их в фазе концентрации (в фазе повышенной возбудимости, наступавшей в конце интервала). Основными индифферентными раздражителями служили уменьшение освещенности и механическое раздражение, вызванное легким прикосновением к поверхности воды. Моллюски до выработки рефлексов не отвечали никакой реакцией ни на механическое раздражение, ни на уменьшение освещенности поля. После закрепления рефлекса на чистое время (5 мин.) мы стали предъявлять животному индифферентные раздражители в середине и в конце интервала. Оказалось, что уменьшение освещенности поля, как и легкое прикосновение острым предметом к поверхности воды за 30—10 сек. до истечения «межсигнального» интервала времени во всех опытах вызывало проявление рефлекса тем сильнее, чем ближе они производились к моменту истечения пятиминутного интервала. Моллюски оказались очень чувствительными к изменению освещенности поля, так как рефлекс вызывался очень слабым уменьшением освещенности. Моллюски на индифферентные раздражители сокращались одно-

кратно или двукратно, в зависимости от того, по какой программе они обучались. В середине «межсигнального» интервала даже значительное изменение освещенности поля вплоть, до полного его включения, не вызывало никакой реакции. В этом случае оставалось неэффективным также прикосновение к поверхности воды.

Полученные экспериментальные данные дали нам основание полагать, что процесс формирования условного рефлекса происходит без проторения путей между представительствами различных сенсорных систем, без образования особых морфологических связей между представительствами условного и безусловного раздражителей. Он образуется благодаря особым пластическим свойствам живой материи запоминать отсчет времени в определенной ситуации, образуется только под влиянием безусловного раздражителя, форма и характер действия которого проявляются через определенные временные отношения. Условный раздражитель служит только дополнительным компонентом к рабочей ситуации, превращая ее в новую ситуацию. Эта последняя, изменяя общую фоновую функциональную мозаику мозга, становится оператором для запуска в работу ранее сформировавшегося стереотипа последовательных разрядов нервных клеток (структурную рабочую единицу) через временные отношения. Период времени отсчета (период отставления) функционально характеризуется как период активного торможения.

Полученные фактические данные дают основание высказать предположение, что при выработке рефлекса на время возбудимость животного в конце интервала повышается настолько, что теперь индифферентные раздражители оказываются достаточно эффективными, чтобы вызвать рефлекс. В теории сенсорного восприятия и при изучении механизмов пространственной ориентации животных часто возникает вопрос о восприятии информации, сигналы которой не могут быть восприняты рецепторами, в частности, электрических и магнитных полей.

Методика может служить приемом для изучения восприятия подобных сигналов.

Лаборатория по изучению нервных
и гуморальных гуляций, АН СССР

Поступило 4.III 1968 г.

У. У. ԱՔԱԵՎ

ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ ՌԵՖԼԵՔՍԸ ՈՐՊԵՍ ԺԱՄԱՆԱԿԻ ՀԱՇՎՈՒՄԸ
ՄՏԱՊԱՀԵԼՈՒ ՊՐՈՅԵՍ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ուսումնասիրվել է ֆունկցիոնալ գրգռականության բաշխումը ըստ միջազգանշանային ինտերվալի առանցքի՝ ժամանակի ռեֆլեքսի մշակման պրոցեսում և վեացման շրջանում: Կատուների մոտ էլեկտրաէնցեֆալոգրամայի փոփոխությունների տվյալներով և կատուների ու փափկամորթների մոտ միջազգանշանային ինտերվալի տարբեր շրջաններում կիրառված կողմնակի գրգռիչների նկատմամբ վարքային ռեակցիայի տվյալներով արվում է այն են-

թաղրությունը, որ պայմանական ռեֆլեքսի ձևավորման ընթացքը տեղի է ունենում տարբեր զգացող համակարգությունների ներկայացուցչությունների միջև՝ առանց հատուկ ձևաբանական կապերի առաջացման: Այն առաջանում է ժամանակի հաշվումը որոշակի իրադրությունում մտապահելու՝ կենդանի նյութի հատուկ պլաստիկ հատկությունների շնորհիվ և միայն անպայման գրգռիչ ազդեցության տակ, որի գործունեության ձևն ու բնույթը դրսևորվում են որոշակի ժամանակավոր հարաբերությունների միջոցով: Պայմանական գրգռիչը ծառայում է որպես լրացուցիչ բաղադրամաս աշխատանքային իրադրության նկատմամբ, վերածելով այն նոր իրադրության, որը փոխելով ուղեղի ընդհանուր ֆոնային ֆունկցիոնալ մոդայիկան, դառնում է նյարդային բջիջների օպերատոր (կառուցվածքային աշխատանքային միավորի) ժամանակավոր հարաբերությունների միջոցով նախօրոք ձևավորված հաջորդական պայմանների ստերիոտիպը աշխատեցնելու համար:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Атаев М. М. Ж. высшей нерв. деят., в. 3, 503, 1964.
2. Атаев М. М., Глушкова В. В. Ж. высшей нервн. деят., в. 6, 1032, 1964.
3. Атаев М. М. Известия АН СССР, сер. биолог., 3, 378, 1965.