

A. Romaniuk

WPŁYW GŁODZENIA NA RUCHOWE POKARMOWE ODRUCHY WARUNKOWE U RYB

Z Zakładu Fizjologii Zwierząt Uniwersytetu w Łodzi
Kierownik: doc. dr W. Wyrwicka

Zagadnienie wpływu głodzenia na ogólne zachowanie się zwierząt i ślinowe odruchy warunkowe było przedmiotem badań szeregu autorów.

Doświadczenia *Rozental*a wykazały, że przy długotrwałym głodzeniu psy były stale sennie, mało ruchliwe i słabo reagowały na bodźce warunkowe. Autor stwierdził, że u takich zwierząt odruchy warunkowe wytwarzają się z wielkim trudem i bardzo powoli. W jednym przypadku ślinowy odruch warunkowy nie wytworzył się zupełnie, mimo 348 połączeń. *Frołow* zaobserwował, że przy bardzo długim głodzeniu znikają wszystkie odruchy zwierzęcia, przy czym najpierw znikają odruchy warunkowe, a następnie bezwarunkowe, co w rezultacie doprowadza do śmierci. Wymienieni autorzy uważają, że u zwierząt tych rozwija się hamowanie sennie, które hamuje działalność kory mózgowej.

Natomiast doświadczenia *Petrowej* i *Rikmana* wykonane na psach, które były poddawane krótkotrwałemu głodzeniu wykazały, że następował u nich wzrost pobudliwości pokarmowej. Autorzy ci stwierdzili także występowanie fazy wyrównawczej lub paradoksalnej u niektórych psów, tj. słabe bodźce wywoływały taki sam, lub nawet większy efekt aniżeli bodźce silne. Wszelkie bodźce hamulcowe ulegały rozhamowaniu.

Powyższe doświadczenia zostały wykonane na odruchach ślinowych. Brak jest natomiast opracowania tego tematu na odruchach ruchowych. Celem częściowego wypełnienia istniejącej luki w tym zagadnieniu przedsięwzięto badania nad wpływem głodzenia na warunkowe odruchy ruchowe.

METODYKA

Doświadczenia przeprowadzono na sześciu dwuletnich karasiach — *Carassius carassius* L. W wyborze zwierzęcia doświadczalnego kierowano się tym, że ryby w porównaniu z innymi zwierzętami, np. psami, bardzo łatwo znoszą długotrwałe głod-



dzenie jak to wiadomo z obserwacji w hodowli. Z drugiej strony badania *Frotowa*, *Gusielnikowa*, *Prazdnikowej* i *Baru* dowodzą, że czynność odruchowo-warunkowa ryb jest w pełni analogiczna do teje czynności u wyższych kręgowców.

Każda ryba była umieszczona w oddzielnym akwarium, temperatura wody wahała się w granicach od 16 do 19°C. Przez kilka pierwszych dni ryby wykazywały silną reakcję obronną, chowały się w zarośla, a przy jakimkolwiek stuknięciu lub zbliżeniu się eksperymentatora do akwarium gwałtownie pływały, uderzając się o ścianki. Po kilku dniach (8—10) reakcja obronna wygasta, ryby pływały spokojnie po całym akwarium, a nawet na widok człowieka podpływały do przedniej ścianki, gdzie zawsze wrzucano pokarm. Ryby karmiono mięsem posiekany na drobne kęsy (około 1 mm³). W doświadczeniach stosowano metodykę ruchowo-pokarmową według *Prazdnikowej*. Metodyka ta dawała możliwość prowadzenia doświadczeń w jak najbardziej naturalnych warunkach. W oparciu o spostrzeżenia, że ryby mają tendencję do chwytania wszelkich przedmiotów pływających w wodzie, *Prazdnikowa* zawieszała na nitce koralik w miejscu karmienia. Chwywanie koralika przez ryby było wzmacniane pokarmem. Później ruch ten był wzmocniony jedynie na tle bodźca warunkowego i w ten sposób po szeregu połączeniach: bodziec warunkowy-koralik-pokarm, wytworzył się ruchowy pokarmowy odruch warunkowy na dany bodziec.

Na czas doświadczenia na akwarium nakładano specjalną kamerę celem izolowania zwierzęcia od bodźców ubocznych, przypadkowych. Kamera była wykonana z dykty i szczelnie okrywała całe akwarium z boków i od góry. Jedynie w pokrywie kamery znajdował się otwór na koralik i lejek, za pomocą którego podawano pokarm oraz wycięcie w przedniej ściance, które stanowiło wziernik służący do obserwacji zachowania się ryby w czasie doświadczenia. Do podawania pokarmu używano lejka oraz specjalnie zmontowanej tryskawki, która spłukiwała pokarm z lejka do akwarium. Rejestracja ruchów ryby odbywała się przy pomocy dwóch bębenków Marey'a połączonych ze sobą rurką gumową. Na jednym bębenku zawieszony był koralik, a do drugiego przytwierdzony pisak. Rejestracja stosowanych bodźców odbywała się za pomocą elektrycznych znaczników Depreza. Bodźcem pobudzeniowym było czerwone światło, a bodźcami hamulcowymi światło zielone i dźwięk dzwonka. W celu zachowania jednakowych warunków doświadczenia prowadzone były zawsze w tym samym czasie przy tej samej temperaturze wody (17°C) oraz przy nieziennej ilości bodźców pobudzeniowych i hamulcowych oraz czasie ich trwania. Doświadczenia przeprowadzano codziennie za wyjątkiem dni, w których ryby głodzono. W jednym doświadczeniu stosowano 18—23 połączeń w jednodominutowych odstępach, w tym trzy hamulcowe pomiędzy bodźcami pobudzeniowymi. U wszystkich ryb doświadczenia przebiegały w następujących etapach:

- 1) wytworzenie odruchu warunkowego na koralik;
- 2) wytwarzanie ruchowego odruchu warunkowego na bodziec pobudzeniowy — światło czerwone;
- 3) wytwarzanie hamowania różnicowego na światło zielone (za wyjątkiem ryby nr 6, gdzie stosowano hamulec pierwotny — dzwonek);
- 4) serie doświadczeń „kontrolnych” przed głodzeniem;
- 5) serie doświadczeń „zasadniczych” po głodzeniu.

Wykonano szereg doświadczeń z 1, 2, 3, 5, 8 i 11-dniowym głodzeniem. O zmianach działalności odruchowo-warunkowej wnioskowano na podstawie zmian okresu utajonego reakcji ruchowej, ilości ruchów międzysygnalowych, stopnia hamowania oraz ogólnego zachowania ryby.

WYNIKI

W pierwszym etapie doświadczeń odbywał się wstępny trening polegający na wytwarzaniu odruchu warunkowego na koralik. W przedniej części akwarium wrzucano koralik zawieszony na nitce i po schwyceniu go przez rybę podawano pokarm, a koralik wyjmowano. Wrzucanie koralika odbywało się w jednoninutowych odstępach. Połączenie: koralik — pokarm stosowano przez szereg dni (10—20) do chwili utrwalenia się odruchu. W początkowym okresie treningu ryby trzymając koralik w pyszczku usiłowały równocześnie chwycić pokarm, co powodowało silne szarpanie i szamotanie się. Po takich połączeniach ryby wykazywały silną reakcję obronną i przy następnej próbie nie podpływały do koralika, a wprost przeciwnie odpływały w przeciwległy koniec akwarium. Po pewnym jednak czasie ryby chwyciły koralik bardzo sprawnie, a po podaniu pokarmu natychmiast wyrzucały go z pyszczka i łapały opadający pokarm. Następnie koralik został zawieszony na stałe w akwarium na czas doświadczenia i przystąpiono do wytwarzania odruchu na światło czerwone. W jednoninutowych odstępach zapalano lampkę i trzymano zapaloną przez 15 sek. Przy pierwszych zastosowaniach lampki ryby wykazywały silną reakcję orientacyjną objawiającą się zwrotem ciała lub podpływaniem w kierunku źródła bodźca, a po kilku zastosowaniach (3—6) zaczynały chwycić koralik. Pokarmem wzmacniano tylko chwyt koralika na tle lampki, ruchów przypadkowych nie wzmacniano. W ten sposób po szeregu połączeniach: światło czerwone-koralik-pokarm u ryb wytworzył się ruchowy pokarmowy odruch warunkowy na światło czerwone.

Wytwarzanie odruchu warunkowego na światło czerwone u poszczególnych egzemplarzy odbywało się z różną prędkością. U jednych ryb odruch wytworzył się już po 10—15-krotnym zastosowaniu bodźca (ryby nr 1, 2, 4 i 6), a u innych dopiero po 20—30-krotnym (ryby 3 i 5). Wskaźnikiem wytworzenia się odruchu było znaczne skrócenie się średniego okresu utajonego reakcji ruchowej do 2 sek. oraz zmniejszenie się ilości lub całkowite zniknięcie ruchów w przerwach. Kiedy odruch warunkowy na światło czerwone był dobrze utrwalony, przystąpiono do wytworzenia hamowania różnicowego. Jako bodziec różnicowy wprowadzono u wszystkich ryb (za wyjątkiem ryby nr 6) światło zielone. W procesie wytwarzania hamowania różnicowego dały się zauważyć wyraźnie trzy okresy: 1) okres reakcji orientacyjnej, 2) okres generalizacji, 3) okres różnicowania. Okres reakcji orientacyjnej trwał krótko i był wynikiem wprowadzenia do doświadczeń nowego bodźca. Przy pierwszych zastosowaniach lampki zielonej ryby znajdujące się w pobliżu koralika nie chwyciły go lecz wykonywały zwrot i pływały do źródła bodźca. Przy dalszych zastosowaniach lampki zielonej na zasadzie generalizacji bodźców ryby zaczynały chwycić koralik, ale

ponieważ bodziec ten nie był wzmacniany nastąpiło odróżnicowanie. Okres wytwarzania hamowania różnicowego był różny u poszczególnych osobników. Jedne ryby różnicowały już po 10—15-krotnym zastosowaniu lampki zielonej, a inne dopiero po 30—40-krotnym zastosowaniu. Wytwarzanie hamowania różnicowego miało charakterystyczny przebieg, a mianowicie było bardzo „faliste”, to znaczy, że zahamowanie odruchu na światło zielone raz występowało, a innym razem nie. Taki stan trwał przez szereg tygodni (3—5), a później nastąpiło trwałe, 100% różnicowanie. Zachowanie się ryb w czasie działania bodźca hamulcowego już po utrwaleniu się różnicowania było bardzo charakterystyczne. W momencie zapalenia się lampki zielonej ryby natychmiast odpływały z miejsca karmienia i odwracały się od źródła bodźca. Zauważono, że ruchy międzysygnalowe występowały najczęściej i w największej ilości przy pierwszych połączeniach i bezpośrednio po bodźcach hamulcowych (tab. 1).

Kiedy u ryb utrwaliło się różnicowanie, wykonywano przez szereg dni stereotypowe doświadczenia kontrolne, a następnie zwierzęta głodzono. W czasie głodzenia nie przeprowadzano z rybami żadnych eksperymentów, a tylko zmieniano im wodę. Po każdym głodzeniu wykonywano normalne, stereotypowe doświadczenie, w którym obserwowano zmiany w działalności odruchowo-warunkowej, jakie zaszły pod wpływem głodzenia.

Na podstawie doświadczeń z głodzeniem można stwierdzić, że w miarę ilości dni głodzenia następował stopniowy wzrost czynności odruchowo-warunkowej. Przy niewielkiej ilości dni głodzenia (3—5) okres utajony reakcji ruchowej stopniowo ulegał skróceniu, ilość ruchów w przerwach zwiększała się oraz następowało coraz większe rozhamowanie odruchu hamulcowego. Ogólne zachowanie się ryb wykazywało znaczne zmiany odbiegające od normalnego stanu. Pociągnięcia koralika były bardzo silne i gwałtowne, przez cały czas doświadczenia ryby wykazywały duże pobudzenie ruchowe, pływały niespokojnie po całym akwarium, często wykazywały ruchy chwytne pyszczkiem (tab. 2).

Wzrost czynności odruchowo-warunkowej zachodził jednak tylko do pewnego momentu, a mianowicie u ryb nr 1, 2 i 6 do pięciu dni głodzenia, a u ryb nr 3, 4 i 5 do trzech dni głodzenia. Natomiast przy większej ilości dni głodzenia (8—11) wyniki były wręcz odwrotne, następowało bowiem gwałtowne obniżenie się czynności odruchowo-warunkowej. Spadek ten nastąpił u ryb nr 1, 2 i 6 po ośmiu dniach głodzenia, a u ryb nr 3, 4 i 5 po pięciu dniach. Również ogólne zachowanie się uległo zmianie. Ryby robiły wrażenie mocno osłabionych, poruszały się z wielkim trudem, były bardzo powolne, często nie reagowały na bodźce, a dopiero pod koniec doświadczenia nieco się ożywiały (tab. 3). Po zbyt długim głodzeniu ryby trudno wracały do normy i wykazywały silną reakcję obronną.

Zmiany w działalności odruchowo-warunkowej, jakie zaszły pod wpływem różnych okresów głodzenia najlepiej ilustruje załączony wykres (ryc. 1).

Ponieważ mogłyby istnieć wątpliwości czy rzeczywiście długotrwałe głodzenie, a nie np. przerwa w doświadczeniach (kiedy ryby były głó-

Tabela I. Ryba nr 1

Table I. Fish No. 1

Protokół doświadczenia z dnia 10. X. 1955 r.

Protocol of an experiment on 10 October 1955

Dośw. 27 (1)

godz. 9⁰⁰ (2)

temp. wody 17°C (3)

Lp. (4)	Czas w min. (5)	Bodziec warunkowy (6)		Okres utaj. w sek. (9)	Bodziec bezwar. (10)	Ruchy w przerwach (11)	Uwagi (12)
		symbol (7)	izol. czas. w sek. (8)				
1	1	Lc	2	1	+	2	
2	2	Lc	2	1	+	2	
3	3	Lc	2	1	+	2	
4	4	Lc	2	1	+	3	
5	5	Lc	2	1	+		
6	6	Lz	15	—	—	3	
7	7	Lc	2	1	+		
8	8	Lc	2	1	+		
9	9	Lc	2	1	+		
10	10	Lc	2	1	+		
11	11	Lc	3	2	+		
12	12	Lz	15	—	—		
13	13	Lc	2	1	+		
14	14	Lc	2	1	+		
15	15	Lc	3	2	+		
16	16	Lc	3	2	+		

Lc = światło czerwone, Lz = światło zielone, + = podanie pokarmu, — = brak podania pokarmu.

Exp. 27 (1); 9 a. m. (2); water temp. 17°C (3); No. (4); time in min. (5); conditional stimulus (6); symbol (7); time of isolated action in sec. (8); latent period in sec. (9); unconditional stimulus (10); movements in intervals (11); notes (12).

Lc = red light; Lz = green light; + = food given; — = food not given.

dzone) powodowało zakłócenie w działalności odruchowo-warunkowej ryb, wykonano doświadczenie sprawdzające. Przez szereg dni nie wykonywano

Tabela 2. Ryba nr 1

Table 2. Fish No. 1

Protokół doświadczenia z dnia 9. XI. 1955 r.
Protocol of an experiment on 9 November 1955

Dośw. 46 (1)

godz. 9⁰⁰ (2)

temp. wody 17°C (3)

po trzech dniach głodzenia

Lp. (4)	Czas w min. (5)	Bodziec warunkowy (6)		Okres utaj. w sek. (9)	Bodziec bezw- runkowy (10)	Ruchy w przerwach (11)	Uwagi (12)
		symbol (7)	izol. czas w sek. (8)				
1	1	Lc	2	1	+		
2	2	Lc	2	1	+	3	
3	3	Lc	2	1	+	2	szarpie koralik b. mocno (13)
4	4	Lc	2	1	+		
5	5	Lc	2	1	+	1	
6	6	Lz	15	1	—	2	plywa gwałtownie po całym akwa- rium (14)
7	7	Lc	2	1	+	3	
8	8	Lc	2	1	+		
9	9	Lc	2	1	+		
10	10	Lc	2	1	+	1	ruchy chwytne pyszczykiem (15)
11	11	Lc	2	1	+	2	
12	12	Lz	15	3	—	1	
13	13	Lc	2	1	+	2	
14	14	Lc	2	1	+	2	na Lz wiele razy ciągnie koral (16)
15	15	Lc	2	1	+	2	

Exp. 46 (1); 9 a. m. (2); water temp. 17°C (3); after three days of starvation.

No. (4); time in min. (5)z conditional stimulus (6); symbol (7); time of isolated action in sec. (8); latent period in sec. (9); unconditional stimulus (10); movements in intervals (11); notes (12); pulls the bead very vigorously (13); swims very vigorously all over the aquarium (14); snapping movements (15); at Lz tugs at the bead many times (16).

doświadczeń, a tylko ryby karmiono. Wykonane następne doświadczenie po takiej przerwie wykazało, że działalność odruchowo-warunkowa ryb jest normalna.

Tabela 3. Ryba nr 1

Table 3. Fish No. 1

Protokół doświadczenia z dnia 2. XII. 1955 r.
 Protocol of an experiment on 2 December 1955

Dośw. 56 (1)

godz. 9⁰⁰ (2)

temp. wody 17°C (3)

po ośmiu dniach głodzenia

Lp. (4)	Czas w min. (5)	Bodziec warunkowy (6)		Okres utaj. w sek. (9)	Bodziec bezw- warunkowy (10)	Ruchy w przerwach (11)	Uwagi (12)
		symbol (7)	izol. czas w sek. (8)				
1	1	Lc	15	—	—		porusza się z trudem (13)
2	2	Lc	15	—	—		
3	3	Lc	15	—	—		
4	4	Lc	15	—	—		
5	5	Lc	10	9	+		
6	6	Lc	12	11	+		
7	7	Lc	5	4	+		
8	8	Lc	6	5	+		
9	9	Lc	3	2	+		
10	10	Lz	15	—	—		
11	11	Lc	15	—	—		
12	12	Lc	9	8	+		
13	13	Lc	4	3	+	1	
14	14	Lc	3	2	+		
15	15	Lc	3	2	+		
16	16	Lz	15	—	—		
17	17	Lc	3	2	+	1	
18	18	Lc	4	3	+		
19	19	Lc	5	4	+		

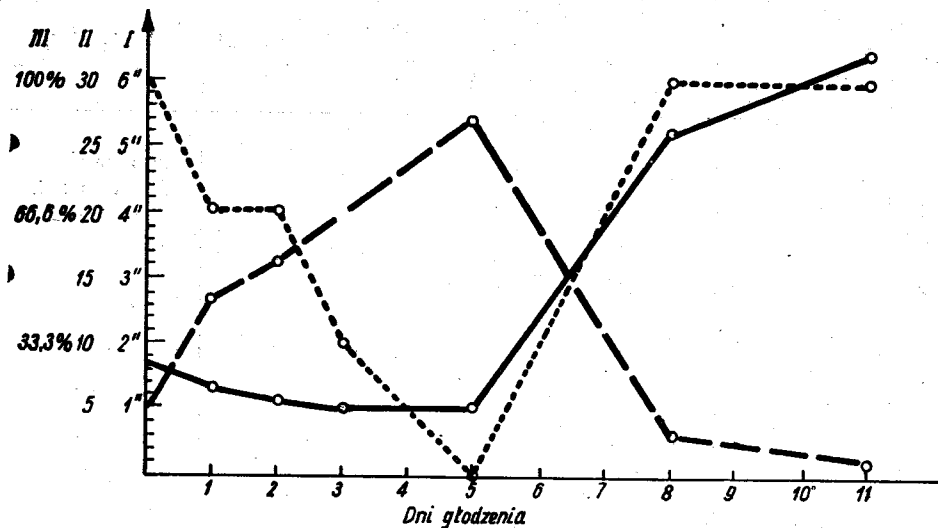
Experiment 56 (1); 9 a. m. (2); water temperature 17°C (3); after eight days of starvation. No (4); time in min. (5); conditional stimulus (6); symbol (7); time of isolated action in sec. (8); latent period in sec. (9); unconditional stimulus (10); movements in intervals (11); notes (12); moves with difficulty (13).

OMÓWIENIE WYNIKÓW

Dane eksperymentalne wykazały, że głodzenie ryb powoduje znaczne zmiany w działalności odruchowo-warunkowej.

W miarę zwiększania ilości dni głodzenia zachodzi wzmożenie odruchów

warunkowych wyrażające się zmniejszeniem okresu utajonego reakcji ruchowej, zwiększeniem ilości ruchów międzysygnalowych, występowaniem rozhamowania, a także ogólnym pobudzeniem ruchowym. Taki stan rzeczy jest prawdopodobnie wynikiem silnego pobudzenia ośrodka pokarmowego, którego tonus stopniowo wzrasta, w miarę ilości dni głodzenia. Stwierdzono, że rozhamowanie odruchu następowało u różnych ryb po



Ryc. 1. Wykres zależności okresu utajonego, ilości ruchów międzysygnalowych i stopnia hamowania od ilości dni głodzenia (Ryb. Nr 2).

oś rzędnych I = okres utajony reakcji ruchowej;
oś rzędnych II = ilość ruchów międzysygnalowych;
oś rzędnych III = procent hamowania;
oś odciętych = ilość dni głodzenia.

— okres utajony reakcji ruchowej;
- - - - - ruchy międzysygnalowe;
..... procent hamowania.

różnej ilości dni głodzenia i w różnym stopniu. Prawdopodobnie moment i stopień tego rozhamowania zależy od typu układu nerwowego danego osobnika, od jego fizjologicznych właściwości. Wzrost pobudliwości pokarmowej zachodził jednak tylko do pewnego momentu, gdyż zbyt długie głodzenie dawało wprost przeciwny rezultat, a mianowicie gwałtowny spadek pobudliwości pokarmowej i związany z nim brak odruchów warunkowych. Przypuszczalnie zbyt długie głodzenie powoduje ogólne wyczerpanie organizmu z powodu niedożywienia, a tym samym osłabienia działalności ośrodkowego układu nerwowego co staje się z kolei przyczyną spadku pobudliwości pokarmowej i zaniku warunkowych odruchów pokarmowych.

A. Романюк

ВЛИЯНИЕ ГОЛОДАНИЯ НА ДВИГАТЕЛЬНО-ПИЩЕВЫЕ УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ У РЫБ

Содержание

Опыты были проведены на 6-ти рыбах (*Carassius carassius* L.). Пищевой двигательный условный рефлекс состоял в хватании ртом маленького коралла на красный свет. На зеленый свет была выработана дифференцировка. После закрепления как положительных, так и тормозных рефлексов изучалось действие на них голодания. Было обнаружено, что если голодание длится от 3 х до 5-ти дней положительные условные рефлексы усиливаются латентный период укорачивается, тормозные рефлексы релаксируются и увеличивается число междусигнальных движений. После более продолжительного голодания 8—11 дней условные рефлексы уменьшаются.

Очень продолжительное голодание вызывает длительное исчезновение всех условных рефлексов. В контрольных опытах в которых интервал между опытами длился такое же количество дней как период голода, но животные были кормлены исчезновение условных рефлексов не наблюдалось.

A. Romaniuk

THE EFFECT OF HUNGER ON ALIMENTARY INSTRUMENTAL CONDITIONED REFLEXES IN FISHES

Summary

The alimentary instrumental conditioned reflex of catching a bead by mouth to red light was established in 6 fishes (*Carassius carassius* L.). Green light was used as a differential stimulus. The fishes were subjected to hunger for various periods of time after which the conditioned reflexes were tested. If hunger lasted 3—5 days, a shortening of the latency of the conditioned reactions was found; also disinhibition of the differential stimulus, increase of number of intertrial movements and a rise of general motor activity was observed. If hunger lasted 8—11 days a considerable fall in the conditioned reactions took place. After prolonged hunger the fishes showed a strong defensive behaviour, they did not react to conditioned stimuli and they could not be used in experiments for several weeks. Control fishes which were not used in experiments for many days during which time hunger was not applied, did not show any changes in conditioned-reflex activity.

PIŚMIENICTWO

1. Baru A. W.: Woprosy sravnitelnoj fizjologii i patologii wyzszej nierwnoj dzjelatelnosti. Leningrad, 1955, 92, 110. — 2. Frołow I. P.: Pflüger Archiv, 1925, 207, 347. — 3. Frołow I. P.: Pflüger Archiv, 1925, 208, 261. — 4. Frołow I. P.: Pflüger Archiv, 1928, 1, 220, 230. — 5. Frołow I. P.: Trudy fizjol. lab. Pawłowa, 1941. — 6. Gusielnikow W. J.: Fizjol. Żurnał, 1952, 38, 5, 612. — 7. Pawłow I. P.: Dwaściecia lat badań wyzszej czynności nerwowej (zachowania się zwierząt), Warszawa, 1952, 417. — 8. Petrova M. K.: Archiv. Bioł. Nauk, 1934, 34, 1—3, 41. — 9. Pradžnikowa N. W.: Żurnał Wyższ. Nerw. Dejat. 1953, 3, 3, 464. — 10. Rozental I. S.: Archiv Bioł. Nauk, 1922, 21, 3—5, 151. — 11. Rikman W. W.: cyt. wg Pawłowa.

Otrzymano dnia 4. III. 1959 r.