Доклады Академии наук СССР
1955. Том 101, № 4

ФИЗИОЛОГИЯ

Б. Ф. СЕРГЕЕВ

К МЕХАНИЗМУ ВРЕМЕННОЙ СВЯЗИ МЕЖДУ ТАК НАЗЫВАЕМЫМИ «ИНДИФЕРЕНТНЫМИ» РАЗДРАЖИТЕЛЯМИ

(Представлено академиком Л. А. Орбели 3 XII 1954)

Возможность образования временных связей между так называемыми «индиферентными» раздражителями у животных и человека была доказана уже давно ([5],[4]). Все исследователи, работавшие в этой области, использовали один и тот же прием обнаружения связи между сочетанными раздражителями: один (или несколько) из них превращался в условный раздражитель какого-либо рефлекса. Если после этого остальные ассоциированные с первым раздражители приобретали сигнальное значение при отсутствии условной реакции на контрольные раздражители, то связь считалась установленной. Предполагалось, что путь условных рефлексов на эти раздражители проходит через корковый пункт подкрепляемого раздражителя. Это положение было подвергнуто Н. А. Рокотовой ([6]) экспериментальной проверке на собаках. При переделке сигнального значения подкрепляемого раздражителя менял сигнальное значение и связанный с ним раздражитель. Позже О. В. Малиновский ([3]) на обезьянах получил противоположный результат: при переделке сигнального значения подкрепляемого раздражителя связанный с ним раздражитель сохранял прежнее сигнальное значение. Таким образом, можно было бы считать, что корковый пункт ассоциированного раздражителя у собак связан с корковым пунктом подкрепляющей реакции через корковый пункт подкрепляемого раздражителя, а у обезьян — непосредственно, минуя корковый пункт подкрепляемого раздражителя. Однако сам факт переделки сигнального значения условных раздражителей в опытах Рокотовой еще не дает основания принимать предложенную ею схему осуществления рефлекса. Так например, возможны случаи, когда после переделки сигнального значения одного условного раздражителя из пищевого в оборонительный второй пищевой условный раздражитель начинал вызывать оборонительную реакцию ([1]).

При изучении условий образования временных связей между «индиферентными» раздражителями у животных и человека ([7]) нас заинтересовал механизм их образования. Для разрешения этого вопроса была разработана специальная методика, позволяющая кратковременно выключать работу зрительного анализатора. Предназначенные для опытов две кошки (Тарзан и Васька) подверглись операции, заключающейся в том, что у них удалялись мышцы, покрывающие затылочную часть черепа, а над затылочными долями больших полушарий прорезались два симметрично расположенных трепанационных отверстия размером в 15—20-копеечную монету. Твердая мозговая оболочка иссекалась и рана зашивалась. По заживлении оказывалось возможным осуществлять через кожу надавливание на мозг. Как показали предварительные опыты, легкое надавливание на мозг одновременно с действием зрительных условных раздражителей препятствовало осуществлению условного рефлекса. В остальном надавливание на мозг никак не отражалось на поведении животных; прочие условные раздражители в в момент надавливания на мозг вызвали обычные условные рефлексы. Через 1 мин. после прекращения надавливания на мозг зрительные

раздражители обычно вновь вызывали условную реакцию (рис. 1). Работа проводилась по двигательно-пищевой методике. Во время опыта животное помещалось в тесный деревянный ящик с матерчатой передней стенкой, через отверстие которой просовывалась голова животного. На кимографе регистрировалось движение головы животного в сторону кормушки.

У обоих животных связь образовывалась путем последовательного сочетания раздражителей свет (вспыхивание 60-св. лампочки) и звонок. Каждый раздражитель действовал в течение 5 сек. Всего было сделано 30 сочетаний, после чего у Васьки свет стал подкрепляться

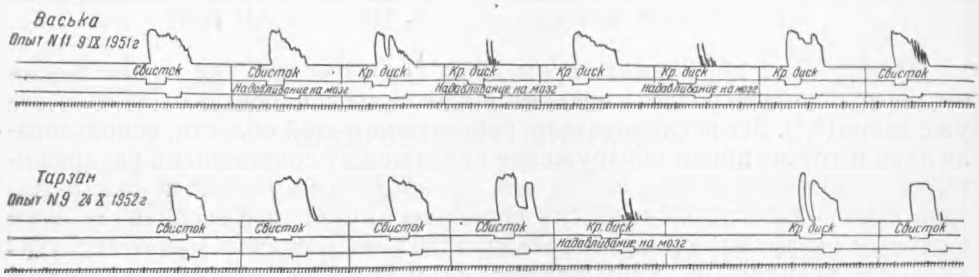


Рис. 1. Влияние надавливания на затылочную область мозга на осуществление условных рефлексов. Сверху вниз: регистрация условно-рефлекторного движения, отметка действия условного раздражителя, отметка действия безусловного раздражителя, отметка времени; каждый интервал равен одной секунде

дачей пищи. Когда условный рефлекс на свет достаточно упрочился, было испытано действие звонка. Как видно из кимограммы опыта № 36, звонок вызывал условную реакцию, аналогичную реакции на свет, что свидетельствует о наличии между обоими раздражителями временной связи. Испытание звонка в момент надавливания на мозг также всегда сопровождалось условной реакцией (см. кимограмму опыта № 38). Таким образом, рефлекс на звонок мог осуществляться, помимо коркового пункта подкрепляемого раздражителя (свет).

Можно было предположить, что эта прямая связь коркового пункта ассоциированного раздражителя с подкрепляющей реакцией образовалась одновременно с образованием рефлекса на свет. Действительно, в момент действия света, в силу имеющейся связи между этим раз-

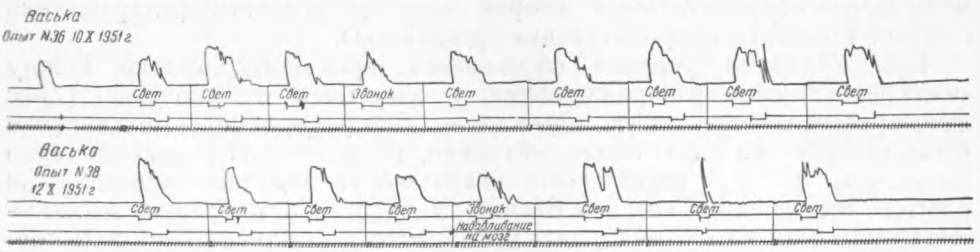


Рис. 2. Осуществление рефлекса на ассоциированный раздражитель при выключении коркового пункта подкрепляемого раздражителя. Обозначения те же

дражителем и звонком, корковый центр звонка (а также, естественно, и света) оказывался возбужденным. Оба возбужденных пункта и вступали во временную связь с подкрепляющей реакцией. Эти предположения нашли подтверждение в опытах, проведенных на втором животном (Тарзан). У Тарзана после проведения 30 сочетаний между раздражителями светом и звонком дачей пищи подкрепляться стал звонок, причем каждый раз в момент его действия производилось надавливание на затылочную часть мозга. Предполагалось, что это должно было

помешать образованию прямой связи между корковым пунктом зрительного раздражителя (свет) и корковым пунктом подкрепляющей реакции. Для того чтобы надавливание на мозг само не сделалось условным раздражителем пищевого рефлекса, оно многократно повторялось в межсигнальных промежутках. После образования и упрочения условного рефлекса на звонок был опробован свет. Первые 5 проб из проделанных 10 дали отрицательный результат (см. рис. 3), только при 6 и 8 испытании свет вызвал слабую двигательную реакцию животного в сторону кормушки. Рефлекс в этом случае мог осуществиться только благодаря наличию связи через корковый пункт подкрепляемого раздражителя (звонок). Как следует из приведенных данных, осуществление рефлекса таким путем оказалось чрезвычайно

Таблица 1

Интервал между раздражителями, мин.	Порядк. № подкрепл. раздраж.	Порядк. № неподкрепл. раздраж., сек.	Название раздражителя	Время изолиров. действия раздраж.	Латентный период, сек.	Величина реакции	Величина реакции в последействии	Величина безусловной секреции	Примечание
			Опыт № 323 10 июля 1952 г.						
	38		Гудок	20	8	60	—	300	
6	39		„	20	6	80	—	380	
4		1	Уменьш. освещ.	20	8	50	50	—	Ассоциир. раздражитель. Не подкреплено
3	40		Гудок	20	9	55	—	300	
5	41		„	20	5	80	—	320	
4	42		„	20	6	80	—	290	
4	43		„	20	7	70	—	285	
5		1	Выкл. лампы	20	—	—	—	—	Контр. раздражитель. Не подкреплено
6	44		Гудок	20	6	75	—	280	
4	45		„	20	7	60	—	270	
			Опыт № 325 17 июля 1952 г.						
	53		Гудок	20	—	—		150	
3	54		„	20	—	—		210	
4	156		Свет	20	8	40		320	
5	55		Гудок	20	—	—		240	
4	56		„	20	—	—		260	
5		2	Уменьш. освещ.	20	12	25	15	—	Ассоциир. раздражитель. Не подкреплено
5	57		Гудок	20	—	—		210	
4	58		„	20	—	—		220	
4		2	Выкл. лампы	20	—	—	—	—	Контр. раздражитель. Не подкреплено
			Опыт № 329 21 июля 1952 г.						
	59		Гудок	20	—	—	—	140	
4	60		„	20	—	—	—	260	
4	61		„	20	—	—	—	280	
5	62		„	20	—	—	—	280	
5		3	Уменьш. освещ.	20	11	15	10	—	Ассоциир. раздражитель. Не подкреплено
5	1		Тон 128 гц	20	—	—	—	290	
3	2		„ 128 „	20	—	—	—	270	
4	3		„ 128 „	5	—	—	—	270	
4	4		„ 128 „	5	—	—	—	280	

затруднено. Следовательно, рефлекс на ассоциированный раздражитель, как правило, осуществляется благодаря наличию прямой связи между корковым пунктом, к которому относится этот раздражитель, и корковым пунктом подкрепляющей реакции.

Сходные результаты получены на собаке по кличке Джуль. У животного оперативным путем было произведено разрушение в височных областях обеих полушарий (операция произведена Л. А. Орбели). Непосредственно перед операцией была образована временная связь между раздражителями гудок и уменьшение освещения



Рис. 3. Испытание действия ассоциированного раздражителя, не имеющего прямой связи с корковым пунктом подкрепляющей реакции. Обозначения те же

(уменьшение общего освещения экспериментальной камеры). Для образования связи было сделано 30 сочетаний; раздражители действовали последовательно один за другим, по 5 сек. каждый. Подкрепляемым раздражителем был сделан гудок. После образования и упрочения этого рефлекса был испытан ассоциированный раздражитель уменьшение освещения. Как видно из протокола № 323, ассоциированный раздражитель вызвал слюноотделение при отсутствии реакции на контрольный раздражитель выключение лампы (выключение 60-св. лампы, находящейся перед мордой собаки), что является свидетельством наличия связи между сочетанными раздражителями. После операции условный рефлекс на подкрепляемый раздражитель гудок продолжительное время отсутствовал и, несмотря на это, ассоциированный раздражитель уменьшение освещения сохранил свое сигнальное значение при отсутствии рефлекса на контрольные раздражители (см. опыты №№ 325 и 329, проведенные на 6 и 10 дни после операции). Условный рефлекс на гудок восстановился в начале третьей послеоперационной недели. Ассоциированный раздражитель продолжал сохранять сигнальное значение. Сохранение после операции сигнального значения никогда не подкреплявшимся ассоциированным раздражителем, при потере сигнального значения связанным с ним подкрепляемым раздражителем, является также подтверждением наличия прямой связи между корковым пунктом ассоциированного раздражителя и корковым пунктом подкрепляющей реакции. Данная трехчленная цепь ассоциаций является моделью более сложных ассоциативных цепей человека и проливает свет на их возможную структуру.

Выводы. 1. В цепи ассоциаций (ассоциированный, подкрепляемый и безусловный раздражители) каждый ее член связан прямой связью с остальными членами.

2. Рефлекс на ассоциированный раздражитель осуществляется преимущественно за счет прямой связи между корковым пунктом этого раздражителя и корковым пунктом подкрепляющей реакции.

Поступило
19 XI 1954

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] Э. Г. Вацуро, Тр. Инст. эволюц. физиол. и пат. в. н. д. им. И. П. Павлова, 1 (1947). [2] Л. Г. Воронин, Анализ и синтез сложных раздражителей у высших животных, Медгиз, 1952. [3] О. В. Малиновский, цитировано по ([2]). [4] И. О. Нарбутович, Н. А. Подкопаев, Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, **6**, в. 2, 5 (1936). [5] Ю. К. Панферов, Тр. II Всесоюзн. съезда физиологов, 153 (1926). [6] Н. А. Рокотова, Журн. в. н. д., **2**, № 5, 753 (1952). [7] Б. Ф. Сергеев, Научн. сессия по вопросам возрастной физиологии человека, Тезисы докладов, 21, 1954.