

М. П. АРОНОВ

К УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ НЕКОТОРЫХ ЧЕРНОМОРСКИХ РЫБ В СВЯЗИ С ИХ ЭКОЛОГО- ФИЗИОЛОГИЧЕСКИМИ ОСОБЕННОСТЯМИ

В пределах подкласса костистых рыб, оставшегося на одной из низших ступеней прогрессивной эволюции позвоночных, развитие в течение длительного исторического периода шло по пути частных приспособлений, или идиоадаптаций — по терминологии А. Н. Северцова, что привело к значительному разнообразию в строении головного мозга и к существенным различиям в экологической значимости отдельных органов чувств у разных видов рыб.

Особенности строения мозга рыб в зависимости от способов нахождения пищи и условий обитания описаны в работах Сато (Sato M., 1941), Р. Я. Брагинской (1948), Е. Н. Павловского и М. Н. Курепиной (1953) и других авторов. Большое число работ посвящено выяснению роли органов чувств в жизнедеятельности рыб (Bateson, 1890; Wunder, 1927; Sato, 1937 а, 1937 б, 1938; Frisch, 1941; Андрияшев, 1944 а, 1944б, 1944в, 1955; Hasler, 1954 и др.), что дает в руки исследователя экспериментальные данные по эколого-физиологической характеристике отдельных анализаторов.

Учитывая разнообразие в строении мозга и различную степень специализации анализаторов, можно предположить наличие приспособительных различий в характере нервных процессов у разных рыб, в зависимости от участия определенных анализаторных систем в условнорефлекторной деятельности. Известно для некоторых млекопитающих, что движение основных нервных процессов в разных анализаторах — звуковом, зрительном, кинестетическом и т. д. — протекает различно у одного и того же животного (Вацуро, 1941, 1947, 1949; Вацуро и Колесников, 1948). Различия связаны с неодинаковым значением этих анализаторов в формировании приобретенного поведения животного, в связи с чем Вацуро сформулирован принцип «ведущей афферентации». Чем совершеннее функциональные свойства данного анализатора, лабильнее процессы, протекающие в нем, и мощнее образующиеся при его участии временные связи, тем больше оснований считать этот анализатор более значимым в организации приобретенного поведения, следовательно, играющим первостепенную роль в экологических отношениях животного. Принцип «ведущей афферентации» позволяет связать особенности высшей нервной деятельности животного с его экологией.

В лаборатории Д. А. Бирюкова экспериментально разработано положение об экологической «адекватности» раздражителей, также позволяющее подойти к изучению условных рефлексов с экологических позиций.

Установлен факт различной судьбы одинаковых раздражителей, в соответствии с экологической «адекватностью», в гомологичных анализаторах близких в систематическом отношении видов, но отличающихся по экологии (зайцев и кроликов). Экологические особенности родственных животных определили неодинаковое течение нервных процессов, вызываемых одинаковыми по своей физической природе раздражителями (Климова, 1952, 1954; Бирюков, 1954). На шелест и движение предмета у зайца в отличие от кролика появляется неугасимая дыхательная реакция, что показывает исключительную роль такого рода раздражителей в природных условиях существования животного. Найдены подобные специфические раздражители для целого ряда других диких животных.

В основу данной работы положены представления о «ведущей афферентации», в связи с чем ставилась задача проследить особенности условнорефлекторной деятельности при адресовании раздражителей гомологичным анализаторам некоторых морских рыб, по экологии которых имеются экспериментальные данные, в частности, по роли органов чувств в такой важной деятельности животного, как отыскание пищи. Предполагалось, что, если имеются различия в характере протекания нервных процессов в разных анализаторах у одного животного, то должны быть различия и в деятельности одноименных анализаторов у разных животных.

Со времени появления известных работ Ю. П. Фролова (1925, 1928), применившего объективный павловский метод к изучению поведения рыб, условными рефлексам у этих животных занимались многие исследователи (Bull, 1928, 1930, 1935/36 а, 1951; Кириллов, 1936; Sanders, 1940 и др.), но особенно большое число работ появилось в последние годы (Карамян, 1949, 1956; Пегель, 1950; Бару, 1951; Гусельников, 1951; Праздникова, 1953а, 1953б, 1955, 1956; Соколов, 1953; Третьякова, 1953; Чернова, 1953; Попов, 1953; Ведаев, 1954, 1956; Малюкина, 1955а, 1955б, 1956; Холодов, 1956; Чумак, 1956, 1957; Тагиев, 1956; Богомолова, Саакян и Козаровицкий, 1956; Цуге. Ии, Канаяма и Охиаи, 1956 и др.).

Большая часть исследований последних лет, за отдельными исключениями, проведена на карасях и карпах, у которых эколого-физиологические особенности анализаторов почти совпадают (Wunder W., 1927). Тем более интересно было провести сравнительные исследования рыб со значительно различающейся экологией. В работе Цуге и соавторов (1956) сообщается о разворачивании работ по сравнительному изучению поведения различных видов рыб в зависимости от строения их мозга. Это лишний раз подтверждает, что необходимость подобного направления исследований давно назрела.

Работа проводилась на Севастопольской биологической станции АН СССР с октября 1955 года по март 1957 года.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опытах были использованы следующие виды рыб: морской налим (*Gaidropsarus mediterraneus* L.), черноморский мерланг (*Odontogadus merlangus euxinus* (Nordmann)), камбала-гlossa (*Pleuronectes flesus luscus* Pallas), ласкирь (*Sargus annularis* L.), морской ерш (*Scorpaena porcus* L.) и бычок-кубарь (*Gobius melanostomus* Pallas).

Три вида рыб, которые исследовались более подробно — морской налим, мерланг и glossa, — имеют следующую эколого-физиологическую

характеристику органов чувств, полученную как на основе непосредственных наблюдений, так и опытным путем при выключении различных рецепторов.

Морской налим, по данным Андрияшева (1946б), имеет слабо развитое зрение, которое не играет почти никакой роли в добывании пищи. Сильно развитое чувство восприятия водных колебаний имеет не только сигнальное значение при обнаружении подвижной добычи, но служит также и руководством при ее отыскании. Сигналом и руководством служит еще и прекрасно развитое обоняние. Хорошо развитое осязание и наружное чувство вкуса выполняют сигнальную функцию ближнего действия. Усики с высокой вкусовой чувствительностью служат также действенным контролем перед броском на добычу.

Таким образом, морской налим оказывается объектом с очень плохо развитым зрительным анализатором. Глаза его невелики по размерам и неподвижны в орбите. Наблюдения показывают, что эта рыба только в некоторой степени способна различать при помощи зрения крупные предметы, вернее, их движение. Правда, эта способность подвержена индивидуальным колебаниям и выражена не у всех рыб. Недоразвитие зрения возмещается хорошим развитием других органов чувств. Зрительные доли у морского налима почти не превышают по размерам передний мозг.

Черноморский мерланг, или черноморская пикша, относящийся так же, как и налим, к отряду тресковых, обладает уже хорошо развитой зрительной рецепцией (Аронов, в печати). Глаза мерланга относительно крупные, подвижные в орбите. Зрение служит решающим рецептором в поисках пищи и обеспечивает весь процесс лова подвижной добычи — сигнал и руководство. Наряду с этим у мерланга хорошо развиты компенсаторные рецепторы — обоняние и наружное вкусовое чувство, в связи с чем мерланг относительно легко переносит потерю зрения и сохраняет способность находить неподвижную пищу. Чувство восприятия водных колебаний хотя и развито хорошо, но имеет более ограниченную функцию, чем у морского налима: боковая линия не принимает никакого участия в пищедобывательной деятельности этой рыбы. Зрительные доли мозга мерланга имеют достаточно большой относительный размер — значительно превосходят по величине передний мозг. Здесь мы имеем как бы следующую ступень в развитии зрительного анализатора по сравнению с морским налимом.

Еще лучше развито зрение у камбалы-гlossы. Glossa обладает очень подвижными стебельчатыми глазами с независимым движением каждого глаза. Зрение полностью бинокулярное и служит основным рецептором в отыскании пищи (Андрияшев и Арнольди, 1945). Сигнальную функцию по обнаружению пищи несет также чувство восприятия водных колебаний, но бросок на источник раздражения для ослепленной glossы не характерен, хотя у нее появляется положительная пассивная гоферовская реакция — «настораживание», как и у донных хищников подстерегающего типа (сохранение некоторых черт предков — большеротых камбал). Glossa отличается очень крупными зрительными долями и маленьким передним мозгом.

По развитию зрительного анализатора и по его значимости в жизнедеятельности рыбы получается такая восходящая последовательность видов: морской налим — мерланг — glossa.

В связи с наличием эколого-физиологической характеристики зрительного анализатора для этих рыб и ввиду его неодинакового развития

этот анализатор и был выбран адресатом для раздражителей при выработке условных рефлексов. Световые раздражители были взяты также из-за простоты и удобства, а также потому, что свет лампочки является для рыбы как бы «отвлеченным», «нейтральным», индифферентным раздражителем, с которым в природе у рыбы ничего не связано. Употреблялись следующие раздражители: белый, красный и зеленый свет, падающий сверху. Лампа помещалась над аквариумом в 10—15 см над водой (в опытах с глоссами № 1 и № 3 — 30—40 см над водой). Источником света служила автомобильная лампочка 21 вт, диаметр отверстия лампы — 4 см.

Опыты на морских налимах, мерлангах и ласкирях проводились по методике пищевых двигательных условных рефлексов, разработанной Праздниковой (1953а). В углу аквариума помещалась «занавеска» из тонких стеклянных трубочек, подвешенных на медных проволочках, свободно проходящих через отверстия в поперечной медной пластинке. Проплывая через занавеску, рыба раздвигала трубки, и сверху замыкался контакт — в цепи, связанной с отметчиком. Запись велась чернилами на бумажной ленте. В опытах с мерлангами стеклянные трубки были заменены более тонкими целлулоидными полосками с грузами на конце.

В ряде опытов с морскими налимами и ласкирями пришлось отказаться от кимографической регистрации ответных реакций в связи с частыми артефактами, получающимися при случайных движениях рыбы (рыба задевала за занавеску плавниками и хвостом). Занавеска в некоторых случаях оставалась в аквариуме, и по секундомеру отмечалось время заплыва рыбы внутрь, в других случаях рыбы приучались всплывать к поверхности воды, и тогда занавеска совсем не принималась во внимание. В опытах с глоссами занавеска отсутствовала вовсе в связи со спецификой поведения этих рыб. Глоссы в наших опытах обычно неподвижно лежали на дне, а за пищей всплывали вверх или ползли по дну. У них визуально регистрировалась реакция подъема головы или всплывания на действие раздражителя.

В качестве безусловного пищевого подкрепления применялось мясо моллюсков — мидий. Кусочки мяса помещались на край непрозрачной воронки, откуда смывались в аквариум струей воды. Впоследствии мясо давалось прямо с пинцета или при помощи стеклянной палочки. Рыбы обычно кормились досыта.

Реакция засчитывалась в качестве положительной, если рыба реагировала на свет в течение 15 секунд без подкрепления. Подкрепление осуществлялось приблизительно на 2—10 секундах, в зависимости от ответа рыбы. Интервал между условными раздражителями колебался от 40 секунд до 2—3 минут.

Дифференцировочные раздражители применялись без определенного стереотипа, но преимущественно через одно подкрепляемое раздражение. Как отметила в своей работе Третьякова (1953), чередование раздражителей через раз или через три на четвертый не приводит к различию результатов. Обычно чередование раздражителей в наших опытах зависело от величины последовательного торможения.

Для подачи дифференцировочного сигнала к лампе был приспособлен вращающийся держатель светофильтров, который со стороны рыбы был закрыт фанерным щитком с отверстием для прохождения света. В качестве дифференцировочного раздражителя в опытах на некоторых налимах применялся мелькающий свет.

Наибольшее число применений положительного раздражителя в опыте для некоторых высоко возбудимых в пищевом отношении рыб достигало 20, дифференцировочного — 18. Такое количество сигналов не отражалось вредно на наших рыбах.

При переделке сигнальных значений раздражителей сохранялся тот же порядок чередования раздражений. Опыт, как правило, начинался с подкрепляемого раздражителя. Когда наблюдалось ослабление условнорефлекторной деятельности, новый подкрепляемый раздражитель применялся без чередования с отрицательным.

На морских ершах, бычках и одном ласкире опыты проводились по электрооборонительной методике. В аквариум опускались медные пластины площадью 20x15 см каждая. Расстояние между пластинами определялось длиной аквариума и было равно приблизительно 30 см. Пластины подключались через автотрансформатор ЛАТР-1 к городской сети (50 гц). Включение тока осуществлялось при помощи телеграфного ключа. Удар длился около секунды и меньше. В некоторых случаях давались повторные удары. Подаваемое напряжение колебалось от 5 вольт в начале опыта до 8—10 в конце. Визуально отмечался рывок или проплыв по аквариуму в ответ на действие раздражителей. Интервал между раздражителями составлял 2—4 минуты. В один опытный день обычно давалось 10 сочетаний.

Опыты ставились в аквариумах объемом около 15 л каждый, где рыбы жили в течение всего экспериментального периода. Только две глоссы (№ 1 и № 3) помещались в больших аквариумах объемом около 60 литров. Во всех аквариумах поддерживался круглосуточный обмен воды при помощи морского водопровода. Аквариумы загораживались друг от друга фанерными перегородками и закрывались со стороны экспериментатора небольшими щитками.

До начала экспериментов все поступающие рыбы подвергались отбору и приучались к аквариуму. После отлова в море часть рыб (главным образом мерланги) погибала в первые же дни. Заболевания и гибель рыб продолжались и в последующие недели. Особенно увеличивался отход после пересадок из аквариума в аквариум. Вообще пересадки очень тяжело отражались на поведении рыб, поэтому отобраннным рыбам давалось длительное время на привыкание к экспериментальному аквариуму. Скорее всех привыкали морские налимы, по-видимому, из-за ограниченности дистантной рецепции у этих рыб, в связи с чем выпадал целый ряд неблагоприятно действующих стимулов, могущих влиять на рыбу особенно через зрительный аппарат. Хуже других привыкали к аквариуму мерланги, правда, это, возможно, зависело от отловленной партии. Из нескольких уловов мерланга зимой 1956 года (всего около 150 рыб) для опытов оказались годными только пятнадцать экземпляров.

В опыт брались совершенно здоровые рыбы, хорошо принимающие пищу. Камбал-глосс приходилось научать брать пищу особо. Их кормили в компании с другими рыбами (подражательные рефлексы), а также некоторым из них вкладывалась пища в рот при помощи длинного пинцета. Надо отметить, что глоссы поступили в опыт не прямо из моря, а были взяты из демонстрационного аквариума станции.

На морских налимах №№ 1—4 опыты проводились в октябре—декабре 1955 года при колебаниях температуры от 20° до 14° выше нуля, на налимах №№ 7—9 — в январе—марте 1957 г. и на налиме № 6 — с ноября 1956 г. до конца марта 1957 г. при температурах от 7° до 11°.

Опыты на мерлангах были проведены с марта по май 1956 года (колебания температур от 9° до 15°), на глоссах — с июня по октябрь 1956 г. при колебаниях температур от 20° до 23° в середине лета и до 17° в октябре, на ласкирях и морских ершах — в июле—августе 1956 г. (температура 20° — 23°) и на бычках — с июля по октябрь того же года.

Время проведения опытов в основном совпадало с тем периодом, когда эти рыбы заходят в Севастопольскую бухту, т. е. примерно, соответствовало в температурном отношении тем оптимальным условиям, когда рыбы ведут активный образ жизни в прибрежных водах.

Ход условнорефлекторной деятельности каждой рыбы наносился на график. На один график динамика нервных процессов наносилась на основании подсчета среднего количества положительных реакций за день как на действие положительного раздражителя, так и отрицательно-го. Другой график составлялся на основании изменений скрытого времени условного рефлекса. Величины выражались в процентах. На втором графике за 100% условно принималась нулевая величина скрытого времени условного рефлекса, за нуль процентов — латентный период условного рефлекса, равный 15 секундам и больше, т. е. времени, по истечении которого условный рефлекс отмечался как нулевой или отрицательный.

В первых опытах с морскими налимками (№№ 1—4) время действия дифференцировочного раздражителя было слишком затянутым (45 секунд), поэтому для них сделан перерасчет на пятнадцатисекундную длительность сигнала. Такой же перерасчет произведен для мерлангов, действие условных раздражителей в опытах с которыми длилось 20 секунд. Правда, существенных изменений в результаты это не внесло.

Нумерация некоторых групп рыб приводится разрозненной в связи с гибелью отдельных замурованных рыб еще до опыта или потому, что некоторые номера были использованы в других экспериментах.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Выработка условных рефлексов

Условные рефлексы вырабатывались на 8 морских налимах, 6 мерлангах, 3 глоссах, 5 ласкирях, 2 морских ершах и 2 бычках.

Предварительно рыбы приучались к обстановке опыта: проводилось кормление в занавеске, над аквариумом помещалась лампа и т. д. Перед первыми опытами проверялась ориентировочная реакция рыбы на применяемый раздражитель. Если рыба реагировала заметным движением, могущим помешать опыту, раздражитель повторялся несколько раз до угашения видимой реакции.

Морские налимки. Для морских налимов №№ 1—4 условным раздражителем служил белый свет, для №№ 6—8 — красный и для налива № 9 — зеленый.

На включение светового раздражителя морские налимки обычно реагировали только ундулирующими движениями особого спинного кожного плавничка. При повторении раздражителя движение плавничка делалось все более кратковременным, пока не прекращалось вовсе.

Пищевое подкрепление осуществлялось на 5—10 секундах, но в первых опытах фактически получалось более поздним, так как налимки начинали искать пищу лишь тогда, когда до них доходил ее запах. Находи-

ли пищу они также не сразу. Время действия условного раздражителя поэтому иногда растягивалось до 1 минуты и больше.

В течение опыта налимы чаще всего предпочитали находиться прямо в занавеске, изогнув свое тело между стеклянными трубками или располагаясь поперек занавески наружу головой или хвостом. Отучить их от этого не удавалось — у них очень хорошо развит так называемый «тигмотаксис». Обычно рыбы лежали спокойно, а при действии раздражителя начинали плавать, извиваясь всем телом среди прутьиков занавески. Через ряд опытов они научились хорошо локализовать место подачи пищи и подплывали прямо к воронке или в угол, где получали корм с пинцета.

Условные рефлексы у этих рыб впервые появились на 10—31 сочетаниях условного раздражителя с безусловным (на второй опытный день), укрепились на 17—77 сочетаниях (3—13 опытные дни). За меру укрепления условного рефлекса принималось, как и во всех последующих опытах, получение пяти положительных ответов подряд на действие условного сигнала.

После упрочения условные рефлексы при первом применении условного раздражителя в каждый последующий опытный день обнаруживались довольно часто. В этом отношении, как и в других случаях, проявились очень большие индивидуальные колебания. Налим № 6 еще до укрепления условного рефлекса стал давать неизменную условную реакцию на первом месте в опыте и в течение 48 опытных дней не дал ни одного нулевого ответа на первый условный раздражитель, независимо от введения дифференцировки и выполнения переделки сигнальных значений ассоциированной пары раздражителей. Налим № 3 отреагировал на первое применение условного раздражителя подряд 25 раз, а всего дал 30 положительных реакций после укрепления временной связи в 33 опытных днях. В свою очередь налим № 1 за 23 опытных дня реагировал на первый условный сигнал только 13 раз.

У налима № 8 проявился очень неровный ход условнорефлекторной деятельности. Только в один опытный день количество положительных ответов превысило 50%. Очень часто положительных реакций совсем не было. Эта рыба, по-видимому, находилась в преднерестовом состоянии — живот ее был очень раздут. К сожалению, вскрыть ее не удалось, так как она погибла от неполадок в проточной системе во время нашего отсутствия. Бул (Bull, 1928, 1935/36a) отметил нечеткость условнорефлекторных реакций у отдельных рыб, находящихся в преднерестовом состоянии.

Мерланги. Для всех подопытных мерлангов в качестве условных раздражителей был применен белый свет. Какой-либо заметной реакции на первые применения света замечено не было, правда, во многих первых опытах рыбы медлили заходить в занавеску за пищей или, подойдя к занавеске, иногда поворачивали обратно при действии раздражителя. Мерланг № 7 чаще других избегал входить в занавеску при свете, несмотря на достаточно длительное действие сигнала, и обычно бросался за пищей в паузе. Так же вел себя первое время мерланг № 10, который в последующем изменил свое поведение.

Условные реакции появились у мерлангов на 28—74 сочетаниях условного и безусловного раздражителей, на 5—13 опытный день. Исключение составил мерланг № 11, отловленный позднее основной группы и более крупный по размерам (размеры мерлангов колебались от 11,5 см

до 14 см; мерланг № 11 достигал длины 15 см), который проявил условную реакцию в первый же опытный день на 6-м сочетании раздражителей. Эта рыба отличалась очень высокой пищевой возбудимостью и была необыкновенно прожорлива. Ее рацион в три—четыре раза превосходил рацион остальных мерлангов. За один опыт она получала до 20 пищевых подкреплений относительно крупными кусочками мяса.

Укрепление условного рефлекса у мерлангов произошло на 55—141 сочетаниях (4—21 опытные дни). У мерланга № 7 условный рефлекс так и не укрепился, несмотря на 205 сочетаний. За 25 опытных дней эта рыба дала всего 10 положительных ответов. Она обычно отсиживалась в углу аквариума, потом спустя некоторое время, бросалась в занавеску подбирать давно лежащую пищу, а если находилась в занавеске, то на пищу не реагировала. Как уже упоминалось, этот мерланг не входил в занавеску при действии света. В дальнейшем своеобразие его реакции нельзя было поставить в связь с действием какого-либо раздражителя. В отличие от остальных мерлангов, окрашенных в равномерный желтоватый тон, он все время сохранял пятнистость — признак, проявляющийся обычно у свежеморских рыб и имеющий, по-видимому, оборонительное значение. Можно предположить, что эта рыба относилась к слабому типу и свет был для нее слишком сильным раздражителем. В дальнейшем мерланг № 7 был исключен из опытов.

Рыбы, у которых условный рефлекс упрочился, обычно стояли перед самой занавеской и при появлении условного сигнала сразу бросались вперед, внутрь занавески. Только мерланг № 8 реагировал нечетко, часто находился внутри занавески до сигнала и не всегда брал пищу. Впоследствии эта рыба также была исключена из опытов.

Положительные условные ответы на первом месте в опыте у мерлангов оказались более редкими, чем у налимов. Ни один из мерлангов не дал подряд более четырех положительных ответов такого рода. Максимальную величину положительных реакций на первое применение условного раздражителя показал мерланг № 10—50% положительных ответов из общего числа проб.

Глоссы. В опытах на глоссах условным раздражителем служил красный свет, но для глоссы № 6—зеленый. Глоссы обычно лежали на дне, полузарывшись в песок. На первое применение раздражителя можно было в некоторых случаях отметить усиление дыхания, выражающееся в увеличении подъемов жаберной крышки. Двигательных реакций не наблюдалось. Исключение составила глосса № 6, которая на первую дачу красного света приподняла голову. Прежде эта глосса находилась в опыте сотрудницы Московского Государственного университета Г. А. Малюкиной, работавшей в лаборатории биостанции. На этой рыбе делалась попытка выработать условные рефлексы на звук при подкреплении электрическим током. Возможно, что причина такой неожиданной реакции глоссы № 6 на красный свет заключалась в образовании у нее подражательного условного рефлекса в связи с тем, что она могла видеть условный рефлекс у соседней глоссы. В дальнейшем такая реакция на красный свет не обнаруживалась, но в качестве условного раздражителя для этой рыбы был применен индифферентный зеленый свет.

Над каждым большим аквариумом с глоссами № 1 и № 3 была укреплена стеклянная пластинка, покрытая непрозрачным черным лаком. На ней помещалась пища, кусочки которой сталкивались в воду стеклянной палочкой. Пластинка закрывала от рыбы руку экспериментатора.

В опытах на глоссе № 6, находившейся в меньшем аквариуме, применялась та же методика, как и в прочих опытах на других рыбах, только без помещения в аквариум занавески.

Первые условные рефлексы появились у глосс на 11—16 сочетаниях (на 2—3-й опытный день). На 35—36 сочетаниях (4—8 опытные дни) условные рефлексы укрепились. Рыбы совершенно четко реагировали на дачу условного сигнала. Сила реакции колебалась. Глоссы или поднимали голову и ждали появления пищи, или приподнимали туловище до половины, опираясь на лучи спинного и анального плавников, или всплывали к поверхности воды. В некоторых случаях возбуждение сильно иррадиировало, и рыбы хватили конец проточной трубки. Пищу ловили или «на плаву», или иногда брали со дна.

Образование пищевых двигательных рефлексов у камбаловых рыб представляет интерес с той стороны, что показывает несравнимость различных методик: пищевой и электрооборонительной, хотя при использовании обеих регистрируется моторная реакция. На такой же камбале (*Pleuronectes flesus* L.) ставил опыты Бул (1935/366) с применением электрооборонительной методики. Ему не удалось выработать условный рефлекс у глоссы на действие света даже после 203 сочетаний так же, как и у двух других видов камбаловых, хотя раньше на родственном виде *Pleuronectes platessa* L. он получил при пищевом подкреплении условный рефлекс (1930). Как уже упоминалось, глосса № 6 прежде находилась в опыте с использованием электрооборонительной методики (Малюкина Г. А., неопубликованные данные). Тогда условный рефлекс у нее не образовался, но эта же рыба впоследствии в наших опытах образовала прочный условный рефлекс на свет при пищевом подкреплении. Правда, раздражения в опытах Малюкиной адресовались другому анализатору—звуковому, а способность глоссы воспринимать звук остается невыясненной.

Условный рефлекс у подопытных глосс на следующий опытный день сохранялся в неодинаковой степени. Глосса № 3 до самого начала переделки сигнального значения раздражителей дала 11 положительных ответов на первом месте в опыте и ни одного нуля. Остальные две рыбы менее часто реагировали на первый в опытном дне условный раздражитель.

Л а с к и р и. Наименее четкую условнорефлекторную деятельность проявили ласкири. Условные рефлексы появились у них на 23—41 сочетаниях (3—6 опытные дни), укрепились на 51—86 сочетаниях (6—15 опытные дни), хотя это укрепление было весьма относительным. Обычно драчливые в компании, эти рыбы с большой осторожностью подходили к занавеске. При появлении сигнала они долго и медленно плавали кругами, пока не оказывались рядом с занавеской. Входили внутрь не всегда, чаще просовывали между трубок только кончики рыла, а так как такая реакция повторялась часто и без всякого порядка, то трудно было вычленить условнорефлекторный ответ. При попытках проводить опыты без занавески с приучением рыбы подплывать к углу — эти трудности не устранились — ласкири большую часть времени проводили в движении, заплывая в разные углы. Количество условнорефлекторных ответов на первом месте в опыте у них невелико.

На рисунке № 1 приведены данные по условным ответам на первом месте в опыте для рыб, опыты на которых проводились по двигательнo-пищевой методике. Величины выражены в процентах и включают положительные реакции, осуществленные только до переделки или до общего падения условнорефлекторной деятельности.

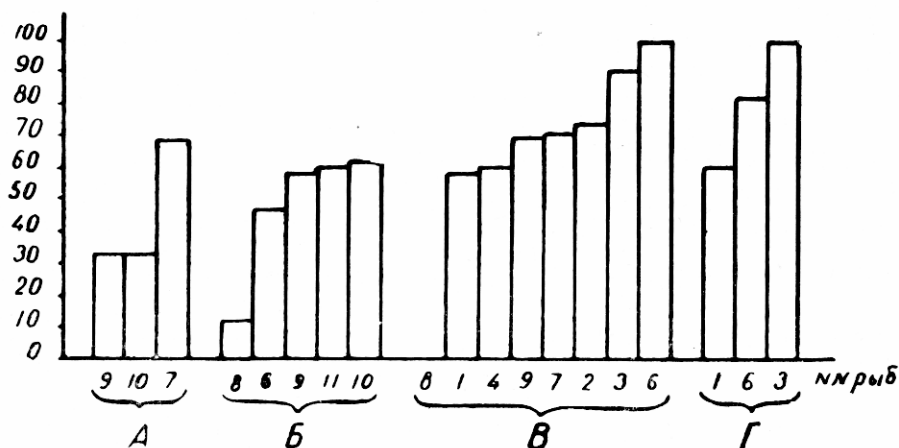


Рис. 1. Процент положительных ответов на условные раздражители, примененные на первом месте в каждый опытный день. А—ласкири, Б—мерланги, В—морские налимы, Г—глоссы.

С укреплением условных рефлексов поведение большинства рыб несколько изменялось, «дисциплинировалось» — рыбы делались спокойнее, уменьшалось количество межсигнальных реакций.

На ласкире № 8 проводились опыты по электрооборонительной методике. Условный рефлекс у него появился гораздо скорее — на 11-м сочетании (первый опытный день) и укрепился с 32-го (4-й опытный день). Ласкири вообще, по-видимому, склонны к быстрому образованию оборонительных двигательных рефлексов. К этому могут располагать частые драки между собой и с другими рыбами, о чем говорят наблюдения за ласкирями в демонстрационных аквариумах станции, а также непосредственно в море при помощи водолазной маски.

Морские ерши. Электрооборонительная методика была также использована для выработки двигательных условных рефлексов у морских ершей. На удар током ерши, обычно спокойно сидящие на дне аквариума, отвечают рывком и проплывом. У ерша «А», более крупного по размерам, условный рефлекс появился на 6-й опытный день — на 66 сочетании, но укрепления рефлекса получить не удалось и при 120 сочетаниях. По техническим причинам опыт на нем был прекращен.

У более молодого ерша «В» условный рефлекс обнаружился на 31-м сочетании (3-й опытный день) и укрепился на 81 сочетании (8-й опытный день). На включение света ерш стал поднимать спинной плавник и быстро переплывать с одного места на другое. В пяти случаях имела место реакция на первое применение условного раздражителя в опыте.

Несколько раньше нам пришлось наблюдать условнорефлекторную реакцию у морского ерша на звук при подкреплении электрическим током в опытах Малюкиной, проводимых в лаборатории станции. Образование условных рефлексов у морского ерша представляет несомненный интерес в связи с тем, что Бару (1951), проводившей в свое время опыты на Севастопольской биологической станции, не удалось получить условный рефлекс у морских ершей даже после 345 сочетаний условного раздражителя с электрическим ударом. Возможно, это было связано с условиями, в которых проводились опыты, — в то время на станции плохо обстояло дело с проточной системой.

Приходилось наблюдать, что молодые ерши более подвижны и пластичны в своем поведении. Так, они легче старых переходят на питание падающими в аквариум кусочками мяса мидий. Старые ерши обычно берут только живую пищу, иногда, правда, и мертвую, но тогда это должна быть рыба, которая при падении в аквариум плывет по инерции. Возможно, на результаты опытов Бару повлиял и возраст ершей. У нашего ерша «А», более старого, рефлекс появился поздно, был непрочен и так и не укрепился.

Бычки. В свою очередь нам не удалось получить условного рефлекса в опытах с бычками. Бычок № 2 не дал ни одной положительной реакции за 120 сочетаний красного света с электрическим ударом. Рыба потом погибла в результате ошибочного включения высокого напряжения. Бычок № 1 показал только два положительных ответа за 300 сочетаний. Эти случаи, возможно, связаны с тем, что оборонительные реакции бычков в основном заключаются в затаивании, как и у камбал, а условия наших опытов — ограниченное пространство аквариумов, — вероятно, способствовали подобной реакции. Бычки, на которых вырабатывал электрооборонительные условные рефлексы Фролов (1925, 1941), относятся к совершенно другой систематической группе — Cottidae, подкаменщики.

Ежедневное воздействие электрическим током не мешало рыбам принимать пищу, а бычок № 1 еще долгое время после опытов благополучно существовал.

Данные по выработке условных рефлексов у разных рыб приведены в таблице 1.

На налиме № 9 и глоссе № 6 проводилось острое угашение условных рефлексов. Подряд три нуля получены на налиме с 6-го применения угашаемого раздражителя, пять нулей — с 10-го. Через 36 минут раздражитель был опробован снова, и рыба дала положительный условный ответ, после чего был проведен опыт с подкреплением и налим реагировал как обычно. Угашение проводилось, начиная со 117-го применения условного раздражителя.

На глоссе № 6 первое угашение было начато после 60 применений условного сигнала. Первый отрицательный ответ был получен на 6-м применении света без подкрепления, а на 12-м — подряд пять нулей. Перед угашением в этом случае первый условный рефлекс не был подкреплён. Опробование угашенного раздражителя не вызвало положительной реакции ни через 16 минут, ни через 45, ни через четыре часа. Рефлекс восстановился только на другой день.

При втором угашении (после 131-го применения условного сигнала) угашаемый раздражитель очень долго вызывал интенсивную положительную реакцию. Рыба в ряде случаев продолжала энергично плавать и в паузе. Первый нулевой эффект был получен на 14-м применении сиг-

Таблица 1.

Появление и укрепление условных рефлексов у подопытных рыб

Наименование рыб	Качество условного раздражи- теля	Качество безуслов. раздражи- теля	Сочет., на ко- тором появ. условный рефлекс	День появл. усл. рефлекса	Сочет., с котор. укреп. условн. рефлекс	День укрепл. условного рефлекса	Характер условной реакции	Примечание
М. налим № 1	бел. св.	Пища	12	2	17	3	Движение в занавеске и заплыв	
М. налим № 2	бел. св.	«	31	5	64	10	« «	
М. налим № 3	бел. св.	«	20	2	42	4	« «	
М. налим № 4	бел. св.	«	28	4	46	6	« «	
М. налим № 6	красн. св.	«	10	3	55	10	Всплытие вверх	
М. налим № 7	красн. св.	«	12	2	77	9	Движение в занавеске, заплыв	
М. налим № 8	красн. св.	«	12	2	73	13	« «	
М. налим № 9	зел. св.	«	13	2	45	7	« «	
Мерланг № 6	бел. св.	«	28	5	68	10	Заплыв в занавеску	
Мерланг № 7	бел. св.	«	64	12	—	—	« «	
Мерланг № 8	бел. св.	«	74	13	141	21	« «	Усл. рефл. не укреп. за 205 сочетаний
Мерланг № 9	бел. св.	«	29	5	72	12	« «	
Мерланг № 10	бел. св.	«	66	11	136	20	« «	
Мерланг № 11	бел. св.	«	6	1	55	4	« «	
Глосса № 1	красн. св.	«	12	3	42	8	Подъем головы или всплывание	
Глосса № 3	красн. св.	«	11	2	66	8	« «	
Глосса № 6	зел. св.	«	16	2	35	4	« «	
Ласкирь № 5	красн. св.	«	—	—	—	—	Заплыв в занавеску	Усл. рефл. не появ. за 90 сочетаний
Ласкирь № 7	зел. св.	«	28	6	71	11	« «	
Ласкирь № 9	красн. св.	«	41	6	86	15	Заплыв в занавеску или в угол	
Ласкирь № 10	красн. св.	«	23	3	51	6	Заплыв в занавеску	
Ласкирь № 8	красн. св.	Эл. ток	11	1	32	4	Рывок и ускорение движен.	
Морск. ерш «А»	красн. св.	Эл. ток	66	6	—	—	Рывок и проплыв	Усл. рефл. не укреп- пился
Морск. ерш «В»	красн. св.	«	31	3	81	8	« «	За 300 сочет. только 2 по- ложит. реакции
Бычок № 1	красн. св.	«	97	1	—	—	Рывок и проплыв	Усл. рефл. не появ. за 120 сочетаний
Бычок № 2	красн. св.	«	—	—	—	—	« «	

нала. В дальнейшем появлялись отдельные нули (не более трех), чередующиеся с длинными рядами положительных ответов — волнообразность процесса, борьба раздражения и торможения. С 79-й пробы было получено подряд пять нулей. Всего в течение опыта произведено 101 применение условного сигнала без подкрепления. Через 9 минут рыба дала на угашенный сигнал положительную реакцию, которая была подкреплена. В 11 последующих сочетаниях она дала 10 хороших условных рефлексов, но на другой день условные рефлексы полностью пропали, не было их и позже. Условнорефлекторная деятельность восстановилась только через 4 дня. При третьем угашении (после 368 применений сигнала) картина напоминала предыдущую, только угашение наступило на 36-м применении угашаемого раздражителя. Через 32 минуты после прекращения угашения рыба дала три положительных условных ответа в шести подкрепляемых пробах. На другой день условные рефлексы исчезли и не восстанавливались в течение недели. В дальнейшем рыба не испытывалась. Два последних угашения проводились с предварительным подкреплением первой пробы условного раздражителя.

Таким образом, по скорости образования условных рефлексов на свет при пищевом подкреплении оказались почти в равном положении рыбы с совершенно различной степенью развития зрительного анализатора — морские налимы и глоссы. У мерлангов появлялись и укреплялись условные рефлексы гораздо позднее. Причины задержки и образования условных рефлексов у этих рыб, возможно, связаны с преобладанием слабого типа нервной системы (слабый возбудительный процесс) у этой партии и с чрезмерной силой условного раздражителя — белого света. Мерланг № 11, по-видимому, рыба с сильным возбудительным процессом, поэтому легко и быстро образовал условные рефлексы в тех же условиях опыта. Возможно также предположить, что большинство подопытных мерлангов в значительной степени было подвержено сильному действию внешних тормозов, независимо от их силы.

Опыты с электрооборонительной методикой показали возможность выработки условных рефлексов у морских ершей, но не дали положительных результатов, когда объектами служили бычки.

ДИФФЕРЕНЦИРОВАНИЕ РАЗДРАЖЕНИЙ

Выработка дифференцировки проводилась на морских налимах №№ 1, 2, 3, 4, 6, 7, 9; на мерлангах №№ 6, 9, 10, 11; на глоссах № 1 и № 3. На всех этих рыбах опыты ставились с пищевым подкреплением.

За развитие дифференцировочного торможения принималось как получение отрицательных ответов на дифференцируемый раздражитель (абсолютная дифференцировка), так и устойчивое увеличение латентного времени условной реакции. Дифференцировка считалась упроченной, когда в последующие дни устанавливался более или менее одинаковый фон дифференцировочных реакций.

В качестве дифференцировочных сигналов применялся мелькающий свет, зеленый свет и красный свет. Мелькающий свет использовался в опытах на морских налимах №№ 1—4, зеленый — в опытах на налимах № 6 и № 7, на всех мерлангах и глоссах. Красный свет служил отрицательным сигналом в опытах на налеме № 9 (см. таблицу 2).

Таблица 2.

Дифференцирование раздражителей у подопытных рыб

Название рыбы	Качество условного раздражителя		Качество диффе- ренц. раздражителя	Сочетан., после котор. введена дифференц.	Число примен. р здр., с которого появил. дифференц.	Число примен. раздр., с которого появил абсол. дифференц.	Число примен. раздр., с котор. установ. дифференц. фон.	День, с котор. установ. дифференц. фон.	Всего примен. дифференц. раздр. (до переделки)	Всего абсолютн. дифференц. ответов	% абсолютн. диффер. ответов	Ср. лат. время реакции при поло- жит. сигн. в сек.	Ср. лат. время реакц. при деффер. сигн. в сек.	Максим. колич. полож. ответов в опыте	% максим. колич. положит. условн. ответов в опыте	Максим. колич. абсолютн. диффер. в опыте	% максималн. колич. абсол. диф- фер. в опыте	Максим. колич. по- ложит. сигналов в опыте	Максималн. колич. диффер. сигналов в опыте
Графы	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
М. налим № 1	бел.	св. мельк.	св.	56	1	3	3	2	32	14	44	10	12	9	82	2	100	11	4
М. налим № 2	бел.	св. мельк.	св.	72	2	4	7	3	68	16	24	6	8	13	100	2	100	13	6
М. налим № 3	бел.	св. мельк.	св.	65	1	1	13	4	133	19	14	4	6	15	100	2	67	15	7
М. налим № 4	бел.	св. мельк.	св.	68	3	3	7	2	51	15	29	6	8	11	85	2	50	14	5
М. налим № 6	красн.	св. зел.	св.	82	5	5	9	4	28	13	46	5	8	8	80	3	75	11	5
М. налим № 7	красн.	св. зел.	св.	116	1	1	51	9	88	24	27	5	8	19	95	3	20	20	15
М. налим № 9	зел.	св. красн.	св.	75	2	2	2	1	13	10	85	8	12	8	89	4	80	14	5
Мерланг № 6	бел.	св. зел.	св.	152	1	3	3	2	55	26	47	9	12	12	92	5	50	14	11
Мерланг № 9	бел.	св. зел.	св.	109	1	2	5	1	44	23	52	7	13	10	91	5	71	11	7
Мерланг № 10	бел.	св. зел.	св.	180	2	2	2	1	37	11	30	6	12	12	100	3	43	12	11
Мерланг № 11	бел.	св. зел.	св.	75	1	1	9	1	33	20	61	7	12	13	100	11	100	18	12
Глосса № 1	красн.	св. зел.	св.	98	1	1	1	1	14	14	100	9	15	8	89	4	100	11	4
Глосса № 3	красн.	св. зел.	св.	81	2	2	6	1	34	24	71	6	12	11	92	7	78	12	9

У многих рыб первое применение дифференцировочного агента тормозило условнорефлекторную реакцию. В дальнейшем в одних случаях наблюдалась генерализация рефлекса с последующим установлением дифференцировочного фона, в других — вновь примененный сигнал непосредственно превращался в дифференцировочный (глосса № 1). Обычно процесс дифференцирования в значительной степени был подвержен колебаниям.

Морские налимы. Морские налимы № 3 и № 7 отреагировали на первое применение нового раздражителя нулевым ответом. Нулевая реакция у остальных налимов была получена в пределах со 2-го по 5-е применение дифференцировочного агента. Общее число полученных абсолютных дифференцировок было относительно невелико и составило величины, в основном меньше 50% (см. таблицу 2). Исключение составляет только налим № 9, на котором проведено недостаточно большое число опытов.

Налимам в течение опытного дня давалось относительно небольшое количество дифференцировочных сигналов, обычно 3—4, а иногда 5—7, а в одном случае было произведено 15 повторений дифференцировочного сигнала среди 20 применений положительного (налим № 7, отличавшийся высокой пищевой возбудимостью). Такое количество положительных и отрицательных сигналов, по нашим наблюдениям, никогда не приводило к вредным последствиям. Так, например, налим № 7 в этот день дал 19 положительных условнорефлекторных ответов и нормально реагировал на условные раздражители в последующие опытные дни.

Большое число сочетаний в опыте может иметь ту отрицательную сторону, что рыбы пересыщаются и на другой день обнаруживают пониженную пищевую возбудимость. Как установлено в работах по питанию (Липская Н. Я., в печати), количество пищи, съедаемой рыбами в данный день, зависит от количества съеденной пищи в предыдущий день. Возможно, в этом и заключается одна из причин колебаний в течении условнорефлекторной деятельности рыб в различные дни. Колеблется возбудимость пищевого центра.

Максимальное количество абсолютных дифференцировочных ответов у налимов не превышало четырех в опыт. При выработке дифференцировки у всех налимов в большей или меньшей степени можно было наблюдать последовательное торможение, длящееся от одной до четырех минут и накладывающееся в отдельных случаях на три последующих сочетания. Часто наблюдалось неполное последовательное торможение условной реакции, выражавшееся в удлинении латентного периода реакции или в том, что рыба подплывала к кормушке, касалась усиками пищи, но не хватала ее. Иногда брала пищу, но тут же выплевывала. Эта же пища впоследствии рыбой съедалась.

В ряде опытов полное торможение условного рефлекса наблюдалось не на первом месте после тормозного применения условного раздражителя, а на втором — третьем. Картина производила впечатление, будто тормозной процесс развивается медленно, усиливаясь со временем. Возможно, что это явление связано с медленной иррадиацией торможения, постепенно захватывающего разные центры мозга. Это предположение подкрепляется тем, что при первом реагировании после отрицательного сигнала уже достаточно часто обнаруживает себя частичное торможение. Рыба нередко в этих случаях вела себя вышеописанным образом: пищу брала, но выплевывала или не брала вовсе, хотя и подплывала к воронке.

Мерланги. Дифференцировочным раздражителем в опытах на мерлангах служил зеленый свет. Внешнее торможение при первом введении дифференцированного сигнала проявилось у трех мерлангов в виде увеличения латентного периода условного рефлекса и у одного — в виде отсутствия реакции. Мерланги № 9 и № 11 на применение дифференцировочных раздражителей дали достаточно большое число абсолютных дифференцировок — более 50% (см. таблицу). Мерланг № 10 редко обнаруживал абсолютную дифференцировку, но достаточное число раз в течение опыта при действии отрицательного сигнала задерживался перед занавеской и входил внутрь только к концу действия раздражителя. Эта рыба не отличалась силой возбудительного процесса, к этому у нее добавляется слабость тормозного.

Последовательное торможение у мерлангов наблюдалось так же, как и у налимов, но в значительно меньшей степени. У мерлангов № 6 и № 9 оно было выражено в виде нескольких нулевых эффектов при действии условного положительного сигнала после тормозного и в увеличении латентного времени ответа, у мерлангов № 10 и № 11 не наступало полного торможения условных рефлексов за исключением одного — двух случаев, и вообще последовательное торможение было выражено слабо. Две последние рыбы отличаются: одна слабыми дифференцировками, другая — достаточно прочными.

Максимально количество отрицательных сигналов в течение опытного дня составило для мерланга № 9 — семь, для мерланга № 6 и № 10 — одиннадцать и для мерланга № 11 — двенадцать. Как уже упоминалось, мерланг № 11 отличался очень большой пищевой возбудимостью, и максимальное число положительных условных сигналов (до переделки) составило для него 18. В этот день рыба дала 11 положительных ответов. Большое число сочетаний не приводило к вредным последствиям. Этот мерланг дал самое большое число абсолютных дифференцировок за один опытный день — 11 (см. табл. 2, гр. 15 и протокол опыта на стр. 361).

Повторение сигналов подряд и соответствующая реакция рыбы показывают, что в данном случае происходит дифференцирование не порядка, а качества раздражителей. Правда, такие четкие дифференцировки случаются не всегда, нередко наблюдается растормаживание отдельных дифференцировок.

Глоссы. Глоссы в образовании дифференцировок также проявили некоторые различия. У глосы № 1 условнорефлекторная деятельность была подвержена значительным колебаниям. В некоторые дни условные рефлексы отсутствовали совершенно, иногда пропадали и пищевые безусловные. Первое применение дифференцировочного раздражителя не вызвало у нее никакой реакции. Последующие применения этого раздражителя на фоне относительно высокой пищевой возбудимости и сильно выраженных условных рефлексов обнаружили его дифференцировочные свойства. Никакого подобия генерализации не наблюдалось. Эта глосса за 14 применений дифференцировочного сигнала (до переделки) ни разу не дала на него положительный ответ. Последовательного торможения у нее также не наблюдалось. Правда, к концу дневного опыта, обычно непродолжительного, рефлексы у нее пропадали вообще, и было ли это вызвано насыщением рыбы или влиянием дифференцировочного торможения, неясно.

Глосса № 3 дала нулевую реакцию только на второе применение дифференцировочного агента. На 1-е, 3-е, 4-е и 5-е применения отреагировала положительно, хотя и менее интенсивно, чем на условный раздра-

Протокол опытов на мерланге № 11.

Опыт 16 апреля 1956 года

В р е м я	№№ раздра- жений	Качество раздражит.	Время изолир. действ. раздр.	Общ. вр. действ. условн. раздр.	Скрыт. время реакц.	Положит. условн. реакции	П р и м е ч а н и е
23 ч. 46 мин. 35 сек.	100	Бел. св.	10 сек.	25 сек.	1 сек.	+	Мерланг стоит у занавески, вошел на свет.
48 мин. 20 сек.	101	Бел. св.	5 сек.	15 сек.	1 сек.	+	Бросок на свет.
49 мин. 45 сек.	23	(Зел. св.)		20 сек.	—	0	Стоит у занавески, сделал круг. подплыл, но не вошел
51 мин. 10 сек.	102	Бел. св.	4 сек.	15 сек.	1 сек.	+	Бросок на свет.
52 мин. 50 сек.	24	(Зел. св.)		20 сек.	—	0	Коснулся занавески носом, но остановился.
54 мин. 10 сек.	103	Бел. св.	4 сек.	15 сек.	1 сек.	+	Входит на свет.
55 мин. 30 сек.	25	(Зел. св.)		20 сек.	—	0	Подплыл к занавеске, но не вошел.
57 мин. 00 сек.	104	Бел. св.	5 сек.	15 сек.	1 сек.	+	Входит в занавеску наискосок.
58 мин. 30 сек.	26	(Зел. св.)		20 сек.	—	0	Стоит у самой занавески.
24 ч. 00 мин. 00 сек.	105	Бел. св.	4 сек.	15 сек.	1 сек.	+	Входит на свет.
01 мин. 30 сек.	27	(Зел. св.)		20 сек.	—	0	Стоит у самой занавески.
03 мин. 00 сек.	106	Бел. св.	4 сек.	15 сек.	1 сек.	+	Бросок на свет.
04 мин. 30 сек.	28	(Зел. св.)		20 сек.	—	0	Стоит у занавески.
06 мин. 00 сек.	29	(Зел. св.)		20 сек.	—	0	Стоит у занавески.
07 мин. 15 сек.	107	Бел. св.	4 сек.	15 сек.	1 сек.	+	Бросок на свет.
09 мин. 00 сек.	30	(Зел. св.)		20 сек.	—	0	Подплыл к занавеске, повертелся и ушел.
10 мин. 15 сек.	108	Бел. св.	4 сек.	15 сек.	1 сек.	+	Бросок на свет.
11 мин. 50 сек.	31	(Зел. св.)		20 сек.	—	0	На свет просунул самый кончик носа в занавеску, но не вошел
15 мин. 00 сек.	109	Бел. св.	4 сек.	15 сек.	1 сек.	+	Входит на свет.
16 мин. 45 сек.	32	(Зел. св.)		20 сек.	—	0	Стоит боком к занавеске.
18 мин. 10 сек.	110	Бел. св.	5 сек.	15 сек.	2 сек.	+	Входит на свет.
19 мин. 40 сек.	33	(Зел. св.)		20 сек.	—	0	Стоит у самой занавески.
21 мин. 00 сек.	111	Бел. св.	4 сек.	15 сек.	1 сек.	+	Входит на свет.
23 мин. 00 сек.	112	Бел. св.	4 сек.	15 сек.	1 сек.	+	Входит на свет.

К условнорефлекторной деятельности рыб

житель. На зеленый свет в этих случаях только приподнималась, тогда как на красный всплывала. В дальнейших опытах в ответах этой особи преобладали дифференцировки (см. таблицу 2, гр. 9 и 10). Последовательное торможение, хотя и в незначительной степени, в ряде случаев наблюдалось.

Некоторые данные по дифференцированию приведены в таблице 2.

Дифференцировочная способность разных рыб оказалась подверженной значительным индивидуальным колебаниям, но можно отметить, что дифференцировки лучше образуются у глосс по сравнению с другими рыбами и скорее укрепляются у мерлангов по сравнению с налимами.

ПЕРЕДЕЛКА СИГНАЛЬНОГО ЗНАЧЕНИЯ АССОЦИИРОВАННОЙ ПАРЫ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ

Опыты по переделке были поставлены на налимах № 6 и № 7, на мерлангах №№ 6, 9, 10 и 11 и на глоссах № 1 и № 3.

Морские налимы. В опытах на налиме № 6 переделка сигнальных значений раздражителей была начата на 24-й опытный день после 164 применений красного света и 28—зеленого. На зеленый свет в новом значении при первой же пробе был получен положительный ответ, но это еще не могло говорить о переделке, так как налим № 6 обычно и до переделки на первые применения дифференцировочного сигнала отвечал положительно, обнаруживая дифференцировочное торможение лишь при последующих применениях отрицательного сигнала. В дальнейших опытах несколько дней подряд наблюдались значительные колебания в числе и силе положительных ответов на зеленый свет, что связано, по-видимому, не только с изменением сигнальной роли бывшего дифференцировочного агента, но и с угашением условного рефлекса на красный свет, происшедшего одновременно. Второй процесс и обусловил, по-видимому, исчезновение условных рефлексов в 12 случаях на следующий день переделки после трех положительных ответов на оба раздражителя (см. рис. 2, 25-й опытный день).

На седьмой день применения раздражителей в новом значении (на 65-м применении зеленого света в качестве положительного сигнала) произошло укрепление условного рефлекса на зеленый свет. В последующие 22 дня условный рефлекс обнаружил большую прочность и появлялся неизменно почти при каждой пробе условного раздражителя. Начиная с 15-го дня, на зеленый свет не было получено ни одного отрицательного ответа, несмотря на достаточно большое число сочетаний в опыте (до 18). Этот налим, как уже отмечалось, отличался неизменным реагированием на каждый первый условный раздражитель во всех опытных днях, независимо от переделки.

Таким образом, процесс переделки отрицательного раздражителя в положительный у данной рыбы произошел относительно быстро. Иные соотношения проявились при переделке положительного раздражителя в отрицательный. Этот процесс шел достаточно медленно, несмотря на большое число неподкрепляемых применений красного света в опыте. Как уже упоминалось, в первые дни наблюдалось исчезновение условных ответов, причем в равной мере как на зеленый, так и на красный свет. Затем по мере упрочения условного рефлекса на зеленый свет восстановилась устойчивая положительная реакция и на красный свет, изменявшийся без подкрепления. Здесь как бы вторично произошла «гене-

рализация» условного рефлекса. Рыба давала стопроцентные положительные ответы на красный свет в течение 14 опытных дней (99 применений), прежде чем обнаружилась первая отрицательная реакция. В некоторые дни рыба, реагируя на оба раздражителя, давала до 22 положительных ответов.

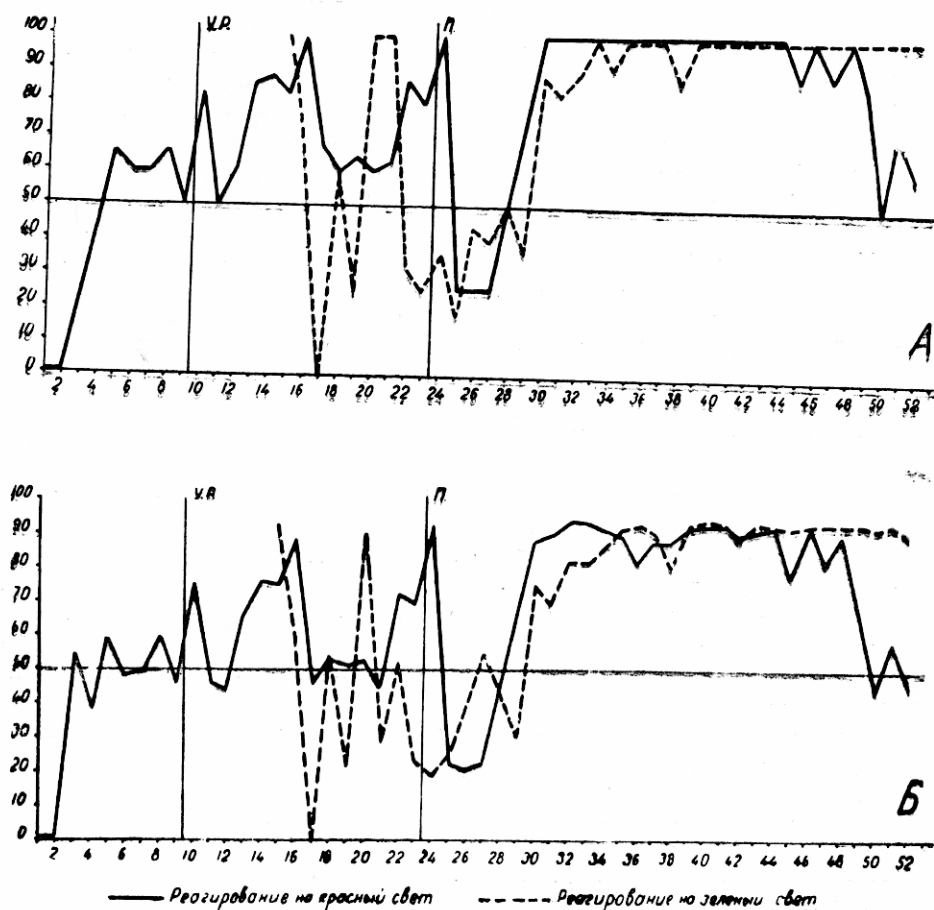


Рис. 2. Общий ход условнорефлекторной деятельности у морского налима № 6. По вертикали: А — Процент положительных ответов на действие раздражителей, Б — Величина, обратная латентному времени реакции в процентах. По горизонтали: опытные дни. Обозначения; у. р. — укрепление условного рефлекса, п. — переделка сигнальных значений ассоциированной пары раздражителей.

В последних опытах, наконец, обнаружилось тормозное действие красного света, но далеко не полное. Рыба никогда не давала более трех подряд отрицательных ответов. Правда, при увеличении количества отрицательных сигналов в опыте до 12—15 (с соответствующим увеличением количества положительных до 15—18) дифференцировка стала явственно обнаруживаться, хотя величина положительных ответов на дифференцировочный раздражитель никогда не падала ниже 50%. Переделка, хотя

и недостаточно прочная, положительного рефлекса в отрицательный произошла на 181-м применении красного света в новом значении (на 27-й опытный день). Графики на рисунке 2 иллюстрируют общий ход условнорефлекторной деятельности, включая дифференцировку и переделку у этой рыбы. Дальнейшие опыты на этом экземпляре по разным причинам не могли быть продолжены.

Первое применение в новом значении бывшего отрицательного раздражителя в опытах на налиме № 7 было произведено после 278 сочетаний красного света с безусловным раздражителем и после 88 применений дифференцировочного зеленого света. На первое применение зеленого света положительная реакция не появилась, не обнаружилась она и на первое действие красного света в этом опыте. Последовавшие затем условные рефлексy оказались ослабленными и немногочисленными. В середине опыта рыба перестала реагировать на оба раздражителя и на пищу. На следующий день налим опять не отреагировал на первое применение зеленого света, но затем со второго применения зеленого света обнаружил сильный и четкий условный рефлекс на оба раздражителя. На зеленый свет условный рефлекс укрепился с 13-го сочетания. На пятом повторении красного света в этот опытный день (на 11-м применении с начала переделки) налим показал тормозную реакцию, которая через раз повторилась еще дважды. В последующие два дня условнорефлекторная деятельность была неустойчивой, рыба реагировала на оба раздражителя без всякого порядка то положительной, то отрицательной реакцией, а в середине опытов условные рефлексy почти совершенно пропадали.

В ход опытов в связи с этим были внесены изменения — чередование раздражителей было прекращено, и в течение двух дней применялся один подкрепляемый зеленый свет. На шестой опытный день с начала переделки введение чередования сигналов показало новый характер дифференцировки (см. рис. № 3). С 33-го применения красного света в качестве тормозного агента было получено подряд 6 нулей, перемежающихся четкой положительной реакцией на зеленый свет. Произошла полная переделка сигнального значения ассоциированной пары раздражителей. Правда, на другой день в начале опыта новая дифференцировка несколько растормозилась и восстановилась лишь к концу дня. Однако следующий опытный день показал, что дифференцировка получилась достаточно четкая и вполне аналогичная таковой до переделки: на 9 применений сигнала — 6 отрицательных ответов.

Затем была проведена вторая переделка с восстановлением первоначального значения раздражителей.

Переделка реакции на красный свет из отрицательной в положительную произошла сразу же с первых применений сигнала. Зеленый свет еще некоторое время за исключением отдельных проб сохранял свое положительное действие, но на третий опытный день второй переделки стал вызывать дифференцировочное торможение. Начиная с 12-го применения в новом значении этот сигнал вызвал пять отрицательных ответов подряд. В дальнейшем в связи с различными обстоятельствами опыты больше не проводились.

Быстрота второй двусторонней переделки ассоциированной пары раздражителей, возможно, все-таки объясняется некоторой способностью рыб к тренировке подвижности нервных процессов, чего не наблюдалось в опытах Третьяковой (1953). Но не исключено и допущение, что большая легкость второй переделки связана с недостаточным упрочением

вновь образованных условнорефлекторных отношений после первой переделки.

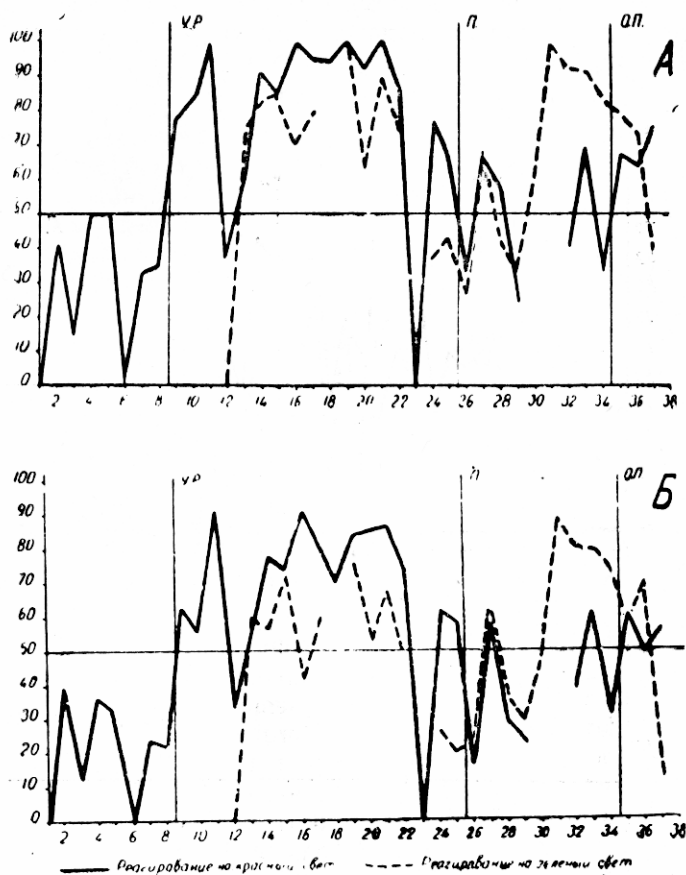


Рис. 3. Общий ход условнорефлекторной деятельности у морского налима № 7. По вертикали: А — Процент положительных ответов на действие раздражителей, Б — Величина обратная латентному времени реакции в процентах. По горизонтали: опытные дни. Обозначения: у. р. — укрепление условного рефлекса, п. — переделка сигнальных значений ассоциированной пары раздражителей, о. п. — вторая переделка.

Мерланги. Для мерланга № 6 сигнальное значение раздражителей было изменено после 224 применений положительного раздражителя—белого света—и 55 применений отрицательного—зеленого. Положительная реакция на новый положительный раздражитель появилась на 8-м сочетании, а отрицательный ответ на новый дифференцировочный раздражитель появился на 5-м применении в первый же день переделки. Однако окончательной переделки условных рефлексов у этой рыбы не произошло (рис № 4). На второй опытный день зеленый свет приобрел в большинстве случаев положительное значение — 8 положительных ответов из 14, но не подряд — при сохранении положительного действия белого света —

14 условных реакций из 14 проб. На третий день было получено еще несколько положительных реакций на зеленый свет, после чего в течение трех дней повторялись такие же отношения, как и до переделки, т. е. рыба давала положительную реакцию на неподкрепляемый белый свет и отрицательную — на подкрепляемый зеленый. Затем число положительных ответов в опыте начало падать, и вскоре рыба совсем отказалась принимать пищу. Через месяц рыба погибла, так и не начав есть.

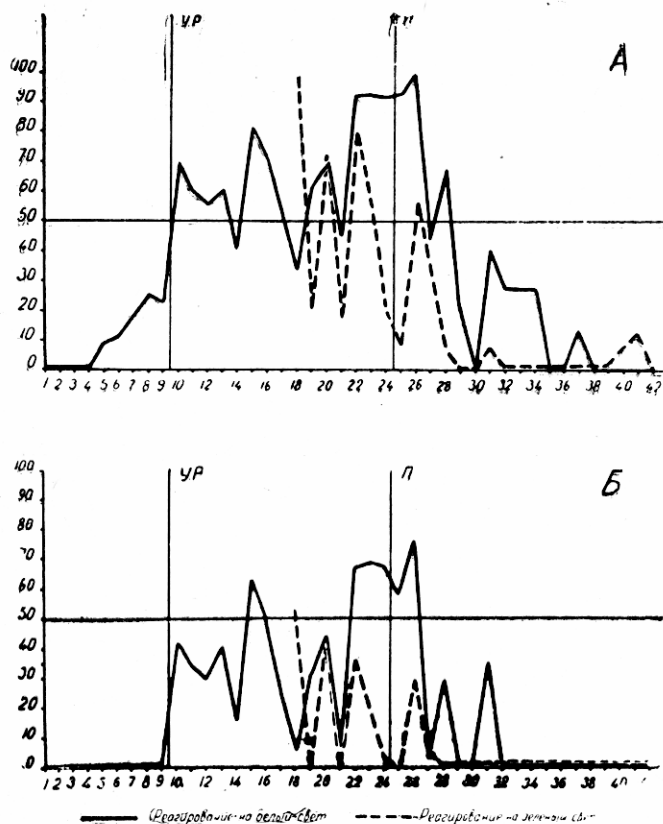


Рис. 4. Общий ход условнорефлекторной деятельности у мерланга № 6. По вертикали: А — Процент положительных ответов на действие раздражителей, Б — Величина обратная латентному времени реакции в процентах. По горизонтали: опытные дни. Обозначения: у. р. — укрепление условного рефлекса, п. — переделка сигнальных значений ассоциированной пары раздражителей.

Неудача с переделкой дифференцировочной пары раздражителей произошла и в опытах с мерлангом № 9. (рис. 5). Переделка была начата после 171-го сочетания белого света с безусловным раздражителем и после 44 применений дифференцировочного сигнала. Первый положительный ответ на зеленый свет в новом значении был получен на 13-м сочетании этого раздражителя с пищей, на белый свет первый отрицатель-

ный ответ получен на 12-м применении (оба — на второй день). В этот же день в середине опыта условная реакция на белый свет исчезла совершенно, но трижды появлялась на зеленый. Ни один из раздражителей не получал преимущества по скорости изменения сигнального значения при начинающейся переделке. Но переделка не получила дальнейшего развития. На третий день переделки рыба, хотя и стояла вначале перед занавеской, но на сигналы не входила и от пищи отказывалась. Позже она вообще при включении зеленого света отходила в дальний угол аквариума. С этого дня условные рефlekты исчезли совершенно, на пищу рыба также не реагировала. Как удалось обнаружить несколькими днями позже, правая жаберная крышка оказалась парализованной и дыхание осуществлялось только за счет движения одной левой.

Через 10 дней, когда было замечено, что правая жаберная крышка начала работать, рыба была проверена на пищевую возбудимость. В этот же день она начала есть. Однако дальнейшие опыты поставить на ней не удалось.

Мерланг № 10 также не справился с усвоением измененного сигнального значения раздражителей. У этого мерланга дифференцировка была неполной и выражалась в увеличении скрытого периода реакции. После введения переделки характер реакции сохранился: рыба запаздывала входить в занавеску на зеленый свет, хотя более ранним подкреплением делалась попытка изменить время реакции, но достаточно быстро входила на белый свет. Условные рефlekсы у этого мерланга постепенно исчезли, и после 160 применений зеленого света в новом значении и 106 белого на 16 день переделки опыты были прекращены. У этой рыбы так же, как и у предыдущей, нельзя сказать, скорее ли переделывалась

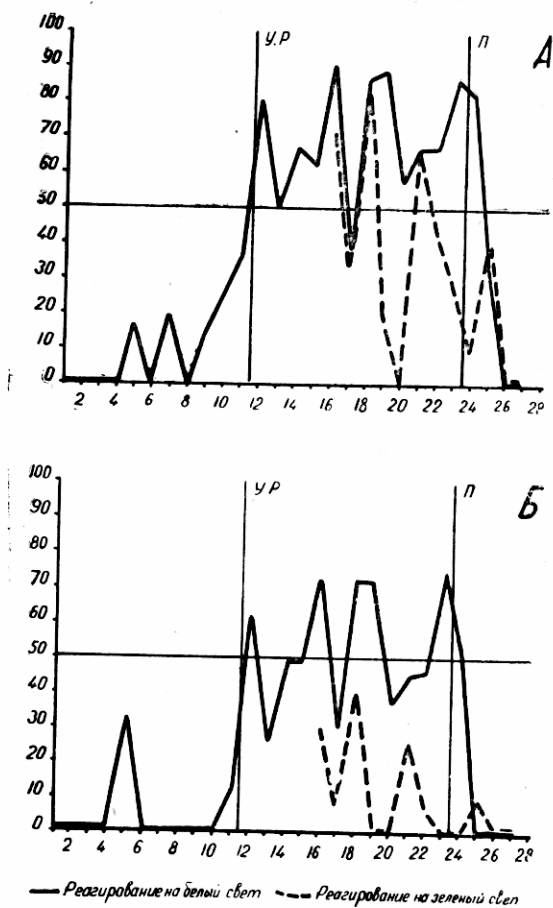


Рис. 5. Общий ход условнорефлекторной деятельности у мерланга № 9. По вертикали: А — Процент положительных ответов на действие раздражителей, Б — Величина обратная латентному времени реакции в процентах. По горизонтали: опытные дни. Обозначение: у. р. — укрепление условного рефlekса, п. — переделка сигнальных значений ассоциированной пары раздражителей.

вался отрицательный раздражитель в положительный или наоборот. У нее не было даже намека на изменение реакций в связи с новым значением сигналов (рис. 6).

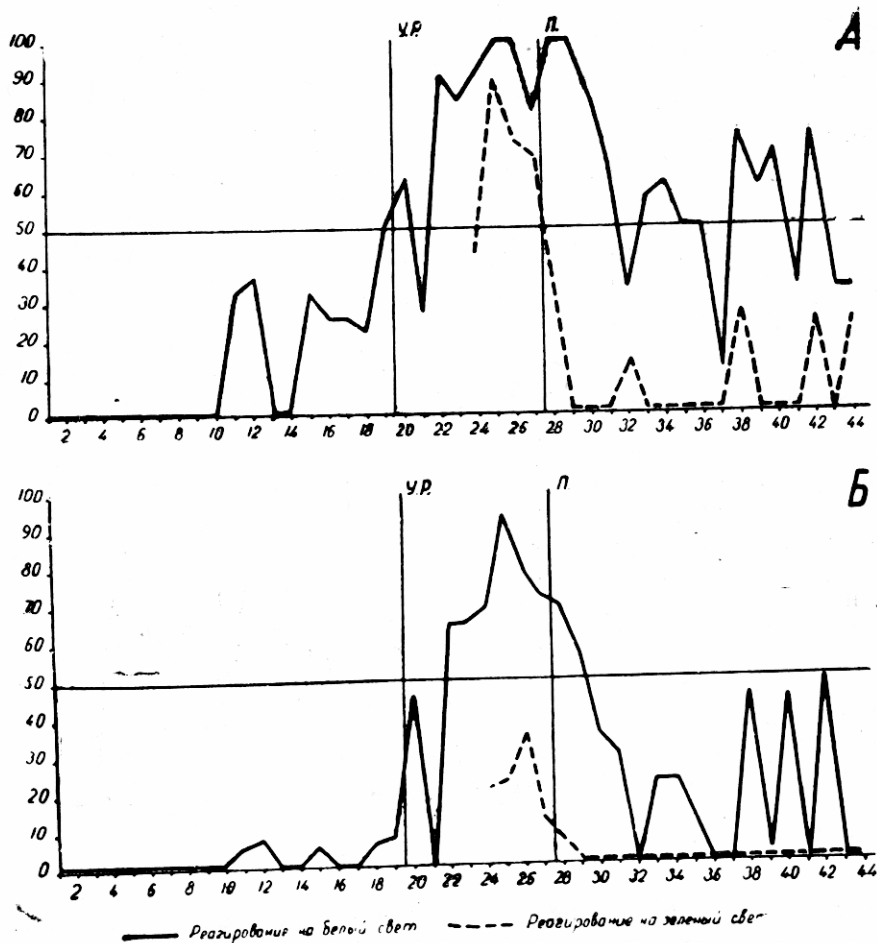


Рис. 6. Общий ход условнорефлекторной деятельности у мерланга № 10. По вертикали: А — Процент положительных ответов на действие раздражителей, Б — Величина обратная латентному времени реакции в процентах. По горизонтали: опытные дни. Обозначения: у. р. — укрепление условного рефлекса, п. — переделка сигнальных значений ассоциированной пары раздражителей.

Ход переделки условнорефлекторных отношений у мерланга № 11 в некоторых чертах напоминал таковой у мерланга № 10 (см. рис. 7). Изменение сигнального значения раздражителей было произведено после 112 применений положительного сигнала и 33 применений отрицательного. Условные рефлексы с исключительным постоянством продолжали появляться на действие белого света, ныне отрицательного раздражителя, и очень редко обнаруживалась положительная реакция на действие зеленого в новом значении. Положительная реакция на зеленый свет появ-

лялась только при первом — втором применении, в начале опыта, когда рыба еще обладала очень высокой пищевой возбудимостью. Впоследствии в конце каждого опытного дня условные рефлексы стали исчезать совершенно, и в дальнейшем наблюдалось постепенное уменьшение количества положительных ответов вообще. Процесс, как и во многих других случаях, шел волнообразно.

Поведение рыбы несколько изменилось. Она стала более пугливой, во внеопытное время чаще отсиживалась в дальнем углу аквариума, что раньше наблюдалось редко. Во время опытов иногда суматошно и быстро плавала. Такое возбужденное плавание по аквариуму наблюда-

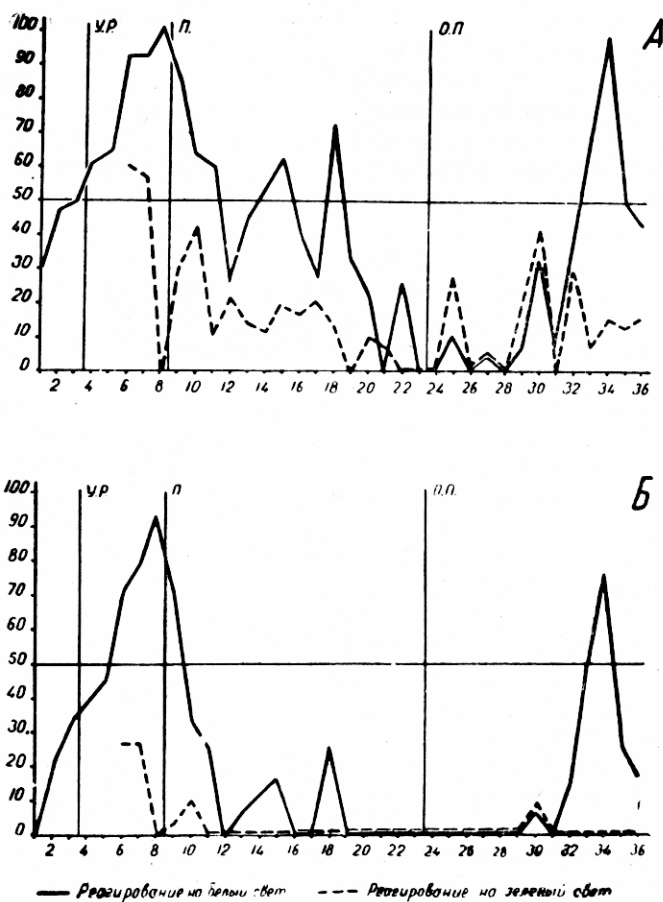


Рис. 7. Общий ход условнорефлекторной деятельности у мерланга № 11. По вертикали: А — Процент положительных ответов на действие раздражителей, Б — Величина обратная латентному времени реакции в процентах. По горизонтали: опытные дни. Обозначения: у. р. — укрепление условного рефлекса, п. — переделка сигнальных значений ассоциированной пары раздражителей, о. п. — вторая переделка.

лось и на многих других рыбах в процессе осуществления переделки. Вскоре на действие зеленого света у этого мерланга появилась своеобразная реакция. Рыба, упорно не входя в занавеску до пищевого подкрепления, стала при включении сигнала всплывать кверху.

Когда условные рефлексы у мерланга № 11 исчезли полностью, раздражители стали применяться в том значении, какое существовало до переделки. Условный рефлекс восстановился вновь в виде одиночного положительного ответа на 23 сочетания белого света с подкреплением, но укрепился довольно поздно — на 125-м сочетании (на 10-й день применения раздражителей в прежнем значении). Вскоре восстановленный рефлекс сильно упал и опыты были прекращены.

Таким образом, осуществить переделку сигнального значения ассоциированной пары раздражителей не удалось ни для одного мерланга.

Глоссы. Совершенно не получилась переделка реакции на измененное значение раздражителей у глоссы № 1, у которой условные рефлексы на второй день пропали полностью, слабо обнаружались на третий день в виде двух положительных реакций на красный свет и одной нечеткой на зеленый и затем окончательно исчезли (см. рис. 8). Переделка была начата после 148 применений красного света и 14 — зеленого.

В опытах на глоссе № 3 переделка была начата после 141-го применения красного света (положительный раздражитель) и 34—зеленого. В первый же день при даче раздражений в новом значении полностью пропали все условные рефлексы. В дальнейшем условные рефлексы то появлялись, то исчезали, будучи очень малочисленными в опыте. На зеленый свет первый положительный ответ получен на 27-м применении раздражителя, на первом месте в опыте. В последующие дни все ответы на зеленый свет выражались в основном в виде одиночной реакции на первое применение раздражителя. Когда условные рефлексы исчезли и рыба начала отказываться от пищи, к ней была подсажена другая рыба — зеленушка-рулена, и глосса начала хорошо есть. После этого зеленый свет стал применяться без чередования с красным, и количество положительных ответов в опыте начало возрастать. На 56-й опытный день после начала переделки, с 257-го сочетания при новом значении сигнала было получено на зеленый свет 12 положительных ответов подряд. Условный рефлекс укрепился. Превращение тормозной реакции в положительную произошло с большим трудом.

Когда опять был введен в опыт красный свет, на него обнаружилась четкая положительная реакция (см. рис. 9). Теперь два раздражителя вызывали положительные ответы — соотношение, для получения которого на налимах требовалось небольшое число сочетаний. Положительная реакция на красный свет оказалась более устойчивой, чем на зеленый, хотя красный свет не применялся более месяца (41 день). Вскоре произошло падение условных рефлексов на красный свет с одновременным падением на зеленый, а затем условные рефлексы исчезли совершенно. Опыт был прекращен.

На глоссе № 3, таким образом, удалась только односторонняя переделка сигнального значения бывшего дифференцировочного раздражителя, и то с большими трудностями, без чередования с ассоциированным раздражителем. Одновременная переделка бывшего положительного раздражителя в отрицательный приводила к ослаблению и исчезновению условных рефлексов вообще. Быстрое исчезновение в первых опытах услов-

ных ответов на бывший положительный раздражитель создавало впечатление торможения условных рефлексов при суммировании действия дифференцировочных раздражений.

Из восьми использованных в опытах различных рыб осуществили двустороннюю переделку отрицательных и положительных временных связей только оба налимца. Для одной глоссы после очень большого числа проб удалось превратить отрицательный раздражитель в положительный. У большинства рыб при попытках переделки сигнального значения раздражителей возникали серьезные нарушения условнорефлекторной деятельности.

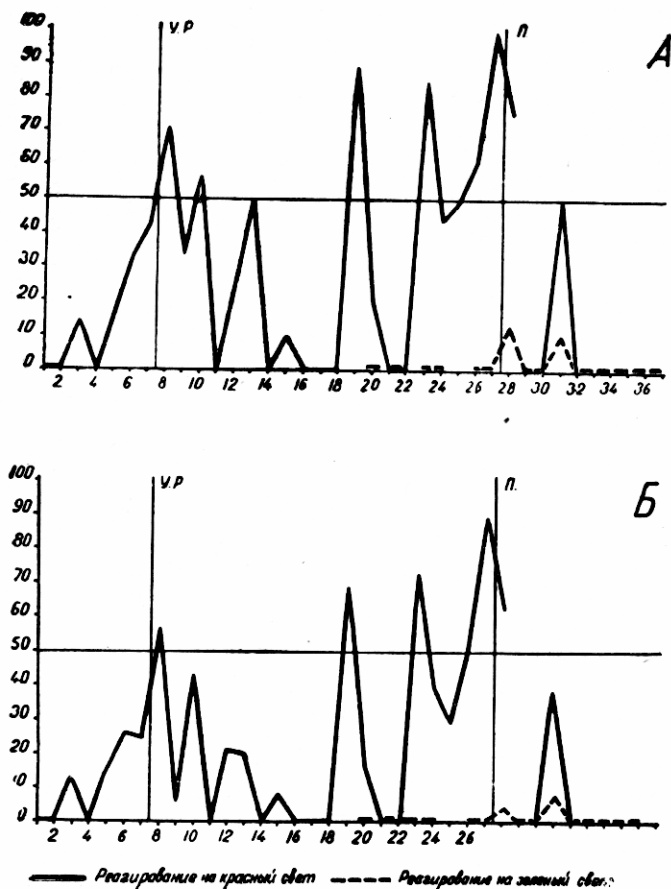


Рис. 8. Общий ход условнорефлекторной деятельности у глоссы № 1.

По вертикали: А — Процент положительных ответов на действие раздражителей, Б — Величина обратная латентному времени реакции в процентах. По горизонтали: опытные дни. Обозначения: у. р. — укрепление условного рефлекса, п. — переделка сигнальных значений ассоциированной пары раздражителей.

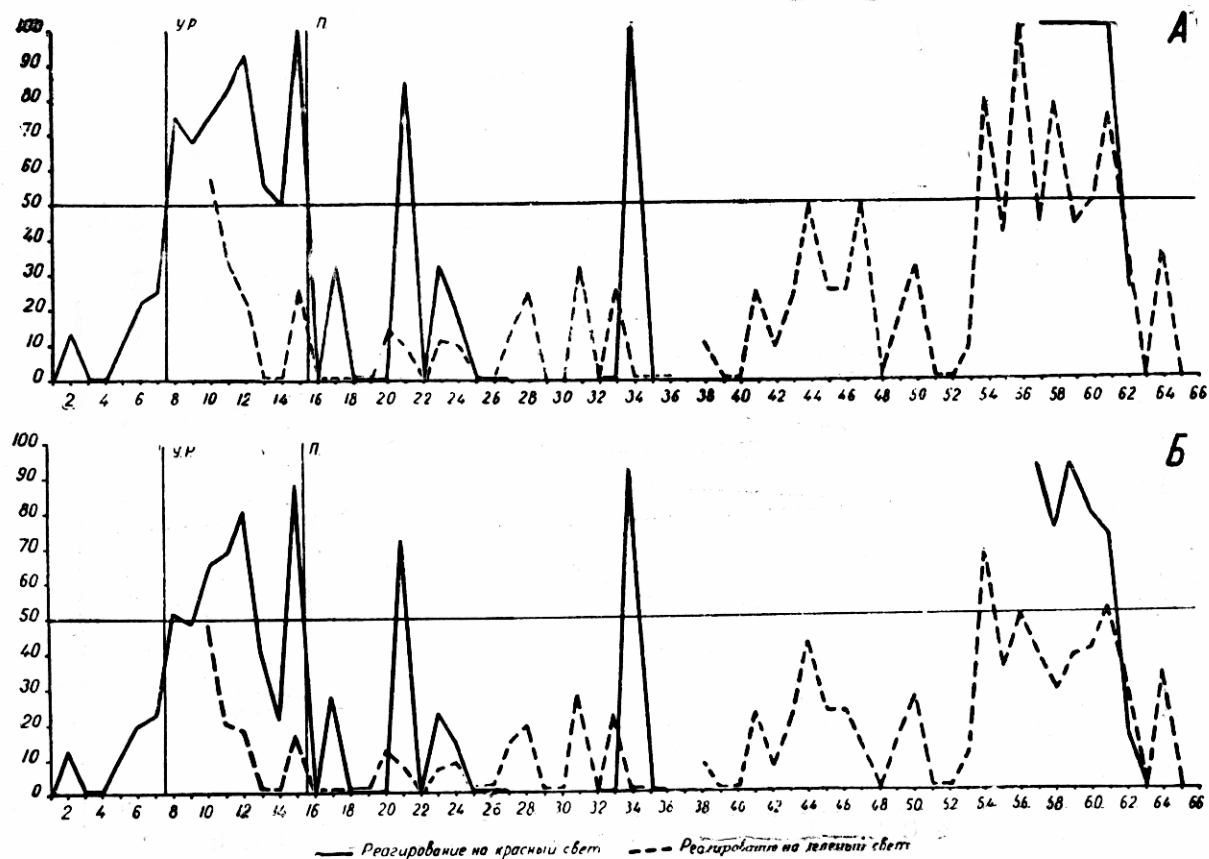


Рис. 9. Общий ход условнорефлекторной деятельности у глоссы № 3. По вертикали: А — Процент положительных ответов на действие раздражителей, Б — Величина обратная латентному времени реакции в процентах. По горизонтали: опытные дни. Обозначения: у. р. — укрепление условного рефлекса, п. — переделка сигнальных значений ассоциированной пары раздражителей.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Хотя полученные в наших опытах результаты характеризуются значительной индивидуальной вариабельностью условнорефлекторной деятельности, как это обычно отмечается для многих животных, в том числе и рыб, представляется возможным, как нам кажется, коснуться для сравнения некоторых общих и различных черт поведения исследованных рыб, принадлежащих разным видам.

В некоторых основных чертах результаты опытов оказались прямо противоположными ожидаемым. Предварительно предполагалось, что наибольшая подвижность нервных процессов должна обнаружиться у видов с наиболее развитым анализатором, которому адресуются раздражители, а наименьшая подвижность — у видов с наименее развитым гомологичным анализатором. В наших опытах первыми должны были быть глоссы и мерланги, вторыми — морские налимы. У глоссы и мерланга, особенно у глоссы, зрение главный «рабочий», ведущий рецептор, через который поступает в мозг рыбы вся основная информация из окружающей среды. У налима зрительная рецепция служит источником только второстепенной, вспомогательной информации. Однако морские налимы как раз и обнаружили наибольшую подвижность нервных процессов в зрительном анализаторе, который у них достаточно плохо развит и играет ничтожную роль в жизни рыбы.

Удовлетворительное объяснение полученным фактам пока дать затруднительно, но можно сделать предварительное допущение, что для животного с хорошо развитым зрительным анализатором вспышка света или любое изменение освещенности и цвета могут быть более сильно действующими факторами, чем для животного со значительно дегенерировавшим зрительным анализатором. Здесь, возможно, в самом широком смысле та же экологическая «адекватность» раздражителей, как она сформулирована в лаборатории Бирюкова.

Бирюков (1954) отмечает, что зависимость реакции от степени адекватности раздражителя может иногда приобретать нецелесообразный характер. В его статье приводятся опыты Томинга, установившего, что пищедобывательная реакция у морских свинок была усложнена своеобразной «адекватностью» условного раздражителя, когда подопытные животные на звучание метронома (условный раздражитель) первоначально бежали к метроному, а затем возвращались к кормушкам, расположенным в момент начала действия раздражителя даже ближе. Звучание метронома, сигнализирующее пищу, стало как бы заменять самое пищу. Эта реакция оказалась чрезвычайно прочной, чем напоминала неугасимую дыхательную реакцию у зайца на шелест и движение предмета.

Устойчивость реакций в отношении определенных сигналов у рыб с хорошо развитыми анализаторными системами, в связи с вышеизложенным может быть объяснена большей физиологической силой примененных раздражителей для этих рыб по сравнению с теми, у которых зрительный анализатор менее развит. Чрезмерная прочность временной связи делает ее менее лабильной.

И. П. Павлов (1951) писал: «Если соответствующей процедурой очень долго укрепляются отдельные пункты коры: одни — как пункты раздражения, другие — как пункты торможения, то они затем становятся в высшей степени стойкими в отношении атаки, воздействия со стороны противоположных процессов и требуют иногда исключительные меры, чтобы изменить их функции...» (стр. 45). Возможно, что нечто подобное

происходит и в данном случае, если допустить большее упрочение пунктов раздражения и торможения в более развитой анализаторной системе. Относительная слабость дифференцировочного торможения у морских налимов, возможно, находится в некоторой связи с легкостью переделки сигнальных значений раздражителей у этих рыб.

Эти соображения можно в известной степени увязать с вопросом о лабильности процессов в ведущих анализаторных системах, если подойти с позиций развития функций. Можно допустить в рабочем порядке, что совершенствование функциональных свойств анализаторов проходит через ряд этапов. На низшем этапе в менее совершенных анализаторах низших позвоночных относительно высокая подвижность основных нервных процессов служит выражением их неустойчивости и непрочности. Следующий этап характеризуется большей выраженностью, упрочением и усилением процессов, формирующих временные связи в наиболее развитых анализаторах тех же низших позвоночных. Упрочение процессов происходит за счет потери их подвижности, которая вторично развивается на более высоком уровне функционального состояния гораздо позже в филогенезе, у более высокоразвитых позвоночных, и то не во всех систематических группах. Можно в отдельных случаях допустить высокую подвижность нервных процессов в хорошо развитых анализаторах и у низших животных при некоторых узкоспециализированных видах деятельности.

По скорости появления и упрочения условных рефлексов не обнаружено прямого параллелизма со степенью развития анализаторской системы. Мерланги, обладающие совершенным зрением, в основном очень поздно образовывали временные связи, тогда как у морских налимов условные рефлексы появлялись, а во многих случаях и укреплялись гораздо быстрее. Правда, достаточно быстро происходило образование условных рефлексов у глосс — рыб с хорошо развитой зрительной рецепцией. Серьезное исключение представляет один мерланг (№ 11), у которого условный рефлекс образовался быстро, что заставляет предположить недоучет каких-то специфических особенностей протича мерлангов, может быть, их особого отношения к световому раздражителю, может быть, и других условий.

По дифференцированию раздражителей можно отметить некоторые преимущества мерлангов и особенно глосс по сравнению с морскими налимами. Заметно также уменьшение величины последовательного торможения в ряду: морской налим, мерланг, глосса, что говорит о неодинаковой силе тормозного процесса у этих рыб. Об этом же говорит и различная прочность дифференцировок. Вообще у рыб, которые отыскивают свою пищу преимущественно при помощи зрения, можно ожидать высокую способность тонко и точно дифференцировать зрительные раздражители. Об этом свидетельствуют данные, полученные на зеленушке-рулене, которая при помощи зрения могла отличать молодых мидий от очень похожих на них моллюсков — митилястер, находящихся в общей куче (Андрияшев А. П. и Арнольди Л. В., 1945), а также данные Гимми (Gimmi I., 1953), показавшего способность окуня дифференцировать определенный экземпляр группы не только от других рыб, но и от похожих других группы одинакового размера.

В процессе исследования возникло много вопросов, требующих специального разрешения, но предварительные результаты позволяют предполагать, что сравнительное изучение поведения рыб в зависимости от

экологической значимости анализаторных систем и степени их развития у разных видов рыб может дать много интересного материала как для сравнительной физиологии, так и для ихтиологии. Возможно, что использование одиночных раздражителей не позволяет полнее подойти к решению вопроса о функциональных особенностях различных анализаторов у рыб, и в дальнейшем надо переходить к использованию комплексных раздражителей для выяснения аналитико-синтетических механизмов, как это проводится в лаборатории Воронина (1954).

ВЫВОДЫ:

1. У разных видов рыб, различающихся по эколого-физиологическим характеристикам анализаторов, наблюдаются некоторые различия в особенностях условнорефлекторной деятельности.

2. По скорости образования условных рефлексов не обнаружено прямой зависимости от степени развития исследуемых анализаторов.

Скорость выработки условных рефлексов на свет при пищевом подкреплении выше у морских налимов и глосс, чем у мерлангов и ласк-рей, что, по-видимому, связано с особым влиянием условий опыта на два последние вида рыб, а также со спецификой их реагирования.

3. Сохранение условных рефлексов на каждый следующий опытный день подвержено индивидуальным колебаниям, как и многие другие процессы. Во многих случаях условные рефлексы хорошо сохранялись на другой день и не требовали выработки заново.

4. Зависимость от степени развития зрительного анализатора у исследованных рыб наблюдалась при дифференцировании световых раздражителей. Дифференцирование наиболее четко и полно выражено у глосс, несколько хуже у отдельных мерлангов и сравнительно слабее у морских налимов.

5. Степень выраженности последовательного торможения значительно уменьшается в ряду: морские налимы — мерланги — глоссы.

6. Работоспособность центральной нервной системы отдельных рыб оказалась достаточно высокой. Большое число как положительных, так и отрицательных сигналов в опыте (до 20 и 18 соответственно) не приводило ни к каким вредным последствиям в условнорефлекторной деятельности испытанных рыб.

7. Двустороннюю переделку сигнального значения ассоциированной пары световых раздражителей удалось осуществить только на морских налимах — рыбах с наименее развитым зрительным анализатором, и не удалось на мерлангах и глоссах. На одной глоссе получилась только односторонняя переделка отрицательного сигнала в положительный (полная переделка с 257-го сочетания при новом значении раздражителя — на 56-й опытный день).

8. Там, где переделка оказалась возможной (морские налимы), превращение отрицательного сигнала в положительный происходило быстрее (на 13—65 сочетаниях), чем положительного в отрицательный (на 33—181 применении сигнала в новом значении).

9. При повторной переделке с воспроизведением первоначальных сигнальных значений раздражителей (на одном налиме), превращение нового отрицательного сигнала в положительный произошло со 2-го применения раздражителя, а нового положительного в отрицательный — с 12-го применения. Повторная переделка произошла более быстро.

10. У мерлангов и глосс в процессе переделки сигнального значения раздражителей происходили значительные нарушения условнорефлекторной деятельности вплоть до общих расстройств жизнедеятельности.

11. При использовании электрооборонительной двигательной методики оказалось возможным выработать условные рефлексы у ласкиры и морских ершей, но не удалось выработать условных двигательных ответов у бычков.

ЛИТЕРАТУРА:

- Андрисяшев А. П., 1944а. Способы добывания пищи у морского ерша. (*Scorpaena porcus* L.). Журн. общ. биол., т. V, № 1.
- Андрисяшев А. П., 1944б. Роль органов чувств в отыскании пищи у морского налима. Журн. общ. биол., т. V, № 2.
- Андрисяшев А. П., 1944в. Способы отыскания пищи у султанки (*Mullus barbatus ponticus* Ess.). Журн. общ. биол., т. V, № 3.
- Андрисяшев А. П., 1955. Роль органов чувств в отыскании пищи у рыб. Тр. совещан. по методике изучения кормов. базы и питания рыб. Изд. АН СССР.
- Андрисяшев А. П. и Арнольди Л. В., 1945. О биологии питания некоторых донных рыб Черного моря. Журн. общ. биол., т. VI, № 1.
- Аронов М. П., 1959. Роль органов чувств в отыскании пищи у черноморского мерланга. Тр. Севаст. биол. станции АН СССР т. XI.
- Бару А. В., 1951. К сравнительной физиологии условных рефлексов. Дисс., Л.
- Бирюков Д. А., 1954. О роли качества раздражителей в образовании временных связей. Учен. зап. ЛГУ, № 176, сер. биол. н., № 37.
- Богомолова Е. М., Саакян С. А. и Козаровицкий Л. Б., 1956. Подражательные условные рефлексы у рыб. Тез. докл. на совещан. по изуч. физиол. рыб. М.
- Брагинская Р. Я. 1948. Строение мозга различных рыб в связи с их способом питания. ДАН СССР, т. LIX, № 6.
- Вацуро Э. Г., 1941. К вопросу о механизме поведения человекообразной обезьяны (шимпанзе) в свете учения акад. И. П. Павлова об условных рефлексах. Девятое совещан. по физиол. проблемам.
- Вацуро Э. Г., 1947. О сравнительной лабильности процессов высшей нервной деятельности. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2.
- Вацуро Э. Г., 1949. Принцип ведущей афферентации в учении о высшей нервной деятельности. Физиолог. журн. СССР т. XXXV, № 5.
- Вацуро Э. Г. и Колесников М. С., 1948. О различии функциональных свойств отдельных анализаторов. Тринадцатое совещан. по физиол. проблемам.
- Ведяев Ф. П., 1954. Некоторые особенности двигательных условных рефлексов на комплексные раздражители у карповых рыб. Конференц. по итогам научно-исследов. работ за 1953 год. ИЭМ АМН СССР, Тез. докл., Л.
- Ведяев Ф. П., 1956. К физиологии условных рефлексов на комплексные раздражители у рыб. Журн. высш. нервн. деят., т. VI, № 4.
- Воронин Л. Г., 1954. Некоторые итоги сравнительно-физиологического изучения высшей нервной деятельности. Изв. АН СССР, сер. биол., № 5.
- Гусельников А. И., 1952. О некоторых особенностях условнорефлекторной деятельности рыб. Физиолог. журн. СССР, т. XXXVIII, № 5.
- Карамян А. И., 1949. Эволюция функциональных взаимоотношений мозжечка и полушарий головного мозга. Сообщение 1. О функциональных взаимоотношениях мозжечка и переднего мозга у костистых рыб. Физиолог. журн. СССР, т. XXXV, № 2.
- Карамян А. И., 1956. Эволюция функций мозжечка и больших полушарий головного мозга. Медгиз.
- Кириллов С. И., 1936. Следовые условные рефлексы у зеркального карпа. Арх. биол. наук, т. 42, № 1—2.
- Климова В. И., 1952. О значении экологической соответственности (адекватности) условного и безусловного раздражителей в образовании временных связей. Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. мед. наук. Л., АМН СССР.

- Климова В. И., 1954. К сравнительной физиологии натуральных условных рефлексов. Конференц. по итогам научно-исследов. работ за 1953 г., ИЭМ АМН СССР, Тез. докл., Л.
- Липская Н. Я., 1959. Суточный и сезонный ход питания барабули (*Mullus barbatus pontikus* Ess.). Тр. Севаст. биол. станции АН СССР, т. XI.
- Малюкина Г. А., 1955 а. Результаты изучения физиологии анализатора боковой линии рыб методом условных рефлексов. Журн. высш. нервн. деят., т. V, № 3.
- Малюкина Г. А., 1955 б. Об анализаторе боковой линии рыб. Вопр. ихтиологии, № 5.
- Малюкина Г. А., 1956. Способность рыб дифференцировать направление звука и инфразвука. Тез. докл. на совещан. по изуч. физиол. рыб. М.
- Павлов И. П., 1951. Двадцатилетний опыт. Полн. собр. соч., т. III, кн. 2, М.-Л.
- Павловский Е. Н. и Курепина М. Н., 1953. Строение мозга рыб в связи с условиями их обитания. Очерки по общ. вопр. ихтиологии, Изд. АН СССР, М.-Л.
- Пегель В. А., 1950. Физиология пищеварения рыб. Изд. Томск. ун-та.
- Попов Г. В., 1953. Материалы к изучению оборонительных условных рефлексов у мальков рыб. Журн. высш. нервн. деят., т. III, № 5.
- Праздникова Н. В., 1953 а. Методика исследования двигательных-пищевых условных рефлексов у рыб. Журн. высш. нервн. деят., т. III, № 3.
- Праздникова Н. В., 1953 б. Пищевые двигательные условные рефлексы и условный тормоз у рыб. Тр. ин-та физиол. им. И. П. Павлова, т. II.
- Праздникова Н. В., 1955. Пищевые двигательные условные рефлексы на цепи раздражителей у рыб. Журн. высш. нервн. деят., т. V, № 6.
- Праздникова Н. В., 1956. Некоторые данные по изучению высшей нервной деятельности рыб. Тез. докл. на совещан. по изуч. физиол. рыб. М.
- Соколов В. А., 1953. Условный рефлекс при раздражении плавательного пузыря рыб. Тр. Ин-та физиол. им. И. П. Павлова, т. II.
- Тагиев Ш. К., 1956. Сложные двигательные условные рефлексы на цепь раздражителей у рыб. Тез. докл. на совещан. по изуч. физиол. рыб. М.
- Третьякова О. В., 1953. О подвижности нервных процессов у рыб, черепах и птиц. Тр. ин-та физиол. им. И. П. Павлова, т. II.
- Froloff J. P. 1925. Bedingte Reflexe bei Fischen I. Pflüg. Arch., 208.
- Froloff J. P. 1928. Bedingte Reflexe bei Fischen II. Pflüg. Arch., 220.
- Фролов Ю. П., 1941. Условные двигательные рефлексы у пресноводных и морских рыб. Тр. физиол. лаборат. им. акад. И. П. Павлова, т. X.
- Холодов Ю. А., 1956. Образование условных рефлексов на магнитное поле у рыб. Тез. докл. на совещан. по изучен. физиол. рыб. М.
- Цуге Х., Ии А., Канаяма Ю. и Охиаи Х., 1956. Исследование условных рефлексов у низших позвоночных (золотая рыбка и красный тай — *Pagrosotus Major*). Журн. высш. нервн. деят., т. VI, № 3.
- Чернова Н. А., 1953. Дыхательный условный рефлекс рыбы. Тр. ин-та физиол. им. И. П. Павлова, т. II.
- Чумак В. И., 1956. Условные рефлексы на отношение раздражителей у рыб. Тез. докл. на совещан. по изучен. физиол. рыб. М.
- Чумак В. И., 1957. Условные рефлексы на отношение раздражителей у золотистых карасей, голубей и кроликов. Журн. высш. нервн. деят., т. VII, № 1.
- Bateson W. M. A., 1890. The sens-organs and perception of fishes; with remarks on the supply of bait. J. Marin. Biol. Ass. (N. S.), v. 1, № 3.
- Bull H. O., 1928. Studies on conditioned responses in fishes. Part I. J. Marin. Biol. Ass. (N. S.), v. 15, № 2.
- Bull H. O., 1930. Studies on conditioned responses in fishes. Part II. J. Marin. Biol. Ass. (N. S.), v. 16, № 2.
- Bull H. O., 1935/36 а. Studies on conditioned responses in fishes Part III. J. Marin. Biol. Ass. (N. S.), v. 20, № 2.
- Bull H. O., 1935/36 б. Studies on conditioned responses in fishes. Part V. J. Marin. Biol. Ass. (N. S.), v. 20, № 2.
- Bull H. O., 1951/52. An evaluation of our knowledge of fish behaviour in relation to hydrography. Rapp. Pros.—Verd. Réun., v. CXXXI.
- Frisch K., 1941. Die Bedeutung des Geruchsinnes im Leben der Fische. Naturwiss., 29 J., 22/23.
- Gimmy I., 1953. Der Möbiusche Hechtversuch. Biol. Zentralbl., t. 72, H. 5/6.
- Hasler A., 1954. Odour perception and orientation in fishes. J. Fish. Res. Board Canada, v. XI, № 2.

- Wunder W., 1927. Sinnesphysiologische Untersuchungen Über die Nahrungsaufnahme bei verschiedenen Knochenfischarten. Z. vergl. Physiol., Bd. 6.
- Sanders F. K., 1940. Second-order olfactory and visual learning in the optic tectum of the goldfish. J. Exp. Biol., v. XVII, № 4.
- Sato M., 1937 a. Preliminary Report on the Barbels of a Japanese Goatfish, *Upeneoides bensasi* (Temminck and Schlegel). Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., 4 ser. (Biology), v. XI, № 3.
- Sato M., 1937 b. Further Studies on the Barbels of a Japanese Goatfish *Upeneoides bensasi* (Temminck and Schlegel). Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., 4 ser. (Biology), v. XI, № 3.
- Sato M., 1938 The Role of the Visual Sense Organ in Aggregation of *Plotosus angillaris* (Lacépède), with Special Reference to the Reactions to Mirror. Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., 4 ser. (Biology), v. XII, № 3.
- Sato M., 1941. A Comparativ Observation of the Hind-Brain of Fish Possesing Barbels, with Special Reference to their Feeding Habits. Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., 4 ser. (Biology), v. XVI, № 2.
-