

В. К. ШЕПЕЛЕВА

**НЕКОТОРЫЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЗРИТЕЛЬНОГО
АНАЛИЗАТОРА ЛЕСНОГО ХОРЬКА**

(Представлено академиком К. М. Быковым 19 IX 1953)

Настоящая работа посвящена изучению функциональных особенностей зрительного анализатора и взаимодействия его с обонятельным и двигательным у лесного хорька (*Putorius putorius* L.).

К сожалению, современные экологи еще недостаточно используют учение И. П. Павлова об условных рефлексах (7, 8) при изучении поведения диких млекопитающих. К. М. Быков и В. Н. Черниговский указывали, что «с чисто биологических позиций условный рефлекс, как это отмечал уже сам И. П. Павлов, есть особо подвижная и совершенная реакция живого организма, с помощью которой он приспосабливается к непрерывно меняющимся условиям внешней среды. Именно высокая подвижность, характер этой реакции дают животному возможность чрезвычайно быстро и точно реагировать на изменения внешней среды» (1).

Ближайшей задачей исследования являлось определение способности лесных хорьков, ведущих преимущественно сумеречный образ жизни, различать цвета.

Литература, освещающая вопрос о цветовом зрении млекопитающих, весьма невелика. Авторы ряда работ (5, 9, 10) пришли к выводу, что большинство млекопитающих совершенно слепы к цветам. В частности, к этой группе они относят животных, ведущих ночной образ жизни. Установлено, что кролики и мыши не имеют цветового зрения. Собаки обладают весьма несовершенным цветовым зрением (6). Белки, морские свинки, мартышки, павианы и шимпанзе способны различать цвета (5, 9, 10).

Изучение цветового зрения у представителей семейства кунцеобразных, в том числе и у лесных хорьков, проводилось Мюллером (12), который пришел к заключению, что лесной хорек имеет несовершенное цветовое зрение или слеп к цветам, причем автор указывает на большое значение для поведения этих животных кинестетических факторов.

Предпринятая нами работа проводилась методом условных рефлексов при свободном передвижении животного в пределах экспериментального помещения (методика двигательных пищевых условных рефлексов).

Для проведения экспериментов был изготовлен специальный прибор, представляющий собой фанерный ящик длиной 106 см, шириной 32 см и высотой 20 см, разделенный на 5 равных отделений сплошными перегородками. Его задняя стенка откидывалась на петлях. На переднем фасаде были сделаны круглые отверстия диаметром 11 см, в которые вставлялись железные трубы, служащие входами в отделения ящика. Наружные отверстия труб закрывались круглыми цветными клапанами из фанеры, подвешенными при помощи колечек на крючки, укрепленные на верхней части входной трубы и открывающиеся внутрь трубы или вбок от нее (рис. 1). Клапаны окрашивались в различные цвета гуашью, акварелью, тушью или оклеивались бумагой в зависимости от условий опыта.

Ящик ставился на пол экспериментального помещения и животное выходило к нему из гнезда. Хорек получал пищевое подкрепление в виде кусочка сырого коровьего мяса после того, как входил, а затем выходил из отделения ящика с клапаном, на который вырабатывался условный рефлекс. После каждой зарядки клапаны менялись местами. В первой серии опытов клапаны были выкрашены: один клапан гуашью зеленого цвета, один — красной плакатной гуашью, два — красной гуашью, разбавленной белой на одну треть (по объему) и один клапан — красной гуашью, разбавленной белой на три четверти. Определение светлот цветовых тонов, применявшихся в опытах, производилось по цветовому атласу Манзелла (11). Условный пищевой двигательный рефлекс вырабатывался на зеленый цвет.

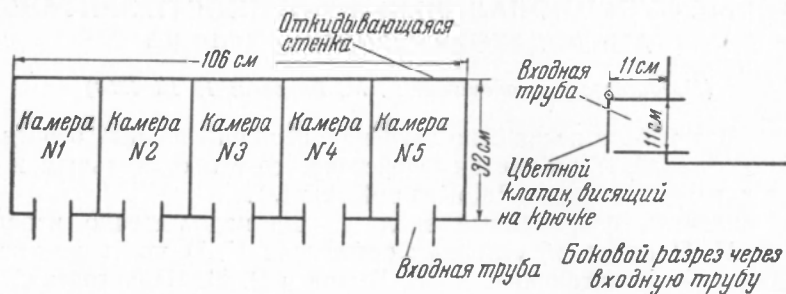


Рис. 1

От недифференцированного отношения к серии клапанов лесной хорек перешел к преимущественному реагированию на пространственное расположение раздражителей; при этом наиболее часто избирались два цвета — зеленый, на который вырабатывался условный рефлекс, и темно-красный. У животных, живущих в норах, можно предположить существование рефлекса на «темное пятно» чем, вероятно, объясняется преимущественное избрание клапана красного цвета, являющегося наиболее темным из всей серии. После 61 сочетания условного раздражителя с пищевым подкреплением хорек в течение пяти зарядок не сделал ни одного неправильного избрания, однако образование дифференцированного условного рефлекса на зеленый цвет не было достаточно прочным и постоянно нарушалось. Очевидно, что зрительные связи в данных условиях эксперимента не были прочными и легко поддавались отрицательному действию различных факторов.

В целях обнаружения взаимодействия двигательного и зрительного анализаторов «положительный» зеленый клапан в течение нескольких зарядок помещался в одно и то же положение, после чего производилась смена его пространственного расположения. Исключение ведущего значения пространственного признака, его нивелирование (2, 3) на протяжении свыше 264 сочетаний создало явное превалирование признака цвета. Все же после того, как зеленому клапану было придано неизменное положение на протяжении 28 зарядок, последующее быстрое изменение его положения вызвало ошибочное избрание хорьком розового клапана, поставленного на место зеленого. Несмотря на то, что выработка двигательных временных связей шла параллельно с укреплением зрительного условного рефлекса на цвет, последний был совершенно подавлен действием кинестетического фактора, приобретшего значение положительного условного сигнала, что следует рассматривать как выражение преобладающего значения кинестетической рецепции над зрительной.

Далее, был создан новый комплексный раздражитель, компоненты которого направлялись к двум различным анализаторам — зрительному и обонятельному. На зеленый клапан с внутренней стороны наносилось

камфорное масло. Через 130 сочетаний было произведено разобшение обоих компонентов: камфора была нанесена на темнокрасный клапан. Животное избрало клапан с нанесенной на него камфорой. Последнее указывало на приобретение запахом ведущего значения, несмотря на то, что в систему положительных раздражителей он был введен значительно позднее основного компонента (цвета). К этому моменту запах камфоры сочетался с пищевым подкреплением 130 раз, а зеленый цвет 795 раз.

В последующих опытах зеленый клапан с запахом камфоры неизменно помещался в положение № 3 в течение 33 зарядок. Этим достигалось вовлечение в процесс взаимодействия трех различных анализаторов: зрительного, обонятельного и двигательного. В контрольном эксперименте все три компонента комплексного раздражителя были разъединены: камфорное масло нанесено на темнокрасный клапан, зеленый диск был освобожден от запаха камфоры, а в положение № 3 был помещен светлокрасный клапан. В течение первых двух зарядок, после предъявления разъединенных компонентов комплексного раздражителя, лесной хорек избрал светлокрасный клапан в положении № 3. Таким образом, было выявлено преобладание кинестетической стимуляции над зрительной и обонятельной.

С целью выявления реакции животного на различные светлоты была проведена следующая серия опытов: хорьку предъявлялась обычная комбинация цветных клапанов (красных разной интенсивности и зеленого) при сумеречном освещении, при котором человеческий глаз не различает цветов. В таких условиях зеленый клапан казался наиболее светлым. Пищевое подкрепление хорек получал после захода в отделение с зеленым клапаном. Через 40 сочетаний он не делал ошибочных избраний, что давало основание сделать вывод о переключении животного на ориентировку по признаку наибольшей светлоты. Для проверки данного предположения хорьку при дневном освещении была предъявлена серия ароматических клапанов различной интенсивности. В 9 зарядках из 10 хорек избрал самый светлый клапан, чем и подтвердилось наличие у него условного рефлекса на наибольшую светлоту.

Для выяснения степени лабильности процессов высшей нервной деятельности была произведена «переделка» сигнальных значений условных раздражителей (стал систематически подкрепляться темный клапан). После 97 сочетаний «переделка» сигнальных значений условных раздражителей осуществилась полностью.

«Сшибка» возбудительного и тормозного процессов при неподкреплении избираемого клапана в процессе переделки повлекла за собой «срыв» высшей нервной деятельности хорька, выразившийся в появлении хаотической реакции, отказе от еды, уходе из экспериментальной ситуации и долгом сне (в течение 10 час.). При проверке стойкости условного рефлекса на зеленый цвет путем перерыва в опытах длительностью в 107 дней оказалось, что условный рефлекс за этот период в значительной мере угас.

Последняя серия опытов была проведена при условии предъявления хорьку клапанов одинаковой светлоты (равной 4-П, 05%) следующих цветовых тонов: зеленый, красный, фиолетовый, красно-желтый, фиолетово-синий и серый. При разных комбинациях в предъявлении цветовых тонов хорек давал положительную реакцию на зеленый цвет.

На основании полученного экспериментального материала можно сделать следующее заключение.

Лесной хорек способен образовывать дифференцированные пищевые двигательные условные рефлексы на зеленый цвет, что дает основание предполагать наличие у этого вида хищника цветового зрения. Животное свободно дифференцирует зеленый цвет от серии красных цветов различной светлоты и от различных цветовых тонов одинаковой с зеленым клапаном светлоты.

При образовании условного рефлекса на комплексный раздражитель, компоненты которого направлены к зрительному, обонятельному и двига-

тельному анализаторам (зеленый цвет, запах камфоры и определенное пространственное расположение клапана) с последующим разъединением этих компонентов, первенствующее значение имеет раздражитель, адресованный к двигательному анализатору, на втором месте по силе стимуляции стоит обонятельный раздражитель и на третьем — зрительный. .

Наибольшей мощностью в условиях нашего эксперимента обладают временные связи, образованные при помощи двигательного анализатора, затем временные нервные связи, образованные при помощи обонятельного анализатора, и, наконец, зрительные временные связи.

Образование пищевого двигательного условного рефлекса на цвета большой светлоты более затруднено, чем на цвета малой светлоты, что может быть связано с рефлексом на «темное пятно», имеющимся у животных, обитающих в норах. «Переделка» сигнального значения условного цветового раздражителя (подкрепление наиболее темного клапана вместо самого светлого из предъявляемой серии) осуществилась после 97 сочетаний.

Среди экспериментаторов, изучавших цветовое зрение, распространено мнение о весьма ограниченном числе видов млекопитающих, обладающих цветовым зрением. Указанное мнение нельзя считать достаточно обоснованным ввиду крайне небольшого количества экспериментальных исследований, а также порочности методических приемов (12). Вряд ли можно с достаточным основанием предположить, что среди обширного класса млекопитающих, обладающих столь высоко развитыми органами зрения и столь тонкой организацией нервной системы, цветовое зрение имело бы только у приматов и в процессе эволюции не выработалась бы такая значимая для существования животных способность, как различение цветов.

Необходимо указать на некоторые особенности, относящиеся к морфологии обонятельного анализатора хорьков. При рассмотрении базальной поверхности головного мозга лесного хорька обращают на себя внимание сравнительно небольшие размеры обонятельных луковиц и чрезвычайно мощные латеральные и медиальные обонятельные тракты и извилины.

Поступило
13 VIII 1953

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ К. М. Быков, В. Н. Черниговский, Физиол. журн. СССР, 33, № 6 (1947). ² Э. Г. Вацуро, Физиол. журн. СССР, 33, № 3 (1947). ³ Э. Г. Вацуро, Исследование высшей нервной деятельности антропоида (шимпанзе), 1948. ⁴ С. В. Кравков, Физиол. журн. СССР, 23, 4 (1940). ⁵ С. В. Кравков, Цветовое зрение, 1951. ⁶ Л. А. Орбели, Вопросы научной медицины, 1, № 5—6 (1913). ⁷ И. П. Павлов, Полн. собр. соч., 3, изд. АН СССР, 1951. ⁸ И. П. Павлов, Полн. собр. соч., 4, изд. АН СССР, 1951. ⁹ Г. Хартридж, Современные успехи физиологии зрения, 1952. ¹⁰ W. Buddenbrock. Vom Farbensinn der Tiere, Stuttgart, 1952. ¹¹ A. H. Munsell, Munsell Book of color, 1929. ¹² D. Müller, Zs. f. vergl. Physiol., 12 (1930).