

ФИЗИОЛОГИЯ

В. В. Фанарджян

К структуре двигательного условного рефлекса

(Представлено академиком АН Армянской ССР Г. Х. Бунятыном
13. III. 1959)

Успехи нейрофизиологии за последнее время в области электроэнцефалографического изучения временных связей, роли подкорковых ядер и ретикулярной формации головного мозга дали обширный материал по вопросу структуры условного рефлекса, давно привлекавшего внимание исследователей высшей нервной деятельности. Применение новых методических приемов позволило выдвинуть ряд положений, которые существенно изменили наши представления о механизмах и составе условного рефлекса с точки зрения участия в нем различных образований центральной нервной системы.

В связи с этим определенный интерес представляет изучение особенностей эффекторной генерализации и специализации двигательных условных рефлексов (¹⁻⁶), поскольку выработанная локальная реакция, являясь процессом, в структурном отношении отличным от целостной генерализованной реакции организма на условный стимул, представляет удобную экспериментальную модель для выявления путей и механизмов становления и вычленения специализированного двигательного акта при осуществлении суммарной деятельности двигательного анализатора.

Указанный вопрос нами изучался на 14 собаках в звукозаглушенной камере при использовании методики регистрации движений (сгибания и разгибания) всех четырех конечностей животного. Условные электрооборонительные рефлексы вырабатывались на движение одной из лап и в конечном счете у разных собак были образованы в отдельности со всех конечностей. В качестве положительных и дифференцировочных условных раздражителей применялись звуковые, световые и тактильно-кожные раздражения.

Начальный этап выработки локального двигательного-оборонительного условного рефлекса характеризовался тем, что на действие условного раздражителя возникала генерализованная реакция, представля-

ющая движение всего туловища и конечностей. Продолжительность и степень генерализации варьировали у разных животных в зависимости от типологических особенностей их нервной системы. При выработке условных рефлексов с передних лап генерализация была намного меньшей и кратковременной, чем при образовании таковых с задних лап ⁽¹⁾.

Одна из особенностей эффекторной генерализации заключалась в неодинаковой степени участия различных конечностей животного в условнорефлекторном акте. При этом активность той или иной лапы менялась по ходу развертывания рефлекторной деятельности. Как правило, наиболее активной являлась та лапа, на которую вырабатывался условный рефлекс. Однако свое доминантное положение она занимала не сразу, а пройдя ряд этапов. Так, при выработке условных рефлексов с задней лапы, когда в условный акт включались все конечности животного, у возбудимых собак наиболее часто первый этап характеризовался большим активированием передних лап (особенно передней противоположной лапы); в последующем этапе иррадиация возбуждения больше охватывала и противоположную заднюю лапу; конечный этап выражался в доминировании „подкрепляемой“ лапы, что приводило к специализированной, локальной реакции ее. Анализ условных рефлексов, выработанных с передних лап, показал, что „подкрепляемая“ лапа с самого начала демонстрирует наибольшую активность, которая усиливается параллельно с ослаблением и исчезновением двигательных реакций остальных конечностей; при этом первой из общей условной реакции выключается передняя противоположная лапа. Интересно отметить, что генерализация двигательной реакции на действие безусловного электрокожного раздражителя была еще более кратковременной.

Таким образом, динамика развертывания эффекторной специализации представляет не хаотичное, а последовательное выключение тех или иных конечностей животного из общей реакции организма на условный стимул. При этом хотя с самого начала выработки условного рефлекса имеется выход возбуждения на все четыре эффектора, однако распределение интенсивности его в дальнейшем происходит поэтапно, создавая в конечном счете такую реакцию на условный раздражитель, в которой наибольшее количество импульсаций предназначается для „подкрепляемой“ лапы. В свете этих данных переход генерализованной двигательной условной реакции в специализированную выступает как поэтапный процесс выработки определенных координационных отношений, обеспечивающих локальное проявление условного рефлекса.

Проведенные исследования свидетельствуют о том, что образование локального двигательного условного рефлекса сопряжено с одновременной выработкой тормозного процесса, задерживающего двигательную активность остальных конечностей животного и тем самым выступающего в качестве основного механизма специализации.

Так было подмечено, что специализация как выработанный процесс подвержена действию ряда факторов, оказывающих „растормаживающее“ влияние на нее и переводящих специализирующуюся реакцию в реакцию обобщенного типа. Таковыми были изменения обстановки эксперимента, введение нового условного раздражителя (особенно светового), продолжительный перерыв в работе (сроком на 1,5—2 месяца) и др. Определенное значение имела и силовая характеристика применяемых условных раздражителей. Оказалось, что если на сильные раздражители (звонок, метроном) генерализация является более мощной, то на слабые раздражители (свет, касалка) она держится более продолжительное время.

Сопоставление данных, полученных в результате анализа силового распределения и времени вступления различных конечностей в условную реакцию, показало, что с постепенным усилением двигательного компонента „подкрепляемой“ лапы имеется и укорочение его латентного периода. Создание доминантного очага в центре „подкрепляемой“ лапы приводит к ослаблению, а в дальнейшем и исчезновению двигательных реакций других лап, что происходит на фоне удлинения времени вступления их в общую условную реакцию.

Наряду с этим было подмечено, что в процессе эффекторной специализации не всегда первой обнаруживается та двигательная реакция, которая характеризуется наибольшей силой. Выход моторного возбуждения на разные эффекторы может происходить таким путем, что возбудительный процесс, раньше обнаруживаясь в одном из эффекторов, может быть более интенсивным в другом. Следует указать, что при прослеживании за этой особенностью, выявившейся в условиях многоэффекторной регистрации, были учтены возможности отраженных реакций в ответ на проприоцептивные раздражения. Приведенное, очевидно, позволяет предполагать, что процесс иррадации более сложен как нервное явление, чем это обычно представляется.

Особое внимание было уделено изучению тормозного процесса и в частности взаимодействию торможения, обеспечивающего рецепторную и эффекторную специализацию. Факты, полученные в этом направлении, следующие.

Изучение дифференцированного и угасательного торможения у подопытных животных показало, что если тормозный процесс не полностью упраздняет двигательную активность животного, то последняя в основном копирует реакцию, наблюдаемую на применение положительного условного раздражителя. В случае развития относительной дифференцировки это копирование имело место на протяжении всей работы, и дифференцировочная реакция приобретала тот или иной вид в зависимости от того, какое распределение активности между конечностями наблюдается в ответ на применение положительного условного раздражителя в данный этап выработки условных рефлексов. Фактически то же самое отмечалось и при неполном развитии угаса-

тельного торможения. На определенной стадии угашения имелась эффекторная генерализация, протекающая по типу, наблюдаемому до начала угашения условных рефлексов.

При своей достаточной силе тормозный процесс обычно воздействовал на всю реакцию в целом, не проявляя избирательности к отдельным ее составным. Лишь в ряде случаев (при угасательном и последовательном торможении) торможение упраздняло один из компонентов двигательной условной реакции, тем самым видоизменяя ее; при этом движение „подкрепляемой“ лапы подвергалось действию тормозного процесса позже остальных. Однако последнее скорее следует рассматривать как исключение, чем как правило.

В конечном счете, при прослеживании за иррадиацией тормозного процесса не удалось подметить той этапности и последовательности, которые отчетливо выявились на примере возбудительного процесса.

Характерно и то, что у некоторых собак при наличии достаточно прочно выработанных дифференцировок имелась сильно выраженная двигательная эффекторная генерализация на действие положительных условных раздражителей.

Таким образом, проведенные опыты показали относительную самостоятельность механизмов рецепторной и эффекторной специализации. Иными словами, тормозный процесс, являющийся основой дифференциации проприоцептивных импульсов с органов движения и организующий эффекторную специализацию, обладал иной локализацией по сравнению с таковым, обеспечивающим рецепторную специализацию и предопределяющим судьбу всей условной реакции в целом. На это имеются некоторые указания и в литературе (²).

Сказанное позволяет рассматривать рецепторную и эффекторную специализацию как два последовательных этапа осуществления локального двигательного условного рефлекса. В то время как в первом этапе решается сигнальное значение наносимого стимула и из всей массы воздействий на живогный организм выделяется адекватный раздражитель, во втором этапе комплекс афферентных возбуждений, поступающий как результат рецепторной дифференциации, переносится в целенаправленную двигательную реакцию, целесообразную для конкретной обстановки в данный промежуток времени.

Оба этапа приурочиваются к двум последовательным звеньям единой условнорефлекторной дуги, в которых в качестве основного механизма специализации выступает выработанный тормозный процесс.

С общefизиологической точки зрения такая трактовка расширяет наши представления об осуществлении „принципа общего пути“ в центральной нервной системе.

Как известно, этот принцип был разработан при искусственном столкновении перед мотонейронами спинного мозга многих сенсорных импульсов (³) и явился отражением морфологической организации нижних этажей центральной нервной системы. На примере же образования условных рефлексов он делается правомерным и для корковых

структур, являясь следствием тех функциональных отношений, которые складываются в результате „многоступенчатой“ выработки локального двигательного условного рефлекса, общий путь которого выделяется и защищается от других конкурирующих рефлекторных воздействий благодаря развитию внутреннего торможения.

Признание принципиальной общности и обнаружение исторической преемственности между этими вновь образующимися и готовыми координационными отношениями еще раз подтверждает правильность того положения, что „изучение условных рефлексов открывает нам пути функциональной эволюции нервной системы“⁽⁸⁾.

Институт физиологии
Академии наук Армянской ССР

Վ. Վ. ՖԱՆԱՐՁՅԱՆ

Շարժական պայմանական ռեֆլեքսի կառուցվածքի մասին

Շան մոտ ուսումնասիրվել է պայմանական տեղայնացված շարժական էլեկտրապաշտպանողական ռեֆլեքսների ձևավորման առանձնահատկությունները՝ կենդանու չորս թաթերի շարժումների արձանագրման պայմաններում:

Հետազոտությունները ցույց են տվել, որ սկզբում պայմանական ռեֆլեքսը արտահայտվում է կենդանու բոլոր վերջավորությունների շարժումով (էֆեկտոր գեներալիզացիա) և միայն երկարատև մշակման հետևանքով նա ընդունում է լոկալ տեսք՝ մասնագիտացվում է:

Այդպիսի ռեակցիայի դինամիկան կապված է «ամրապնդվող» վերջավորության կենտրոնում գերիշխող օջախի ստեղծման և ամրացման հետ:

Շարժական պայմանական ռեակցիայի մասնագիտացումը նրա էֆեկտոր մասում, տեղի է ունենում շնորհիվ ներքին արգելական դարգացման: Վերջինիս տեղայնացումը համեմատած ռեցեպտոր մասնագիտացման տեղակայման հետ այլ է:

Հետևություն է արվում, որ պայմանական ռեֆլեքսի մշակումը բաղաձայն է:

ЛИТЕРАТУРА — ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

¹ И. С. Беритов, Индивидуально-приобретенная деятельность центральной нервной системы, Тифлис, 1932. ² И. С. Беритов, Тр. инст. физиологии им. И. С. Бериташвили, 10,3 (1956). ³ В. П. Протопопов, Условия образования моторных навыков и их физиологическая характеристика (1935). ⁴ Л. Г. Вороник, Тр. инст. эволюц. физиол. и патол. в. н. д. им. И. П. Павлова, I, III, Изд. АН СССР, 1947. ⁵ Д. А. Бирюков, сб. Условные рефлексы, 7 (1948). ⁶ М. А. Панкратов и сотrud., Уч. записки Ленингр. гос. пед. инст. им А. И. Герцена, 153 (1958). ⁷ С. Sherrington, The Integrative action of nervous system, London (1906). ⁸ Л. А. Орбели, Вопросы высшей нервной деятельности, 22—23, Изд. АН СССР, 1949.