

Член-корреспондент АН СССР Л. Г. ВОРОНИН, К. А. НИКОЛЬСКАЯ,
Ш. К. САГИМБАЕВА

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ НАВЫКА, ВЫРАБОТАННОГО У БЕЛЫХ КРЫС В ЛАБИРИНТЕ

Известно, что у белых крыс в лабиринте вырабатываются довольно сложные навыки. Однако, как правило, далеко не всегда выяснено, что служит условным сигналом и каково значение при этом ранее приобретенного опыта.

С целью ответить на эти вопросы мы провели формирование у 20 крыс-самцов замкнутого условного рефлекса в Ж-образном лабиринте по схеме (рис. 1), описанной ранее (1). В кратких чертах эта схема сводится к следующему: при помещении в свободное поле камеры крыса самопроизвольно подходит к полке и нажимает на нее, в результате чего включается свет (S_0). Через 1 или 7 сек. действия света открывается центральная дверь (S_1), расположенная напротив полки, при этом свет гаснет. Крыса входит в лабиринт, состоящий из двух Т-образных разветвлений, ведущих в правую или левую половины камеры, где находятся кормушки с пищей (K_3 и K_1). Симметрично им на другом конце Т-образного разветвления помещены «ложные» кормушки (K_4 и K_2). Получив пищу, животное может выйти из лабиринта через правую или левую боковые двери (S_5' и S_5''). После входа в лабиринт крысы получали пищу, если они совершали два разносторонних поворота: направо — налево при коротком свете (1 сек.) или налево — направо при длинном свете (7 сек.). Таким образом, свет был пространственно-временным стимулом, так как его длительность должна была определять сторону поворота животного в лабиринте. В течение опыта этот раздражитель предъявлялся 30 раз.

Выработка лабиринтного навыка осуществлялась в результате 3 последовательных этапов: 1) формирование свободного передвижения по лабиринту с последующим подходом к кормушке и самопроизвольным выходом в каждой из половин лабиринта; 2) образование «модели» всего пространства (навыка ориентироваться во всем лабиринте) и 3) выработка дифференцирования длительности света.

Так как на первом этапе одна из сторон лабиринта постоянно перекрывалась, а подкрепление на правой и левой сторонах чередовалось из опыта в опыт, то для достижения пищи, находящейся в одной из кормушек, могло быть 8 вариантов последовательных движений. Эти варианты в одном опыте были зарегистрированы только в первые 2–3 дня с частотой $P_{x_8} \rightarrow x_8 = 0,13$. Кроме этих 8 правильных последовательностей, животные совершали «лишние» движения в виде неоднократных возвращений к центральной двери и заглядываний в кормушку после подкрепления. Начиная с 3–4-го опыта число вариантов двигательного навыка уменьшалось до 1, реже 2: вычленился конкретный двигательный стереотип, исчезали «лишние» движения (с $P_{\text{лишн}} = 0,4$ до $P_{\text{лишн}} = 0-0,1$) и постепенно уменьшался латентный период ответа (с 15–17 сек. до 5–8 сек.). На этом уровне величина латентного периода сохранялась в последующие опыты.

В процессе формирования двигательного стереотипа на одной половине камеры животные стремились к совершенно системы односторонних поворотов как в лабиринте, так и в свободном поле. Например, крыса,

нажав на полку слева, с этой же стороны входила в лабиринт, затем совершала левосторонний поворот в Т-образный отсек, правосторонний поворот для подхода к кормушке и слева выходила в свободное поле: $n \cdot (Л-Л-Л-П_+-Л-Л)$ (рис. 2). Это рефлекторное поведение крыс в

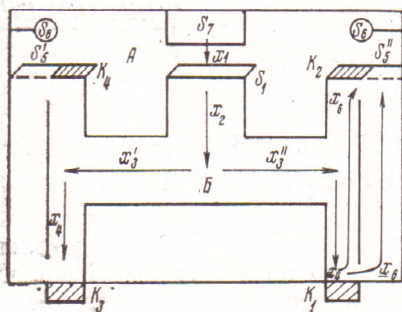


Рис. 1

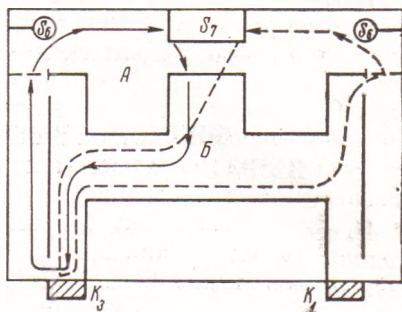


Рис. 2

Рис. 1. Схема экспериментальной камеры. А — свободное поле; Б — лабиринт; S_1 — центральная дверь для входа в лабиринт; S_5 — дверь для выхода из него; S_6 — свет; S_7 — полка; $K_{1,3}$ — подкрепляемые кормушки; $K_{2,4}$ — «ложные» кормушки; x_1 — подход к центральной двери; x_2 — вход в лабиринт; x_3' или x_3'' — побежка на правую или левую половины камеры; x_4 — подход к кормушке; x_6 — выход из лабиринта (то же на рис. 2 и 3)

Рис. 2. Траектория движений крыс в ходе обучения. Сплошная линия — последовательность движений по «кольцу»; пунктирная линия — по «диагонали».

камере мы назвали движением по «кольцу». На другой половине лабиринта животное обучалось совершать ту же пробежку, но в виде зеркального отражения движения по «кольцу»: $n \cdot (П-П-П-Л_+-П-П)$.

После стабилизации условнорефлекторного ответа осуществлялся второй этап обучения, проходивший при открытой внутренней двери, разделяющей лабиринт на две половины, так что крыса имела возможность передвигаться по всему лабиринту. Теперь теоретически вместо 8 животное могло совершить 16 правильных вариантов движений в ответ на условный раздражитель. Однако в опыте число таких вариантов движений в ответ на один сигнал практически увеличивалось только с 1 до 8, но не более.

В новых условиях опыта впервые появились ошибки ($P_{x_0}=0,67$) в виде предварительных пробежек к неподкрепляемой кормушке. Частота «лишних» движений вновь возросла с $P_{\text{лишн}}=0-0,1$ до $P_{\text{лишн}}=0,4$. Наряду с доминирующей условнорефлекторной цепью движений по «кольцу» ($P_{x_8 \rightarrow x_6}=0,7-0,8$) впервые появляется новый вариант пробежки в лабиринте — по «диагонали» ($P_{x_8 \rightarrow x_6}=0,2-0,3$; рис. 2). После получения пищи в одной кормушке животные, как правило, стали перебегать на другую половину камеры, заглядывать в неподкрепляемую кормушку и с этой стороны выходить из лабиринта. Как и на предыдущем этапе, сторона нажатия на полку была однозначна стороне выхода. В связи с заглядыванием в неподкрепляемую кормушку животные в свободном поле оказывались на противоположной подкреплению стороне, т. е. по «диагонали» от нее. Вследствие этого после нажима на полку крысы в лабиринте совершали не односторонние, как на 1-м этапе обучения, а чередующиеся повороты; например, вместо $n \cdot (П-П-П-Л_+-П-П)$ $n \cdot (Л-П-Л_+-П-Л-П-Л)$. Таким образом, в обоих условиях опыта, несмотря на возможность нескольких вариантов движений, у животных появилась тенденция совершать только один двигательный вариант. Аналогичные явления наблюдались нами ранее на кроликах в условиях открытого поля (2). Сле-

довательно, у животных образуется тенденция выделять какую-либо одну двигательную последовательность из нескольких возможных.

На третьем этапе обучения (различение длительности света) оба условных раздражителя предъявлялись одинаковое количество раз, но чередовались в случайном порядке. При этом животное могло воспринимать условные раздражители как частое чередование, и тогда вероятность подкрепления должна быть равна единице, а с другой стороны, могло не найти никакой закономерности в появлении сигналов, вследствие чего вероятность подкрепления равнялась 0,5.

В связи с вопросом, что же в этом случае является критерием сигнала, было проведено две серии опытов: в одной из них сделан акцент на чередование раздражителей, а в другой — на определение вероятности подкрепления.

В первой серии на протяжении 10 дней условные раздражители в каждом опыте чередовались через 15 последовательных сочетаний раздражителей — «отставленное чередование». Изменение условий опыта вначале вызвало резкое увеличение латентного периода ответа (с 8—10 до 18—20 сек.) и 6—7 вариантов движений. Вновь появились «лишние» движения ($P_{\text{лишн}} = 0,35$), увеличилось число ошибок ($P_{x_0} = 0,4$).

После 180—210 сочетаний начало уменьшаться число ошибок (с $P_{x_0} = 0,4$ до $P_{x_0} = 0,1$) и «лишних» движений (с $P_{\text{лишн}} = 0,35$ до $P_{\text{лишн}} = 0,1$), а двигательный навык снова приобрел характер движений по «кольцу». Однако и в этом случае по существу дифференцирование длительности света не выработалось; крысы ориентировались по стороне подкрепления. Так, если менялся короткий свет на длинный и оставались прежние стороны подкрепления, то животные продолжали бегать к прежней кормушке. Если же оставляли сигналы, но меняли сторону подкрепления, то, начиная со 2-го сочетания, животные бегали к подкрепляемой кормушке.

При равновероятностном предъявлении короткого и длинного света животные «дифференцировали» их кинестетически при очень низкой частоте ошибок ($P_{x_0} = 0—0,07$). После 8—10 опытов крысы находили наиболее предпочтительную последовательность движений ($P_{x_1 \rightarrow x_2 \rightarrow x_3} = 0,9—1$). Их двигательный стереотип перестроился следующим образом: стало фиксированным движение на полку (левосторонний нажим), подход к кормушке совершался по «диагонали», а выход из лабиринта — по «кольцу» (рис. 3). Вследствие этого при действии короткого света крысы, нажав слева на полку, входили в лабиринт с той же стороны, совершая далее П—Л—П—П. Если же предъявлялся длинный свет, крысы в течение 7 сек. совершали ряд движений: пробежали в правый угол камеры и занимали место у центральной двери справа, а затем, после действия света, по «диагонали» подбегали к левой кормушке с пищей (рис. 3). В пользу механизма проприоцептивного дифференцирования длительности света свидетельствует следующий факт: если по истечении действия короткого света задержать открывание центральной двери, то животные, сделав «лишнюю» перестройку в свободном поле, реагировали как на предъявление длинного света.

Во второй серии опытов выработка различения длительности света была начата с равновероятностной подачи раздражителей: 20 раз в одном опыте предъявлялся короткий и 10 — длинный свет, причем из опыта в опыт частота их применения менялась. Уже в первых 2 опытах у крыс

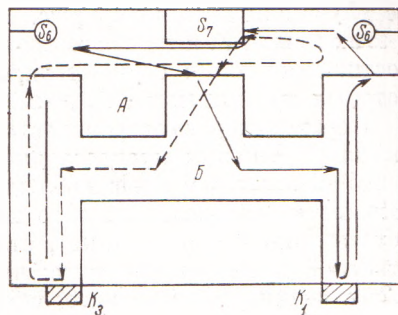


Рис. 3. Траектория движений в период дифференцирования длительности света. Сплошная линия — последовательность движений на длительный свет (7 сек.); пунктирная линия — на короткий свет (1 сек)

выявилась тенденция бегать только на сторону более частого подкрепления. Но так как эта сторона менялась из опыта в опыт, то у животных не сформировался двигательный стереотип на каждый условный раздражитель, вследствие чего число ошибок резко возросло, затем животные прекращали движения и «замирали». Перерывы в опытах на 10–30 дней не улучшали состояние крыс. В отличие от животных 1-й серии опытов, у этих крыс так и не сформировался конкретный двигательный стереотип: достижение пищи осуществлялось 5–6 вариантами навыка, ни один из которых не превышал $Px_8 \rightarrow x_6 \geq 0,5$.

Переход к равновероятностному предъявлению раздражителей не вызывал улучшения процесса дифференцирования длительности света; через 5–6 опытов у крыс наблюдался вышеупомянутый срыв нервной деятельности. Только после того как опыты перевели на схему 1-й серии (отставленное чередование), стало возможным формирование адекватной ответной деятельности крыс: число ошибок уменьшилось до $Px_0 = 0,13-0,2$, а величина латентного периода реакций была не намного выше, чем у крыс 1-й серии опытов (8–9 сек. вместо 5–6 сек.).

Таким образом, в наших опытах обнаружены следующие три факта. Во-первых, выявилось отчетливое значение условий эксперимента и роль аналитико-синтетических механизмов мозга животного. Крысы приспосаблились «кинестетически» различать длительность светового стимула. Это произошло потому, что во время действия света животное совершало движения, в результате которых в мозг поступала определенная «порция» кинестетических импульсов, которые и стали прямыми сигналами оптимального движения. Световые же стимулы, поскольку от их длительности зависели «рисунки» кинестетических раздражений, послужили как бы косвенными сигналами навыка. Во-вторых, оказалось, что при наличии нескольких двигательных вариантов добывания пищи животное избирало один из них. Выбор животным одного варианта, очевидно, есть закономерное явление, обусловленное свойством высших центров нервной системы максимально ограничивать возможное разнообразие форм осуществления одной и той же реакции. По-видимому, выделение того или иного варианта двигательного навыка при условии свободного выбора зависит от индивидуальных особенностей животного. В-третьих, для последующего усложнения рефлекторной деятельности важен не только факт наличия двигательного стереотипа, но и его форма (структура). Последняя определяется экспериментальными условиями, в которые поставлено животное (схемой опыта).

При отставленном чередовании световых раздражителей обнаруживается ведущее значение предыдущего опыта для успешного формирования сложного навыка.

Московский государственный
университет
им. М. В. Ломоносова

Поступило
29 IV 1974

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ К. А. Никольская, Ш. К. Сагимбаева, ЖВНД, т. 24, в. 3, 659 (1974). ² К. А. Никольская, О закономерностях формирования цепного замкнутого условного рефлекса у кроликов и роли мамиллярных тел в этом процессе. Автореф. канд. дисс., М. 1973.