ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ
т XXVI, № 9, 1973

УДК 591.51.3

С. К. КАРАПЕТЯН, А. В. АРШАКЯН

НОВЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О СЛЕДОВЫХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСАХ У ДОМАШНИХ ПТИЦ

Установлено, что при содержании птиц в условиях двухфазного режима освещения образование следового условного рефлекса по двигательно-пищевой методике значительно замедляется. При максимальной следовой паузе (10 сек) среднее время запаздывания следового условного рефлекса у этих птиц составляла (5,8±0,79), у контрольных птиц следовые рефлексы, наоборот, отличались стабильностью, более продолжительной тормозной фазой (8,5±0,72).

Статистическая обработка данных подтвердила высокую их достоверность ($p<0,01$).

И. П. Павлов [12] в свое время указывал, что следовые условные рефлексы являются одним из самых трудных способов определения подвижности основных нервных процессов возбуждения и торможения, подвижности, понимаемой в смысле быстрого перехода от одного нервного процесса к другому.

Изучению следовых условных рефлексов у птиц посвящено сравнительно небольшое количество работ, которые в основном выполнены на голубях. Ларин [10], Фанарджян [14, 15], Афанасьев [4], Павлов [11] показали, что двигательно-пищевые следовые условные рефлексы у голубей вырабатываются значительно быстрее и более постоянны, чем элекгрооборонительные. Что касается домашних кур, то литературные данные по этому вопросу еще более ограничены.

Баяндуров и Алексеев [5] показали, что принципиальной разницы в образовании следовых и отставленных условных рефлексов у кур, по сравнению с голубями, нет.

Исследования Карапетяна и Абрамовой [8] процессов внутреннего торможения, лежащего в основе запаздывающих и следовых условных рефлексов, у кур в возрастном аспекте показали, что у старых птиц (в отличие от молодых) тормозные процессы превалируют над возбудительными.

В настоящей работе, которая проводилась в плане сравнительного изучения влияния действия различных факторов внешней среды на высшую нервную деятельность домашних птиц (кур, уток, гусей, индеек, цесарок и перепелов) [1—3, 7, 9], исследовалось, в частности, влияние измененного суточного ритма на формирование двигательно-пищевых условных рефлексов у кур; это позволит объяснить механизм наиболее тонкого и точного приспособления организма к условиям среды.

Материал и методика. Опыты ставились на 6 половозрелых курах, которые были разделены на 2 группы: в первую опытную группу были включены 3 головы, которые с

первого дня постнатальной жизни выращивались при 2-фазном ритме освещения (из двух астрономических суток было создано трое укороченных, состоящих из 12 часов «дня» и 4 часов «ночи»); во вторую, контрольную группу, были выделены 3 головы, которые с суточного возраста содержались в обычных условиях естественного суточного ритма. Остальные условия питания и содержания для обеих групп были одинаковые.

Исследование проводилось по двигательно-пищевой методике с регистрацией клевания. Положительный условный рефлекс вырабатывался на М-120, отрицательный—на М-210. Регистрировалось время запаздывания рефлекса от начала действия условного раздражителя до появления условной реакции. Сначала птицы в течение нескольких дней приучались к экспериментальной обстановке и клеванию из кормушки, затем переходили к выработке следовых условных рефлексов, сразу без предварительной выработки наличных условных рефлексов. Следовая пауза сразу бралась максимальной. Интервал между действием индифферентного и безусловного раздражителей равнялся 10 сек с продолжительностью действия условного сигнала также 10 сек.

Результаты и обсуждение. Опыты по выработке следовых условных рефлексов показали следующее: несмотря на то, что в опытах подкрепляется только след от раздражителя, в начальных стадиях ответная реакция появлялась во время действия условного раздражителя, т. е. вырабатывался наличный условный рефлекс, затем условнорефлекторная реакция наблюдалась как во время действия условного раздражителя, так и во время следовой паузы. При этом следовые ответы в начале выражались в виде относительных следовых рефлексов, а потом в виде абсолютных. Динамика выработки следового условного рефлекса имела три стадии: вначале вырабатывался наличный условный рефлекс, затем налично-следовой и, наконец, только следовой (рис. 1а, б, в).

Было установлено также, что для образования следовых условных рефлексов с паузой в 10 сек следовые ответы у опытных птиц получались в среднем только на 5,8″, в то время как у контрольных птиц средняя величина тормозной фазы рефлекса 8,5″. Дальнейшее повторение опытов с данной паузой не приводило к сколько-нибудь значительному возрастанию среднего времени запаздывания рефлекса.

Анализ динамики условнорефлекторных ответов и соотношение количества наличных, налично-следовых и следовых ответов у птиц обеих групп в процентном отношении к общему числу условных ответов, представленный на рис. 2, показывает, что у птиц опытной группы наличные условные ответы к 72-му сочетанию составляли 35%, налично-следовые рефлексы, т. е. рефлексы, осуществляющиеся сначала во время действия условного раздражителя, а затем повторно во время паузы,— 34%. Количество следовых ответов, т. е. рефлексов, осуществляющихся только во время следовой паузы, составляло всего 30%. Постепенно в процессе тренировки у опытных птиц количество наличных ответов уменьшилось, а количество следовых рефлексов, наоборот, увеличилось. Так, к 180-му сочетанию у опытных птиц следовые ответы составляли уже 71% (по отношению к общему количеству рефлексов), наличные ответы соответственно уменьшились до 13%, или почти в три раза, а налично-следовые до 16%, т. е. в два раза. У контрольных птиц, по сравнению с опытными, следовые ответы уже к 58-му сочетанию составляли 58%, наличные ответы—37%, а налично-следовые снизились до 8%.

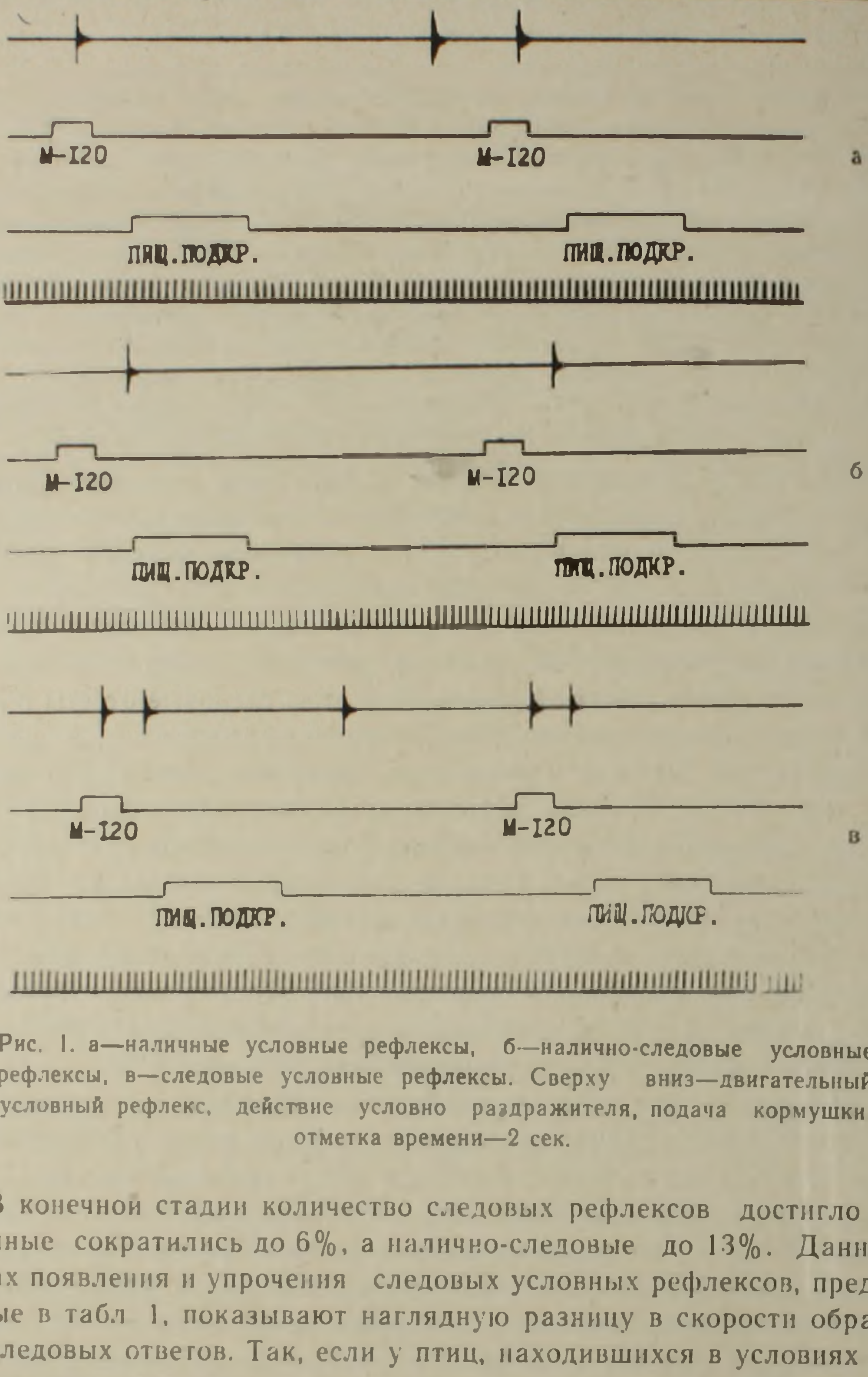

Рис. 1. а—наличные условные рефлексы, б—налично-следовые условные рефлексы, в—следовые условные рефлексы. Сверху вниз—двигательный условный рефлекс, действие условно раздражителя, подача кормушки, отметка времени—2 сек.

В конечной стадии количество следовых рефлексов достигло 80%, наличные сократились до 6%, а налично-следовые до 13%. Данные о сроках появления и упрочения следовых условных рефлексов, представленные в табл 1, показывают наглядную разницу в скорости образования следовых ответов. Так, если у птиц, находившихся в условиях измененного суточного ритма, следовая реакция появилась на 186-ом сочетании индиферентного раздражителя с безусловным и упрочилась после 246-го, то у контрольных они появились уже на 68-ом и стабилизировались на 130-ом сочетании. После выработки достаточно четкого следового условного рефлекса мы переходили к выработке другого вида условного торможения—дифференцировки. При этом было обнаружено, что дифференцировка к следовому условному рефлексу не представляет особых трудностей, хотя у птиц опытной группы в самом начале выработки ее действие отрицательного раздражителя приводило к срыву

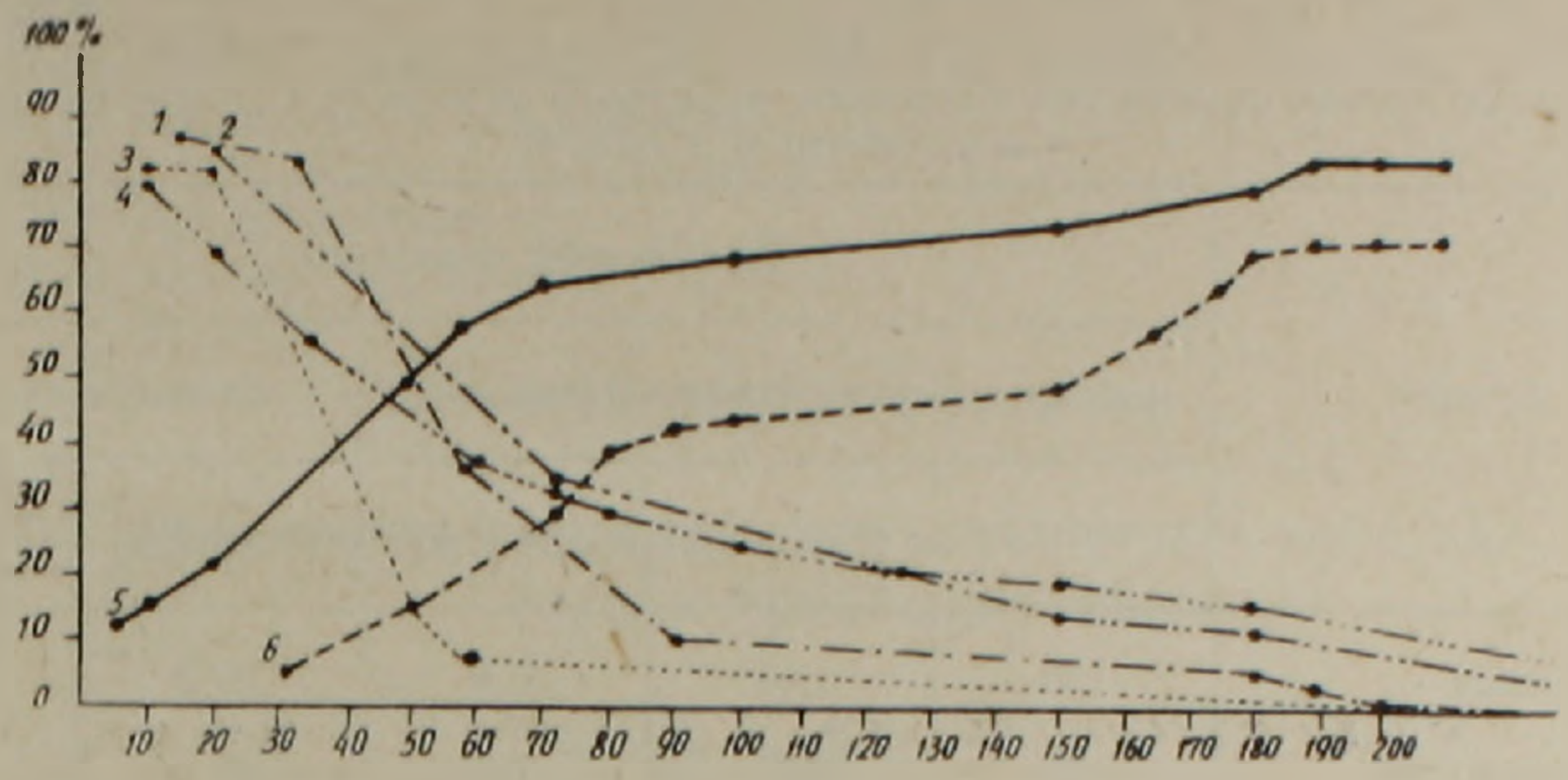

Рис. 2. Соотношение количества наличных, налично-следовых и следовых условных рефлексов у опытных и контрольных птиц. По оси абсцисс—количество сочетаний; по оси ординат—% условных рефлексов. 1—наличный условный рефлекс у контрольных птиц; 2—наличный условный рефлекс у опытных птиц; 3—налично-следовой условный рефлекс у контрольных птиц; 4—налично-следовой условный рефлекс у опытных птиц; 5—следовой условный рефлекс у контрольных птиц; 6—следовой условный рефлекс у опытных птиц.

высшей нервной деятельности в сторону возбуждения (отказ от еды, беспокойное состояние и т. д.). По мере улучшения торможения птицы при действии дифференцировочного раздражителя стояли часто с закрытыми глазами. У птиц опытной группы дифференцировка намечалась в среднем с 28-го применения неподкрепляемого раздражителя к следовому условному рефлексу и стабилизировалась к 46-му сочетанию.

У контрольных птиц введение дифференцировочного раздражителя мало изменяло уровень условнорефлекторной деятельности, сравнительно реже наблюдалось нарушение правильного хода следового рефлекса. Если у опытных птиц после введения дифференцировочного раздражителя сразу же намечалось растормаживание недеятельной фазы, то у последних эти явления проявлялись в более сглаженной форме. Выработка дифференцировки к 10-секундному следовому рефлексу показала, что эти птицы справлялись с поставленной задачей значительно быстрее. У них дифференцировка наметилась в среднем начиная с 13-го сочетания, а для упрочения потребовалось 40 применений дифференцируемого звука. Сравнение степени дифференцировочного торможения у птиц опытной и контрольной групп (табл. 1) показывает, что количество полностью выдержанных дифференцировок за один и тот же период опытов больше у контрольных птиц (46,5), чем у опытных (40). Эта разница наблюдается как при появлении дифференцировочного торможения, так и при упрочении.

Результаты исследований показали, что при содержании птиц в условиях 2-фазного режима освещения образование следового условного рефлекса по пищедвигательной методике значительно замедляется: при максимальной следовой паузе (10 сек) среднее время запаздывания следового рефлекса у этих птиц составляло $5{,}80 \pm 0{,}79$ сек, нередко наблю-

Таблица 1

Средние данные выработки следового условного рефлекса и дифференцировки в контроле и в опыте

Группа	Количество сочетаний				
	положительный условный рефлекс			дифференцировка	
	появление	упрочение	пауза (след)	появление	упрочение
Опытная	186	246	5,8	28,5	46,5
Контрольная	86	130	8,5	13	40

дались случаи частичного и даже полного выпадения условных рефлексов.

У контрольных птиц следовые рефлексы, наоборот, отличались стабильностью, более продолжительной тормозной фазой—8,58±0,72 сек ($p<0,01$). При оценке распределения условнорефлекторных ответов на протяжении действия раздражителя и паузы у птиц этой группы наблюдается отчетливое нарастание количества двигательных условных рефлексов, осуществляющихся в паузе.

Введение дифференцировочного раздражителя приводит к несколько иной картине: если у опытных птиц сразу намечается резкое растормаживание недеятельной фазы и извращение отношений между положительным и отрицательным компонентами дифференцировки, то у контрольных эти явления выступают в более сглаженной форме, растормаживания недеятельной фазы были непродолжительными.

Сравнение скорости выработки торможения, лежащего в основе следовых условных рефлексов, со скоростью образования дифференцировки показало, что у птиц, как и у других видов животных [6, 15, 16], другие следовые условные рефлексы образуются труднее, чем дифференцировочное торможение. Как видно из наших данных (табл. 1), дифференцировка выработалась намного быстрее, чем следовой условный рефлекс.

Сопоставление результатов настоящего исследования с ранее полученными нами данными [7] о стимулирующем действии удлиненной световой экспозиции на высшую нервную деятельность домашних птиц позволяет утверждать, что в основе как возбудительного, так и тормозного процессов лежит световая энергия. В пользу такой интерпретации фактов говорят также некоторые литературные данные. Так, Рожанский [13] при исследовании влияния непрерывного освещения (в течение 100 дней) на степень активности нервной системы у нормальных и бесполушарных голубей отметил, что сильный свет является адекватным раздражителем для состояния бодрствования.

Таким образом, представленные данные являются косвенным подтверждением совершенствования тормозной функции в условиях удлиненной световой экспозиции, что имеет важное значение для активации физиологических функций домашних птиц, поскольку работоспособ-

ность высших отделов центральной нервной системы в значительной степени определяется применяемым режимом содержания, где немаловажную роль играет ритм освещения.

Институт физиологии
им. Л. А. Орбели АН АрмССР

Ս. Կ. ԿԱՐԱՊԵՏՅԱՆ, Ա. Վ. ԱՐՇԱԿՅԱՆ

ՀՆՏՔԱՅԻՆ ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ ՌԵՖԼԵՔՍՆԵՐԻ ՆՈՐ ՏՎՅԱԼՆԵՐ ԸՆՏԱՆԻ ԹՌՉՈՒՆՆԵՐԻ ՄՈՏ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

Հոդվածում բերված են ընտանի թռչունների հնտքային պայմանական ռեֆլեքսների ուսումնասիրության միջոցով տարբեր լուսային էքսպոզիցիա-յի (տևողության) պայմաններում ստացված տվյալներ։

Փորձնական տվյալների հիման վրա կարելի է հանգել այն եզրակացության, որ ինչպես պրոդուկտիվության, այնպես էլ արգելակման պրոցեսների նըշված փոփոխությունների հիմքում ընկած է լուսային էներգիան։

Օրկֆազային լուսավորման դեպքում, հնտքային պայմանական ռեֆլեքսների մշակումը (10″ ընդմիջում) սննդաշարժիչ պայմանական ռեֆլեքսների մեթոդով, ակնհայտ կերպով դանդաղում են (5,8±0,79), իսկ ստուգիչ խմբի մոտ այն ընթանում է ավելի երկար արգելակումով (8,5±0,72)։ Արդյունքների բիոմետրիկ մշակումը հաստատեց դրանց բարձր հավաստիություն (P<0,01)։

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. *Аршакян А. В.* Канд. дисс. Ереван, 1964.
2. *Аршакян А. В.* Мат-лы первого съезда физиологов Армении, 1970.
3. *Аршакян А. В., Хачатрян Д. К.* Мат-лы первого съезда физиологов Армении, 1970
4. *Афанасьев Д. Б.* Второе научн. совещ. по пробл. эволюции физиологии, посвящ. памяти акад. Л. А. Орбели, 1959.
5. *Баяндуров Б. И.* и *Алексеев И.* Тр. кафедры норм. физиологии Томского мед. ин-та, вып. 6, 1948.
6. *Вавилов Н. М.* Журн. высш. нервн. деят., 7, вып. 3, 1956.
7. *Карапетян С. К.* Роль света в физиологической стимуляции животного организма. Ереван, 1961.
8. *Карапетян С. К.* и *Абрамова Р. А.* XXIII совещ. по пробл. ВНД, Тез. и реф. докл., Горький, 1972.
9. *Карапетян С. К., Аршакян А. В., Хачатрян Д. К.* Мат-лы первого съезда физиологов Армении, 1970.
10. *Ларин Е. Ф.* Тр Томского мед. ин-та, 1938.
11. *Павлов Б. В.* Тр. Ин-та физиологии им. И. П. Павлова, АН СССР, 12. 96, 1968.
12. *Павлов И. П.* Последние сообщения по физиологии и патологии ВНД. Сообщение 3, 1935.
13. *Рожанский Н. А.* Очерки по физиологии нервной системы. Медгиз, 1957.
14. *Фанарджян В. В.* XVI Совещание по проблемам ВНД, 226, М.—Л., 1953.
15. *Фанарджян В. В.* Журн. ВНД, 6, 4, 597, 1956.
16. *Чинка И. И.* Тр. Ин-та физиологии им. И. П. Павлова, АН СССР, 5, 1956.