

ФИЗИОЛОГИЯ

Л. С. ГЕЗАЛЯН

ЯВЛЕНИЕ СИСТЕМНОСТИ В УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОЙ
ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СОБАК *

Экспериментальная разработка проблемы системности в работе коры больших полушарий головного мозга началась в 1930-х годах. Изучением этого вопроса одновременно был занят ряд исследователей (Э. А. Асратян [3], Г. В. Скипин [15], В. В. Рикман [13], С. Н. Выржиковский [5], Л. О. Зевальд [6], А. А. Линдберг [11]). Экспериментальные данные этих исследователей имели важное значение в расширении наших знаний об аналитико-синтетической деятельности головного мозга. В дальнейшем Э. Ш. Айрапетянц [4], Ф. П. Майоров [12], П. К. Анохин [2], К. С. Абуладзе [1] представили новые экспериментальные данные об особенностях формирования и проявления системности. Одновременно были сделаны попытки дать более или менее полное объяснение глубокого физиологического механизма явления системности.

На основании литературных данных можно считать, что явление системности в условнорефлекторной деятельности проявляется внешне в нескольких видах.

В одних случаях (Г. И. Зеленый [7], К. Н. Кржышковский [9], Ю. П. Феокритова [18], М. М. Стукова [16]) оно выступает как рефлекс на время, в других случаях (В. В. Сирятский [14], П. С. Купалов [10]), — как реакция коры большого мозга на чередование положительных и отрицательных условных раздражителей. Далее, системность корковых процессов проявляется в том случае, когда условные раздражители (положительные и отрицательные) применяются в строго определенном порядке изо дня в день (Э. А. Асратян [3], Г. В. Скипин [15], Л. О. Зевальд [7]), наконец, в известной мере это явление обнаруживается тогда, когда условный раздражитель применяется подряд несколько раз, и безусловным раздражением подкрепляется только последнее его применение (С. Н. Выржиковский [5], М. А. Усиевич [17]).

Несмотря на наличие относительно большого количества работ, посвященных изучению проблемы системности, ряд вопросов, относящихся к этой проблеме, до сих пор остается неясным. В частности, совершенно не ясен физиологический механизм образования и осуществления третьего вида динамического стереотипа, проявляющегося в тех случаях, когда условные раздражители применялись в строго определенном порядке изо дня в день. Вследствие этого отсутствует и единая точка зрения на то, как

* Работа проводилась под руководством проф. Э. А. Асратяна.

индикаторный раздражитель (т. е. раздражитель, поочередно применяемый на местах всех условных раздражителей системы) выявляет системность. До сих пор в качестве индикаторного раздражителя применялся, главным образом, один из входящих в систему положительных условных раздражителей. В опытах Э. А. Асратяна, помимо этого, в качестве индикатора применялся другой условный сигнал, не входящий в данную систему. Этот последний условный раздражитель выявлял системность так же, как и любой из положительных условных сигналов, входящих в систему.

Учитывая имеющиеся экспериментальные данные и теоретические предположения в отношении системности, мы исследовали следующие вопросы: могут ли в качестве индикаторов применяться раздражители, которые являются индифферентными в отношении той реакции, на базе которой выработаны условные рефлексy, входящие в систему, и можно ли применить в качестве индикатора дифференцировочный условный раздражитель, входящий в систему.

Исследование проводилось по классической павловской слюнной пищевой методике с учетом двигательной реакции животного. Опыты проводились на 3 собаках в звукозаглушенной камере. Слюноотделение отсчитывалось по шкале и регистрировалось автоматическим способом на вращающейся ленте кимографа. Во всех опытах, за 3—4 минуты до начала опыта, собаке в станке давалась «затравочная» порция еды для повышения пищевой возбудимости. В начале работы мы занимались выработкой пищевых условных рефлексов и дифференцировок к ним. Далее, из этих условных раздражителей, образовали систему. В систему условных раздражителей входили: метроном — 120 ударов в минуту (в дальнейшем обозначение — М120), свет перед мордой собаки — 40 ватт (свет), дифференцировочный метроном — 60 ударов в минуту (М60), пассивный подъем задней правой лапы (ППЛ), касалка на правом боку — 10 касаний за 20 секунд (касалка). Все условные раздражители у двух собак (Тарзан и Икс) были отставлены на 20 секунд, а у одной (Мик) — на 15 секунд. Промежутки между применением условных раздражителей во избежание образования условного рефлекса на время были не постоянными, а колебались от 4 до 9 минут.

Экспериментальные данные, полученные нами при применении индифферентных раздражителей без пищевого подкрепления в качестве индикаторов, показывают следующее. С помощью звукового индифферентного раздражителя — тона у одной собаки (Тарзан), хотя и нечетко, но удалось выявить системность в условнорефлекторной деятельности, у остальных собак сделать этого вовсе не удалось. С помощью другого индифферентного звукового раздражителя — бульканья, также удалось выявить системность в условнорефлекторной деятельности только у одной собаки (Тарзан). Применяя зрительный индифферентный раздражитель, помещенный в поле зрения, экран у 2 собак (Тарзан и Икс), хотя и не четко, но все же удалось выявить системность.

Применение вертушки в качестве индикатора не привело к обнаружению системности ни у одной собаки.

При применении кожно-термических индифферентных раздражителей мы получили следующие результаты: применение холодого раздражения ни у одной собаки не выявило системности. Применение теплового раздражения позволило выявить системность хотя и в нечеткой форме у собаки Икс, а у остальных применение теплового раздражителя ничего не дало.

В ходе опытов мы наблюдали, что собаки, имеющие условный рефлекс на пассивный подъем лапы как перед едой, так и после еды периодически поднимали ту лапу, пассивный подъем которой являлся условным пищевым раздражителем; во время действия положительных условных раздражителей и подачи пищи эти движения прекращались. То же самое ранее отмечали в своих работах Ю. М. Конорский и С. М. Миллер [8], Г. В. Скипин [15] и др.

Нами было установлено, что применение индифферентных раздражителей в качестве индикаторов для выявления системности в условнорефлекторной деятельности не прекращало этих периодических активных подъемов задней правой лапы у подопытных собак.

В ходе опытов мы наблюдали, что в следующие дни после пробы системности при помощи индикаторных раздражителей наступает нарушение силовых соотношений условных раздражителей. Более глубокое нарушение наступает в тех случаях, когда индифферентные раздражители, применяемые в качестве индикаторов, выявляют системность, чем в тех случаях, когда они ее не выявляют.

На основании наших экспериментов мы приходим к заключению, что раздражители, индифферентные в отношении безусловной деятельности, на базе которой вырабатывались входящие в систему условные рефлексы, обнаруживают наличие системности в условнорефлекторной деятельности собак в единичных случаях и в нечеткой форме.

Сводная таблица опытов по применению индифферентных раздражителей (собака Тарзан)

Условные раздражители	Применяется							
	система разных раздражителей	один свет	тон	буль-канье	экран	вертушка	холод	тепло
Свет	37	45	10	47	20	10	10	5
ППЛ	51	45	10	20	5	5	5	20
М60 (диф.)	0	13	5	0	5	5	5	5
Касалка	20	29	20	10	15	5	5	10
М120 (положит.)	23	40	0	10	5	5	5	5

Для проверки роли периодического возбуждения пищевого центра при выявлении системности мы решили применить в качестве индикато-

Сводная таблица опытов по применению индифферентных раздражителей (собака Мик)

Условные раздражители	система разных усл. раздражителей	Применяется						
		свет	тон	буль-канье	экран	вертушка	холод	тепло
Свет	20	38	15	10	5	5	15	5
ППЛ	17	15	0	10	5	0	5	0
М60 (диф.)	5	5	10	5	5	5	15	0
Касалка	5	5	0	5	5	5	0	0
М120 (положит.)	20	20	5	5	5	0	5	5

Сводная таблица опытов по применению индифферентных раздражителей (собака Икс)

Условные раздражители	система разных усл. раздражителей	Применяется						
		свет	буль-ные	вертушка	экран	тон	тепло	холод
Свет	40	32	5	5	15	5	5	10
М120 (положит.)	40	26	5	5	10	10	0	15
М60 (диф.)	10	14	5	5	0	5	0	20
Касалка	29	20	0	5	5	0	5	5

ра индифферентные раздражители с подкреплением пищевым безусловным рефлексом. При этом необходимо учитывать, что после первого же подкрепления индифферентный раздражитель больше не может считаться полностью индифферентным, ибо не исключена возможность, что уже с первых же сочетаний индифферентного раздражителя с безусловным между ними устанавливается связь.

На основании наших опытов с применением индифферентных раздражителей с подкреплением пищевым безусловным раздражителем в качестве индикатора, можно сказать, что у собаки Тарзан вертушка на фоне слабого промежуточного слюноотделения на трех местах системы вызвала очень слабый условный рефлекс. На месте отрицательного раздражителя Тарзан не взял пищи. Следовательно, у собаки Тарзан вертушка в нечеткой форме выявила системность. У собаки Мик вертушка на трех местах вызвала условный рефлекс, особенно на месте отрицательного условного раздражителя, как бы растормаживая тормозной пункт системы.

При применении «экрана» у собаки Тарзан мы наблюдали слабый условный рефлекс, особенно на 5-м месте. На основании этого можно допустить, что появление экрана выявило системность в незначительной фор-

ме. При применении экрана у собаки Мик условный рефлекс был только на 4-м месте, но так как до применения раздражителя наблюдалось умеренное промежуточное слюноотделение (в среднем 2 капли слюны за 20 секунд), мы заключаем, что этот раздражитель у собаки Мик системности не выявил.

У собаки Икс появление экрана вызвало слабые условные рефлексы на месте положительных условных раздражителей, следовательно, с осторожностью можно сказать, что этот раздражитель у собаки Икс выявил системность.

При применении вертушки с подкреплением Тарзан продолжал поднимать заднюю правую лапу. Движение задней правой лапы продолжалось и во время действия безусловного раздражителя. Высокие подъемы задней правой лапы наблюдались у собаки Тарзан во время действия вертушки с подкреплением. У собаки Мик движения задней правой лапы не наблюдалось.

На следующий день после проб индифферентных раздражителей с подкреплением не наблюдались отклонения величины условных рефлексов системы.

На основании этой серии опытов мы заключаем, что в выявлении системности в условнорефлекторной деятельности периодическое возбуждение безусловного центра, которое происходит при подкреплении индикаторных раздражителей, не играет существенной роли.

Применение отрицательного условного раздражителя на местах условных раздражителей, входящих в систему, с целью выявления системности в условнорефлекторной деятельности дали следующие результаты: у собаки Тарзан М60 в двух местах вызвал очень слабый условный рефлекс и нечетко выявил системность. М60 у собаки Икс в двух местах вызвал слабый условный рефлекс, а на месте отрицательного раздражителя даже двигательную-отрицательную реакцию, и следовательно, в незначительной форме выявилась системность.

На основании этой серии опытов мы, очевидно, можем заключить, что у тех собак, у которых имелась неполная дифференцировка, т. е. имелась слабая условнорефлекторная связь между корковым пунктом М60 и корковым пунктом безусловной реакции, системность выявляется при помощи дифференцировочного раздражителя М60. У собаки Тарзан, у которой дифференцировка была почти полной, М60 не выявил системности, а после применения М60, на второй день наблюдалось нарушение условнорефлекторной деятельности.

Кроме того, мы наблюдали, что собака Тарзан продолжала активно поднимать заднюю правую лапу и во время действия М60, причем во время 4-го и 5-го применения сильнее и чаще. В обычных опытах при действии М60 движения лапы у Тарзана не наблюдалось.

В целях выяснения роли центра безусловного раздражителя при выявлении системности с помощью индикаторного раздражителя, мы искусственно повысили пищевую возбудимость у наших подопытных собак путем усиления безусловного подкрепления и уменьшения ежедневных

Сводная таблица опытов по применению дифференцировочного раздражителя (М60) на месте системы

Опыты на Тарзане			Опыты на Мике			Опыты на Иксе		
Применяется		М60	Применяется		М60	Применяется		М60
система разных условных раздражителей			система разных условных раздражителей			система разных условных раздражителей		
Свет	37	5	Свет	20	30	Свет	40	5
ППЛ	51	0	ППЛ	17	10	М201	40	10
М60	0	10	М60	5	10	М60	10	5
Касалка	20	15	Касалка	5	15	Касалка	20	10
М120	23	5	М 120	20	10			

порций пищи в виварии. У собак Тарзан и Икс эти мероприятия вызывали увеличение условных рефлексов, примерно, в два раза, а у собаки Мик, наоборот, падение величин условных рефлексов вызвано, вероятно, в результате развития запредельного торможения. Данную серию опытов мы поставили лишь на двух собаках — Тарзане и Иксе. Можно было ожидать, что при повышении пищевой возбудимости в коре больших полушарий головного мозга усилится возбуждение пищевого центра, и такой сильно возбужденный очаг сильнее притянет волны возбуждения от центра индифферентного индикаторного раздражителя. В этой серии мы применили индифферентные раздражители — бульканье и тон. У собаки Тарзан бульканье не вызывало условного рефлекса, а тон вызывал только условный рефлекс на месте отрицательного условного раздражителя. У собаки Икс бульканье на 3 местах вызывало условный рефлекс, особенно на первом месте. Ясный условный рефлекс был и на месте отрицательного условного раздражителя. Тон у собаки Икс только на первом месте вызвал очень слабый условный рефлекс (одна капля) и, следовательно, не выявил системности. Как при применении бульканья, так и при применении тона собака Тарзан продолжала периодически поднимать заднюю правую лапу.

На основании результатов, полученных на собаках Тарзан и Икс при повышенной пищевой возбудимости, мы приходим к заключению, что индифферентные раздражители и в этих условиях не обнаруживают системности в условнорефлекторной деятельности.

Результаты опытов при замене отдельных условных раздражителей системы индифферентными раздражителями, как в опытах К. С. Абуладзе [1], показывают, что, несмотря на то, что система в общем не нарушается, тем не менее только отдельные индифферентные раздражители в слабой степени вызывают соответственный условный рефлекс на месте пропущенных условных раздражителей.

При экстренном применении какого-либо положительного условного раздражителя после последовательного применения индифферентных и отрицательного раздражителей, положительные условные раздражители

вызывают приблизительно свой обычный условный эффект. Это дает основание считать, что после применения перечисленных выше индикаторных раздражителей корковые пункты условных раздражителей системы не претерпевают заметных изменений.

Обобщая результаты наших опытов, мы приходим к заключению, что решающая роль в выявлении системности принадлежит наличию связи между центрами индикаторного раздражителя и безусловной реакции.

Встает вопрос, в какой мере полученные нами фактические данные укладываются в рамки тех теоретических представлений об образовании и воспроизведении системности, которые предложены были Э. А. Асратяном [3] и Г. В. Скипиным [15].

Остановимся сначала на предположении Г. В. Скипина [15] о том, что в основе проявления системности в условнорефлекторной деятельности лежит принцип доминанты А. А. Ухтомского. Такое объяснение, как нам кажется, не раскрывает полностью интимного физиологического механизма явления системности. Можно согласиться с Г. В. Скипиным в том, что при работе с системой условных раздражителей в коре больших полушарий головного мозга образуются динамические очаги возбуждения (по Э. А. Асратяну — заряженные очаги возбуждения). Но если все эти доминирующие очаги равным образом имеют возможность притягивать волны возбуждения от центра индикаторного раздражителя, как он допускает, то остается неясным, почему условный или индифферентный индикаторный раздражитель при выявлении системности вызывает условный рефлекс, приблизительно близкий к условному эффекту именно того условного раздражителя, на месте которого применялся.

В дальнейшем К. С. Абуладзе [1] установил, что если долго применять систему условных раздражителей, то при замене одного условного раздражителя индифферентным раздражителем, последний может вызвать условный эффект. На основании этого К. С. Абуладзе предполагал, что при работе с условными рефлексам соответствующий данному рефлексу центр в коре, в промежутках между применениями раздражителей находится в состоянии латентного возбуждения, которое поддерживается всей обстановкой экспериментальной комнаты и условиями ведения опыта и увеличивается к моменту применения условного раздражителя. Если в этот момент экстренно применить новый раздражитель, который вызывает общее возбуждение коры, то волны возбуждения, захватив латентно возбужденный центр, суммируются с его возбуждением и дают внешнюю реакцию. Однако характер этой внешней реакции определяется характером тех выработанных условных рефлексов, центр которых находится в данный момент в состоянии латентного возбуждения. К. С. Абуладзе называет это явление суммационным рефлексом.

Еще в 1934 г. Э. А. Асратян [3] выдвинул следующее предположение о механизме образования системности. При работе с системой условные раздражители синтезируются в единое целое, где каждое действующее звено подготавливает, адаптирует к действию следующее звено, а может быть и следующие звенья. При этом возможно, что последователь-

ная подготовка звеньев осуществляется и с помощью изменения общего тонуса коры головного мозга. В этом процессе определенное значение приобретает ход опыта, экспериментальная обстановка и т. д.

Как видно из приведенного выше литературного материала и из наших данных, при наличии системы условных раздражителей определенную (может быть и главную) роль играет центр безусловной реакции, т. е. возможно, что при работе с системой условных раздражителей изменение состояния возбудимости всей коры происходит вследствие установления ритмического изменения возбудимости в безусловном центре.

В ы в о д ы

1. Раздражители, индифферентные в отношении безусловной деятельности, на базе которой вырабатывались входящие в систему условные рефлексы, обнаруживают наличие системности в условнорефлекторной деятельности собак в единичных случаях в очень незначительной степени.

2. В выявлении системности в условнорефлекторной деятельности периодическое возбуждение безусловного центра, которое происходит при подкреплении индикаторных раздражителей, не играет существенной роли.

3. Полная дифференцировка не обнаруживает системности в условнорефлекторной деятельности. При неполной дифференцировке отрицательный условный раздражитель может частично выявить системность.

4. Повышение пищевой возбудимости не увеличивает возможность индифферентных раздражителей выявлять системность в условнорефлекторной деятельности.

5. При замене отдельных условных раздражителей системы индифферентными раздражителями, последние не вызывают рефлексов, характерных для раздражителей, на месте которых они стоят.

6. Невыявление системности индифферентными и дифференцировочными условными раздражителями не вызвано нарушением условнорефлекторной деятельности или торможением корковых пунктов условных раздражителей системы.

7. Применение индифферентного раздражителя на месте условного сигнала, в отличие от последнего, не приводит к прекращению «активных» движений конечности собаки.

8. До и после применения отрицательного условного раздражителя в системе наблюдается уменьшение двигательной и слюнной реакции собаки.

9. Судя по движениям задней правой лапы можно предположить, что возбуждение от пункта индифферентного раздражителя, примененного в качестве индикатора, иррадирует по всей коре больших полушарий головного мозга.

10. Делается допущение, что наличие системности в условнорефлекторной деятельности обусловлено, в первую очередь, изменением состояния безусловного центра.

Լ. Ս. ԿՅՈՉԱԼՅԱՆ

ՍԻՍՏԵՄԱԿԱՆՈՒԹՅԱՆ ԵՐԵՎՈՒՅԹԸ ՇՆԵՐԻ ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ-ՌԵՖԼԵԿՏՈՐ ԳՈՐԾՈՆԵՆՈՒԹՅԱՆ ՄԵՋ

Ա մ փ ո փ ու մ

Գանգուղեղի կեղևի աշխատանքի մեջ սիստեմականության հարցն սկսել է փորձնականորեն մշակվել 1930-ական թվականներին: Այդ հարցի ուսումնասիրությունը միամտամանակ զբաղվել են մի շարք հետազոտողներ, որոնց ստացած փաստերը կարևոր նշանակություն ունեն գանգուղեղի անալիտիկ-սինթետիկ գործունեության մեջ: Չնայած գոյություն ունեն ավյալ հարցին նվիրված բազմաթիվ աշխատություններ, այնուամենայնիվ կան հարցեր, որոնք մինչև այժմ մնում են չլուսարանված:

Մեր առջև խնդիր էր դրված ուսումնասիրել հետևյալ հարցերը:

Ինդիֆերենտ գրգռիչները կարո՞ղ են արդյոք հանդես գալ ինդիկատորի դերում և կարելի՞ է արդյոք օգտագործել ինդիկատորի դերում սիստեմի մեջ մտած բացասական գրգռիչները:

Մեր ուսումնասիրության արդյունքները հիման վրա մենք հանդել ենք հետևյալ եզրակացություններին.

1. Գրգռիչները, որոնք ինդիֆերենտ են անպայման գործունեության նկատմամբ, հայտնաբերում են սիստեմականության պայմանական-ռեֆլեկտոր գործունեության մեջ եզակի թվով և աննշան չափով:

2. Անպայման ռեֆլեքսի կենտրոնի պերիոդիկ գրգռումը, որը տեղի է ունենում ինդիկատոր գրգռիչի ամբողջական գեղքում սիստեմականության հայտնաբերման գործում, էական ոչ մի դեր չի խաղում:

3. Բացասական պայմանական գրգռիչը (բացարձակ դիֆերենցիացիա) ռեֆլեկտոր գործունեության մեջ սիստեմատիկություն չի հայտնաբերում: Ոչ լրիվ դիֆերենցիված պայմանական գրգռիչը կարող է մասամբ հայտնաբերել սիստեմականությունը:

4. Կերակրային գրգռողականության բարձրացման գեղքում ինդիֆերենտ գրգռիչները նույնպես ի վիճակի չեն հայտնաբերելու սիստեմականությունը:

5. Առանձին պայմանական ռեֆլեքսների փոխարինումը ինդիֆերենտ գրգռիչներով՝ նույնպես ի վիճակի չէ հայտնաբերելու պայմանական ռեֆլեքսները, որոնք յուրահատուկ են փոխարինված գրգռիչներին:

6. Այն հանգամանքը, որ ինդիֆերենտ գրգռիչների և բացասական գրգռիչների միջոցով սիստեմականություն չի հայտնաբերվում, հետևանք չէ պայմանական-ռեֆլեկտոր գործունեության խանգարման, կամ պայմանական ռեֆլեքսների կեղևային կետերի արգելակման:

7. Ինդիֆերենտ գրգռիչների օգտագործումը պայմանական գրգռիչների փոխարեն, վերջինների հակառակ, չի դադարեցնում շան ստորի քակտիվ շարժումները:

8. Ինչպես մինչև բացասական գրգռիչի օգտագործումը, այնպես էլ նրանցից հետո նկատվում է շարժողական և թքային սեղանների թուլացում:

9. Նաևի ստորի շարժման հիման վրա կարելի է եզրակացնել, որ զրրկման պրոցեսը ինդիֆերենտ կետից տարածվում է գանգուղեղի ամբողջ կեղևով:

10. Կարելի է ենթադրել, որ պայմանական-սեփեկտոր գործունեությունը մեջ սիտեմատիկանու թյան գոյությունը պայմանավորված է, առաջին հերթին, անպայման սեփեկտոր կենտրոնի գրություն փոփոխմամբ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Абулладзе К. С. Тр. физиол. лаб. ак. И. П. Павлова, т. XV, 1949.
2. Анохин П. К., Зачинаева И. А. и Алексеева А. И. 3е совещание по физиологическим проблемам, АН СССР, 1938.
3. Асратян Э. А. Физиологии центральной нервной системы, 1953.
4. Айрапетянц Э. Ш., Фельбербаум И. М. ДАН СССР, т. 60, 2, 1948.
5. Выржиковский С. И. По книге Майорова Ф. П. История учения об условных рефлексах, 1954.
6. Зевальд Л. О. Тр. физиолог. лаб. им. ак. Павлова, т. X, 1941.
7. Зеленый Г. И. Тр. Общества русск. врачей, т. 74, 1907.
8. Коноровский Ю. И. и Миллер С. М. Тр. физиолог. лаб. ак. И. П. Павлова, т. VI, вып. 1, 1936.
9. Кржишковский К. Н. Тр. Общества русских врачей, т. 76, 1908.
10. Кунялов П. С. Тр. физиолог. лаб. ак. И. П. Павлова, т. V, 1933.
11. Линдберг А. А. „Павловские среды“, т. V, 1949.
12. Майоров Ф. П. Тр. физиолог. лаб. им. ак. И. П. Павлова, т. XVI, 1949.
13. Рикман В. В. „Павловские среды“, т. 1, 1949.
14. Сирятский В. В. Русск. физиолог. журнал СССР, т. IX, вып. 1, 1926.
15. Скинни Г. В. О механизме образования условных пищевых рефлексов, Москва, 1947.
16. Стукова М. М. Дис. СПб, 1914.
17. Усневич М. М. Тр. физиолог. лаб. ак. И. П. Павлова, т. VIII, 193 .
18. Феокрытова Ю. П. Диссертация. С.-Петербург, 1912.