

М.П.АРОНОВ

**ОПЫТ СТАТИСТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА
ДИФФЕРЕНЦИРОВОЧНОЙ СПОСОБНОСТИ НЕКОТОРЫХ
ЧЕРНОМОРСКИХ РЫБ**

Исследования высшей нервной деятельности рыб, различающихся по своей экологии, представляют большой интерес для выяснения приспособительных особенностей деятельности анализаторов. В некоторых работах содержатся сведения о приспособительных различиях у разных рыб в зависимости от экологии последних (Цуге, Ии, Канаяма и Охиаи, 1956; Праздникова, 1958; Милановский, 1958; Касимов, 1958; Малюкина, 1959, 1960; Аронов, 1959б, 1960).

В ранее опубликованной нами статье (Аронов, 1959б) содержится материал по условнорефлекторной деятельности шести видов черноморских рыб. Нами были обнаружены некоторые различия в протекании нервных процессов в мозгу у некоторых видов рыб при участии зрительного анализатора, развитого в неодинаковой степени и имеющего неодинаковую значимость в жизнедеятельности разных рыб. Анализу были подвергнуты скорость образования условных рефлексов, дифференцирование раздражителей и особенности переделки положительных и отрицательных временных связей. Наиболее полное исследование было произведено на трех видах рыб: морских налимах (*Gaidropsarus mediterraneus* L.), мерлангах (*Odontogadus merlangus-euixinus* (N.)) и глоссах (*Pleuronectes flesus luscus* P.). На этих видах рыб опыты были проведены с применением методики пищевых двигательных условных рефлексов. Как ранее указывалось, по относительному развитию зрительных отделов мозга и по значению зрительного анализатора в жизни этих рыб образуется такой восходящий ряд: морской налим — мерланг — глосса (Андрияшев и Арнольди, 1945; Аронов, 1959а, б).

Интересная зависимость между степенью развития зрительного анализатора и особенностями его функциональных свойств обнаружена при выработке дифференцировок. Однако в предыдущей статье мы не имели возможности более полно рассмотреть результаты опытов по дифференцировкам, в связи с чем более подробные данные приводим в настоящей статье и делаем попытку для большей достоверности выводов провести статистический анализ наших материалов.

Статистическая обработка данных производилась по критерию Стьюдента (Фишер, 1958), поскольку мы имеем дело с малыми выборками. Регистрируемые величины суммировались по каждому виду рыб, находилось их среднее значение и средняя квадратическая ошибка средней арифметической (стандартное отклонение), затем оценивалась существенность различий между средними по отдельным видам. Для нахождения переменной Стьюдента (t) использовалась следующая формула

$$t = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{\sqrt{S_1^2 + S_2^2}},$$

где $\bar{x} = \frac{1}{n} \Sigma x$ — средняя величина выборки; $S = \sqrt{\frac{\sum (x - \bar{x})^2}{n(n-1)}}$ — средняя квадратическая ошибка средней. Величина P затем находилась по таблице значений t с учетом степеней свободы сравниваемых средних величин. Различие считалось существенным, как это принято в литературе, при $P \leq 0,05$ (P — вероятность отличия сравниваемых средних величин).

Приведенные символы используются в принятом выше значении на протяжении всей статьи.

Условными и дифференцировочными раздражителями, как это уже описывалось (Аронов, 1959б), служили различные световые сигналы. Замеры освещенности у дна аквариумов показали следующие значения: при красном свете — 55 лк., при зеленом — около 90 лк и без применения светофильтров («белый свет») — около 350 лк. Различия, имеющиеся между раздражителями по силе и по качеству, необходимо учитывать при анализе скорости образования условных рефлексов у разных рыб в зависимости от особенностей применяющихся сигналов.

Средние величины из числа сочетаний, на которых появились и укрепились условные рефлексы у различных групп рыб, приведены в табл. 1. Помимо результатов, полученных на морских налимах, мерлангах и глоссах, в эту таблицу включены также данные по ласкирям (*Sargus annularis* L.), у которых также вырабатывались пищевые двигательные условные рефлексы на световые сигналы.

Таблица 1

Появление и укрепление условных рефлексов у подопытных рыб

Вид рыб	Морские налимы		Мерланги	Глоссы	Ласкири
	Белый свет	Красный свет			
Раздражитель					
Появление условного рефлекса .	23,0 ± 4,3	11,3 ± 2,8	44,5 ± 11,4	11,5 ± 0,6	32,0 ± 10,9
Укрепление условного рефлекса	42,0 ± 12,0	68,0 ± 7,0	94,4 ± 18,7	54,0 ± 14,2	67,5 ± 21,0

Следует отметить известные различия в сроках появления условных рефлексов у двух групп морских налимов (табл. 1), для которых условными сигналами служили вспышки красного или белого света. Среднее значение числа сочетаний, на которых появился условный рефлекс, в опытах с белым светом составляет $23 \pm 4,3$, где 4,3 — средняя квадратическая ошибка средней. В опытах с красным светом среднее значение числа сочетаний равно $11,3 \pm 2,8$. Используя критерий Стьюдента, мы находим, что в этом случае различие существенно ($P < 0,01$).

Однако, в отличие от сроков появления, скорость укрепления условных рефлексов у двух групп морских налимов не обнаруживает существенного различия ($P = 0,12$). Возможно, различие в появлении условных рефлексов при применении раздражителей разной силы (белый и красный свет) связано с тормозящим действием на первых этапах опыта более сильного белого света. В последующем происходит некоторое выравнивание действия разных раздражителей, и различие в сроках укрепления условных рефлексов становится несущественным.

Сопоставление данных по разным видам рыб нами проведено также в зависимости от специфики условного раздражителя. Между результатами, полученными на морских налимах, для которых условным сигналом был белый свет, и на мерлангах — условный раздражитель также белый свет — существенных различий не обнаружено ($P = 0,13$). Подобное же можно сказать при сравнении данных по морским налимам, у которых условные рефлексы вырабатывались на красный свет, и по ласкирям — условный сигнал также красный свет ($P = 0,15$). Сравнение этой группы морских налимов с глоссами, у которых условным раздражителем служил также красный свет, показывает, что различие между ними незаметно ($P = 0,95$). Сравнение результатов по глоссам и по ласкирям также не обнаруживает существенности различия ($P = 0,2$).

Сопоставление данных по рыбам, у которых условные рефлексы вырабатывались на разные по качеству условные раздражители (белый и красный свет), позволяет отметить известные различия в скорости появления условных ответов при сравнении морских налимов с мерлангами и глоссами, хотя сравнение этих налимов с ласкирями не показывает заметных различий. Ниже приводим значения найденных вероятностей.

Морские налимы (красный свет) и мерланги (белый свет) $P < 0,01$
 Морские налимы (белый свет) и глоссы (красный свет) $P < 0,01$
 Морские налимы (белый свет) и ласкири (красный свет) $P = 0,95$.

Сравнение результатов, полученных на глоссах и мерлангах, также позволяет обнаружить существенное различие — $P < 0,01$, однако сравнение данных по мерлангам и ласкирям не указывает на таковое — $P = 0,45$.

При дальнейшем сравнении разных видов рыб по срокам укрепления условных рефлексов морские налимы взяты в составе одной группы, так как для двух групп этих рыб (раздражитель белый и красный свет) существенных различий не обнаружено. Контрольное сравнение каждой из этих групп налимов (с условными рефлексами на белый свет и на красный свет) с другими видами также не показало существенных различий по скорости укрепления условных рефлексов.

Получены следующие значения P , найденные при сравнении результатов по разным рыбам.

Морские налимы и мерланги $P = 0,12$;
 Морские налимы и глоссы $P = 0,99$;
 Морские налимы и ласкири $P = 0,70$;
 Мерланги и глоссы $P = 0,16$;
 Мерланги и ласкири $P = 0,40$;
 Глоссы и ласкири $P = 0,44$.

Эти данные позволяют говорить об отсутствии существенных различий в сроках укрепления условных рефлексов у разных видов рыб. По величине возрастания средних значений рыбы располагаются в следующем порядке: глоссы — 54 ± 14 ; морские налимы — 55 ± 14 ; ласкири — 68 ± 21 ; мерланги — 94 ± 19 . С некоторой задержкой произошло образование условных рефлексов у ласкирей и особенно у мерлангов, что обсуждается в предыдущей статье (Аронов, 1959б).

Таким образом, данные по скорости образования условных рефлексов на свет при пищевом подкреплении не показывают зависимость между появ-

лением или укреплением временных связей и степенью развития зрительного анализатора у разных видов. Рыбы с неодинаково развитым зрительным анализатором — морские налимы и глоссы — оказались по срокам образования условных рефлексов почти в равном положении. Эти данные хорошо согласуются с результатами, приводимыми другими исследователями, об отсутствии различия в скорости образования условных общедвигательных рефлексов у животных самых различных групп (Бирюков, 1948; Воронин, 1957, и др.). Наши результаты в некоторой степени согласуются с данными Касимова (1958), который показал, что образование условных рефлексов у рыб зависит от физиологической силы условного раздражителя, специфичной для животных с разной экологией.

Дифференцировка световых раздражителей у рыб оценивалась по величинам абсолютных дифференцировочных ответов, выраженным в процентах к общему числу ответов, и по изменению латентного времени реакции рыбы на действие сигнала.

Основные данные по дифференцировке раздражителей тремя видами рыб приведены в табл. 2, где морские налимы, у которых условные рефлексы вырабатывались на белый и на красный свет, взяты в составе одной группы, так как сравнение налимов разных групп по критерию Стьюдента не позво-

Таблица 2
Дифференцирование раздражителей подопытными рыбами

Вид рыб	Номер рыб	Среднее латентное время реакции		Разность латентного времени реакции при положительных и дифференцировочных сигналах	Процент абсолютных дифференцировочных ответов
		при положительных сигналах	при дифференцировочных сигналах		
Морские налимы	1	4	6	2	14
	2	5	8	3	27
	3	5	8	3	46
	4	6	8	2	24
	5	6	8	2	29
	6	10	12	2	44
	$\bar{X} \pm S$	$6,0 \pm 0,87$	$8,3 \pm 0,80$	$2,3 \pm 0,20$	$30,9 \pm 5,00$
Мерланги	1	7	12	5	61
	2	7	13	6	52
	3	8	12	6	30
	4	9	12	3	47
	$\bar{X} \pm S$	$7,8 \pm 0,50$	$12,2 \pm 0,34$	$5,0 \pm 0,90$	$47,5 \pm 13,80$
Глоссы	1	6	12	6	71
	2	9	15	6	100
	$\bar{X} \pm S$	$7,5 \pm 1,90$	$13,5 \pm 1,80$	$6,0 \pm 0,00$	$85,5 \pm 17,40$

лило обнаружить существенных различий между ними ни по одному из рассматриваемых показателей (величины P колеблются от 0,4 до 0,8).

Хотя процент абсолютных дифференцировок у морских налимов и мерлангов невелик, полноту дифференцировки можно оценить на основании латентного времени реакции. Табличные данные для положительных и дифференцировочных сигналов мы можем рассматривать как коррелированные ряды, так как сравниваются показатели, полученные на одной и той же рыбе. Поскольку мы имеем дело с коррелированными рядами, оценка дифференцировки для каждого вида рыб может быть получена по средней разности между показателями индивидуального латентного времени реакций. Найденные величины вероятности (для морских налимов — $P < 0,01$, для мерлангов — $P = 0,02$ и для глосс $P \leq 0,01$) указывают на хорошее дифференцирование двух сигналов — условного и дифференцировочного.

На основании полученного материала можно определить различия дифференцировочной способности разных видов. Значения вероятностей, найденные при сопоставлении результатов по каждому виду, приведены в табл. 3.

Таблица 3

Уровни вероятности (P) отличия дифференцировочной способности разных видов рыб

Вид	Для среднего латентного времени реакции		Для разности латентного времени реакции при двух разных сигналах	Для показателя абсолютных дифференцировочных ответов
	при положительных сигналах	при дифференцировочных сигналах		
Морские налимы и мерланги . . .	0,11	$< 0,01$	$< 0,01$	0,29
Морские налимы и глоссы	0,50	0,02	$\leq 0,01$	0,03
Мерланги и глоссы	0,88	0,45	0,33	0,17

Как видно из табл. 3, контрольное сравнение среднего латентного времени реакции при положительных сигналах не показывает существенности различия для всех трех видов рыб. Сравнение дифференцировочной способности морских налимов и мерлангов позволяет обнаружить существенные различия по двум показателям — по латентному времени реакции при дифференцировочных сигналах и по разности латентного времени реакции при положительных и дифференцировочных сигналах, однако для показателя абсолютных дифференцировочных ответов не установлено существенного различия. Сравнение морских налимов и глосс позволяет установить существенные различия по всем трем показателям, учтываемым для определения дифференцировки, и сопоставление мерлангов и глосс не позволяет обнаружить таких различий ни по одному из этих показателей. Таким образом, различия обнаружаются только у крайних членов ряда: морские налимы — мерланги — глоссы. При этом наибольший процент абсолютных дифференцировочных ответов показали глоссы (86 ± 17), затем мерланги (48 ± 14) и наименьший процент морские налимы (31 ± 5).

Полученные результаты позволяют говорить о реальном различии в дифференцировочной способности между морскими налимами и глоссами как обладающими неодинаково развитым зрительным анализатором,

экологическая значимость которого у этих рыб различна. *Мерланги* занимают несколько промежуточное положение, но стоят ближе к глоссам, чем к морским налимам, что также находится в согласии со степенью развития их зрительного анализатора. Сравнение абсолютных дифференцировочных ответов у этих трех видов рыб показывает более высокую дифференцировочную способность глоссов по отношению к мерлангам и особенно к морским налимам.

ВЫВОДЫ

1. Как показывает статистический анализ данных, скорость образования пищевых условных двигательных рефлексов на зрительные раздражители у рыб зависит прежде всего от силы и качества светового сигнала. При укреплении условных рефлексов различия в действии раздражителей разной силы и качества несколько выравниваются. Прямой зависимости между скоростью выработки условных рефлексов и степенью развития зрительного анализатора не обнаружено.

2. По дифференцированию световых раздражителей наблюдаются существенные различия между морскими налиями и глоссами, что согласуется с различиями в степени развития зрительного анализатора и значимостью последнего в жизни этих рыб.

ЛИТЕРАТУРА

- Андриашев А. П. и Арнольди Л. В. 1945. О биологии питания некоторых донных рыб Черного моря.— Журн. общ. биол., т. VI, № 1.
- Аронов М. П. 1959а. Роль органов чувств в отыскании пищи у черноморского мерланга.— Труды Севаст. биол. станции АН СССР, т. XI.
- Аронов М. П. 1959б. К условнорефлекторной деятельности черноморских рыб в связи с их эколого-физиологическими особенностями.— Труды Севаст. биол. станции, т. XII.
- Аронов М. П. 1960. Эколого-физиологические особенности органов чувств и пищевые реакции некоторых черноморских рыб.— Автограферат. М.
- Бирюков Д. А. 1948. К сравнительной физиологии условных рефлексов.— Труды Воронежского мед. ин-та, т. 14.
- Воронин Н. Г. 1957. Сравнительная физиология высшей нервной деятельности. Изд. МГУ.
- Касимов Р. Ю. 1958. Условные рефлексы у осетровых рыб.— Зоол. журн., т. 37, вып. 9.
- Малюкина Г. А. 1959. Результаты исследования слуха некоторых морских рыб. Второе научное совещание по проблемам эволюционной физиологии. Тезисы докл. Л.
- Малюкина Г. А. 1960. Слух некоторых черноморских рыб в связи с экологией и особенностями строения их слухового аппарата.— Журн. общ. биол., т. XXI, № 3.
- Милановский Ю. Е. 1958. Некоторые элементы стайного поведения у рыб.— Труды совещания по физиологии рыб.
- Праздникова Н. В. 1958. Некоторые данные по изучению высшей нервной деятельности рыб методом пищевых двигательных условных рефлексов.— Там же.
- Фишер Р. А. 1958. Статистические методы для исследователей. М., Госстатиздат.
- Цуге Х., Ии А, Кана а я ма Ю и Охия и Х. 1956. Исследование условных рефлексов у низших позвоночных (золотая рыбка и красный тай — *Pagrosomus major*).— Журн. высшей нервной деятельности, т. 6, № 3.