

В. К. ШЕПЕЛЕВА

К ВОПРОСУ О ПОДВИЖНОСТИ НЕРВНЫХ ПРОЦЕССОВ
У ДИКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

(Представлено академиком Л. А. Орбели 22 XII 1953)

Подвижность как одно из существенных свойств нервных процессов играет важную роль в приспособлении животных к окружающей их среде (12). Однако в отношении диких животных это свойство не подвергалось систематическому изучению.

Литература о подвижности нервных процессов у диких млекопитающих почти полностью отсутствует, за исключением работ, проведенных на обезьянах (3, 5, 11). Исследования ряда авторов посвящены односторонней, двусторонней и обратной переделке сигнального значения раздражителей у собак (1, 6, 8, 9, 11, 15-18). О многократной переделке сигнального значения раздражителей у млекопитающих имеются только некоторые указания в работе М. А. Усиевича (19), где, однако, не приводятся конкретных экспериментальных данных и даже не указывается, на каких видах животных проводились опыты.

Мы предприняли исследование, ставящее целью выяснение подвижности нервных процессов у хищника, лесного хорька, путем многократной переделки сигнального значения раздражителей, относящихся к обонятельному анализатору. В излагаемой работе применен метод условных рефлексов и метода дика пищевых двигательных условных рефлексов при свободном передвижении животного в пределах экспериментального помещения.

Для проведения опытов применялся специально сконструированный прибор, представляющий деревянный ящик с пятью отделениями. На входную трубу каждого из отделений прибора навешивались фанерные клапаны (диски), в центр которых вставлялись медные стаканчики. Для подачи обонятельных раздражений в стаканчики вкладывались ватные тампоны с пахучей жидкостью. В качестве раздражителей служили лимонное масло и терпинеол. Животное получало пищевое подкрепление после того, как входило в отделение ящика с клапаном, имеющим положительный обонятельный раздражитель, и выходило из него. Из пяти предъявляемых животному клапанов три не содержали запахового раздражителя, а два были с запахом (один с лимонным маслом, другой с терпинеолом). При каждой зарядке пространственное положение клапанов менялось. Оба запаховых раздражителя (положительный и дифференцировочный) были предъявлены животному в первом же опыте; при этом стал подкрепляться запах, не избранный животным при первом предъявлении.

В начале работы положительным пищевым раздражителем служило лимонное масло, а дифференцировочным — терпинеол. Оба эти запаха являются ольфакторными и безусловной оборонительной реакции со стороны животного не вызывали.

Приводимые нами кривые (см. рис. 1) выражают колебания числа избранных лесным хорьком клапанов с запаховыми раздражителями (при 10 зарядках в каждом опыте). По оси ординат откладывалось количество правильных избраний (в процентах), а по оси абсцисс — номера опытов.

На графиках под номерами опытов приведены цифры, выражающие число сочетаний условного раздражителя с пищевым подкреплением.

Условный пищевой двигательный рефлекс на запах лимонного масла образовался у хорька после 20 сочетаний. Абсолютная дифференцировка (100% избрание клапана с запахом лимонного масла) наступила после 8 опытов при 80 сочетаниях. После упрочения условного рефлекса на запах лимонного масла (190 сочетаний) мы приступили к переделке сигнального значения раздражителей, т. е. стал подкрепляться заход животного в отделение ящика с запахом терпинеола и не подкреплялся заход в отделение с запахом лимонного масла.

Первая переделка сигнального значения раздражителей произошла после 150 сочетаний при абсолютной дифференцировке. Уже во втором

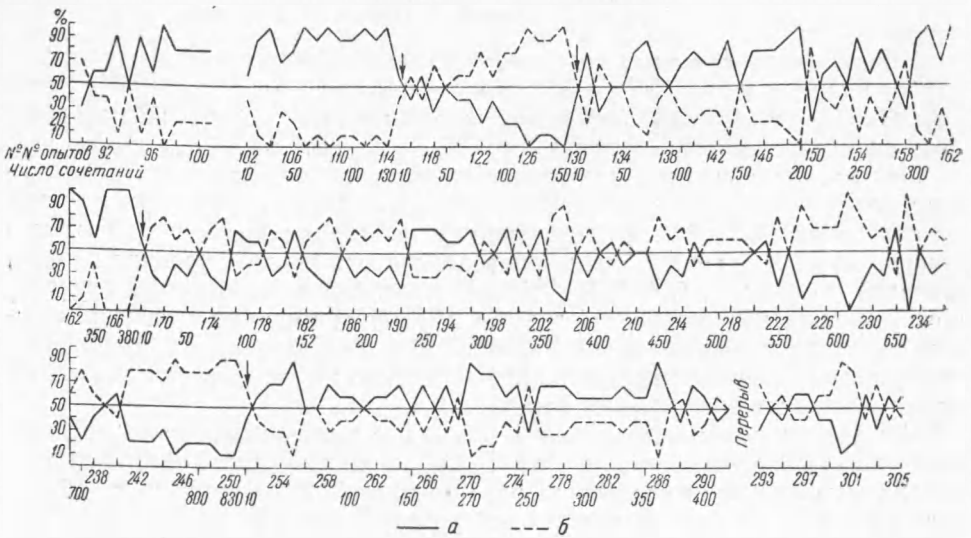


Рис. 1. Процесс «переделок» сигнальных значений ассоциированной пары обонятельных раздражителей. а — лимонное масло, б — терпинеол. Стрелками обозначены начала «переделок»

опыте количество правильных избраний превышало количество неправильных. В третьем опыте количество правильных избраний равнялось только 40%, т. е. животное 4 раза избрало клапан с запахом терпинеола и 6 раз с запахом лимонного масла. В четвертом опыте было 60% правильных избраний, а затем количество правильных избраний неизменно превышало количество неправильных, что свидетельствовало о наступлении переделки сигнального значения раздражителей. Первая абсолютная дифференцировка (100% избраний) отмечена в 12-м опыте на 120-м сочетании.

После приобретения запахом терпинеола положительного сигнального значения и наступления абсолютной дифференцировки была предпринята обратная переделка сигнального значения раздражителей путем подкрепления захода животного в отделение с запахом лимонного масла и неподкрепления заходов в отделение с запахом терпинеола. Во втором опыте хорек дал 80% правильных избраний, но в третьем опыте, несмотря на подкрепление заходов только в отделение с запахом лимонного масла, число неправильных избраний превысило число правильных, далее в течение 2 опытов хорек давал 50% правильных избраний, затем в течение 15 опытов число правильных избраний превышало число неправильных (за исключением опытов №№ 9 и 15, в которых было 50% правильных избраний), причем в опыте № 20 хорек безошибочно избрал клапан с запахом лимонного масла, а в № 21 неожиданно дал правильных избраний меньше, чем неправильных. Затем на протяжении 7 опытов коли-

чество правильных избраний превышало количество неправильных, далее в опыте № 29 опять наблюдалось большее количество неправильных избраний, после чего наступило стойкое приобретение запахом лимонного масла сигнала положительной пищевой реакции. Как указывалось, первая абсолютная дифференцировка была достигнута после 200 сочетаний (опыт № 20), затем через 11 опытных дней количество правильных избраний достигло 100% (опыт № 31), после чего абсолютная дифференцировка несколько раз нарушалась и только после 360 сочетаний животное безошибочно избирало клапан с запахом лимонного масла.

После этого была осуществлена у хорька следующая обратная переделка. Как и при первых двух переделках сигнального значения раздражителей, животное во втором опыте дало большее количество правильных избраний, чем неправильных. Такая же реакция наблюдалась в течение 6 последующих опытов без абсолютной дифференцировки, затем в течение 3 опытов количество неправильных избраний превышало количество правильных. В опытах №№ 12 и 13 было 70 и 60% правильных избраний, в № 14 опять количество неправильных избраний превышало количество правильных, затем на протяжении 9 опытов животное преимущественно избирало клапан с запахом терпинеола, после чего количество неправильных избраний превышало количество правильных на протяжении 6 опытов, что свидетельствовало о наступлении у хорька невротического состояния. Затем происходила непрерывная смена количества правильных и неправильных избраний в течение 25 опытов, несмотря на продолжающееся подкрепление только заходов животного в отделение с запахом терпинеола. После этого наступил переход к преимущественному избранию клапана с терпинеолом на протяжении 10 опытов, а затем опять (в одном опыте) проявилась положительная реакция на запах лимонного масла. В опытах №№ 61 и 66 было 100% правильных избраний (абсолютная дифференцировка). В опыте № 67 50% правильных избраний, затем количество правильных избраний превышало количество неправильных на протяжении 4 опытов, без достижения абсолютной дифференцировки. В одном опыте количество неправильных избраний превышало количество правильных, после чего проявилось преимущественное избрание клапана с запахом терпинеола, начиная с 730 сочетаний (опыт № 74) на протяжении 10 опытов без достижения абсолютной дифференцировки.

Не добившись наступления у хорька абсолютной дифференцировки даже после 830 сочетаний, мы приступили вновь к переделке сигнального значения раздражителей. Уже во втором опыте количество правильных избраний превысило количество неправильных и сохранялось на протяжении дальнейших 4 опытов, затем в 2 опытах было 50% правильных избраний, после чего на протяжении 35 опытных дней в большинстве опытов количество правильных избраний превышало количество неправильных, за исключением опытов №№ 19, 25, 38 и 41 (считая от начала переделки), где количество неправильных избраний превышало количество правильных. Даже после 420 сочетаний абсолютная дифференцировка не была достигнута.

В течение недели был сделан перерыв в опытах, затем лесному хорьку были предъявлены те же запаховые клапаны, причем стал подкрепляться пищей заход животного в отделение ящика с запахом, избранным животным в первой зарядке. Таким запахом оказался терпинеол. Дальнейшие 13 опытов показали, что лесной хорек после 4-кратной обратной переделки сигнального значения обонятельных раздражителей не может абсолютно дифференцировать их. Количество правильных избраний значительно колеблется, и животное оказывается как бы дезориентированным в окружающей экспериментальной обстановке.

Несмотря на то, что условия каждой последующей переделки не были равнозначными, представляет интерес сравнить ход переделки сигналь-

ного значения одного и того же раздражителя в первый и последующие разы. Тормозной раздражитель — терпинеол — при переделке в первый раз приобрел значение положительного сигнала за 15 опытных дней при 150 сочетаниях, с достижением абсолютной дифференцировки. Второй раз он приобрел значение положительного сигнала только через 63 опытных дня при 830 сочетаниях, без достижения абсолютной дифференцировки.

Положительный раздражитель — лимонное масло — при обратной переделке вторично приобрел положительное значение за 38 опытных дней при 380 сочетаниях с достижением абсолютной дифференцировки. В третий раз, при попытке сделать его сигналом положительной реакции, абсолютная дифференцировка за 42 опытных дня при 420 сочетаниях не была достигнута. Каждая последующая переделка сигнального значения раздражителей происходила у хорька более медленно — за больший период времени и при большем количестве сочетаний.

Образование условного рефлекса с абсолютной дифференцировкой на запахах лимонного масла произошло за 8 опытных дней при 80 сочетаниях условного сигнала с пищевым подкреплением. Первая переделка, т. е. приобретение запахом терпинеола положительного значения, — за 15 опытных дней при 150 сочетаниях. Вторая переделка (+ лимонное масло) — за 38 опытных дней при 380 сочетаниях. Третья переделка (+ терпинеол) — за 83 опытных дня, при 830 сочетаниях без абсолютной дифференцировки.

При всех 4 случаях переделки сигнального значения раздражителей уже во втором опыте лесной хорек давал положительную реакцию преимущественно на вновь подкрепляемый раздражитель. Так, во втором опыте при образовании условного рефлекса на запахах лимонного масла было 60% правильных избраний, при первой переделке сигнального значения раздражителей 60%, при второй 80%, при третьей 70% и при четвертой 60% правильных избраний. Указанное обстоятельство свидетельствует о возможности для лесного хорька быстрого переключения с одного значения раздражителя на другое, во всяком случае в первый момент изменения их сигнального действия.

Длительное перенапряжение подвижности нервных процессов при наличии «сшибки», видимо, повлекло за собой развитие известного невротического состояния, выразившегося в невозможности для животного изменить сигнальное значение условного раздражителя при последующих переделках. Механизм данного явления, надо думать, связан с развитием инертности возбуждательного процесса, препятствующего развитию тормозного состояния в ответ на действие тормозного раздражителя.

Государственный естественно-научный институт им. П. Ф. Лесгафта

Поступило
22 XII 1953

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Л. А. Андреев, 9-е совещ. по физиологич. проблемам, 1941. ² Э. А. Асратян, Физиол. журн. СССР, 21, № 5—6 (1936). ³ Э. Г. Вацуро, Исследование высшей нервной деятельности антропоида (шимпанзе), 1948. ⁴ Э. Г. Вацуро, Тр. физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 12 (1945). ⁵ Э. Г. Вацуро, там же, 14 (1948). ⁶ Э. Г. Вацуро, Физиол. журн. СССР, 27, № 6 (1939). ⁷ Э. Г. Вацуро, Изв. АН СССР, сер. биол., № 2 (1947). ⁸ Э. Г. Вацуро, М. С. Колесников, 13-е совещ. по физиологич. проблемам, Тезисы докл., 1948. ⁹ К. С. Ермолаева, 9-е совещ. по физиологич. проблемам, 1941. ¹⁰ С. Д. Каминский, Динамические нарушения деятельности коры головного мозга, изд. АМН СССР, 1948. ¹¹ Л. Н. Норкина, Журн. высш. нервн. деят., 2, в. 5 (1952). ¹² И. П. Павлов, Полн. собр. соч., 3, кн. 2, 1951. ¹³ Павловские среды, 2, 1949. ¹⁴ М. К. Петрова, Тр. физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 6, в. 1 (1936). ¹⁵ М. К. Петрова, там же, 7 (1937). ¹⁶ Т. А. Тимофеева, там же, 13 (1948). ¹⁷ Т. А. Тимофеева, Тр. Ин-та эволюц. физиол. и патол. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова, 1 (1947). ¹⁸ Т. А. Тимофеева, там же, 1 (1947). ¹⁹ М. А. Усевич, Физиология высшей нервной деятельности, изд. АМН СССР, 1953. ²⁰ В. В. Яковлева, Тр. физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 11 (1944). ²¹ В. В. Яковлева, там же, 8 (1938).