
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ИМЕНИ И. М. СЕЧЕНОВА



Том XXXV, № 5

СЕНТЯБРЬ — ОКТЯБРЬ



1949

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ ОБЩЕСТВО ФИЗИОЛОГОВ, БИОХИМИКОВ И ФАРМАКОЛОГОВ
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР им. И. М. СЕЧЕНОВА

Основан И. П. ПАВЛОВЫМ в 1917 г.

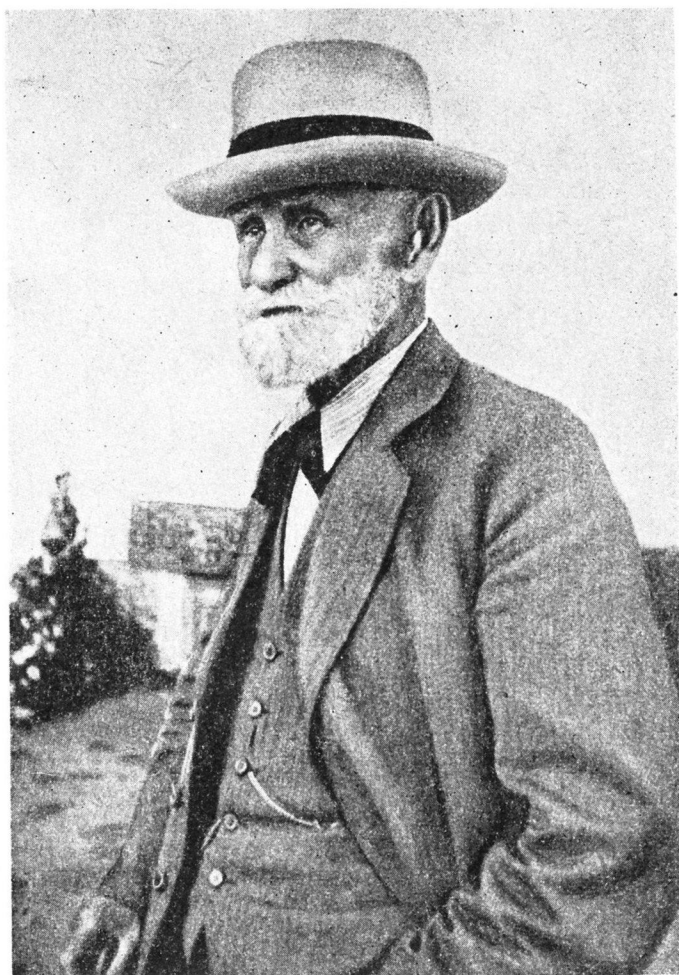
Редактор академик Л. А. ОРБЕЛИ

Редакционная коллегия:

Э. А. Асратян, К. М. Быков, Г. В. Гершуни, Н. И. Гращенко,
С. М. Дионесов, Х. С. Коштойянц, Е. М. Крепс, Н. И. Михельсон,
Л. А. Орбели, И. П. Разенков, А. В. Тонких

*Памяти великого физиолога
ИВАНА ПЕТРОВИЧА ПАВЛОВА
к столетию со дня его рождения
(1849—1949)*

Ив. Пб.



СТО ЛЕТ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ И. П. ПАВЛОВА

Столетие со дня рождения гениального сына русского народа Ивана Петровича Павлова отмечается в нашей стране как торжество передовой советской науки. Советская физиология заняла ведущее место в мире. Этим мы обязаны, прежде всего, И. П. Павлову.

Своим неутомимым исканием научной истины, страстной борьбой с идеализмом в естествознании, грандиозными достижениями в области биологии и медицины И. П. Павлов внес неоценимый вклад в естественно-научную основу диалектического материализма и заложил прочный фундамент для материалистической психологии.

Павлов является величайшим естествоиспытателем XX века. Он создал непревзойденный метод естественно-научного исследования деятельности мозга. Его классическое учение о высшей нервной деятельности вскрывает механизмы индивидуального приспособления животного организма к внешней среде. Оно дает представление о формировании и перестройке рефлекторных актов. Оно дает ключ к пониманию функциональной эволюции нервной системы.

Установив закономерности приспособительной изменчивости высшего отдела центральной нервной системы — коры больших полушарий головного мозга животных, Павлов творчески развил эволюционное учение.

Научные достижения И. П. Павлова не только в области высшей нервной деятельности, но и в других областях физиологии являются неиссякаемым источником для дальнейшего развития физиологии и ряда смежных дисциплин. Едва ли найдется в настоящее время какая-нибудь область медицины, которая не могла бы для своего дальнейшего плодотворного развития опираться на те открытия, которые были сделаны Иваном Петровичем Павловым.

И. П. Павлов был подлинным представителем передовой материалистической науки. Именно на основе материалистического мировоззрения, под влиянием бурного роста революционно-демократических сил России и передовой русской классической философской мысли, Павлов смог создать свое бессмертное учение о высшей нервной деятельности.

Приступив к изучению мозга объективным методом, И. П. Павлов встал на тот единственно правильный путь, который В. И. Ленин указал (1894 г.) для «научного психолога».

Еще на заре возникновения учения об условных рефлексах, в своей речи на Международном медицинском конгрессе в Мадриде в 1903 г. Иван Петрович определил материалистический подход естествоиспытателя

к изучаемым явлениям природы. Он говорил тогда: «Для натуралиста все в методе, в шансах добыть непоколебимую, прочную истину, и с этой только, обязательной для него точки зрения, душа как натуралистический принцип не только не нужна ему, а даже вредно давала бы себя знать на его работе, напрасно ограничивая смелость и глубину его анализа».

Как убежденный материалист И. П. Павлов вел страстную борьбу против идеализма в науке. Все попытки физиологов и психологов-идеалистов «сокрушать» материалистическую рефлекторную теорию встречали со стороны Ивана Петровича резкий отпор. На утверждения Лешли, что «рефлекторная теория стала теперь скорее препятствием, чем пособником прогресса», Иван Петрович написал незабываемый «Ответ физиолога психологам», в котором он писал: «Не будет большим грехом с моей стороны, если я допущу, что это убеждение живет и в части психологов, замаскированное утверждением своеобразности психических явлений, под которым чувствуется, несмотря на все научно-приличные оговорки, все тот же дуализм с анимизмом, непосредственно разделяемый еще массой думающих людей, не говоря о верующих».

Идейная борьба И. П. Павлова против зарубежных ученых-идеалистов очень ярко отображена в «Павловских средах». Достаточно указать на выступления Павлова против дуализма и анимизма Шеррингтона, Бете, Иеркса, Келера и других.

Не будет преувеличением сказать, что Иван Петрович был непревзойденным пропагандистом своего материалистического учения о высшей нервной деятельности, направленного против идеализма в естествознании. С неутомимой энергией и исключительной страстью он выступал на многочисленных научных съездах, конференциях, совещаниях у нас и за рубежом. Научные выступления Павлова всегда являлись событием в биологии и медицине.

И. П. Павлов был горячим патриотом и великим гражданином нашей Родины. Цель своей жизни он видел в беззаветном служении своему народу.

«Что ни делаю, — говорил он, — постоянно думаю, что служу этим, сколько позволяют мне мои силы, прежде всего моему отечеству».

Судьбы Родины кровно интересовали Ивана Петровича. «Волнующее чувство испытываю я, — писал Иван Петрович, — когда доводится выступать перед иностранцами. Невероятно остро понимаешь тогда, что русский ты человек и каждая капля твоего дела приносит Родине пользу или вред. Это чувство всегда было остро во мне, но сейчас я все более вдумаюсь в него... Только пустые люди не испытывают прекрасного и возвышающего чувства Родины».

И. П. Павлову было совершенно чуждо преклонение перед зарубежной наукой, он неустанно боролся за возвышение авторитета отечественной науки. Он гордился приоритетом русской науки в ряде важнейших открытий. Он гордился «гениальным взмахом русской мысли», «достижениями русского ума». В ответ на приветствие Ленинградского общества физиологов, в связи с 85-летием со дня рождения, И. П. Павлов писал: «Да,

я рад, что вместе с Иваном Михайловичем и полком моих дорогих сотрудников мы приобрели для могучей власти физиологического исследования вместо половинчатого весь нераздельно животный организм. И это — целиком наша русская неоспоримая заслуга в мировой науке, в общей человеческой мысли».

Как истинного патриота Павлова глубоко волновали явления общественной и политической жизни страны. Он бурно реагировал на поражение царизма в Русско-японской войне. С негодованием он говорил тогда: «Только революция может помочь теперь; с этим гнилым самодержавием нужно покончить. Люди, которые довели страну до такого позора, не могут оставаться у власти».

Свое отрицательное отношение к самодержавному строю и политические настроения в период Февральской революции И. П. Павлов выразил в приветственном письме Первому съезду российских физиологов 6 апреля 1917 г. Он писал: «Мы только что расстались с мрачным гнетущим временем. Довольно Вам сказать, что этот наш съезд не был разрешен к рождеству и допущен на пасхе лишь под расписку членов Организационного комитета, что на съезде не будет никаких политических резолюций. Этого мало. За два-три дня до нашей революции окончательное разрешение последовало с обязательством накануне представить тезисы научных докладов градоначальнику. Слава богу, — это уже прошлое и, будем надеяться, безвозвратное... для нас будет новый повод усилить нашу рабочую энергию до высшей степени».

Советский патриотизм Ивана Петровича формировался под влиянием всемирно исторических побед социалистического строя в нашей стране под гениальным руководством Владимира Ильича Ленина и Иосифа Виссарионовича Сталина.

Павлов искренне радовался успехам социалистического строительства, ленинско-сталинской национальной политике, приведшей к дружбе народов СССР, небывалому расцвету науки в нашей стране после Великой Октябрьской социалистической революции. «Наша Родина, — писал Павлов, — открывает большие просторы перед учеными, и нужно отдать должное — науку щедро вводят в жизнь в нашей стране. До последней степени щедро».

На приеме правительством делегатов XV Международного конгресса физиологов в СССР президент конгресса И. П. Павлов сказал: «Вы слышали и видели, какое исключительное и благоприятное положение занимает в моем отечестве наука. Сложившиеся у нас отношения между государственной властью и наукой я хочу проиллюстрировать одним только примером: мы, руководители научных учреждений, находимся прямо в тревоге и беспокойстве по поводу того, будем ли мы в состоянии оправдать все те средства, которые нам предоставляет правительство (товарищ Молотов, с места: „Уверены, что безусловно оправдывает!“)».

И. П. Павлов был не только великим ученым, но и замечательным учителем. Гениальный ум Ивана Петровича, необычайная глубина и широта его естественно-научных взглядов, обаяние его личности и выдающиеся качества его как учителя всегда привлекали к нему многочисленных учени-

ков. Личным примером страстного искателя научной истины, отдавшего всю жизнь науке, Иван Петрович воодушевлял своих учеников.

На основе собственного жизненного и творческого опыта И. П. Павлов в своем письме к молодежи рекомендует тщательно собирать факты, но не быть архивариусами фактов, проявлять в работе последовательность, скромность, настойчивость и страстность.

Павлов — гордость нашей Родины. Вот почему товарищ Сталин в своей речи 6 ноября 1941 г. среди других славных имен назвал также имя И. П. Павлова как человека, олицетворяющего величие нашего народа.

Задача учеников и последователей Ивана Петровича Павлова — на основе передовой методологии диалектического материализма добиться новых успехов в дальнейшем развитии его великого научного наследия.

ИНТЕРОЦЕПТИВНАЯ СИГНАЛИЗАЦИЯ И СИМПАТИЧЕСКАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

СООБЩЕНИЕ I. ХАРАКТЕР ИНТЕРОЦЕПЦИИ ПРИ УДАЛЕННЫХ ВЕРХНИХ ШЕЙНЫХ СИМПАТИЧЕСКИХ ГАНГЛИЯХ

Э. Ш. Айрапетьянц и Е. В. Стефанович

Лаборатория высшей нервной деятельности Ленинградского университета
им. А. А. Жданова и Лаборатория кортико-висцеральной физиологии Института
центральной нервной системы Академии Медицинских Наук СССР

Поступило 4 VII 1949

Исследования принципов взаимоотношения коры головного мозга и внутренних органов, проводимые К. М. Быковым и его школой, позволили раскрыть новые пути в разработке идей, завещанных И. П. Павловым. Условные рефлексы оказалось возможным рассматривать как универсальные механизмы, могущие служить средством уяснения взаимоотношений организма, как целого, со средой и взаимоотношений систем организма между собой, сложнейших координаций функций внутренних органов. В особенности оказалось плодотворным приложение учения И. П. Павлова для понимания природы и роли тех сигналов, которые поступают в кору головного мозга с внутренних органов, — интероцептивных рефлексов.

При исследовании свойств интероцептивных условных рефлексов, как они изучаются одним из нас (Айрапетьянц, 1940, 1946), были отмечены, при сравнении с экстероцептивными, и тождественные, и специфические черты.

Сигнализацию с органов внутренней среды надо считать двухстадийной. В первой стадии она характеризуется диффузным влиянием на все этажи центральной нервной системы, отражаясь в коре головного мозга преимущественно в соучастии с другими действующими рефлекторными установками. Интероцептивная сигнализация дает о себе знать в эффекторном аппарате или повышением наличного возбуждения или, напротив, его снижением. Потоки спонтанных раздражений, идущие с органа, сами по себе еще слабы, чтобы вызвать качественно новый эффект, но их действие улавливается в рефлекторном аппарате, и они являют собой факторы, формирующие тот или иной физиологический акт. Весьма важным обстоятельством надо считать тот бесспорный факт, что в этой стадии интероцептивная стимуляция способна превратиться в условный рефлекс, если сочетание условного и безусловного раздражителей биологически адекватно и многократно повторяется. Образовавшийся условный рефлекс все еще не стоек, изменчив и часто маскируется другими, прочно закрепленными условными сигналами.

В соответствии с силой длительно навязываемого раздражающего агента и наличием доминантного фокуса возбуждения, внутренняя сигна-

лизация вступает во вторую стадию: условные рефлексы приобретают вполне определенный вектор действия и становятся стойкими, явными.

Теперь сходство интеро- и экстероцептивных условных рефлексов настолько велико, что по механизму возникновения и по сигнализационной роли они представляют рефлексы одного ряда. Необходимо поэтому признать, что, соответственно типу среды, формируются два варьирующих типа сигнализации — разнотипные условные рефлексы.

Именно с этих позиций весьма важно выяснить значение симпатической нервной системы в осуществлении рефлекторной сигнализации с органов, расположенных во внутренней для организма среде. Прежде всего, мы исследовали изменения интероцептивных условных рефлексов при перерезке шейных симпатических нервов ниже одноименных верхних узлов. Как известно, впервые Э. А. Асратян (1930, 1934) в лаборатории Л. А. Орбели показал, что при перерезке указанных нервов и, в особенности, при экстирпации верхних шейных симпатических узлов изменяется течение экстероцептивных условных рефлексов, нарушается соотношение между процессами возбуждения и торможения в коре головного мозга. По предложению одного из нас, Лобанова (1947) изучала на собаке пищевые условные рефлексы с желудка и, в частности, взаимодействие их с временными связями экстероцептивного происхождения. При этом в связи с перерезкой шейных симпатических нервов обнаружилась следующая картина: интероцептивные сигналы, будучи слабыми, нестойкими, замаскированными до частичной десимпатизации, стали относительно более выраженными, повышенными сразу же после перерезки симпатических нервов. Начиная с 20-го дня после перерезки влияние интероцептивных сигналов на экстероцептивные оказалось резким и определенным. Исходя из этих первых фактов, мы отметили, что на какой-то срок после частичной десимпатизации происходит обострение интероцептивной сигнализации, а в связи с этим, внешняя реакция рецепторов впадает в сопряженную зависимость от раздражений внутренних рецепторов.

Параллельно описываемым исследованиям мы с этого же периода (1947), но в условиях острых опытов, приступили к изучению характера возбуждения рецепторов почки и кишечника при выключении участков симпатической нервной системы. Опыты были проведены на 43 кошках в двух сериях: а) с перерезкой шейных симпатических нервов и б) с экстирпацией верхних шейных симпатических ганглиев.

МЕТОДИКА

Наркоз применялся преимущественно уретановый (10%-й), внутривенно, но в ряде опытов, по техническим обстоятельствам, вместо уретана внутримышечно вводился гексобарбитон. Показателями рефлекторных сигналов с интероцепторов служили изменения уровня кровяного давления (в сонной артерии) и дыхания. Регистрация велась обычным способом. Перфузируемый участок тонкой кишки, размером 10—15 см, брался на расстоянии 2—3 см от илеоцекальной области. В одних опытах почка, в других участок кишки тщательно изолировалась от общего кровоснабжения наложением лигатур и перерезкой сосудов. Таким образом, связь органа с организмом осуществлялась исключительно по нервным путям. Перфузия производилась окисидированной питательной жидкостью Тироде с помощью общеизвестной методики: в артериальную канюлю поступал раствор, а из венозной вытекали капли перфузата со скоростью от 30 до 60 капель в 1 мин. Перфузия органа длилась, как правило, в пределах 1 часа до перерезки нервов (удаления ганглиев), и еще 2, иногда 3 часа после выключения симпатической иннервации. В некоторых случаях мы брали вторично свежий участок кишки, расположенный рядом с уже использованным в опыте.

В качестве раздражителя служили растворы выбранной концентрации ацетилхолина, адреналина, винного спирта, солей калия, кальция, вводимые шприцем в перфузат непосредственно у артериальной канюли. Между каждым раздражением соблюдался перерыв не менее 10 мин.

Индивидуальные различия животных сказывались в том, что исходные показатели чувствительности внутренних органов довольно широко варьировались. У одних кошек пороговый эффект наблюдался, например, при действии 0.25%-го раствора KCl, а у других — 1%-го. Естественно, что сравнительная оценка рецепции в цифровых обозначениях до и после частичной десимпатизации должна вестись в пределах каждого опыта.

Принимая во внимание опыты А. В. Тонких, мы старались удалять симпатический ганглий осторожно, чтобы избежать излишних повреждений. Симпатический нерв берется на лигатуру, снимается капсула, отделяется симпатический узел от вагусного и удаляется ножницами весь ганглий с перерезкой всех ветвей.

После удаления одного ганглия кровяное давление, как правило, падает и приходит к норме спустя 20—35 мин.; однако часто оно в течение длительного срока остается ниже исходного. Смотри по задачам конкретного опыта, мы продолжали исследование или сейчас же после удаления узла или спустя 60 мин.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Интероцепция после перерезки шейных симпатических нервов

Приведем несколько опытов.

Опыт 6 I 1948. Уретановый наркоз (40 мл 10%-го раствора). Перфузируется кишка. Раздражение ацетилхолином (10^{-6} , 1 мл) рецепторов кишки вызывает на кровяном давлении пороговый, еле заметный эффект

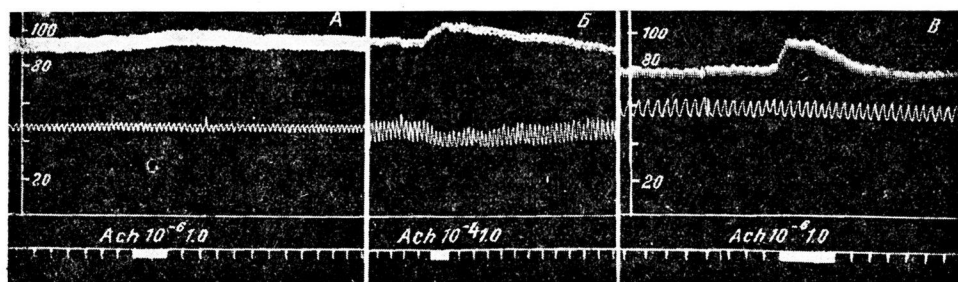


Рис. 1. Рецепция кишки при раздражении ацетилхолином 10^{-6} до и после перерезки шейного симпатического нерва.

А и Б — контроль; В — после перерезки нерва. Сверху вниз: кровяное давление, дыхание, нулевая линия, отметка времени; белая полоса — отметка раздражения.

(рис. 1, А). Ацетилхолин (10^{-4}) повышает давление на 9 мм ртутного столба (рис. 1, Б). Спустя 2 часа после начала перфузии перерезается левый шейный симпатический нерв — уровень кровяного давления снижается с 95 до 80 мм. На этом фоне ацетилхолин в пороговой концентрации (10^{-6} , 1 мл) вызывает резкий подъем кровяного давления: на 20 мм (рис. 1, В).

В этом же опыте было испробовано действие 5%-го раствора винного спирта (1 мл), давшего до перерезки пороговый эффект, а после перерезки значительный подъем уровня кровяного давления. Укажем попутно, что раздражение спиртом рецепторов кишки вызвало спустя $1\frac{1}{2}$ —2 мин. сперва лизательный рефлекс, затем позывы к тошноте и рвотные движения.

Опыт 27 IV 1948. Уретановый наркоз (18 мл 10%-го раствора). Перфузируется кишка. Перфузия начата в 14 часов. Левый симпатический нерв перерезается в 14 ч. 53 мин., правый — в 16 ч. 24 мин. Раздражение производится солями калия. В контрольном опыте пороговый эффект вызывается 0.25%-м раствором (1 мл); 1%-й раствор KCl вызывает подъем давления на 16 мм (рис. 2, А); 2%-й раствор — на 20 мм. После перерезки пороговая концентрация превращается в надпороговую, а 1%-й раствор KCl вызывает повышение кровяного давления на 26 мм

(рис. 2, Б), т. е. при десимпатизации рецепция кишки оказывается сильно обостренной.

Те же отношения были обнаружены при раздражении рецепторов почки, с той разницей, что в ряде опытов после перерезки симпатического

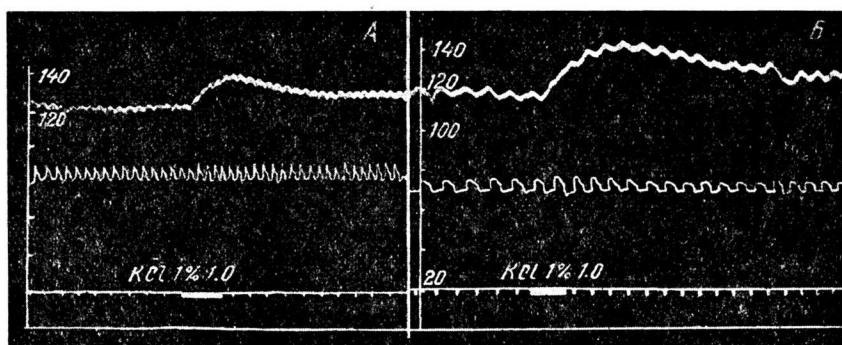


Рис. 2. Рецепция кишки при раздражении 1%-м раствором KCl до и после перерезки шейного симпатического нерва.

А — контроль; Б — после перерезки. Сверху вниз: кровяное давление, дыхание, отметка времени, нулевая линия; белая полоса — отметка раздражения.

нерва кратковременный удар по рецепторам создает в течение длительного срока (несколько минут) неспадающее повышение уровня кровяного давления, представляя форму затяжного тонического сужения сосудов.

Интероцепция после удаления верхних шейных симпатических ганглиев

Приведем несколько опытов.

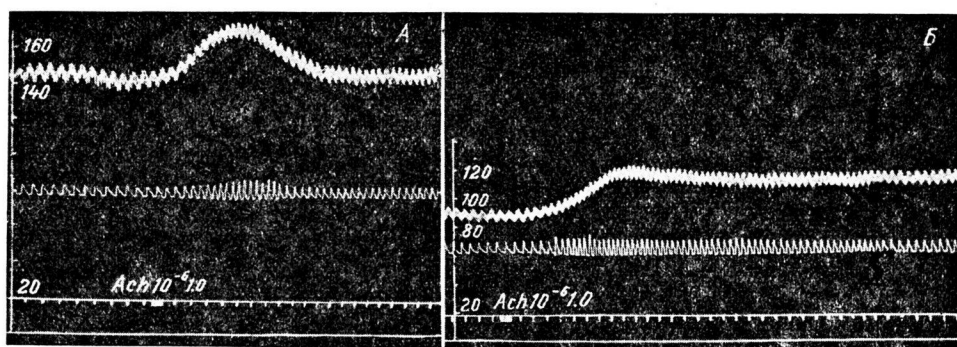


Рис. 3. Рецепция кишки при раздражении ацетилхолином 10^{-6} до и после удаления правого верхнего шейного симпатического ганглия.

А — контроль; Б — после удаления. Обозначения те же, что и на рис. 2.

Опыт 20 IV 1948. Уретановый наркоз (10%-й раствор, 12 мл). Перфузируется кишка. Контрольные показатели следующие. Раздражение ацетилхолином (10^{-6} , 1 мл) вызывает значительный подъем уровня кровяного давления — на 24 мм, но через 25 сек. давление возвращается к норме; амплитуда дыхания кратковременно удлиняется (рис. 3, А). Раздражение солями калия (0.5%-й раствор, 1 мл) производит подъем кровяного давления на 16 мм с резким учащением дыхания (рис. 4, А).

Через 1 ч. 20 мин. удален один ганглий (правый). Кровяное давление падает с 150 до 90 мм. Спустя 50 мин. испытывается ацетилхолин в той же концентрации: подъем давления только на 30 мм, т. е. на 6 мм выше контрольного, но кривая характеризуется длительным стойким возбуждением (рис. 3, Б). В этих же условиях действие KCl в той же

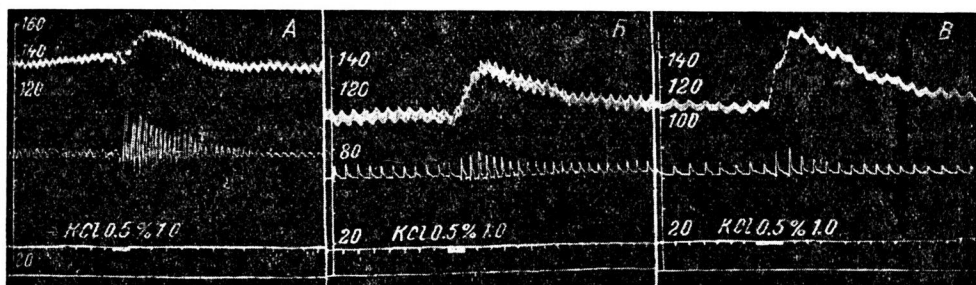


Рис. 4. Рецепция кишки при раздражении 0.5%-м раствором KCl до и после удаления обоих верхних шейных симпатических ганглиев.

А — контроль; Б — после удаления правого ганглия; В — после удаления обоих ганглиев. Обозначения те же, что и на рис. 2.

концентрации, что и в контроле, вызывает подъем давления на 34 мм, т. е. в два раза больше (рис. 4, Б).

Спустя еще 2 часа удален второй ганглий, кроме того приготовлен новый участок тонкой кишки для перфузии рядом со старым. Ацетилхолин вызывает такой же подъем кровяного давления, но при этом возбужденное состояние длится 5 мин. KCl в тех же дозах сразу же и резко

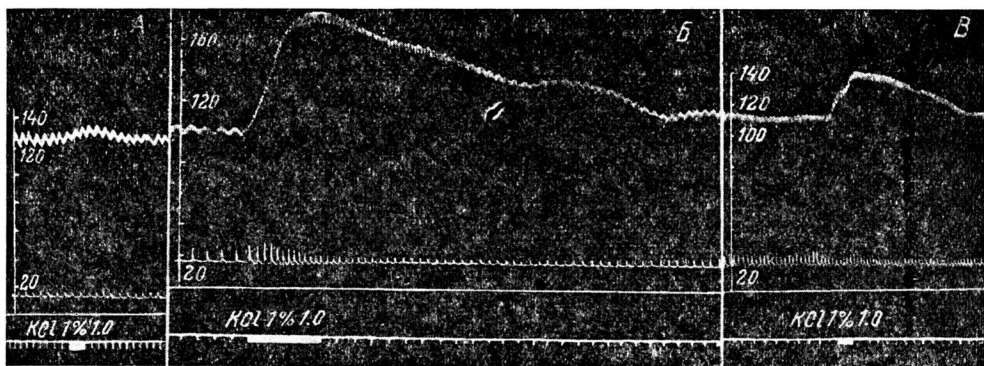


Рис. 5. Рецепция кишки при раздражении 1%-м раствором KCl до и после удаления обоих верхних симпатических ганглиев.

А — контроль; Б — после удаления; В — повторное раздражение. Обозначения те же, что и на рис. 1.

повышает кровяное давление до 52 мм (рис. 4, В), т. е. еще на 18 мм, а кривая плавно спускается до исходного уровня.

Опыт 12 I 1949. Уретановый наркоз (10%-й раствор, 10 мл). Перфузируется кишка. Раздражение адреналином (10^{-5} , 1 мл) вызывает медленный подъем кровяного давления, с общей высотой до 32 мм ртутного столба. KCl в 0.5%-м растворе дает едва заметный эффект, а в 1%-м растворе — незначительное повышение, всего на 3 мм (рис. 5, А).

Через 2 ч. 30 мин. после начала перфузии удален один ганглий (левый), а спустя еще 35 мин. 1%-й раствор KCl вызывает повышение давления на 20 мм, а адреналин — только на 8 мм.

После смены участка тонкой кишки удаляется второй ганглий: кровяное давление по сравнению с исходным уровнем (перед началом перфузирования первого участка кишки) снижается на 24 мм (с 138 до 114 мм). На этом фоне вначале пробуются действие адреналина в контрольной концентрации: кровяное давление повышается всего на 2 мм. Восприимчивость рецепции на адреналин в связи с удалением обоих ганглиев почти исчезла. Аналогичные соотношения были выявлены и в другом опыте. В контроле адреналин в концентрации 10^{-6} повысил уровень кровяного давления на 12 мм, а после экстирпации одного ганглия (левого) эффект на действие адреналина исчез.

Совершенно противоположную картину в этих же условиях вызывает действие солей калия. Введенный в перфузат 1%-й раствор KCl после

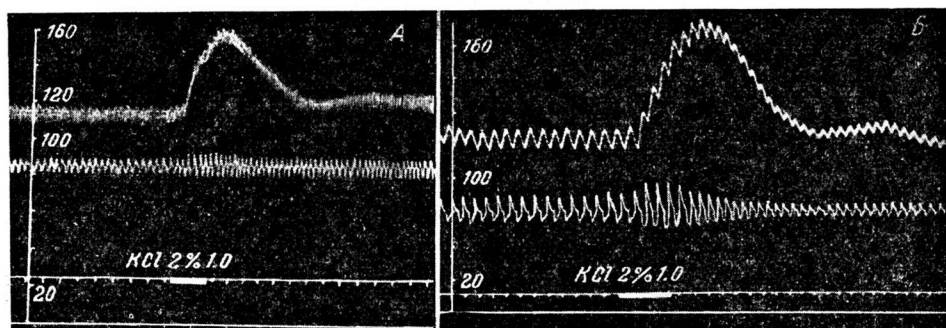


Рис. 6. Рецепция кишки при раздражении 2%-м раствором KCl до и после удаления обоих верхних симпатических ганглиев.

А — контроль; Б — после удаления. Обозначения те же, что и на рис. 2.

экстирпации обоих ганглиев с места же производит громадный по силе прессорный эффект: кровяное давление резко повышается с 105 до 180 мм ртутного столба, а затем плавно снижается до исходного уровня (рис. 5, Б).

Кратко опишем еще один опыт, повторяющий эту закономерность в отношении KCl при усиленной концентрации раствора.

Опыт от 18 IV 1949. Уретановый наркоз (10%-й раствор, 14 мл). Перфузируется кишка. 20-й раствор KCl (1 мл) вызывает подъем кровяного давления на 4 мм (рис. 6, А). После экстирпации одного ганглия (левого) соли калия, действующие на рецепторы кишки, вызывают подъем давления на 50 мм. После же экстирпации второго ганглия раздражитель еще более повышает кровяное давление — на 64 мм (рис. 6, Б).

Таким образом, независимо от концентрации раствора солей калия (а также в большинстве опытов и ацетилхолина), действующих на рецепторы кишки, последние после удаления одного, а затем второго верхних шейных симпатических узлов, с возрастающей силой возбуждения реагируют на раздражители. Напротив, действие адреналина постепенно гаснет и исчезает при отсутствии этих узлов.

Явления торможения вслед за экзальтацией возбуждения интероцепторов после удаления верхних шейных симпатических ганглиев

В обычных условиях при соблюдении промежутков между раздражениями в 10 или 15 мин. химиорецепторы кишки показывают относительно равные рефлекторные реакции.

Опыт 3 XI 1948. Наркоз: гексобарбитон (5%-й раствор, 3.5 мл). Перфузируется кишка. Рецепторы раздражаются 1%-м раствором KCl (1 мл). С интервалом в 10 мин. производится 10 проб и каждый раз эффект от раздражения почти одинаков: кровяное давление повышается на 18—20 мм. Мы приводим кривую, дающую результаты четвертого (рис. 7, А) и шестого (рис. 7, Б) раздражения, где высота подъема в обоих случаях равна 20 мм.

Иную картину мы обнаружили после экстирпации верхних шейных симпатических узлов. Повышенная interoцепция в связи с частичной

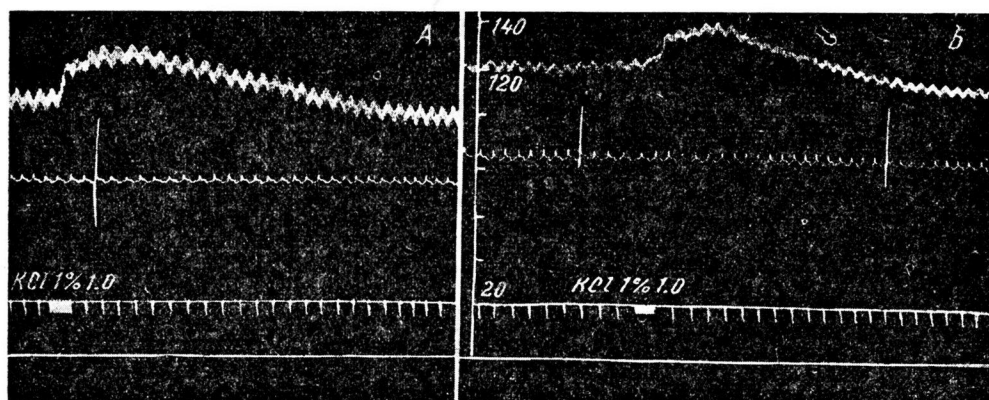


Рис. 7. Рецепция кишки при раздражении 1%-м раствором KCl.

А — 4-е раздражение; Б — 6-е раздражение. Обозначения те же, что и на рис. 2.

десимпатизацией оказывается не только неспособной удержаться на длительное время, но по истечении определенного срока становится резко сниженной.

Приводим примеры.

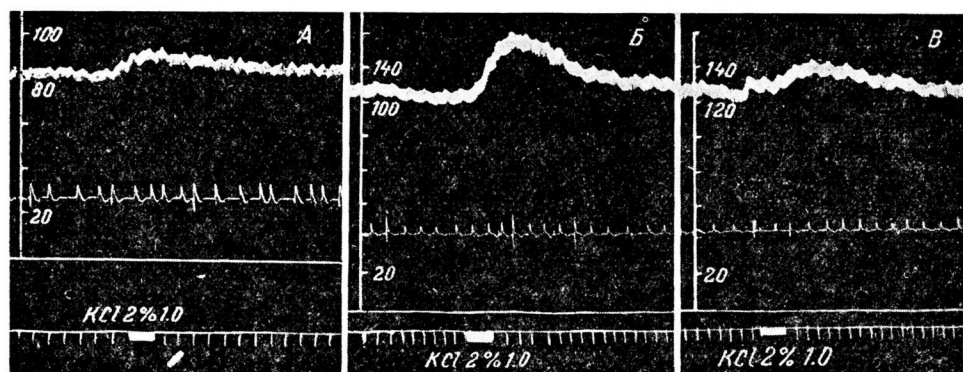


Рис. 8. Рецепция кишки при раздражении 2%-м раствором KCl до и после удаления обоих верхних шейных симпатических ганглиев.

А — контроль; Б — после удаления; Б' — повторное раздражение. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Прежде всего необходимо обратить внимание на уже приведенный на рис. 5 из опыта 12 I 1949 пример. Если первое раздражение KCl после удаления обоих ганглиев вызвало подъем кровяного давления на 75 мм (рис. 5, Б), то четвертое по порядку раздражение той же дозой KCl вызвало повышение кровяного давления только на 28 мм, т. е. за период в 40 мин. реакция ослабела почти в 3 раза.

В ряде опытов после экстирпации одного или обоих ганглиев эффект от интероцептивного раздражения или сходен с контрольным (т. е. полученным до экстирпации симпатических узлов), или оказывается даже пониженным. В особенности закономерность эта проявляется при действии более высоких концентраций раствора, вводимых в перфузат.

Опыт 8 XII 1948. Наркоз: гексобарбитон (5% -й раствор, 4 мл). Перфузируется кишка. В контроле 2% -й раствор KCl вызывает повышение кровяного давления на 10 мм (рис. 8, А). После удаления обоих ганглиев при первом раздражении KCl давление повышается на 32 мм (рис. 8, Б), но уже третье по порядку раздражение KCl показывает ослабление эффекта — давление повышается всего на 14 мм (рис. 8, В).

Более резкое затухание чувствительности вслед за экзальтацией возбуждения интероцепторов обнаруживается при действии, например, 5% -го раствора KCl.

Опыт 15 XII 1948. Уретановый наркоз (10% -й раствор, 25 мл). Перфузируется кишка. До экстирпации ганглия (правого) 5% -й раствор KCl

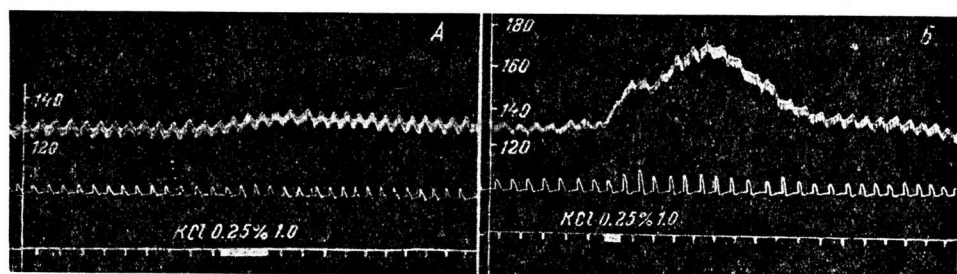


Рис. 9. Рецепция кишки при раздражении 0.25% -м раствором KCl после удаления обоих верхних шейных симпатических ганглиев.

А — правый ганглий удален за сутки; Б — удален второй ганглий во время опыта. Обозначения: сверху вниз — кровяное давление, дыхание, отметка времени; белая полоса — отметка раздражения.

вызывает повышение уровня кровяного давления на 18 мм, после экстирпации та же доза KCl при первом применении повышает кровяное давление в два раза — на 38 мм, а уже во второй пробе обнаруживается угнетение реакции, притом высота подъема становится меньше контрольной — 12 мм.

Имея в виду эти факты, мы предприняли такую постановку опыта, при которой можно было исследовать и сроки полного выпадения экзальтационной фазы и характер рецепции при частичной и полной десимпатизации в течение длительного периода времени.

Ниже мы приводим результаты одного из опытов в условиях экстирпации одного ганглия за сутки до пробы интероцептивного раздражения.

Опыт 16 II 1949. Правый верхний шейный симпатический узел удален 15 II 1949 под эфирным наркозом. Острый опыт через сутки производился при уретановом наркозе (10% -й раствор, 21 мл). Перфузировалась кишка. KCl в 0.25% -м растворе вызвал пороговый эффект на кровяном давлении — повышение всего на 6 мм (рис. 9, А), а в 0.5% -м растворе — повышение кровяного давления на 20 мм (рис. 10, А). Иначе говоря, влияние экстирпации одного ганглия для интероцепции исчезло, сгладилось. Показатели реакции стали такими, какие мы наблюдали на других животных до удаления ганглия.

С уже приведенными данными опыта можно, например, сравнить данные опыта 20 IV 1948 (рис. 4, А), где представлены идентичные результаты контрольного опыта до экстирпации, но где первая же перфузия 0.5% -м

раствором KCl, в отсутствии узла, вызвала значительно повышенную реакцию, как это видно на рис. 4, Б.

Однако экзальтационная фаза не только вернулась, но оказалась более значительной как только был удален второй ганглий. Слабая концентрация KCl, каковой является 0.25%-й раствор, теперь превращается на какой-то период в сильный раздражитель: кровяное давление повышается на 42 мм (рис. 9, Б). Еще более резкое действие оказывает 0.5%-й раствор KCl: кровяное давление повышается на 63 мм (рис. 10, Б).

Таковы факты. Подробное обсуждение результатов исследований мы оставляем для другой статьи, где сообщим продолжение и другие варианты этих опытов (экстирпация других участков симпатической нервной системы, взаимосвязь их с парасимпатической, а также опыты с условными рефлексами). Однако суть их можно представить себе уже и сейчас.

Прежде всего становятся в один ряд опыты с условными и безусловными интероцептивными рефлексам при выключении шейных участков

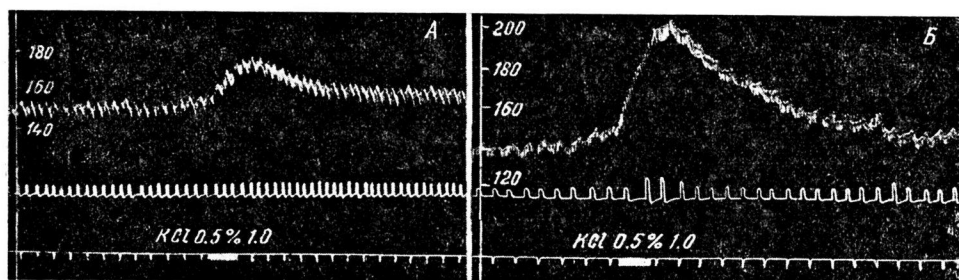


Рис. 10. Рецепция кишки при раздражении 0.5%-м раствором KCl после удаления обоих верхних шейных симпатических ганглиев.

А — правый ганглий удален за сутки; Б — удален второй ганглий. Обозначения те же что и на рис. 9.

симпатической нервной системы. При этом важно подчеркнуть, что высказанную в начале статьи характеристику интероцептивной сигнализации, где в ее развитии отмечаются отдельные стадии, следует в какой-то мере связывать с деятельностью симпатической нервной системы. А это позволяет видеть тесную взаимосвязь между функцией интероцепторов и координацией их со стороны центров вегетативной нервной системы. Интероцепция при выключении верхних шейных узлов, как видно из представленных фактов, характеризуется двумя фазами. Вначале наступает фаза экзальтации, в сильной степени повышается чувствительность почки и кишечника к химическим раздражителям. Подпороговой силы раздражители превращаются в надпороговые, а надпороговые до крайней степени усиливают эффект. Но затем наступает следующая фаза — фаза угнетения; рефлексы гаснут и с какого-то момента ранее действовавший раздражитель оказывается лишенным возможности вызвать возбуждение в рецепторной системе, или, точнее, центры оказываются неспособными уловить эти импульсы. При этом возникают два вопроса.

Первый вопрос относится к характеру участия симпатических ганглиев в этих явлениях. Создает ли экстренное возбуждение центров, вызванное процедурой экстирпации, высокую восприимчивость в интероцепторах или само выключение указанных ганглиев создает условия, при которых нарушается их роль как амортизаторов, и, тем самым, в обеих фазах происходят выходящие из нормы срочные перестройки координационных механизмов? В обоих случаях мы видим правомерность приложения к объяснению этих явлений учения Л. А. Орбели об адаптационной роли симпатической нервной системы. Здесь сходятся два принципа

исследований, разрабатываемых в школах Л. А. Орбели и К. М. Быкова.

Второй вопрос: где происходят решающие события при выключении верхних шейных симпатических узлов — на периферии (в интероцепторах), в центрах, или наш показатель — (сердечно-сосудистая система) оказывается наиболее отзывчивым? В нашей лаборатории проводится ряд исследований, которые, по совокупности с настоящими исследованиями, должны ответить на этот вопрос.

Вот для примера один из такого рода фактов, полученных в нашей лаборатории Андрияйнен. Вызывая истериозис по Введенскому (1912), мы измеряли при этом чувствительность внутренних органов. Опыты велись на кошках. Вначале устанавливался пороговый эффект на кровяном давлении при действии ацетилхолина на рецепторы кишки в условиях перфузии. Показатель порога берется равным концентрации раствора ацетилхолина в 10^{-5} . Затем длительным и непрерывным тетаническим раздражением левого малоберцового нерва создается в центрах то состояние, которое Введенский назвал „истертиозисом“: пороги правого малоберцового нерва („нерва-свидетеля“), в начале опыта равнявшиеся 20 или 25 см расстояния катушек индукционного аппарата, доходят до 30—70 см. Тетанизируемый нерв вызывает следовательно повышенную возбудимость в центрах, вследствие чего другой нерв, взятый в качестве пробного, вызывает сокращение мышцы в ответ на раздражение слабой силы. В этих новых условиях для центров порог возбудимости рецепторов кишки оказывается так же резко сниженным. Уровень кровяного давления начинает повышаться уже при раздражении ацетилхолином 10^{-8} и 10^{-9} .

Весьма характерно, что действие ацетилхолина 10^{-5} , вызывавшего до истериозиса только пороговый эффект, теперь становится настолько исключительным, что создает мощные волны кровяного давления. В только что приведенных фактах нельзя не видеть единого механизма тех явлений, которые мы описывали в связи с выключением верхних шейных симпатических узлов.

Становится очевидным, что внутренняя сигнализация и те ощущения, которые формируются в кортикальном восприятии по поводу событий, происходящих во внутренней для организма среде, отражают в себе сложные межцентральные взаимоотношения.

Внутренний орган сигнализирует боль не только потому, что действующий на него раздражитель по своим физическим или химическим свойствам чрезмерен, но и потому, что по состоянию нервной системы обычный раздражитель неожиданно оказывается чрезмерным.

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетьянц Э. Ш., Уч. зап. ЛГУ, 59, № 13, 1940; Вестн. ЛГУ, № 4—5, 1940.
Асратян Э. А., Арх. биол. наук, 30, 243, 1930; ДАН СССР, № 1, 1934.
Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы. 1944.
Введенский Н. Е., Собр. соч., 4 (второй полутом), 1933.
Лобанова Л. В. (1947). Цит. по: Айрапетьянц, Сборник, посвященный памяти акад. И. П. Павлова, 1949.
Орбели Л. А. Лекции по физиологии нервной системы. 1938.

РЕФЛЕКС И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СИСТЕМА КАК ФАКТОРЫ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ИНТЕГРАЦИИ

П. К. Анохин

Москва

Поступило 5 VIII 1949

В последние годы наша лаборатория занята всесторонней физиологической характеристикой той закономерности целого организма, которая нами была сформулирована в виде принципа функциональной системы. Под этим же углом зрения были подробно изучены морфогенетические процессы на различных стадиях эмбриогенеза до организации жизненно важных функций новорожденного включительно. Эти работы показали, что любая функциональная система как единица морфофизиологической интеграции организма неизбежно проходит несколько закономерных стадий развития. Изученные нами стадии могут быть наблюдаемы абсолютно у каждого животного и для любой приспособительной качественно очерченной деятельности. Обнаруженные нами стадии настолько закономерны и настолько не совпадают с имеющимися представлениями эволюционной морфологии, что заставили нас ввести новое понятие — „системо-генез“.

Физиологический анализ закономерностей целостной деятельности шел по пути характеристики тех центральных процессов, которые связаны с поддержанием единства функциональной системы и с правильной координацией всех структур и процессов, которые ее составляют.

Естественно, что на путях этих исследований мы не могли не встретиться с вопросом о соотношении понятия „рефлекс“ и понятия „функциональная система“. Что у них общего и что отличного? И не исключают ли они взаимно друг друга, как это думают некоторые?

Постараюсь ответить на эти вопросы конкретными экспериментами, подчеркивающими своеобразие того и другого понятия. Я ограничусь в этой статье той серией экспериментов, которые выявляют своеобразное отношение функциональных систем к афферентным воздействиям с периферии. Зависимость функциональных систем от афферентных импульсов служит наиболее демонстративным доказательством того, что они являются подлинными единицами физиологической интеграции организма. Ни одно явление организма, понимаемое в общепфизиологическом смысле, не предъявляет столь специфических и разнообразных требований к афферентным импульсам, как это имеет место при осуществлении приспособительной деятельности целого организма.

Прежде всего несколько слов о том, как возникло в нашей лаборатории самое понятие „функциональная система“.

При изучении центрально-периферических соотношений в нервной деятельности по методу сшивания нервных стволов, обладающих различными функциональными свойствами, мы встретились с целым рядом

особенностей синтетической деятельности организма. Она выявилась прежде всего в том, что „переучивание“ любого изолированного нервного центра только в том случае может иметь успех, если „переучивается“ большой комплекс процессов, объединенных на выполнении определенной функции организма. Так, например, чтобы изменить функцию центра Диафрагмального нерва путем анастомозирования его с лучевым нервом конечности, надо прежде всего разрушить целостную функциональную организацию, в которой работает этот нерв, т. е. функцию дыхания. Поскольку, как выяснилось, такая функциональная организация господствует над функцией отдельных частей и обладает специфическими, только ей присущими особенностями, мы обозначили ее понятием „функциональная система“, используя для этого выражение, часто употреблявшееся в лаборатории Ивана Петровича применительно к коре головного мозга. Естественно, что содержание этого понятия, как это видно из предыдущего, значительно отличается от такого ее понимания. К этому нас обязывали экспериментальные материалы общепатологического характера („проблема центра и периферии“).

В 1939 г. на сессии, посвященной третьей годовщине со дня смерти И. П. Павлова, мною был сделан доклад о значении учения о высшей нервной деятельности для общей физиологии центральной нервной системы. Отдельные его принципы, в особенности принцип системности, позволяют нам вскрыть подобные же закономерности в организации автоматических и врожденных приспособительных актов. Именно к этим-то целостным актам и был нами применен термин „функциональная система“. В нашем понимании она представляет собой совокупность структур и процессов, объединенных какой-либо четко очерченной приспособительной деятельностью организма. Это понятие по самой своей сути является морфофизиологическим, так как ни один шаг физиолога при изучении целостных процессов организма, и особенно их развития, не может быть успешным без параллельного изучения структуры.

Появление любого нового научного понятия сопряжено с обязательной характеристикой его своеобразия, его отличия от того, что употреблялось ранее. Я не раз указывал на то, что всякое обсуждение целостной деятельности организма не может быть достаточно успешным, если не указаны те новые свойства, которые отличают эту целостную деятельность от составляющих ее частей (Анохин, 1948).

Неудача Шеррингтона в построении ведущей теории интегративной деятельности нервной системы зависела также от несоблюдения этого условия. Сосредоточив свое внимание на отдельных деталях нервных координаций, являющихся только средствами интеграции, он не подметил того нового, что несет с собой всякая целостная деятельность организма.

Он ошибочно полагал, что из предложенных им принципов, характеризующих частные механизмы координации, само собой сложится и целостная деятельность организма, не принеся с собой никаких новых механизмов и новых своеобразных качеств.

В этом смысле условный рефлекс как приспособительный акт целого организма стоит несомненно выше всякого рода предложенных до этого принципов: конвергенции, окклюзии и др., ибо он представляет собой то новое, что в один момент формирует в целостном организме вполне определенную систему физиологических процессов. Условный рефлекс имеет свои характерные свойства, он приспособливает организм, он является временным образованием в структурах мозга и, наконец, он объединяет в себе все известные нам частные процессы нервной системы.

В чем же заключаются общие и отличительные черты понятий рефлекса и функциональной системы? Как уже говорилось выше, я имею

в виду указать на своеобразные требования функциональной системы к афферентации. Понятие „стимул“ является обязательным спутником теории рефлекса, ибо естественно, что только стимул может привести к той или иной рефлекторной деятельности. Физиология мыслит стимул, как нечто внезапное, эпизодическое, вмешивающееся извне в жизнь организма. С внешней стороны это представление, конечно, верно. Сидящая спокойно лягушка в ответ на укол ее лапки иголкой делает быстрый прыжок вперед. Следовательно, в данном случае именно стимул вызвал ответную реакцию или, как обычно выражаются, рефлекторный ответ.

Но является ли в данном случае стимул, нанесенный на кожу, решающим и единственным фактором, обусловившим ответ? Эксперименты Чепелюгиной, проведенные в нашей лаборатории (1949), показали, что всякий пусковой стимул только в том случае приводит к приспособительному ответу животного, если до момента стимулирования внутрицентральная интеграция, обеспечившая ответный акт, находилась в состоянии „собранности“, т. е. готовности реагировать. Всякий стимул оказывается ничего не значущим для организма, если нет этой предстимульной центральной интеграции.

Отчего зависит эта последняя? Что создает готовность центральной нервной системы ответить на раздражение весьма ограниченного количества рецепторов кожи на одной стороне вполне интегрированным и симметричным двусторонним актом?

Многочисленные опыты Чепелюгиной с деафферентацией лягушки путем перерезки задних корешков в самых разнообразных комбинациях показали, что таким подготавливающим фактором является постоянное действие афферентных импульсаций от различных участков тела. Оказывается совсем неважным, какие именно рецепторы кожи будут раздражены уколом, а наиболее важным является то, сколько и какие афферентные импульсации, направляясь до этого стимула в центральную нервную систему, создавали готовность к реакции. Эта незримая помощь общих афферентаций, при наличии которых только и возможно обнаружить действие пускового стимула, была нами названа „внепусковой афферентацией“. Уже одно это обстоятельство показывает, что понятие „рефлекс“, покоящееся целиком на допущении решающей и исключительной роли исходного изолированного внешнего стимула, должно быть изменено. Можно было бы формулировать следующее правило, как показали все наши опыты, обязательное для всех интегрированных ответных актов животного.

Любой изолированный стимул только в том случае может дать ответную реакцию животного в виде целостного акта, если центральная нервная система животного получала до этого достаточные по количеству и по качеству афферентные импульсации с периферии.

И наоборот, стимул не дает никакой ответной реакции, если этих афферентаций недостаточно. Такое заключение, основанное на результатах физиологического исследования, ставит по-новому вопрос о том, что же является истинной причиной ответных реакций животного?

Считается само по себе разумеющимся, что если приложен стимул в виде определенного изолированного раздражения, то обязательно должен возникнуть ответ. Но почему возникает именно целостный ответ животного? На этот вопрос никогда не давалось ответа, ибо молчаливо предполагалось, что сам-то стимул и является единственной причиной этого ответа.

Исследования нашей лаборатории показали, что внепусковая афферентация, держащая в готовности центральные комплексы про-

цессов, обеспечивающих приспособительный акт, может исходить из самых разнообразных областей тела. Мало того, отдельные области тела могут по своим афферентным свойствам эквивалентно заменять друг друга, лишь бы только общее количество афферентирующих влияний с периферии было достаточным для поддержания центрального единства функциональной системы. В работах Чепелюгиной обнаружилось довольно интересные свойства различных афферентных областей. Так, например, наличие афферентных импульсаций от дистальной части задней лапки может заменить собой отсутствие обширных афферентных зон спины и туловища. Здесь обнаруживается явная неравноценность отдельных рецепторных областей в смысле количественного афферентного воздействия на центральную нервную систему. Одной из причин, установленных нами для этих эквивалентных отношений, может быть широта распространения отдельных афферентных ветвлений по центральной нервной системе.

Опыты с взаимозаменяемостью различных афферентных областей при сохранении единства определенной ответной реакции (например прыжка лягушки) привели к весьма интересному выводу о том, что каждая вполне очерченная функциональная система имеет свои собственные специфические для нее потребности к объему „внепусковой афферентации“. Мы сравнили три основные функциональные системы лягушки, с помощью которых она осуществляет свои моторные приспособления: прыжок, плавание, переворачивание со спины. Оказалось, что наиболее требовательной к объему внепусковой афферентации является функциональная система, организующаяся при переворачивании лягушки со спины в нормальное положение. Дальше следует прыжок, который требует меньшего количества афферентаций, потом еще менее требовательная функциональная система — плавание. Самым последним и наименее требовательным к афферентным импульсациям является локальный акт к пункту раздражения.

Перерезая постепенно задние корешки в различных комбинациях, т. е. изменяя количественную и качественную сторону общей афферентации, можно видеть, что сначала выпадает способность лягушки переворачиваться со спины, хотя при данном остатке афферентных воздействий лягушка отвечает совершенно интегрированным прыжком в ответ на шипок пинцетом. Продолжая деафферентацию дальше, мы можем увидеть, что в какой-то момент исчезает способность лягушки к прыжку, но при этом она все же сохраняет способность плавать. Интересно при этом следующее обстоятельство: где бы лягушка ни была — в воде или на столе, в ответ на раздражение кожи, т. е. на приложение пускового стимула, она отвечает только плаванием. Здесь с совершенной очевидностью наступает закон ограничения реактивных возможностей животного и зависимости от широты деафферентации. Так как отдельные функциональные системы (очевидно филогенетически более древние или глубоко автоматизированные и потому имеющие стандартный характер) мало зависят от наличия афферентных импульсаций, то вскрываются только они одни, вне зависимости от зоны раздражения. Можно продолжить еще и дальше уменьшение афферентных влияний от тела, и тогда животное оказывается способным реагировать только к пункту раздражения, т. е. совершенно локальным ответом.

Сопоставляя все эти данные, мы построили следующее представление о зависимости ответных реакций от объема внепусковой афферентации. Чем шире внепусковая афферентация, предшествующая стимулу, тем более комплексной является центральная интеграция и тем большим объемом рабочих аппаратов располагает эффекторная часть функциональной системы. Если обратить внимание на самую последнюю форму реакции

(локальный акт), наименее зависимую от внепусковых афферентных стимуляций, то легко видеть, что она по составу целиком совпадает с понятием „дуга рефлекса“. В самом деле, здесь есть афферентная часть рефлекторной дуги, т. е. та именно часть, которая в теории рефлекса мыслится, как дорога для распространения возбуждения от нанесенного стимула; здесь есть также центральный путь рефлекса и, наконец, есть изолированный ответ рабочей единицы. Все вместе это составляет идеальную схему рефлекса, которая так прочно вошла в наше представление еще со студенческой скамьи и которая так широко представлена во всех современных учебниках физиологии.

Продолжая рассуждение в этом направлении, мы должны были бы сказать, что действительной рефлекторной реакцией в смысле классических представлений является такой ответ, для которого центральные нервные клетки нуждаются только в одной афферентации, именно в той, которая представлена возбуждением от нанесенного локального стимула. В этом случае моторная клетка может возбуждать эффекторный аппарат, пользуясь только теми афферентными импульсациями, которые приходят к ней по стимулированным волокнам. Следовательно, это такой ответ, который не нуждается в наличии внепусковой афферентации.

Возникает естественный вопрос, бывают ли в жизни животного когда-либо такие приспособительные акты, которые совершаются вне зависимости от наличия афферентных импульсаций, лежащих за пределами пускового стимула?

В нормальных условиях жизнедеятельности целостного животного никогда таких условий и таких реакций не существует. Последние могут быть получены, подобно препарату Бальони, на изолированных сегментах спинного мозга в искусственном эксперименте и, следовательно, можно говорить только о наличии анатомической связи между стимулом и ответом.

Зависимость интегрированных актов от объема внепусковых афферентаций находится в прямой связи с изменяемостью или подвижностью процессов в данной функциональной системе. Так, например, переворачивание со спины обычно требует нескольких попыток, включающих мышцы разных частей тела. И следовательно, каждый из вновь складывающихся моторных комплексов требует своей собственной афферентации. В этом лежит причина наиболее высоких требований этой функциональной системы к объему внепусковых афферентаций.

Следует обратить специальное внимание на один интересный факт.

Если произвести такую деафферентацию, которая уменьшает внепусковую афферентацию при переворачивании до величины ниже предельной и лягушка уже не может переворачиваться со спины в нормальное положение, то можно простым усилением афферентации от какой-либо из сохранивших чувствительность областей тела (щипок пинцетом) увеличить общее количество афферентных импульсаций, и лягушка немедленно занимает нормальное положение. Этот феномен Чепелюгина не однажды наблюдала в своих опытах и задокументировала его в специальном кинофильме. Нетрудно видеть, что этот феномен представляет собой полный аналог тому, что показал на ряде клинических случаев Перельман (1948), который на случаях травматических расстройств функций конечностей мог добиться восстановления нормальной функции их простым добавлением афферентных импульсаций (укол, поглаживание).

Из приведенных выше соображений следует, что, поднимаясь к более высшим этажам центральной нервной системы, осуществляющим наиболее комплексные эпизодические приспособления животного, мы встретимся с потребностью ко все большему и большему увеличению объема внепусковых афферентаций. Особенно это демонстративно в обстановке опы-

тов с условными рефlekсами, где при некоторых обстоятельствах выявляется, что обычный наш условный раздражитель как стимул вкраплен в обширную систему афферентных импульсаций, получаемых животным от обстановки в целом (учение И. П. Павлова о динамическом стереотипе и системности корковых процессов).

Возвращаясь к оценке роли стимула в выявлении рефлекторной деятельности, мы должны прежде всего поставить вопрос: если внепусковая афферентация определяет собой успех или неуспех применения данного стимула, то с помощью каких же конкретных физиологических механизмов стимул доводит эту потенциальную собранность функциональной системы до внешнего выявления.

Постепенный распад сложной приспособительной деятельности лягушки соответственно увеличению деафферентации заставляет нас признать тот факт, что центральные комплексы возбуждений, обеспечивающие тот или иной приспособительный акт, всегда находятся в состоянии подпороговой собранности. Этот уровень возбудимости аппаратов данной функциональной системы обеспечивается внепусковой афферентацией. Роль пускового стимула заключается в том, что он подтягивает возбудимость наиболее возбудимой функциональной системы до порогового уровня и этим самым служит толчком к действию. Эти соотношения можно представить себе в следующем виде.

Обозначим уровень возбудимости функциональной системы, при которой ее центральная интеграция разрешается в координированных усилиях рабочей периферии, буквой A . Если бы центральные комплексы нервных элементов, обеспечивающие приспособительную деятельность A , всегда находились на этом уровне возбудимости, то мы имели бы непрерывный выход возбуждений на конечные нейроны и организм непрерывно совершал бы деятельность A . На самом деле этого никогда не бывает. Уровень возбудимости данного центрального комплекса (а не вообще возбудимости нервной системы!) всегда находится на несколько подпороговой величине, которую мы обозначим A' . В силу этого животное внешне находится в спокойном состоянии. Стоит, однако, нанести внешний стимул, как сейчас же общий запас афферентирующих влияний повышается, возбудимость данной центральной интеграции повышается до уровня A , и животное совершает соответствующую деятельность.

Интересно отметить, что один и тот же пункт организма может одновременно и помогать осуществлению допороговой интеграции и служить пусковой афферентацией, доводящей всю функциональную систему до порога ее активности.

В свете изложенных выше соображений нам делается понятным значение объема внепусковой афферентации, поскольку у нервного комплекса каждой функциональной системы имеются свои требования к уровню допороговой интеграции. Если, положим, переворачивание со спины нуждается в большом объеме и в особом качестве афферентных воздействий, то всякая нехватка афферентных импульсов прежде всего будет бить по этой функциональной системе. И наоборот, при нанесении теперь внешнего стимула животное будет переходить на вовлечение тех функциональных систем, которые менее требовательны к объему внепусковой афферентации и у которых при данном стимуле достигается пороговая величина.

Эти же эксперименты дают нам возможность понять, почему целое животное, потенциально располагающее обширным ассортиментом функциональных систем, в ответ на приложенный стимул может отвечать именно такой, а не другой формой деятельности. Из приведенных выше соображений следует, что преимущественное выявление того или другого нервного комплекса будет зависеть от той или другой величины интер-

вала $A - A'$. Если уровень подпороговой возбудимости функциональной системы будет совершенно близок к уровню порогового разрешения, т. е. интервал $A - A'$ сведен к минимуму, то всякое, даже незначительное добавочное стимулирование немедленно доводит эту возбудимость до пороговой и функциональная система становится деятельной.

Представим себе теперь на минуту, что организм данного животного располагает тремя функциональными системами моторной деятельности — A , B , C , имеющими различную потребность в объеме и в качестве афферентных импульсов. Пусть интервал между пороговой и подпороговой возбудимостями этих различных функциональных систем различен. Пусть этот интервал является наименьшим для функциональной системы B ($B - B'$). Совершенно очевидно, что всякое добавочное стимулирование при всех прочих равных условиях дает прежде всего реакцию функциональной системы B , а не других.

Остается ответить на вопрос, чем же объясняется тот факт, что функциональная система B имеет наиболее высокий подпороговый уровень возбудимости, определяющий ее преимущественное выявление. Выражаясь языком школы А. А. Ухтомского, мы должны спросить, какие моменты определяют факт доминантной подпороговой возбудимости именно данной функциональной системы, а не другой.

Исходя из опытов, проведенных в нашей лаборатории, мы считаем, что каждая функциональная система, наряду с количественным значением афферентации, имеет и определенное требование к качеству, или, вернее, к районам афферентирующих влияний. Ясно, что у тушканчика, производящего огромные прыжки, к которым приспособлена вся архитектура его тела, афферентные импульсации от области задних конечностей значат больше, чем афферентные импульсации от передних конечностей или от спины.

Наоборот, при продвижении крота под землей афферентные импульсации, возникающие у него в передней части тела при столкновении с твердой средой, имеют более решающее значение, чем другие афферентации, и в частности афферентация от задней части тела.

Поэтому, если общая обстановка, в которой находится лягушка, например по сумме своих афферентирующих влияний подтягивает к порогу возбудимости именно функциональной системы B , то всякое добавочное стимулирование даст реакцию именно этой функциональной системы. Таким образом, обстановочный фактор, как целое, обладающий и количественными и качественными чертами внепусковых афферентаций, решает то, в какую сторону пойдет реакция животного при добавочном стимуле. Именно этим объясняется попеременное выявление то одной, то другой функциональной системы в деятельности целостного животного. Смена обстановки, различная перекомбинация внешних афферентных воздействий — все это обеспечивает преимущественное выявление тех функциональных систем, которые оказываются наиболее соответствующими данному комплексу обстановочной афферентации (внепусковая афферентация). Кошка, попавшая в незнакомые условия и с осторожностью обнюхивающая предметы, будет реагировать на каждый внезапный звук только оборонительной реакцией: пригибанием, прятанием. Но та же самая кошка, находясь в обстановке кормления и, следовательно, имеющая набор своеобразных для данных условий афферентаций, будет реагировать другими формами деятельности. Точно так же лягушка, неподвижно „висящая“ на поверхности воды, в ответ на внешний стимул будет скрываться или убегать с помощью плавательных движений, в то время как та же лягушка, сидящая на берегу, в ответ на тот же стимул, будет убегать с помощью прыжка. Несмотря на то, что эти две функциональные системы у лягушки имеют различные требования к внепусковой афферентации,

для каждой из упомянутых выше обстановок имеется своя совокупность афферентирующих воздействий, держащих в доминантном состоянии (близко к порогу) именно эту, а не другую функциональную систему.

Из всего вышесказанного следует, что понятие „функциональная система“ предъявляет такие требования к оценке различного рода афферентных влияний, которые не присущи понятию „рефлекс“. Единственным видом афферентации для понятия „рефлекса“ является стимул, который, как мы видели, отнюдь не устраняется или не обесценивается и в понятии „функциональная система“. Однако в этом последнем случае стимул приобретает интегральное значение по отношению к совокупности всех афферентных влияний (внепусковые), подготавливающих самую возможность реакции, т. е. держащих ее в скрытом интегрированном состоянии.

Можно указать еще отдельные примеры из работы Чепелюгиной, когда на первый план выступает уже значение центральных возбуждений, отличающее понятие „рефлекс“ от понятия „функциональная система“.

Каждая функциональная система имеет свою архитектуру внутри-центральных и центрально-периферических соотношений. Так, например, прыжок лягушки обязательно включает в себя стволовые интегрирующие центры, область плечевых сегментов и область люмбальных сегментов. Только в том случае, если распределение возбуждений по этим сегментам в пространстве и времени является достаточным, может возникнуть прыжок как акт целостного животного. Перерезая спинной мозг между плечевыми и люмбальными сегментами, мы делаем прыжок невозможным, потому что центральная архитектура именно данной функциональной системы оказалась разрушенной.

Если, однако, раздражать щипком заднюю конечность этой лягушки, то она будет отвечать при достаточной интенсивности раздражения локальным отдергиванием конечности. Если же на одну из задних конечностей положить бумажку, смоченную раствором серной кислоты, то противоположная конечность немедленно начнет потирать раздражаемое место до тех пор, пока бумажка не будет сброшена. Все это происходит достаточно координированно, несмотря на перерезку спинного мозга. Здесь с совершенной очевидностью выступают два момента. Функциональная система с более обширными и широко распространенными центральными структурами и процессами после перерезки спинного мозга не может быть выявлена, в то время как функциональные системы, для которых центральная интеграция после перерезки спинного мозга осталась неразрушенной, могут еще осуществлять действие рабочих аппаратов при выполнении приспособительной деятельности.

Следует также обратить внимание на факт смены реакций, который целиком укладывается в наше представление о механизме „доминирования“ какой-либо функциональной системы над другими. Если ущипнуть заднюю лапку целой, нормальной лягушки, то она обязательно сделает прыжок. Наоборот, тот же щипок после перерезки спинного мозга дает локальный ответ. Иначе говоря, у нормальной лягушки на данное раздражение имеются две потенциально возможных формы реакции, но при достаточной силе раздражения проявляется только одна. Это подтверждает наше положение о решающей роли уровня возбудимости для данной функциональной системы до нанесения стимула.

Другой вывод, который из этого сравнения можно сделать, — это тот, что такие редуцированные функциональные системы как, например, потирание и сбрасывание раздражающего агента, находятся в подчеркнутой зависимости от специфики нанесенного раздражения. В данном случае мы имеем такую деятельность, когда количественная сторона ее пуско-

вых афферентных импульсаций при нанесении стимула уступает место качественной стороне этих импульсаций, хотя в конце-концов это качество сводится также к частоте и длительности нервных импульсаций, но только лишь от других, медленно адаптирующихся рецепторов.

Факт решающего значения качества раздражения особенно выявляется в том случае, если одна из задних конечностей после перерезки спинного мозга полностью деафферентирована. Если теперь, после перерезки спинного мозга ущипнуть пинцетом конечность, сохранившую иннервацию, то деафферентированная конечность никогда не вовлекается в реакцию, как бы сильно мы ни щипали чувствующую конечность. Но стоит, однако, наложить на нее кусочек бумажки, смоченной раствором кислоты, как противоположная деафферентированная конечность немедленно начинает осуществлять координированный акт потирания, который, как правило, заканчивается сбрасыванием бумажки. В этом можно видеть один из примеров той закономерности, которую мы констатировали еще при разработке проблемы центра и периферии в нервной деятельности.

Этот эксперимент демонстративно подчеркивает тот факт, что при сохранности центральных архитектурных особенностей данной функциональной системы специфический для нее стимул даже после перерезки спинного мозга может перевести ее из предпорогового в пороговое возбуждение.

Так как реакция конечности в ответ на наложение бумажки, смоченной кислотой, издавна носит название „потирательный рефлекс“, естественно возникает вопрос: в какой степени правомерно эту приспособительную деятельность называть „функциональной системой“ в нашем смысле. Мы считаем совокупность структур и процессов, приводящих к осуществлению акта потирания функциональной системой потому, что она отвечает всем тем признакам, которые мы признаем обязательными для этой единицы морфо-физиологической интеграции. Активность ее зависит от определенного для нее объема внепусковых афферентаций; центрально она требует содействия целого ряда процессов, относящихся к обеим конечностям и, наконец, приводит к приспособительному эффекту с возникновением санкционирующей афферентации, которую мы считаем особенно характерным признаком для актов целого организма (Анохин, 1947, 1949).

При этом лишь надо принять во внимание, что локализация функциональных систем по нервным структурам мозга в эволюции шла в прямой зависимости от биомеханических свойств самого приспособительного акта. Если последний может достигнуть успешного приспособления при ограниченном вовлечении мускулатуры, то его центральная интеграция не разбрасывается по всей центральной нервной системе, как это мы, например, видели при прыжке и при плавании, неизбежно требующих участия всей мускулатуры тела.

Особенно демонстративно эта центральная интегрированность потирания, по правилу функциональной системы, выявляется в следующем эксперименте. Если лягушке с перерезанным выше уровня люмбальных сегментов спинным мозгом, наложить кусочек бумажки, смоченной кислотой, на область голеностопного сустава левой задней конечности, то на это следует немедленное энергичное движение правой задней конечности, которая после ряда попыток и сбрасывает этот кусочек бумажки. Явление носит явно рефлекторный характер в обычном смысле, и неудивительно, что его объяснение было построено на основе модельной дуги рефлекса. Но так ли обстоит дело на самом деле, если на него посмотреть поглубже? Конечно, рефлекторность этого явления в смысле наличия стимула и наличия ответного действия очевидна. Это есть та канва,

по которой прежде всего разворачивается любое ответное действие. Но исчерпывается ли этой оценкой направления деятельности все ее содержание? Ответ на этот вопрос дает следующий интересный эксперимент, проделанный в нашей лаборатории.

Если у этой же лягушки, которая только что давала оживленную реакцию к месту наложения бумажки, смоченной кислотой, перерезать передние корешки (!), иннервирующие конечность, на которую накладывается стимул, то положение сразу же резко изменяется. Как бы длительно ни раздражалась конечность кислотной бумажкой, никаких потирательных движений со стороны правой задней конечности не обнаруживается. Лягушка находится в покое.

Что здесь произошло? Почему рефлекс вдруг исчез? Никаких общепатологических оснований в духе рефлекторной теории, казалось бы, к этому нет. Аfferентная часть дуги рефлекса целиком осталось той же, какой была. Следовательно, стимул дает попрежнему импульсацию, входящую в центральную нервную систему. Центральная часть рефлекса также совершенно не затронута операцией и, наконец, реагирующая противоположная конечность осталась в такой же степени полноценной, как и раньше. Мы видим, что с точки зрения понятия о рефлекторной дуге этот распад потирательной реакции не может быть объяснен. Налицо все компоненты „потирательного рефлекса“, они нисколько не затронуты операцией, а тем не менее акт как целое оказался дезинтегрированным.

Если же мы встанем на точку зрения, что этот акт разворачивается по правилу функциональной системы, мы легко поймем его отсутствие после перерезки передних корешков на раздражаемой стороне. Дело в том, что мы имеем здесь, конечно, „рефлекторный ответ“, если его оценивать в целом, по началу и концу, но мы не имеем здесь „рефлекторной дуги“ в том виде, как она мыслится по классической схеме. Мы имеем в данном случае во всех отношениях сложную интеграцию процессов возбуждения, на люмбальных сегментах спинного мозга. Эта интеграция строится с участием всех аfferентных возможностей обеих конечностей, а в своей эффекторной части она мобилизует периферию по принципу „содействия“ отдельных мышечных групп друг другу. Это „содействие“ приводит к тому, что конечный приспособительный эффект в интересах целого организма осуществляется с большим успехом.

Для данного случая, т. е. для „потирательного рефлекса“, содействие выражается в том, что правая конечность направлена к месту раздражения, а раздражаемая левая конечность движется навстречу потирающей. Только при такой центральной интеграции и взаимном содействии периферических рабочих аппаратов потирательный акт в целом заканчивается успешно для животного. Эта черта — координированное содействие рабочих усилий периферического аппарата, направленных к положительному эффекту в интересах целого организма — и составляет одну из характерных черт функциональной системы как единицы физиологической интеграции организма.

Перерезкой передних корешков для раздражаемой левой конечности мы не лишили ее аfferентной иннервации, но исключили ее участие в акте потирания и, следовательно, лишили функциональную систему огромного количества нервных импульсаций проприоцептивного характера, которые должны были бы поддерживать пороговый уровень возбудимости данной функциональной системы на протяжении всего времени ее действия. Таким образом, по отношению к внепусковой аfferентации, по своеобразию центральных соотношений и по конечному приспособительному эффекту, немедленно обрывающему потирательные движения, — по всей совокупности этих процессов данный акт нами

должен быть признан результатом действия четко очерченной функциональной системы. Все дело лишь в том, что мы имеем перед собой весьма примитивную и территориально ограниченную функциональную систему, которая, благодаря этому, по своим внешним признакам и приближается к модельной схеме дуги рефлекса. Однако, как мы видели, при более глубоком физиологическом разборе содержания всего акта в целом, он имеет все специфические признаки функциональной системы.

В повседневной жизни можно часто наблюдать такие приспособительные акты, которые не укладываются в простую рефлекторную схему, а требуют расширения этого понятия. Так, например, если раздражать чем-либо кожу на туловище животного, например коровы, как-раз в том месте, до которого она с трудом или совсем не может достать языком, то можно наблюдать следующее явление. Животное энергично поворачивает шею в сторону раздражения, напряженно вытягивает язык по направлению к пункту раздражения и, наконец все его туловище изгибается в эту же сторону, в результате чего раздражаемый пункт кожи приближается к языку. Кроме того, внимательное наблюдение показывает, что и сама раздражаемая область кожи подтягивается с помощью подкожных мышц опять-таки в направлении языка. Ясно, что в данный момент моторной деятельности животного все его мышечные аппараты содействуют конечному приспособительному эффекту — устранению раздражающего агента, создавая экстренную качественно очерченную интеграцию центральных нервных процессов.

На этом примере, только лишь в более отчетливой форме, продемонстрировано содействие периферических рабочих аппаратов конечному приспособительному эффекту.

Нас не удивляет то обстоятельство, что „потирательный рефлекс“ изучался на протяжении сотни лет, но никогда его физиологический состав не был достаточно охарактеризован. Главная причина заключается, на мой взгляд, в том, что существует предвзятая установка, что он разбивается по дуге рефлекса. Ясно, что с точки зрения этой предпосылки было бы совершенно абсурдным делать перерезку, например, передних корешков раздражаемой конечности! Поэтому и не был обнаружен тот парадоксальный результат, в виде распада акта потирания, который был описан выше.

Конечным этапом всякого развертывания процессов в функциональной системе является, как правило, получение приспособительного эффекта в интересах целого организма. Для рефлекса же, по его сути, т. е. по содержанию этого понятия, дело и кончается ответным актом. Однако для функциональной системы на этом дело не заканчивается. Организм, проявляющий данную деятельность, должен сам получить афферентные сигналы об успешности или неуспешности всего акта в целом, т. е. должно произойти то обязательное следствие всякого акта животного, которое мы в свое время назвали „санкционирующей афферентацией“ (Анохин, 1935, 1945, 1949). Эта афферентация, составляясь из импульсов самого разнообразного происхождения, но всегда от органов и тканей, осуществляющих приспособительный эффект, является конечным моментом в развертывании функциональной системы. Санкционирующая афферентация не представляет собой начала какого-то цепного рефлекса, наоборот — она обеспечивает планомерное течение и обрыв тех процессов, которые возникли в ответ на тот или иной первичный стимул. Самый факт наличия этой фазы в деятельности функциональной системы коренным образом также отличает ее от понятия „рефлекса“. Рефлекторная теория не останавливается на вопросе, почему рефлекторный акт целесообразен и заканчивается в пользу организма. Она никогда не ставила вопроса о том: как сам организм опре-

делает целесообразность ответной реакции и что служит организму стимулом к обязательному активному достижению этой целесообразности. Исторически так сложилось, что вопрос о целесообразности ответной деятельности решал сам экспериментатор, оставляя в стороне тот факт, что она является результатом каких-то особенных физиологических механизмов целостной деятельности животного, что само животное должно каким-то образом оценить степень целесообразности произведенных действий. Этот пробел в рефлекторной теории мы закрыли, показав, что организм непрерывно производит оценку успешности и, следовательно, целесообразности¹ производимых им действий при помощи санкционирующей афферентации.

Импульсы, составляющие комплекс санкционирующей афферентации, возникают от органов действия, из учета действия дистантными рецепторами и воспринимаются весьма тонкими механизмами в центральной нервной системе, органически включенными в состав данной функциональной системы.

Как показывают некоторые исследования нашей лаборатории, в момент возникновения эффекторной деятельности данной функциональной системы возникают также и те дополнительные комплексы возбуждений, которые призваны осуществлять „примерку“ будущих афферентаций от органов действия (Анохин, 1949).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данном очерке я не мог дать развернутой характеристики всех свойств функциональной системы, делающих ее более широким понятием целостного организма, по сравнению с понятием „рефлекс“.

Я ограничился лишь разбором отношения функциональной системы к различного рода афферентным воздействиям, что является одной из самых характерных ее черт. Другие стороны особенностей функциональной системы как единицы приспособительной деятельности организма изложены были нами в другое время. К этим нашим работам я и отсылаю читателя (Анохин, 1945, 1948а и 1948б и 1949).

Было бы неправильно думать, что понятие „функциональная система“ исключает или в каком-то виде разрушает теорию рефлекса. Наоборот, на основании всех тех данных, которые мы имеем в настоящее время по изучению интегративной деятельности организма в онтогенезе и во взрослом состоянии, мы должны сказать, что рефлекс становится неотъемлемым механизмом осуществления системной деятельности организма. Направление возбуждений от афферентного толчка к периферическому рабочему аппарату остается навсегда стержневой частью всякой функциональной системы. Но эта стержневая часть, являясь таковой, не покрывает, однако, собой всего того специфического, что является характерным свойством нового уровня интеграции процессов организма и особенно физиологических соотношений внутри функциональной системы. Я имею в виду интеграцию физиологического приспособительного акта как целого. На примере участия афферентных импульсаций в развитии системных процессов это было отчетливо показано.

Для оценки же этого более высокого уровня интеграции в одинаковой степени нужны как понятие „рефлекс“ в том смысле, как его формулировал И. П. Павлов, так и понятие „функциональная система“, разрабатываемое нашей лабораторией.

¹ Понятие целесообразности употребляется нами в биологическом, дарвиновском смысле. Оно обозначает такую форму поведения организма, которая физиологически определяет успех его приспособления к внешнему миру.

В своем блестящем ответе Лешли, И. П. Павлов в свое время писал: „Как же оказалась или может оказаться в настоящее время рефлекторная теория излишней, неуместной, раз нет еще ни достаточного знания связи отдельных частей организма, ни тем более сколько-нибудь полного понимания всех соотношений организма с окружающей средой!“ (И. П. Павлов, 1932).

Я также глубоко уверен, что понятие „рефлекс“ еще долгое время может служить руководящим принципом исследования, поскольку организм и окружающая его внешняя среда являются неотделимыми друг от друга. Нет ни одного внешнего агента, эпизодически врывающегося в жизнь организма, который не прошел бы внутри организма по дороге, находящейся в полном согласии с понятием „рефлекс“. Однако когда мы обращаемся к закономерностям движения возбуждений в приспособительном акте в целом, мы видим, что это стержневое понятие обогащается новыми комбинациями возбуждений: содействием рабочих аппаратов, интегрированностью центральных процессов, физиологическими механизмами оценки результатов действия и т. д. Все это, вместе взятое, требует от нас уже новой физиологической характеристики, нового понятия. Таковым для нас в данном периоде нашей работы является понятие „функциональная система“.

ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К., сб. „Проблема центра и периферии в физиологии нервной деятельности“, 52, 1935; Уч. зап. Моск. ун-в., 2, № 111, 1947; Бюлл. exper. биол. и мед., № 8, № 9, 1948; сб. „Проблемы высшей нервной деятельности“, вступ. статья, 1949.
- Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. 1932.
- Перельман Л. Б., Тр. Инст. неврологии АМН, 1943.
- Чепелюгина М. Ф. Реферативное сообщение по физиологии. АМН, 1949.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ПРИМЕНЕНИЯ НОВОГО СПОСОБА АНЕМИЧЕСКОГО ПОРАЖЕНИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ВЫСШИХ ЖИВОТНЫХ¹

Э. А. Асратян

Лаборатория восстановления функций. Академия Наук СССР, Москва

Поступило 22 VI 1949

Методика хирургического выключения и повреждения различных отделов мозга занимает видное место среди других методик исследования функций центральной нервной системы. С помощью этой методики добыто немало сведений относительно функций тех или иных отделов ц. н. с.

Несмотря на эффективность этой методики, она обладает рядом недостатков. Сотрясение мозга при вскрытии черепной коробки или спинального канала; травма мозга, даже при очень нежном обращении с мозговой тканью; неизбежное нарушение циркуляции крови не только в тех отделах мозга, которые непосредственно подвергаются разрушению, но и в тех его участках, которые должны были остаться нормальными, неповрежденными; наличие сгустков крови, остающихся даже при тщательной операции; рубцы, которые появляются некоторое время спустя; отек и набухание мозговой ткани, и, наконец, самое главное, довольно обширные дегенеративные изменения, которые распространяются на большое расстояние от участка непосредственного приложения ножа экспериментатора, — вот неполный перечень тех изменений и факторов, которые неизбежно сопутствуют любому хирургическому вмешательству на центральной нервной системе, искажают картину выпадения функций и мешают экспериментатору делать более или менее ясные и определенные выводы из результатов своей работы.

Недостатки этого распространенного метода исследований функций центральной нервной системы побудили исследователей искать иные пути и средства воздействия на структуру, а тем самым и на функцию тех или иных частей центральной нервной системы. И. П. Павлов всемерно поддерживал эти поиски.

Среди новых приемов воздействия на структуры и функции центральной нервной системы заслуживает особого внимания ее анемическое поражение.

Многочисленные деятели практической медицины и экспериментаторы, занимающиеся исследованием так называемой „проблемы оживления организма“, давно наблюдали одно очень важное явление, а именно:

¹ Доложено 28 II 1948 на 13-м совещании по физиологическим проблемам, посвященном памяти И. П. Павлова.

наиболее чувствительной к прекращению кровообращения в организме является центральная нервная система. Более того, эти исследователи обнаружили, что лимитирующим фактором в достижении их цели — восстановление функций клинически умершего организма — является как раз поражение функций центральной нервной системы.

Многочисленные данные этих исследований, как бы попутно собранные, и богатый материал экспериментальных работ, специально поставленных многими нашими и зарубежными исследователями с целью изучения последствий анемического поражения центральной нервной системы, привели к другому, очень важному выводу, а именно, что различные этажи центральной нервной системы обладают различной резистентностью к анемическому поражению, к прекращению циркуляции крови. Несколько схематизируя, можно сказать, что, по данным этих исследователей, наиболее чувствительными к анемизации являются филогенетически наиболее молодые образования центральной нервной системы — мозжечок, кора головного мозга, а последовательно все более и более резистентными к прекращению циркуляции крови — менее молодые части; наиболее же резистентными являются бульбарные центры и спинной мозг [И. Р. Петров, Л. А. Андреев, С. С. Брюхоненко, Е. А. Неговский, Купер (Cooper), Гейманс (Heumans), Хилл (Hill) и др.].

Полученные различными исследователями экспериментальные результаты не однородны, что, быть может, объясняется тем, что разные исследователи применяли различные способы выключения или прекращения кровоснабжения. А каждый из этих способов, обладая определенными преимуществами в одних отношениях, страдал недостатками в других, и в итоге создавалась довольно пестрая картина последствий анемического поражения.

Так, например, очень распространенным способом анемизации мозга является перевязка питающих его сосудов: либо четырех крупных сосудов, питающих головной мозг, либо брюшной аорты — в целях анемизирования спинного мозга [Купер, Броун-Секар (Cooper, Brown-Séquard)]. Выяснено, что эти приемы не приводят к цели. Очень часто различными окольными путями и головной мозг, и спинной все же снабжаются кровью, хотя и не в достаточном количестве. В целях устранения или хотя бы ослабления путей окольного кровоснабжения мозга возникла масса вариантов этого способа анемизации (Анохин и др.).

Другой прием, также довольно распространенный, заключается в следующем: либо выпускают полностью кровь из организма, добываясь как бы клинической смерти, вплоть до прекращения работы сердца с тем, чтобы последующим вливанием крови восстановить работу сердца и функции организма; либо прекращают циркуляцию крови путем остановки сердца (электрическим ударом, механическим путем, наркозом или каким-нибудь другим способом) или же путем зажатия каких-нибудь крупных сосудов, например аорты или легочных артерий. Этот способ тоже страдает существенными недостатками. Лишается крови не только центральная нервная система, но и весь организм, а если учесть, что капилляры сосудов по своей чувствительности к аноксии не уступают многим нервным клеткам, то легко понять, что при выпуске крови или полном прекращении ее циркуляции достигается не только анемизация центральной нервной системы, но и сильное поражение всей капиллярной сети, в том числе и мозговых капилляров. А это не может, конечно, не наложить очень сильного отпечатка на всю последующую картину нарушения и восстановления функций организма, в том числе функций центральной нервной системы.

Существующие способы анемизации центральной нервной системы не дают возможности точно дозировать наносимое поражение.

Кроме того, существующие способы не дают возможности в момент анемического поражения центральной нервной системы точно, графически регистрировать динамику изменений основных витальных функций организма.

Вот почему, несмотря на то, что очень много важных сведений было накоплено относительно близких и отдаленных последствий анемического поражения центральной нервной системы с помощью способов, о которых только что шла речь, необходимость дальнейшего усовершенствования этого приема не отпала. Представлялось важным усовершенствовать этот своеобразный, „анемический нож“ и сделать его пригодным к более тонким вмешательствам в структуру центральной нервной системы, к более тонким поражениям различных ее отделов, могущим быть сравниваемыми между собой, и послужить основанием для точных научных выводов.

Убедившись на протяжении многих лет в недостатках хирургических способов поражения центральной нервной системы, я занялся поисками способа ее анемизации; эта работа проводилась мною совместно с Г. Т. Сахиулиной.

Наше внимание привлекла методика повышения статического давления в субдуральном пространстве, которой пользовался сначала Лейден (Leyden), вслед за ним Наунин (Naunyn) и затем Кушинг (Cushing). Названные исследователи в разных целях повышали статическое давление в субдуральном пространстве у собак в течение 1—2 мин., и притом не до очень высокого уровня.

Мы разработали способ анемизации центральной нервной системы собак, который, как мне кажется, выгодно отличается от всех перечисленных мною выше. Суть его заключается в следующем: делается субдуральная пункция, игла соединяется с резервуаром, содержащим рингеровский раствор. Резервуар ставится на такой высоте, чтобы развиваемое жидкостью давление равнялось 300—380 мм ртутного столба, т. е. было почти в два раза выше нормального артериального давления. Организм в целом, если можно так сказать, живет, так как сердце работает, а искусственное дыхание снабжает его кислородом; лишается крови только центральная нервная система (в стадии анемизации введенные в ток крови краски не окрашивают мозга). При этом, как показали наши контрольные опыты, вся центральная нервная система может быть анемизирована в совершенстве и сразу же. При прекращении этого давления сразу же возобновляется циркуляция крови в центральной нервной системе. Это делает возможным точную дозировку времени анемизации или степени травмы.

При необходимости можно анемизировать всю центральную нервную систему или отдельно спинной и отдельно головной мозг. Техника анемизации очень проста и дает возможность как до, так и в момент анемизации и после ее прекращения производить графическую регистрацию артериального давления и дыхания, а также вести другие наблюдения. Привожу на рисунке кимографическую запись опытов в момент анемизации.

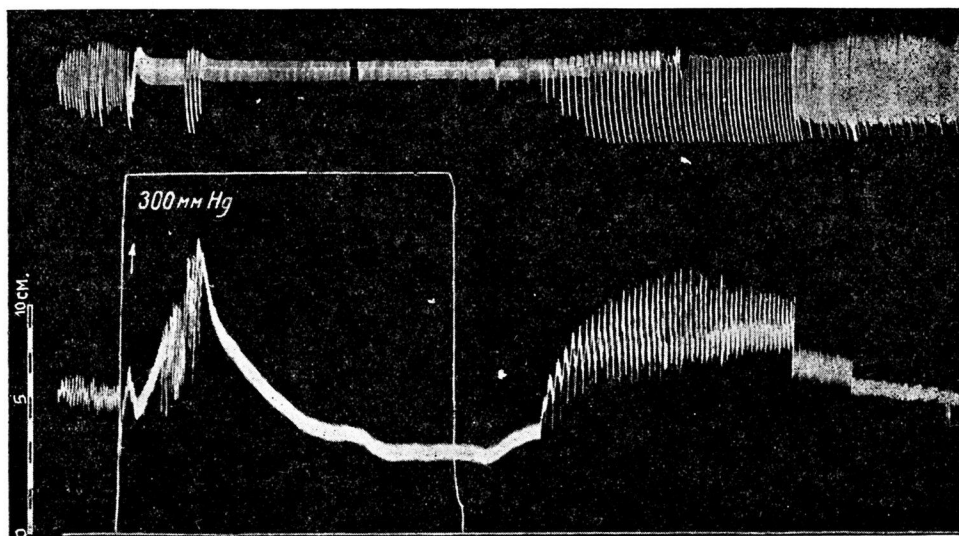
Вскоре после начала анемизации прекращается дыхание, а вслед затем в известной последовательности ослабевают и исчезают спинальные и бульбарные рефлексы. Отчетливо меняется артериальное давление.

После прекращения анемизации постепенно, через определенные интервалы времени и в известной последовательности восстанавливаются исчезнувшие рефлексы — бульбарные, спинальные, среднемозговые, межуточно-мозговые, а некоторое время спустя и функции коры большого мозга, если анемизация была не так длительна, чтобы вызвать смерть или сильное повреждение нервных клеток.

Прежде всего следует сообщить, что нам удалось наблюдать в течение длительного времени большое число животных, центральная нервная система которых подвергалась анемизации в течение 6—20 мин. У нас имеются две собаки, одна из которых живет уже два месяца после 20-минутной анемизации всей центральной нервной системы, а вторая живет уже больше месяца.

Известно, что всем другим исследователям, использовавшим другие приемы анемизации центральной нервной системы, удавалось сохранить жизнь животных и вести наблюдения за ними в течение длительного времени лишь после 7—10-минутной анемизации. Мы с Г. Т. Сахиулиной почти удвоили время анемизации.

Каковы отдаленные последствия такой анемизации? Ограничусь лишь некоторыми краткими сообщениями предварительного характера. Следует



Кимограмма опыта с анемизацией центральной нервной системы.

Сверху вниз: дыхание, артериальное давление, нулевая линия давления; прямоугольник — период повышенного давления (300 мм) в субдуральном пространстве.

сказать, что основной принцип, который был подчеркнут многими нашими и зарубежными авторами, а именно, что филогенетически более молодые образования центральной нервной системы (в частности кора большого мозга) страдают от анемизации раньше и глубже филогенетически более древних (спинальные, бульбарные, среднемозговые центры), в условиях наших более точных экспериментов в основном подтвердился. Возможность сохранения жизни собак после более длительной анемизации позволила нам выяснить, что при углублении анемического поражения можно постепенно вывести из строя вслед за корой и менее молодые образования: базальные, межуточно-мозговые и среднемозговые. Собака, которая была подвергнута 20-минутной анемизации, два месяца лежит на боку, простые рефлексy и основные витальные функции протекают у нее более или менее нормально, но сложные рефлекторные акты, как стояние и ходьба, остаются для нее невозможными. У нее отсутствуют даже такие среднемозговые рефлексy, как выпрямительные. Шестнадцатиминутная анемизация не исключает этих рефлексов, и такие животные очень напоминают собак, лишенных коры хирургическим способом. У собак, у которых анемизация производилась в течение 12 мин.

и меньше, рефлексы восстанавливаются более полно, а после 6—7-минутной анемизации — настолько полно, что обычным наблюдением трудно выявить какую-нибудь разницу между ними и нормальными собаками.

Нас, конечно, специально интересовали многие проявления специфических рефлекторных актов, свойственных тем или иным уровням центральной нервной системы. Особенно нас интересовала условнорефлекторная деятельность. Г. Т. Сахиулина занята специальным изучением этого вопроса. Пока что она выяснила, что у собак, подвергнутых анемизации в течение 10—12 мин., без сомнения, устанавливается наличие условных рефлексов, хотя, судя по литературным данным, корковые элементы у таких собак должны быть сильно повреждены. Более того, нечто очень напоминающее условные рефлексы имеется и у собаки, подвергнутой 16-минутной анемизации.

Надо все же подчеркнуть, что эти рефлексы занимают какое-то пограничное положение между условными рефлексами и явлениями типа доминанты или проторения путей.

Мне кажется, что мы должны пересмотреть наши взгляды в отношении материального субстрата образования условных рефлексов. Общее впечатление такое, что мы коре большого мозга приписываем значительно больше, чем это следует, во всяком случае, для собак. По всей вероятности, примитивные реакции временного характера, иначе говоря, примитивные условные рефлексы, по крайней мере до уровня развития собаки, могут быть осуществлены также базальными ганглиями.

Что касается динамики восстановления нарушенных анемизацией функций, то хотя она и варьирует в зависимости от длительности анемизации, от возраста, состояния здоровья и некоторых других особенностей подопытных собак, тем не менее можно четко выявить и исследовать ряд более или менее определенных фаз или стадий этой динамики. Вслед за первоначальной фазой восстановления жизненных функций организма наступает фаза возбуждения, затем и фаза более или менее глубокого угнетения функций высших отделов центральной нервной системы, которая иногда нарушается вспышками возбуждения.

Таким образом, некоторый период времени фаза угнетения (явно охранительной природы) и фаза возбуждения довольно часто сменяют друг друга. Наконец наступает фаза медленного восстановления моторных и сенсорных функций организма в тех или иных пределах. Вообще, как будто сенсорные функции страдают глубже и восстанавливаются позже моторных. Следует заметить, что снотворные средства ускоряют темпы восстановления нарушенных функций организма.

Предложенный нами способ несомненно является наиболее совершенным из существующих способов анемизации. Но результаты его применения тогда только приобретут большую убедительность, когда препараты мозга животных будут подвергаться гистологическому контролю. Лишь при этом условии можно надеяться, что многие вопросы физиологии центральной нервной системы, в особенности коры больших полушарий мозга, смогут быть успешно разрешены.

О ПРИРОДЕ УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА

К. М. Быков и А. Т. Пионик

Отдел общей физиологии Института экспериментальной медицины Академии Медицинских Наук СССР

Поступило 27 VII 1949

В замечательных трудах И. М. Сеченова — „Рефлексы головного мозга“, „Элементы мысли“, „Предметная мысль и действительность“, „Кому и как разрабатывать психологию“ и др. — нашли свое яркое выражение передовые идеи эпохи — идеи материализма и эволюционного развития жизни. И. М. Сеченов, со всей глубиной показавший антинаучность идеалистических воззрений на человеческую психику, открыл неиссякаемый источник творческих исканий для многих последующих поколений ученых, физиологов и психологов. Первым во весь свой могучий рост поднялся великий ученый И. П. Павлов, который глубоко проник в тайники материальных процессов мозга и своим настолько гениальным, насколько и простым методом вскрыл основные закономерности высшей нервной деятельности.

Исходным и основным материалистическим принципом павловского учения является единство и взаимодействие организма с окружающей его внешней средой на основе эволюции. Но теория эволюционного процесса в учении Павлова получает еще более глубокое развитие, чем у Дарвина, в силу специфики самой физиологической науки. Если Дарвин вскрывал общебиологические взаимоотношения организма со средой, ограничивая их естественным отбором, то Павлов, как и Мичурин, вскрывал непосредственные, детальные отношения, дававшие возможность видеть единство онто- и филогенеза и направлять через вмешательство в онтогенез эволюционный процесс. Вскрытие непосредственных, во всех физиологических деталях, отношений организма со средой дает человеку в руки мощное орудие в борьбе за активную и мудрую переделку природы в интересах человека (Мичурин) и за активное вмешательство во внутренний мир организма человека, в мир его высшей нервной деятельности (Павлов).

Из основного материалистического принципа павловского мировоззрения о единстве и взаимодействии организма со средой логически вытекает второй, не менее важный принцип — принцип единства и целостности организма. С первых шагов своей научной деятельности Павлов выступил ярким противником всяких оттенков идеализма и дуализма, легко преодолел сыгравшие в свое время роль механистические концепции Вирхова, выступившего в 70-х годах против эволюционной теории Дарвина. На смену сугубо аналитическому подходу Вирхова к изучению живого организма Павлов развивает принцип синтетического подхода,

считая его достижением нашей русской науки. По этому поводу И. П. Павлов в 1934 г. писал: „Да, я рад, что вместе с Иваном Михайловичем и полком моих дорогих сотрудников мы приобрели для могучей власти физиологического исследования вместо половинчатого весь нераздельно животный организм. И это — целиком наша русская неоспоримая заслуга в мировой науке, общей человеческой мысли“.¹

Так называемые „безусловные“, „врожденные“, „наследственные“ рефлексы изучены были до Павлова, но они полностью не вскрывали истинного процесса филогенетического развития функции, как и не вскрывали процесса развития всего организма. Широкую перспективу в решении вопросов филогенетического развития организма и отдельных его функций открыл И. П. Павлов своим учением об условных рефлексах. Как рефлексы более высокого уровня, возникающие в индивидуальной жизни, условные рефлексы вовлекают в действие и рефлекторные аппараты более низкого уровня, обеспечивая единство онто- и филогенеза, и тем самым единство рефлекторной деятельности. Если в лабораторном эксперименте мы дидактически пользуемся терминами „безусловный“ и „условный“, врожденный и приобретенный, то в естественной жизни мы имеем единую рефлекторную деятельность, в которой теснейшим образом взаимодействуют оба вида реакции так, что трудно выделить отдельно безусловную. В чистом виде безусловная реакция проявляется один лишь раз при рождении организма; в дальнейшем эта реакция вступает в контакт с компонентами среды, включаясь в сложную систему средовых отношений. Но сама безусловная реакция, проявляющаяся в первый раз в чистом виде после рождения, является результатом взаимодействия фило- и онтогенетических отношений в прошлом. Ибо безусловная реакция из поколения в поколение претерпевает изменения за счет тех индивидуальных условнорефлекторных наслоений, которые наследственно закрепляются в филогенезе. Тот факт, что безусловная реакция, так же как и условная, проявляется в определенных условиях среды (а вне среды она вообще немыслима), придает тем самым этой реакции условнорефлекторный характер. „Бесчисленные колебания как внешней, так и внутренней среды организма, отражаясь каждое в определенных состояниях нервных клеток коры больших полушарий, могут сделаться отдельными условными раздражителями“ (Павлов, 1927).

Таким образом, условный рефлекс должен рассматриваться как многосторонний показатель деятельности организма во всей совокупности его функций и разнообразных его взаимоотношений с внешней средой. Эти взаимоотношения являются источником филогенетических изменений организма и, в известной мере, самой среды. Именно во взаимоотношениях организма со средой осуществляется единство безусловных и условных рефлексов.

И. П. Павлов показал, что в этом единстве ведущую роль играет кора больших полушарий, которая регулирует, корректирует все функции животного организма, обеспечивая интегративную его деятельность, направленную на лучшее приспособление его к условиям среды. Деятельность же человека, руководимая его сознанием, в отличие от животных, направлена на активное преобразование среды, в процессе которого изменяется и сам человек.

Уже на низших этапах развития животного мира врожденные безусловные реакции в процессе взаимодействия организма со средой динамически совершенствовались благодаря принципу временной связи, кото-

¹ Из письма И. П. Павлова Ленинградскому обществу физиологов в ответ на приветствие последнего по случаю 85-летия со дня рождения акад. И. П. Павлова (1934, изд. 1940).

рая, как правило, обеспечивалась высшими ганглионарными образованиями нервной системы. С развитием высшего отдела мозга, больших полушарий, у высших животных и человека временная связь, как общий принцип, получает высшее выражение в виде корковой связи — условного рефлекса. Таким образом, у высших животных проблема рационального, более адекватного приспособления организма к условиям внешней среды реализуется в кортикализации функций. Могущество кортикальной регуляции так всеобъемлюще, что „внешние раздражения, даже со дня рождения животного направлявшиеся в известный центр, могут быть отклонены от него в направлении к другому центру и связаться с ним, если этот последний центр физиологически сильнее первого“ (Павлов, 1927).

Совершенно очевидно, что кортикализация функций является не только фактором онтогенетического приспособления, но могучим фактором филогенетической эволюции. В этом именно смысле А. А. Ухтомский (1942) в своих посмертно опубликованных тезисах „Системы рефлексов в восходящем ряду“ совершенно законно заключает: „Простой рефлекс классической физиологии оказывается не исходным и принципиально общим типом рефлекторной активности центров, над которой специализируется особая область рефлексов условных, но наоборот — частным, специальным и поздним продуктом редукции и упрощения рефлекса условного“. Любая безусловная реакция, пройдя в ряде поколений через „горнило“ онтогенетической условнорефлекторной „переделки“, становится сама в значительной мере условнорефлекторной реакцией. Единство безусловных и условных рефлексов в общебиологическом аспекте следует, таким образом, понимать как постоянный из поколения в поколение процесс кортикализации функций, процесс постоянного вмешательства высших нервных центров в функции, связанные с нижележащими уровнями центральной нервной системы.

И. П. Павлов (1927), говоря о роли коры в образовании новых временных связей, признает, что „факт условного рефлекса есть повседневнейший и распространеннейший факт... С фактом условного рефлекса отдается в руки физиолога огромная часть высшей нервной деятельности, а может быть и вся“.

Нельзя, естественно, трактовать эти мысли Павлова как его попытку заменить психологию физиологией. И. П. Павлов только подчеркивает материалистический характер высшей нервной деятельности, подводит под нее материалистический фундамент, изгоняя из ее области идеализм. Материалистическое учение Павлова о высшей нервной деятельности, являющееся капитальным фактором развития материалистического естествознания в целом, знаменует основание „настоящей физиологии головного мозга“ в противоположность применению в прошлом понятий и терминов субъективной психологии. Условный рефлекс — это материальный процесс высшего отдела мозга, лежащий в основе высшей нервной деятельности и являющийся ведущим фактором приспособления животного к изменяющимся условиям внешней среды. В реализации условного рефлекса, естественно, принимает участие весь организм, не только органы соматической сферы, но и органы единой с ней сферы вегетативной — внутренние органы, уравнивающие внутреннюю среду организма, эндокринная система и т. д.

Взаимоотношения коры больших полушарий и внутренних органов, а также тканевых процессов, явившиеся предметом исследования нашего коллектива на протяжении почти 25 лет, раскрыты сейчас в плане и в развитии павловского учения как сложные и многосторонние отношения, единые с функциями всего организма. Внутренние органы не только находятся под влиянием коры больших полушарий, но сами, посылая

через свои рецепторные аппараты постоянные импульсы в кору, влияют на ее состояние, а через нее на всю деятельность организма.

Сопровождая орошение теплой водой желудка собаки электрическим раздражением лапы, Айрапетьянц (1937) образовал у собак интероцептивный условный рефлекс: собака каждый раз при орошении ее желудка поднимала лапу. Кроме того, как установлено в последнее время Черниговским (1947) и сотрудниками, импульсы, идущие с интероцепторов, могут и непосредственно влиять на скелетную мускулатуру и на ряд вегетативных функций. Сфера действия условного рефлекса, таким образом, еще больше расширяется и включает не только реакции на корковые импульсы, но многообразные реакции на межорганные перестройки, косвенно связанные с импульсами коры. Таким образом, полученные нашим коллективом данные о взаимосвязи коры больших полушарий с внутренними органами и тканевыми процессами позволили нам заглянуть глубже в природу условного рефлекса и попытаться полнее представить себе его структуру. „Повседневнейший и распространеннейший факт — условный рефлекс“ (Павлов) выходит далеко за пределы схематичной рефлекторной дуги и представляет собой сложную интегральную реакцию организма как целого, все части которого находятся под взаимными влияниями при определенном взаимодействии организма, в каждый данный момент, с корой головного мозга. Нам представляется условно-рефлекторная реакция как сложный „ансамбль“ взаимообусловленных реакций, разыгрывающихся на разных уровнях центральной нервной системы и объединяемых ведущей корковой реакцией. Но последняя сама в узком смысле является функцией влияния факторов внешней среды из экстероцепторов, отражающей влияния факторов внешней среды на организм, и из интероцепторов, отражающей при этом внешнем влиянии состояние всего внутреннего хозяйства организма. Понятно, что в условиях эксперимента мы можем максимально сузить сферу рефлекса, мы можем изолированно проследить интероцептивный и экстероцептивный рефлексы, мы можем проследить взаимодействие их при различных вариантах сочетания, но в условиях естественных мы имеем дело с единым и сложным рефлекторным актом, ведущим звеном которого является корковая импульсация.

В систему условнорефлекторной деятельности человека входит еще важнейшим элементом специфическая речевая сигнализация, являющаяся в своей сущности категорией социальной и активно взаимодействующая с интеро- и экстероцептивной импульсацией. Система речевой сигнализации человека имеет решающее значение в установлении тех субъективных переживаний, которые сопровождают реакцию: человек может довольно тонко и исчерпывающе описать нам словами субъективные переживания, которые возникают при том или ином рефлекторном акте. Это делает эксперимент на человеке в нормальных физиологических условиях более ценным, чем на животном, ибо учет субъективного фактора не менее важен, чем объективные данные.

Экспериментальный анализ ведущего звена условнорефлекторной реакции — коркового стимула, проведенный в наших лабораториях, вскрыл ряд закономерностей, имеющих глубокий физиологический смысл. Укажем здесь на некоторые. Известно, что многократное применение какого-либо изолированного безусловного раздражения в эксперименте вызывает с течением времени его угашение. В системе же условнорефлекторной связи это раздражение не угасает или угасает с большим трудом. В опытах Фельбербаум небольшой груз, многократно действовавший на определенный участок кожи руки, переставал вызывать изменения сосудистой реакции, как и субъективное ощущение давления. Включенный же в сочетание с условным раздражителем этот же груз

вызывал постоянную сосудосуживающую реакцию при сохраненном испытуемым ощущении давления. В работах всех наших сотрудников давно отмечен факт, что корковый стимул при протекании условного рефлекса более интенсивен, чем импульс из более низших уровней центральной нервной системы. В ряде опытов реакция на безусловный раздражитель после сочетания его с условным значительно изменялась по сравнению с таковой до сочетания, иначе говоря, условный, корковый стимул влиял на характер безусловной реакции. В опытах Пшоники (1947) на собаках безусловная сосудистая реакция на температурный раздражитель значительно менялась после выработки стойкого условного рефлекса. Аналогичные данные получали Суворов (1949), Ольнянская (1934) и др. Но особенно следует отметить тот факт, что при стойком условном рефлексе корковый стимул может изменить и извратить характер наследственных безусловных механизмов. В опытах Слонима и Ольнянской (1938) уровень терморегуляции собаки, помещенной в комнату с высокой температурой, не менялся в этой же комнате и при температуре более низкой. Условнорефлекторные связи, очевидно, закрепились не только на температуру комнаты, но на весь комплекс обстановки ее так прочно, что нарочитое изменение ведущего компонента (температуры) не вызывало соответствующего ей изменения терморегуляции. В опытах Ольнянской (1948) акт мнимой еды вызывал в течение многих часов резкие химические изменения в организме фактически голодной собаки. В опытах на людях было установлено, что корковый стимул при выработанном стойком условном рефлексе может извратить не только наследственную реакцию организма на безусловный раздражитель, но и характер обычного при этом ощущения. Холодовое раздражение кожи вместо обычной сосудосуживающей может вызвать у испытуемых парадоксальную сосудорасширяющую реакцию, если оно сочетается с условным сигналом теплового раздражения; при этом испытуемые большей частью ощущают не холод, а тепло [опыты Рогова (1932, 1933), Пшоники (1939)].

Тепловое раздражение, вызывающее обычно сосудорасширяющую реакцию, в сочетании с условным сигналом боли вызывает сосудосуживающую реакцию при ощущении боли, в то время как болевое раздражение, вызывающее обычно сосудосуживающую реакцию, в сочетании с условным сигналом тепла вызывает, наоборот, расширение сосудов, сопровождающееся ощущением тепла. В этих же опытах при анестезии раздражаемого кожного участка, когда безусловные раздражения не вызывают никакой реакции, условные раздражители вызывают соответствующую им безусловную реакцию, сопровождающуюся ощущением. Эти же отношения воспроизводятся словесными предупреждениями о подаче того или другого раздражителя (опыты Пшоники). Аналогичные данные получены на людях при раздражении вкусовыми веществами ротовой полости. Условный раздражитель, сочетавшийся в опытах с подачей в ротовую полость сладкого вещества, вызывает характерную для сладкого сосудорасширяющую реакцию, сопровождающуюся соответствующим ощущением и тогда, когда этот условный раздражитель сочетается не со сладким, а с горьким. И в этих опытах словесные сигналы воспроизводят безусловные реакции (опыты Суворова, 1949).

Все эти и многие другие опыты наших лабораторий — факты извращенной деятельности сердца в ответ на различные фармакологические средства (Делов, 1939; Петрова, 1942), изменения функций при нарушении стереотипа опытов (Айрапетьянц, 1947; Пшоник, 1947, и др.), нарушения интегративной деятельности организма (Ольнянская, Слоним и Понугаева, 1947) и т. д. — ярко свидетельствуют о силе корковых влияний, способных извратить безусловные реакции, воспроизвести их при выключении

ченных рецепторах, вызвать соответствующие извращенные ощущения или же ощущения при отсутствии непосредственного адекватного раздражителя.

В свете этих данных ранее сформулированное нами положение о корковом „представительстве“ должно быть расширено. Кора проявляет активность, выходящую далеко за пределы функциональных возможностей рецепторных систем: она как бы организует периферию, упорядочивает функции периферических аппаратов, часто навязывая периферии свои закономерности. Кора не только регистрирует, но и направляет, настраивает рецепцию. В этой роли коры сказывается характерная особенность эволюционного процесса животного мира. „Чем совершеннее нервная система животного, — писал за год до смерти И. П. Павлов, — тем она централизованнее, тем высший отдел ее является все в большей и большей степени распорядителем и распределителем всей деятельности организма, несмотря на то, что это открыто и ярко не выступает. Ведь нам может казаться, что многие функции... идут совершенно без всякого влияния коры больших полушарий, а на самом деле это не так. Этот высший отдел держит в своем ведении все явления, происходящие в теле“ (1937).

Великий естествоиспытатель именно с позиции общепсихологической, эволюционной, оценил роль высшего этажа мозга, несмотря на то, что эта роль замаскирована. Данные в этой области, полученные нашим научным коллективом в экспериментах с применением павловского метода, позволили нам приоткрыть завесу и еще глубже проникнуть в сущность корковой активности и ее роли в эволюционном процессе.

А. А. Ухтомский, как бы оценивая наши факты, пишет, что „высшие этажи могут воспроизводить нижесложившиеся рефлекторные действия и тогда, когда отсутствуют специфические и до сих пор адекватно-обязательные рецепторы и стимулы для вызова тех же актов с нижележащих этажей. Однажды успевшие сложиться центры нижележащих этажей приводятся затем в действие уже спрямленными путями без необходимости специальных местных адекватных рецепций или даже вопреки им“ (Ухтомский, 1942).

Эта эволюционная трактовка павловского условного рефлекса показывает „большую свободу достижения новых биологически важных рецепций... применительно к многообразию текущих условий среды“.

В свете такой биологической оценки роли коры в деятельности организма нам кажется совершенно неприемлемым толкование И. С. Беритовым интереснейших фактов и наблюдений его научного коллектива с позиций психологических понятий „установки“ и „представления“. Наша советская материалистическая психология, оперирующая психологическими категориями — ощущением, представлением, эмоцией и т. д., как субъективными явлениями, отражающими взаимодействие человека с объективной действительностью, стремится подвести под эти абстрактные категории материальный, физиологический базис. Недаром наша психология отводит развивающемуся учению Павлова видное место и пытается правильно оценить и использовать открытые им закономерности высшей нервной деятельности. В свою очередь, советская физиология, базирующаяся на павловском учении, стремится проникнуть в физиологическую сущность основных психологических явлений, осуществляя мечту Ивана Петровича о сближении этих двух наук. Но на данном этапе физиологическая сущность основных психологических понятий пока еще не вскрыта, если не считать осторожных попыток (опять-таки павловским методом) разгадать физиологический механизм ощущения.

И. П. Павлов с большой глубиной показывает громадную роль условного рефлекса во взаимоотношениях высшего животного с окружающей его внешней средой; эта роль заключается в способности менять физиологическое действие сигнала этой среды для „точного и тонкого уравнивания“ с ней организма и тем самым влиять на весь ход филогенетического развития последнего. Условный рефлекс, представляя собою высшую форму временной связи, обеспечивающей онтогенетическое развитие, является одновременно движущей силой всего эволюционного процесса в животном мире.

По мере накопления экспериментальных данных об интероцептивных рефлексах стало возможным более глубокое проникновение в некоторые проблемы высшей нервной деятельности.

Мы выше указывали, что интероцептивные и экстероцептивные импульсы интегрируются и взаимодействуют в едином сложном рефлекторном акте, образуя единую систему импульсов. Однако единство этой системы импульсов не снимает различий в изолированном протекании интеро- и экстероцептивных импульсов, тем более, что, как оказалось, с этими различиями связаны специфические особенности протекания условнорефлекторной деятельности вплоть до ее нарушения. Экспериментальный анализ искусственно изолированных интероцептивных рефлексов вскрыл основную их черту — инертность. Интероцептивный рефлекс очень медленно разворачивается во времени, характеризуется в начальной стадии диффузностью, большим латентным периодом и длительным последствием. Для своего окончательного формирования интероцептивный условный рефлекс, вследствие своей инертности, требует значительно большего числа сочетаний, чем экстероцептивный. Но с трудом образованный условный интероцептивный рефлекс становится стойким и, что особенно характерно, неугашаемым или трудно угашаемым. На разных этапах образования условного интероцептивного рефлекса взаимоотношения его с экстероцептивными реакциями разные: об этом ярко свидетельствуют опыты Айрапетьянца (1939), Баакишиной (1936), Курцина (1939), Прокопенко (1939), Пышиной (1939), Пшоники (1947), Риккль (1940), Филистович (1947), Черниговского (1941) и др. В опытах Пшоники по изучению взаимоотношений интеро- и экстероцептивных условных сосудистых рефлексов при температурном раздражении слизистой желудка и кожи установлены три основные стадии в этих взаимоотношениях, зависящие от стадии образования условного интероцептивного рефлекса. На начальной стадии своего образования условный интероцептивный рефлекс тормозится экстероцептивным; во второй стадии, когда рефлекс образован, но не укреплен, он вступает в конфликтные отношения с экстероцептивными; в последней же стадии, когда интероцептивный условный рефлекс становится стойким и трудно угашаемым, он сам начинает подавлять, тормозит рефлексы экстероцептивные. В качестве иллюстрации последней стадии приводим следующий опыт из работы Пшоники. Стойкий условный сосудорасширяющий интероцептивный рефлекс на вливание через зонд в желудок теплой (43°) воды не дает проявиться безусловной экстероцептивной холодовой реакции. Наоборот, реакция на экстероцептивный холодовой стимул извращается и как таковая усиливает условную реакцию на интероцептивное тепло (рис. 1).

Несколько иные отношения проявляются при сопоставлении в эксперименте условного интероцептивного с условным экстероцептивным рефлексом. В опытах Пшоники, на один и тот же индифферентный стимул (свет красной электрической лампочки) были выработаны в строгом стереотипе опыта два стойких условных сосудистых рефлекса: интероцептивный (красный свет $\rightarrow$ тепло 43° Ц) и экстероцептивный (красный свет $\rightarrow$ холод 6° Ц) таким образом, что в одном месте стереотипа опыта

красный свет один вызывал симметричное расширение сосудов обеих конечностей (рис. 2, а), в другом месте — симметричное их сужение (б). Если же нарушить стереотип и в нарушенном стереотипе опыта подать красный свет без подкрепления, то сосудистая реакция становится асимметричной и волнообразной (в), сопровождаясь и особым субъективным ощущением. Характер сосудистых реакций (плетисмограмм) и субъективных показаний испытуемых говорит о временном сердечно-сосудистом нарушении, типа сосудистого невроза, который у испытуемых людей после опыта снимается, а у животных может стать затяжным невротическим состоянием. Важно отметить, что почти во всех таких асимметричных и волнообразных плетисмограммах в ответ на красный свет в нарушенном стереотипе опыта у всех испытуемых преобладает интероцептивный сосудистый эффект, свидетельствующий о доминирующей роли стойкого интероцептивного рефлекса.

Эти экспериментальные данные убедительно показывают, что в нарушении взаимоотношений интеро- и экстероцептивных рефлексов кроется

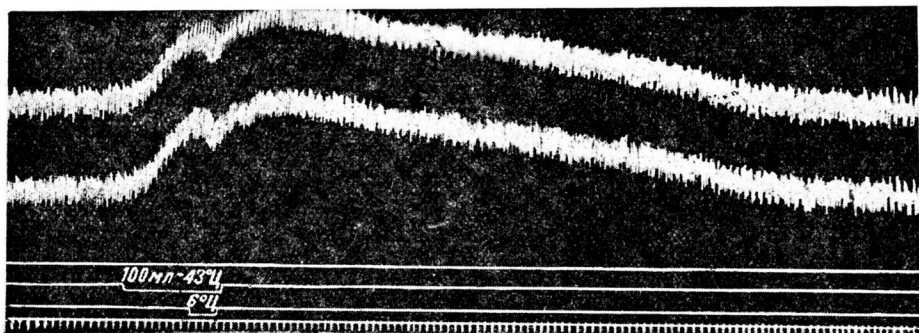


Рис. 1. Сосудорасширяющая реакция на сочетание интероцептивного теплового раздражения (43°Ц) с экстероцептивным холодовым (6°Ц). Опыт № 94 от 25 IV 1947.

На всех рисунках: верхняя плетисмограмма — от правой, а нижняя — от левой конечности; горизонтальные линии: отметки раздражений; внизу — отметка времени (2 сек).

источник невротических расстройств типа ипохондрии, которые клинически характеризуются назойливыми и навязчивыми интероцептивными сигналами, прорвавшимися в сферу сознания и извращающими весь ход нормального функционирования организма. Как часто развивающийся в каком-либо внутреннем органе человека патологический процесс начинает посылать в центральную нервную систему назойливые афферентные импульсы, которые однажды прорываются в кору. Прорвавшиеся в кору импульсы с пораженного внутреннего органа создают постепенно в коре инертный очаг восприятия преимущественно этих импульсов при торможении импульсов внешней среды. Развивается ипохондрический синдром, при котором резко меняется психический облик больного: он становится безразличным к внешнему миру, концентрируясь на мир своих интероцептивных ощущений; он весь уходит в себя.

Таким образом, чисто физиологическим анализом клинических нарушений, а также экспериментально заданных отношений в условнорефлекторной деятельности удается ближе подойти к механизму некоторых нарушений, не ограничивающихся одними лишь физиологическими отклонениями, а захватывающих субъективный психический мир человека.

Глубокое и детальное изучение интероцептивных условных рефлексов, так же как и описанных только что экспериментально вызванных невро-

тических расстройств, дает нам основание предполагать, что момент формирования условного рефлекса, как временной связи высшего коркового этажа, является одновременно моментом возникновения элементарнейшего психического акта — ощущения. Мы неоднократно писали и указывали, что большинство интероцептивных рефлексов в норме про-

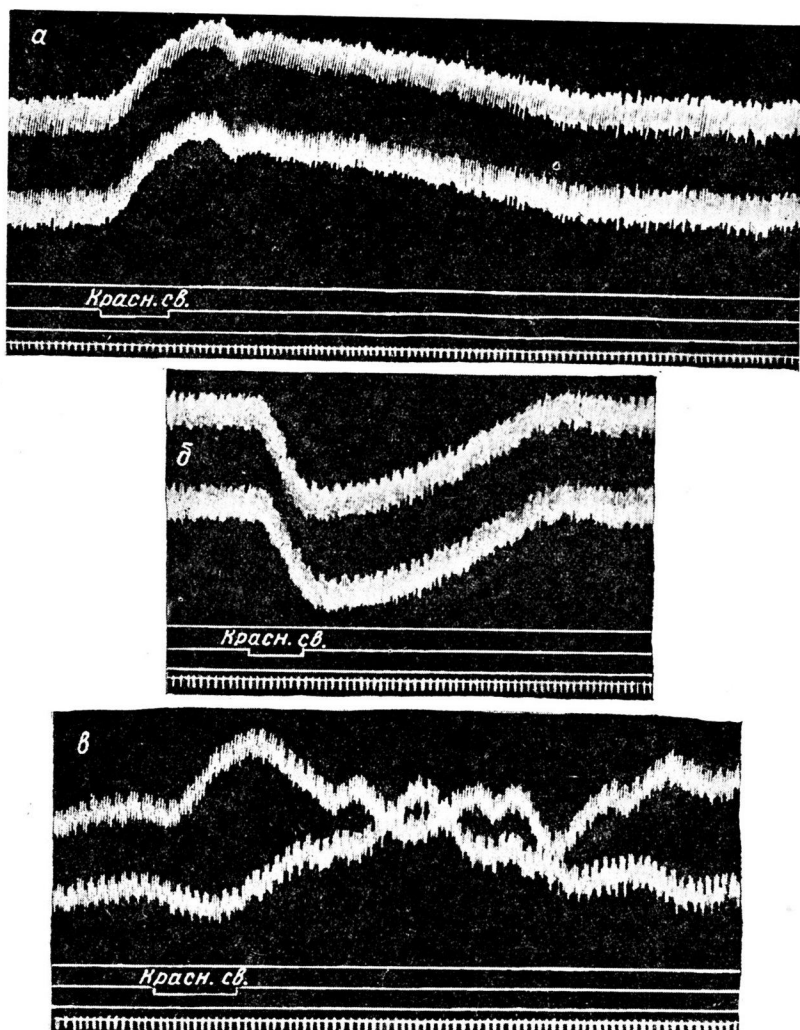


Рис. 2

а — условный сосудорасширяющий рефлекс на сочетание красного света + интероцептивное тепло (43°Ц), опыт № 206 от 21 VI 1947;
 б — условный сосудосуживающий рефлекс на сочетание красного света + экстероцептивный холод (6°Ц), опыт № 181 от 20 VI 1947;
 в — асимметричная сосудистая реакция на красный свет при нарушении стереотипа опыта, опыт № 208 от 24 VI 1947.

текает под порогом наших ясных ощущений, являясь пресенсорными, и реализуется на низких уровнях центральной нервной системы вплоть до подкорковой области. Такие уровни протекания безусловных интероцептивных реакций в норме имеют общебиологическое значение, заключающееся в ограждении от интероцептивных импульсов коры, главная задача которой воспринимать срочные сигналы из внешней среды для регулирования оптимальных с ней отношений организма. Этим, очевидно,

и объясняется факт доминирования в здоровом организме экстероцептивных рефлексов над интероцептивными.

Экспериментальная выработка условного интероцептивного рефлекса как нельзя ярче вскрывает нам процесс постепенного восхождения импульса с нижних уровней мозга до коры. Этот процесс, сопровождающийся на определенном этапе своего развития неясными „темными“ ощущениями и изменяющий все время состояние коры, завершается, как правило, возникновением ясных и четких ощущений интероцептивных импульсов. В этом отношении процесс образования условного рефлекса единый как для интероцептивных, так и для экстероцептивных стимулов. В естественных условиях кора больших полушарий здорового человека или животного воспринимает не все экстероцептивные раздражения внешней среды, а только те из них, которые биологически значимы в каждый данный момент. Большое количество биологически значимых рефлексов на экстероцептивные раздражения, включенные ранее в корковые связи, с течением времени автоматизируется и осуществляется подкорковыми ганглиозными образованиями, освобождая тем самым кору для новых

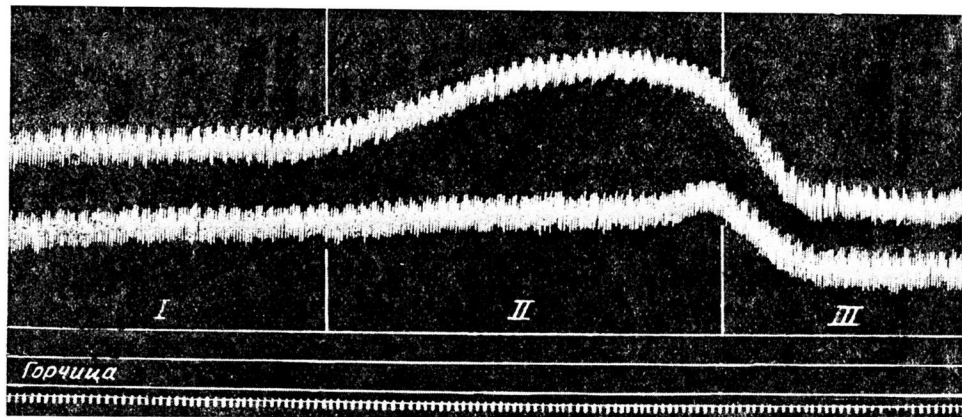


Рис. 3. Трехфазная сосудистая реакция на слабый химический раздражитель кожи (горчица). Опыт № 26 от 25 XII 1946.

сигналов внешней среды. По отношению к биологически неактуальным сигналам, кора, понижая свою возбудимость, становится невосприимчивой, несмотря часто на большую силу внешнего раздражителя, и, наоборот, к биологически актуальным стимулам даже весьма незначительной силы кора, повышая свою возбудимость, становится восприимчивой. Ярким примером может служить момент выслеживания мыши кошкой: последняя в это время, совершенно не реагируя на стимулы большой и средней силы, очень живо реагирует на слабые шорохи мыши. Таким образом, мы видим, что в каждый данный момент большое количество стимулов внешней среды лежит под порогом ощущения. Но какой-нибудь индифферентный раздражитель, включенный в корковую связь с биологически актуальным стимулом, образует условный рефлекс и сам с этого момента становится биологически актуальным и ощущаемым. Очевидно, что биологическая природа подпороговых экстероцептивных и интероцептивных импульсов едина: и те и другие вне корковых связей неощущаемы, но влияют на общий фон возбудимости коры; включенные же в корковые связи, они становятся ощущаемыми.

Положение о единой природе интероцептивных и подпороговых экстероцептивных импульсов, а также об общем характере их протекания

в процессе выработки условного рефлекса получило подтверждение в недавних исследованиях Гершуни (1947) на слуховом и Пшоника (1948) на кожном анализаторе. Несмотря на то, что в своих общетеоретических высказываниях Гершуни выступает против „субсенсорного“ характера интероцептивных импульсов и, таким образом, отрицает единство природы

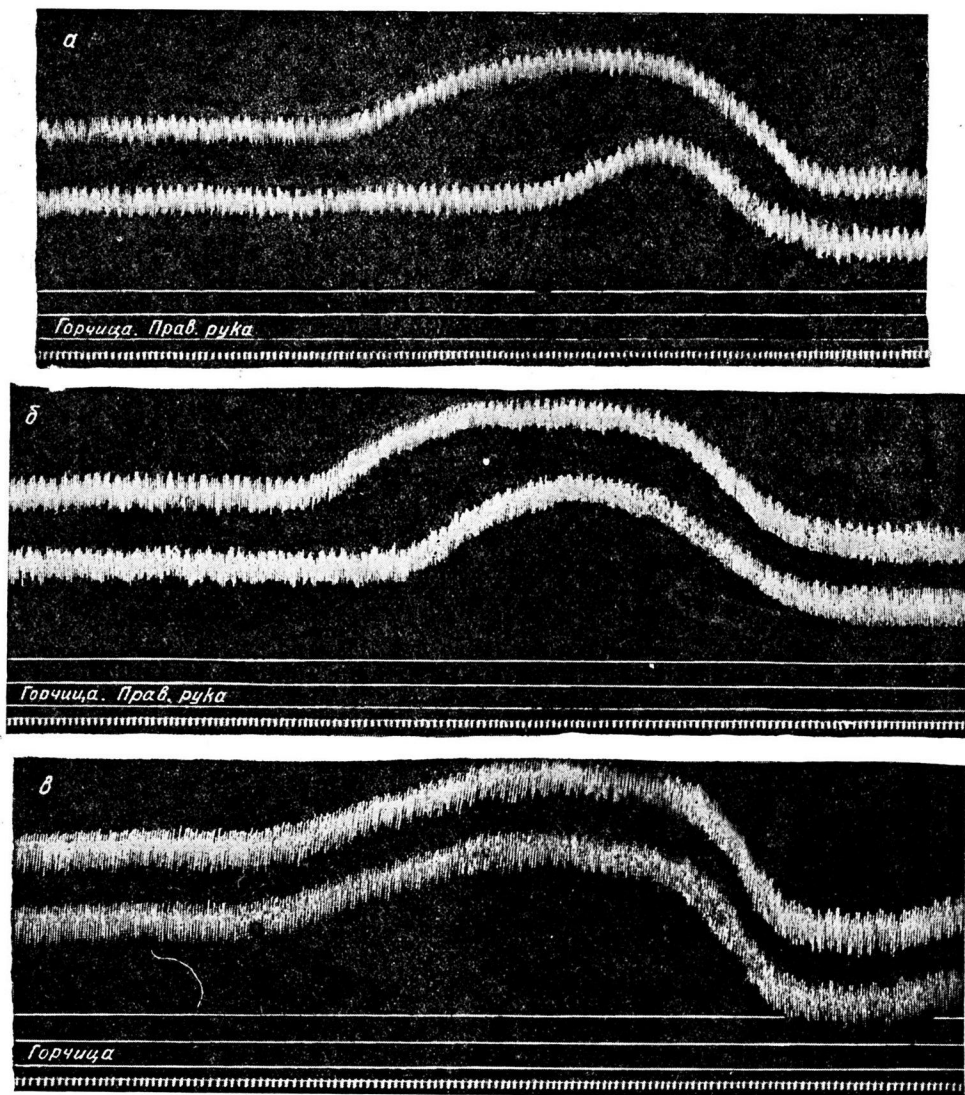


Рис. 4. Процесс постепенного перехода асимметричной пресенсорной фазы сосудистой реакции в симметричную.

а — опыт № 37 от 8 I 1947; б — опыт № 45 от 18 I 1947; в — опыт № 52 от 26 I 1947.

обеих категорий импульсов, данные его исследований, однако, полностью подтверждают высказанные нами много лет тому назад положения.

В исследованных Пшоником сосудистых рефлексах на сенсорные и пресенсорные стимулы кожи выступает интимная сторона процесса превращения неоощуемого стимула в оощуемый и роль в этом процессе коры больших полушарий. При регистрации плетисмографическим методом сосудистой реакции обеих верхних конечностей на слабый химический раз-

дражитель (горчица в слабой концентрации), приложенный к тыльной стороне запястья правой руки, ясно обнаруживаются три фазы этой реакции: 1) латентная фаза (8—10 мин.), характеризующаяся горизонтальными, нулевыми плетисмограммами и отсутствием ощущения; 2) пресенсорная (3 мин.), характеризующаяся также отсутствием ощущения, но асимметрией сосудистых реакций при расширении сосудов правой руки и нулевой реакции сосудов левой, и 3) сенсорная, характеризующаяся симметричным сужением сосудов обеих рук при ощущении испытуемыми слабого жжения (рис. 3). Определение инфракрасного излучения кожи обеих конечностей в пресенсорной фазе реакции показывает, что на данном начальном этапе реакции этой фазы протекает по типу аксон-рефлекса. При ежедневном систематическом повторении этих опытов реакция этой фазы постепенно переходит на дуги истинных рефлексов и харак-

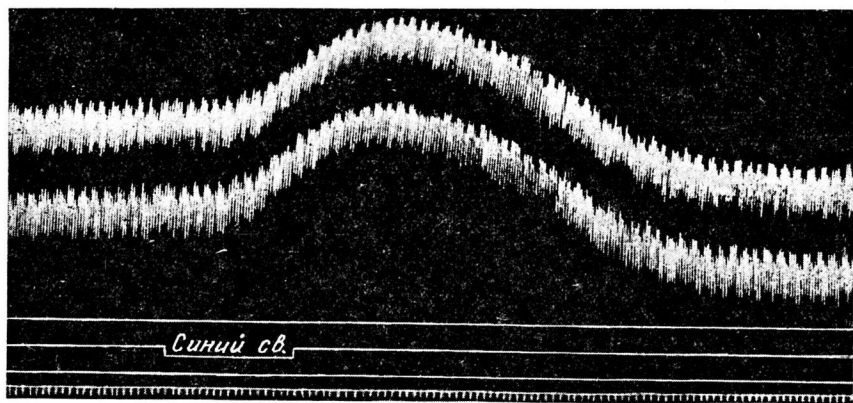


Рис. 5. Условный пресенсорный сосудистый рефлекс на синий свет при отсутствии безусловного раздражителя. Опыт № 56 от 13 IV 1947.

теризуется симметричным расширением сосудов обеих рук и почти одинаковыми величинами терморadiации (рис. 4).

Путем сочетания пресенсорной фазы с предшествующим ей на несколько секунд светом синей электрической лампочки (предварительно „угашенным“) вырабатывается условный сосудистый рефлекс на эту фазу: синий свет, поданный в конце латентной фазы, отныне вызывает симметричное расширение сосудов и при отсутствии безусловного раздражителя, т. е. воспроизводит пресенсорную фазу реакции, переходящую через 3 мин. в последующую третью — сенсорную фазу (рис. 5). Таким образом, пресенсорная фаза экспериментально „поднята“ до коры и включена в корковые связи. Но с этого момента начинается интересная метаморфоза сосудистой реакции, заключающаяся в постепенном исчезновении пресенсорной фазы. В результате, трехфазная сосудистая реакция превращается в двухфазную (латентную + сенсорную), в которой сенсорная фаза приближается непосредственно к латентной (рис. 6). Характерно, что если к концу латентной фазы ввести экстрараздражитель (холод или др.), то пресенсорная фаза вновь появляется, реакция становится опять трехфазной, а сенсорная фаза отодвигается от латентной, уступая место пресенсорной.

В дальнейших опытах преждевременной подачей условного раздражителя (синий свет) постепенно и планомерно сокращается латентная фаза, приближая тем самым сенсорную фазу к началу раздражения. В последних опытах этой серии двухфазная сосудистая реакция превращается в однофазную при максимальном приближении сенсорной сосудосуживающей фазы реакции к началу раздражения.

Таким образом на этих опытах мы могли проследить замечательное явление изменения сосудистой реакции при восхождении импульса из нижних уровней нервной системы до коры, а вместе с этим и резкие изменения в субъективном переживании испытуемыми этой реакции. На первом этапе мы видим, как при повторении одних и тех же опытов пресенсорные импульсы с аксон-рефлекторных дуг переходят на дуги истинных рефлексов; этот процесс сопровождается изменением сосудистой реакции пресенсорной фазы и заканчивается полной заменой асимметричной реакции этой фазы сосудорасширяющей симметричной реакцией. На второй стадии с включением пресенсорных импульсов в корковые связи, т. е. с выработкой условного рефлекса на пресенсорную фазу, возникает ощущение слабого жжения при исчезновении самой пресенсорной фазы. Ощущение, таким образом, наступает на 3 мин. раньше.

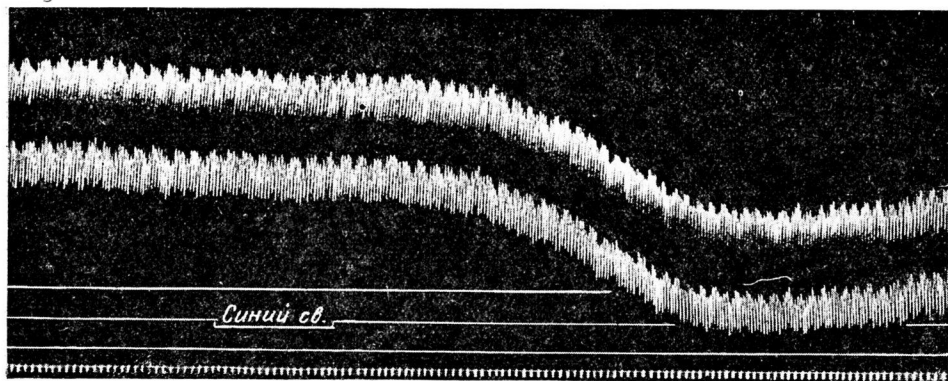


Рис. 6. Двухфазная сосудистая реакция на синий свет. Опыт № 95 от 6 VI 1947.

В последней стадии опытов преждевременной подачей условного раздражителя удастся максимально сократить период между началом раздражения и наступлением ощущения: последнее наступает через $1 - \frac{1}{2}$ мин. после подачи раздражения, вместо прежних 8 мин.

Роль коры больших полушарий в превращении неоощуемых пресенсорных импульсов в ощущаемые, сенсорные, выступает в этих опытах с предельной ясностью. С образованием условного рефлекса на неоощуемые импульсы возникает, формируется ощущение; с образованием же условного рефлекса на ощущаемые импульсы, как мы видели раньше, ощущение без условного раздражителя воспроизводится одним лишь условным. Мы склонны предположить, что стойкий условный рефлекс есть физиологическая основа элементарнейшего психического акта — ощущения. В этой области требуется еще большая работа, которая в плане развития павловского учения сумеет раскрыть самые интимные процессы мозга, стоящие у истоков психических явлений.

Положение о единой природе интероцептивных и пресенсорных экстероцептивных рефлексов находит свое дальнейшее экспериментальное подтверждение в опытах, посвященных исследованию взаимоотношений пресенсорных и сенсорных экстероцептивных сосудистых рефлексов. На двух (из трех) испытуемых Пшонином проведены следующие опыты. С момента, когда трехфазная сосудистая реакция на слабый химический раздражитель кожи стала двухфазной (за счет исчезнувшей пресенсорной фазы), он стал сочетать условный пресенсорный стимул (синий свет) с безусловными и условными температурными стимулами кожи. Без-

условный холодовой или тепловой раздражитель, поданный вслед за синим светом, выявляет (как мы видели выше) исчезнувшую сосудорасширяющую реакцию пресенсорной фазы при незначительной волнообразности, но симметричности кривых (рис. 7, а). Условный же холодовой или тепловой раздражитель, в сочетании с условным пресенсорным (синий свет), выявляет также исчезнувшую пресенсорную фазу, но при зна-

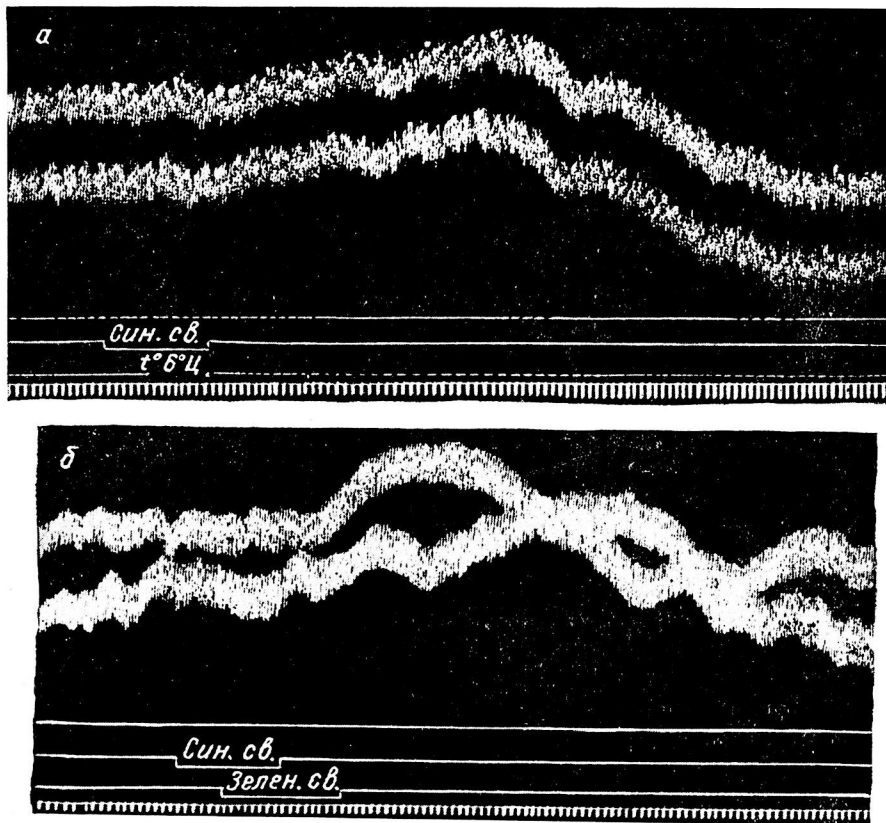


Рис. 7.

а — трехфазная волнообразная сосудистая реакция при введении экстрараздражителя, опыт № 9 от 21 VI 1947; б — асимметричная сосудистая реакция при сочетании условного пресенсорного с условным сенсорным стимулом, опыт № 20 от 24 VI 1947.

чительной волнообразности и асимметричности кривых (рис. 7, б). Подобные асимметричные и волнообразные плетисмограммы с преобладанием интероцептивного эффекта получены при сопоставлении в эксперименте условных экстеро- и интероцептивных раздражителей (см. выше, рис. 2).

Стойкие, трудноугашаемые условные пресенсорные стимулы, подобно таковым же интероцептивным, способны подавить все сенсорные стимулы и явиться источником патологических процессов. Клиника нервных болезней знает много фактов, когда именно слабые пресенсорные стимулы из внешней среды могут создать в коре больших полушарий доминантный очаг патологической инертности и извратить нормальные отношения больного с окружающей его внешней средой. Подпороговые звуки могут восприниматься больным как сонм навязчивых голосов при полном безразличии к настоящей человеческой речи; слабый, еле заметный луч света может вызвать галлюцинаторные зрительные ощущения различного содержания,

совершенно несоответствующие реальной действительности; еле заметные тактильные ощущения кожи от контакта ее, скажем, с одеждой, могут вызвать ряд извращенных кожных ощущений.

Таким образом, на фоне обычной сенсорной стимуляции из внешней среды стойкие условные пресенсорные стимулы могут нарушить нормальный контакт человека со средой. Экспериментально вызванные в данных опытах очень ограниченные нарушения извращают нормальные сосудистые реакции, вызывая асимметричность их и волнообразность.

Но совсем другие отношения проявляются при сочетании в опыте стойкого условного пресенсорного стимула (синий свет) с таким же условным интероцептивным (зеленый свет). Сосудистые реакции на это сочетание ограничиваются лишь волнообразностью без каких-либо асимметричных нарушений. Обычно такой эффект получается при сочетании „равносильных“ стимулов единой биологической природы, если преднамеренно в эксперименте не нарушалось динамическое равновесие возбуждательного и тормозного процессов в мозговой коре. Это дает нам основание лишний раз подтвердить единую природу пресенсорного и интероцептивного условного рефлексов.

Все изложенные здесь соображения, как и экспериментальные данные, являющиеся только частью большого материала нашего научного коллектива, дают основание заключить, что условнорефлекторная деятельность, характеризующая взаимоотношения организма со средой, как постоянный, „повседневнейший“ (Павлов) процесс кортикализации функций и детерминирования их эволюции, является очень сложной и многогранной деятельностью организма. Лежащий в основе этого биологического важного процесса принцип временной связи „повседневной“ реализуется в действенном контакте организма с бесчисленным количеством импульсов разной силы и частоты как из внешней, так и из внутренней среды организма. В этом „хаосе“ импульсов, падающих на организм, кора больших полушарий, ограждая себя от биологически неактуальных импульсов, обеспечивает интегральную, биологически значимую, условнорефлекторную деятельность и возникновение элементарных субъективных переживаний, которые с этой деятельностью составляют диалектическое единство.

Проблема условного рефлекса, являющаяся основной сущностью учения Павлова о высшей нервной деятельности, привлекает и привлечет к себе внимание не одного еще поколения ученых. Это говорит о жизненности и неисчерпаемости тех научных сокровищ, которые открыл миру великий русский ученый — Иван Петрович Павлов.

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетьянц Э. Ш., Бюлл. exper. биол. и мед., 4, 1937; Материалы по интероцептивным условным связям. Тезисы V Всес. совещ. по физиол. пробл., 1939.
 Балакшина В. Д., Тр. Физиол. инст. ЛГУ, 17, 61, 1936.
 Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы. Медгиз, 1944.
 Гершуни Г. В., Физиол. журн. СССР, 33, № 4, 1947.
 Делов В. Е. Влияние коры головного мозга на проводящую систему сердца. Тезисы V Всес. совещ. по физиол. пробл., 1939.
 Курцин И. Т. Условнорефлекторные реакции пищеварительного аппарата. Тезисы V Всес. совещ. по физиол. пробл., 1939.
 Курцин И. Т., Арх. биол. наук, 54, № 3, 1939.
 Ольянская Р. П., Физиол. журн. СССР, 75, 1932; Арх. биол. наук, 34, № 1—3, 1934; Условное рефлекторное влияние на основной обмен. Материалы к V Всес. съезду физиологов, 1934; Сложнорефлекторный механизм специфического динамического действия пищи. Тезисы докладов на XIII сессии АН СССР, посв. памяти И. П. Павлова, 1948.
 Ольянская Р. П. и А. Д. Слободкин, Физиол. журн. СССР, 25, № 6, 1938.

- Ольнянская Р. П., А. Д. Слоним и А. П. Понугаева. Доклад на VI Всес. съезде физиологов, 1947.
- Павлов И. П. Лекции о работе больших полушарий (1927). Медгиз, 39, 52, 58, 1937; Полн. собр. тр., 1, 27, 410, 1940.
- Петрова Е. Г., Тр. научн. сессии АН СССР, посв. памяти акад. И. П. Павлова, Л., 1942.
- Пшоник А. Т., Физиолог. журн. СССР, 26, № 1, 1939; Условные сосудистые рефлексы у собак. Тезисы докладов на XII сессии АН СССР, посв. памяти И. П. Павлова, 1947; Тр. VII Всес. съезда физиологов, 1947. Кортикальный фактор в пресенсорных сосудистых реакциях. Тезисы докладов на XIII сессии АН СССР, посв. памяти И. П. Павлова, 1943; Сборн. трудов I научн. конфер. по пробл. психосоматики, Медгиз, 1949.
- Пшоник А. Т. и А. А. Рогов, Физиолог. журн. СССР, 20, 777, 1932.
- Рогов А. А., Физиолог. журн. СССР, 15, 414, 1932; 16, 404, 1933.
- Сеченов И. М., Сборник философских и психологических статей под ред. Коганова, 1947.
- Ухтомский А. А., Системы рефлексов в восходящем ряду. Тезисы к научн. сессии АН СССР, посвящ. памяти И. П. Павлова, 7, 8, 1942.
- Филистович В. И., Кожно-гальванический рефлекс при интероцептивных раздражениях. Докл. на засед. Ленингр. общ. физиологов 15 V 1947.
- Черниговский В. Н., Физиолог. журн. СССР, 33, 617, 1947.
- Черниговский В. Н. и О. С. Меркулова, Изв. АН СССР, сер. биол., № 4. 471, 1948.
-

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЛОШАДЕЙ

Г. А. Васильев

Физиологический институт им. И. П. Павлова Академии Наук СССР

Поступило 27 IV 1949

Еще в 1916 г. Иван Петрович Павлов говорил о необходимости создания частной физиологии высшей нервной деятельности, т. е. выяснения особенностей ее у всех разнообразных видов животных. Наибольший интерес в этом отношении представляет изучение хозяйственно полезных животных, а среди них лошадей, так как именно лошадь является тем животным, при эксплуатации которого высшая нервная деятельность имеет особо существенное значение.

Изучение лошади имеет тем большее основание, что именно она с давних пор представляла собой загадку для психологов. Одни из них считали ее очень умным животным, вплоть до наделения ее математическими способностями, а другие очень глупым, но обладающим исключительно хорошей памятью. Загадкой она осталась и для физиологов, занимавшихся изучением ее высшей нервной деятельности. Начавший в 1929 г. это изучение А. И. Муликов (1933) не мог образовать у лошади слюнных условных рефлексов и отметил, в противоположность этому, очень быстрое образование рефлексов двигательных. Х. Т. Арский (1947) нашел, что у лошадей оборонительные условные рефлексы образуются быстро, в течение первого же опытного дня, особенно же быстро на кожные раздражения; эти рефлексы держатся очень стойко, но допускают угашение и переделку и легко отдифференцируются. Не представляет труда образование условного рефлекса второго порядка и условного тормоза; последний, однако, легко разрушается после первого же подкрепления тормозной комбинации. Суммируя эти данные, можно было бы говорить об очень высоко развитой высшей нервной деятельности лошади, пожалуй превосходящей таковую у собаки и к тому же в значительной мере лишенной инертности. Но это, конечно, стоит в явном противоречии с прочно установившимся мнением о весьма ограниченных „способностях“ лошади по сравнению с собакой и об особой ее инертности. Повидимому, именно неясность этих воззрений и заставляет, за редким исключением, или совершенно избегать данного вопроса, или отводить ему самое незначительное место во всех современных руководствах по коневодству.

Между тем, то или иное воззрение на поведение лошади имеет вовсе не отвлеченное, теоретическое, но большое практическое значение, так как от него зависит вопрос рационализации воспитания, содержания и дрессировки лошади, которые вовсе не могут считаться достигшими совершенства.

В своей работе мы решили использовать уже давно (1937) предложенный нами групповой метод изучения условных рефлексов, с успехом примененный на птицах и обезьянах, при котором опытные животные находятся в своей обычной обстановке — в своих клетках, в данном случае в денниках, и условный сигнал, поданный одному животному, служит дифференцировкой для другого.

В качестве условных реакций мы использовали собственные двигательные реакции животных: их перемещения в пространстве, принятие различных поз и их мимику; в качестве безусловного подкрепления — дачу пищи, в нашем случае кусочков моркови; а в качестве условных раздражителей — звуковые сигналы, в виде словесных команд, обозначающих производимое действие. Так как под опытом у нас находилось более 60 лошадей, употребление других сигналов вроде свистков, звонков и т. п. было бы затруднительно.

После ряда предварительных опытов мы пришли к заключению, что для приучения к себе лошади удобнее начинать работу с последовательной дачи ей пищевого подкрепления — моркови, с правой и с левой стороны решетки ее денника, выходящей в коридор, при предварении этого соответствующими командами „право“ и „лево“. При этом выяснилось, что раньше образования связи с этими звуковыми сигналами, лошади начинают ходить от одного места дачи пищи к другому, не дожидаясь, пока экспериментатор сдвинется с места. Если не спешить с дачей следующего сигнала и давать лошади съесть спокойно свой кусочек моркови, она, получив ее один раз справа и один раз слева, сразу сама отправляется направо, а постояв там, идет влево. Это моментальное, происходящее после одного подкармливания установление таких, как бы „самопроизвольных“ реакций, является характерным не только для хождения вправо и влево, но и для всех других двигательных реакций и поз лошади. Если эти реакции не подкреплять, а подкреплять только те, которые происходят по условному сигналу (команде), первые угасают, и лошадь начинает ходить вправо и влево по команде, остальное время, оставаясь у решетки в определенном месте и в определенной позе, если сигнал дается именно в этот момент. При предварении особым сигналом занятия места или принятия позы, эти движения после нескольких сочетаний начинают выполняться уже по сигналу. Как оказалось, таким путем могут быть выработаны у лошади самые различные реакции.

В настоящее время находящиеся под опытом орловские рысаки 1-го конного завода (молодняк 1947 и 1948 гг.) имеют следующие выработанные реакции на соответствующие команды:

Ходят вдоль решетки денника вправо и влево: Полтава, Хоста, Грация и еще 5 лошадей.

Ходят кругом в одну сторону: Главарь, Горислава, Свирель и еще 3 лошади, из них одна (Истра) делает один круг по слову „Истра“ и два круга по команде „два раза“.

Ходят кругом в обе стороны, соответственно командам и положению по отношению к экспериментатору: Скала, Бригада, Криветка и еще 3 лошади.

Делают восьмерку в обе стороны, т. е., повернувшись вокруг денника в любую сторону, подходят к середине передней решетки и совершают круг в другую сторону: Коготок, Кругозор, Порыв и еще 5 лошадей, причем Кубань при переводе в другую денник стала делать восьмерку только в одну сторону, а вместо круга в другую — приобрела новую реакцию.

Стучат по команде ногой в деннике и в коридоре на развязках: Кольчуга, Кромка, Канонерка, и Купля, причем последняя, кроме того, ходит кругом денника по стуку экспериментатора.

Становятся на дыбы: Тост, Кобальт, Корень и Коллонада, причем последняя по другой команде вытягивает шею и голову вверх до предела.

Пятится назад: Кивер.

Подбрасывает перед и зад по команде „попляши“: Калиф.

Звонит в имеющиеся в денниках кольца: Стрельня, Тактичный, Карьерист и Корма.

Показывают зубы: Пьеса, Криветка и Клиент, причем первая делает это и в табуне, а вторая, как уже указывалось, кроме того, ходит кругом в обе стороны.

Издают особый писк: Когорта и Горислава, последняя, как указано, еще крутится в одну сторону с большой быстротой, делая это и в табуне.

Храпят по команде: Бокал, Корма и две взрослые лошади — Картечь и Ракетка, притом Корма, как указано, звонит в колечко и по соответствующим отдельным командам дергает за веревочку, привязанную к задвижке двери денника, открывает зубами дверь и трогает губами гнездо задвижки.

Кроме того:

Турист: по стуку в дверь денника отходит в левый его угол, становясь к экспериментатору задом, по команде „Турист“ поворачивается влево и отходит к решетке; получив морковку, становится вдоль решетки, повернув голову влево; по команде „кругом“ поворачивается кругом и подходит к решетке; по команде „дай сигнал“ отворачивается вправо и звонит в металлическое колечко, ввернутое в косяк двери.

Кассета: по команде „Кассета“ становится к решетке и идет по ней до угла, по команде „покажи нетерпение“ совершает быстрые движения вправо и влево, с амплитудой, зависящей от степени ее возбуждения.

Светик: по команде „Светик“ выходит к решетке и идет по ней до угла, по команде „перекрутись“ быстро повертывается справа налево и подходит к решетке.

Карфаген: ржет на команду „Карфаген“, произносимую издали, с другого конца коридора; при команде же вблизи не ржет, а только подходит к решетке.

Коллекция: отмахивает головой в бок по команде „прчеши бок“.

Каймак: по команде „уйди“ повертывается от экспериментатора, по команде „Каймак“ повертывается к нему вправо, а по команде „влево“ повертывается влево, причем затем эти раздражители были взаимно переделаны и сама переделка была совершена в один день.

Капелла: по команде „в угол“ становится носом в угол и стоит там до 2 мин., пока не будет произнесена ее кличка.

Квартет: отводит голову до стены вправо и производит нюхающие движения по команде „нюхай стену“ и быстро поворачивается в сторону экспериментатора при произнесении его клички.

Корифей: по команде „полезай на потолок“ становится на дыбы, вытягивается во весь рост, приваливаясь на стенку, а затем опускается осторожно по стенке при произнесении его клички.

Управа: по команде показывает зубы соседке, подходя к ней.

Все эти реакции были выработаны не путем длительных упражнений, а сразу, путем подкрепления пищевой того или другого движения животного.

Для выработки движения кругом, достаточно у более возбудимых животных задержать дачу моркови, зайдя за границу их денника, тогда они пойдут вдоль его стены и встанут задом. После этого их подзывают и дают морковку. Спустя несколько десятков секунд, съев морковку, они уже снова делают круг и приходят за морковкой. У более тормозных лошадей для отхода или отбегания их от решетки вглубь денника достаточно стука в стенку или дверь, или замаха на лошадь рукой. Когда она отскочит, ее подзывают снова и дают морковку, после чего лошадь идет кругом уже сама. Хотя одновременно с этим произносится словесная команда, однако она связывается с движением уже потом, а вначале устанавливается как бы „самопроизвольная“ реакция на всю ситуацию — на экспериментатора с морковкой у решетки денника.

Для выработки восьмерки достаточно подзывать лошадь после поворота кругом не в угол денника, а к середине решетки, что дает возможность по соответствующей команде „вправо“ и „влево“ поставить ее вдоль решетки в противоположном первоначальному положении и повернуть по команде „кругом“ уже в обратную сторону. В силу того, что эта реакция состоит из отдельных этапов, большинство лошадей делает восьмерку не сразу, а поэтапно, и только немногие, делающие ее очень быстро, выполняют ее без повторных команд.

Поднимание на дыбы также устанавливается мгновенно после одного подкрепления пищей, а само оно вызывается у жеребцов взмахом тетрадки или шапки в тот момент, когда они подходят получить морковку. В следующий раз они, подходя к решетке уже становятся на дыбы. У кобылы Колоннада это поднимание на дыбы явилось результатом переучивания — дачи пищевого подкрепления не только справа, но и слева, и было как бы выражением ее „недоумения“ по поводу новой ситуации при ожидании не слева, а в середине решетки.

Храпение, ржание, писк вырабатывались путем подавливания этих моторных актов при производстве их лошадьми по другим поводам, и тогда это получалось не сразу, а требовало обычно трех-четырех совпадений реакции с подкреплением пищей, после чего реакции уже начинали производиться поминутно, и приходилось неподкреплением переводить их в дающиеся по словесному сигналу. При активном вызывании таких реакций, например храпения при пугании лошади взмахом блокнота, реакция связывалась с этим взмахом мгновенно, но затем, по мере привыкания к этому раздражи-

телю, исчезала. Для выработки реакции показывания зубов достаточно провести морковкой по верхней губе лошади и подкормить полученную ею реакцию поднимания верхней губы: она тотчас же воспроизводится лошастью. Особенно демонстративно проходило установление реакции „пояски“ у жеребчика Калифа (подробнее см. Васильев, 1949), запрыгавшего один раз в своем деннике и сразу закрепившего эти реакции в их полной форме.

Интересно, что для выработки у лошади двигательных реакций обычным способом, т. е. при предварительной даче сигнала для вызова у нее таких реакций, например при произнесении команды „подними голову“ и даче ей моркови на высоте вытянутой руки, потребовались сотни сочетаний, и все же у Калифа, Карфагена, Колорита и Сумрака реакция не стала достаточно четкой. Это особенно резко выступило при сравнении с мгновенным образованием реакции поднимания головы при подкормке этой случайной реакции у лошади махнувшей головой перед подниманием на дыбы, как это было у кобылы Колоннады.

Мимические реакции в виде показывания зубов лошади-соседке или принятия свирепого вида образовывались при намеренном или случайном подкреплении пищи агрессивной реакции на соседей. Две лошади — Управа и Бригада — были переведены в новые денники. У Управы, которая оказалась рядом с бывшей своей соседкой, переведенной вместе с ней, реакция показывания зубов соседке сохранилась, а у Бригады, попавшей в совершенно новое помещение, свирепый вид бесследно исчез. Внезапное исчезновение такой же реакции (писка) произошло и у кобылы Когорты, которая, хотя оставалась в том же деннике и в том же окружении, но у нее вызывали эту реакцию в отсутствии экспериментатора, и повидимому, подкрепляли не только ее, но и что-то другое. В результате, при появлении экспериментатора после 11-дневного перерыва, писк у Когорты исчез, а вместо пачения назад появилась реакция удара в стенку левой ногой. Пачение и взмах головой зате восстановились, но писк исчез бесследно.

Образующиеся у лошадей реакции отличаются удивительной прочностью. Они выдерживают неподкрепление до 30 раз, один за другим, и после небольшого перерыва в 15—20 мин. реакции эти оказываются полностью восстановленными. Перерывы в работе в 10—15 дней абсолютно не сказываются на этих реакциях, и лошади работают только лучше и четче. В работе они все проявляют, если так можно выразиться, большую заинтересованность: большинство ржет при появлении экспериментатора, при звуке его голоса и даже запахе, если судить по тому, что, например, Капелла ржет при безмолвном, осторожном входе его в двери конюшни. О заинтересованности говорит и то, что почти все лошади отходят от овса и идут „заниматься“ даже без соответствующих команд, а только при одном виде экспериментатора. Хорошо выполняют команды лошади даже и утомленные после тренировки на беговом кругу, только менее энергично прыгая, если их реакции связаны с подниманием на дыбы.

Внешнее торможение сказывается на них очень мало, и на прочно закрепленных реакциях тормозящие раздражители, исходящие не от экспериментатора, просто не сказываются, а раздражители, связанные с ним, как, например, освещение их карманным фонариком, направленным прямо в глаз, вызывают только проявление выработанных реакций, особенно тех, которые связаны с отходом от экспериментатора, как, например, „кругом“ и „делай восьмерку“.

Открытие двери денников сразу вызывает резкую ориентировочную реакцию, у некоторых лошадей — даже отрицательного характера; лошади обнюхивают экспериментатора и не сразу берут морковку, но затем, после дачи соответствующих команд, отходят от двери и начинают „работать“, как и раньше.

При наличии нескольких реакций, выполняемых в определенном порядке, большее значение имеет порядок раздражителей, чем самые команды, а также место, с которого подается та или другая команда. Особенно ясно выступает это у Колоннады, поднимающей голову при стоянии против правой стороны денника и делающей свечку при стоянии против двери, находящейся слева.

Однако если обратить на это внимание, то такие побочные раздражители могут быть угаданы без особого труда.

На значение места особенно указывает случай с жеребцом Светиком, перемещенным в денник, находившийся напротив его прежнего денника. Прежде он стоял к экспериментатору левой стороной и по команде „Светик“ шел впереди экспериментатора до угла, а затем по команде „перекрутись“ поворачивался слева направо, идя на экспериментатора, стоящего у угла денника. В левом деннике по первой команде „Светик“ он не пошел в угол, а перекрутился, а по второй „перекрутись“ он, наоборот, пошел в угол, но не вперед, а назад. Правильные реакции у него получались только в том случае, когда экспериментатор, пройдя его денник, подавал ему команды „Светик“ и „перекрутись“, идя назад, так как в этом случае он стоял левой стороной к экспериментатору и таким образом восстанавливались отношения, которые существовали в прежнем деннике.

Точно так же и у делавшей восьмерку кобылы Кубани изменение поведения зависело от того, что она была переведена в меньший, чем раньше, денник и притом со сплошной передней стенкой слева от двери; поэтому, становясь с левой стороны сначала или заходя на нее при втором повороте „восьмерки“, Кубань переставала видеть экспериментатора и тормозилась. Однако в первый день после перевода ей удалось все же сделать восьмерку два раза и она была подкормлена. Но на следующий день эксперимент с ней проводился в очень трудных условиях: в конюшне производился ремонт, стучал топор и рядом с денником Кубани стояла выведенная в коридор лошадь. Вместо того, чтобы сделать по команде восьмерку, повернутая в правую сторону Кубань только отошла вглубь денника, задрала голову и стала смотреть в окно, а на повторную команду „сделай восьмерку“ подбежала к экспериментатору и подпрыгнула. Она была подкормлена и вторично проделала то же самое по команде „сделай восьмерку“. Тогда, вместо прежней, ей стали давать команду „пойди посмотри в окошко“, а после того как она отходила к окну, ее подзывали командой „а теперь подпрыгни“. Реакция на команду „сделай восьмерку“ исчезла. Но когда Кубань была переведена в третий денник, аналогичный первому, с решетчатой передней стенкой, но со сплошной дверью по середине, она стала спокойно проделывать восьмерку, стоя головой в левую сторону, и ходить смотреть в окошко, предвзительно стоя головой в правую сторону. Восьмерку она проделывала сперва так же хорошо, как она делала это в первом деннике, т. е. без дополнительных команд, но затем, при правом завороте восьмерки, стала ходить не вокруг денника, а по диагонали проходила к окошку и с прыжком возвращалась к экспериментатору, объединив, таким образом, старую и новую реакции. Однако с этим затем удалось справиться и снова разредить эти реакции.

Таким образом выяснилось, что совершаемые лошадьми двигательные реакции при положительном подкреплении их пищевым раздражителем закрепляются с поразительной быстротой, часто с одного раза, и сохраняются очень долгое время; при длительном подкреплении они становятся чрезвычайно стойкими, практически неразрушимыми; связанные с ними слуховые условные раздражители легко могут заменяться другими и допускают взаимную переделку, не вызывая невротических состояний, тогда как внесение изменений в двигательную реакцию, например переделка ожидания команды у правой стенки денника в ожидание ее у середины передней стенки происходит с большим трудом и вызывает невротические явления (чесание, поднимание на дыбы, лягание), если такая переделка имеет место в той же самой обстановке, и происходит с большей легкостью в новой обстановке.

Как же, однако, мы должны толковать все описанные факты и можем ли мы вообще называть „условным рефлексом“ реакцию, закрепляющуюся с одного раза и не требующую никакой выработки, никакого „проторения пути“? С психологической стороны мы могли бы говорить тут о самоподражании лошади, т. е. о подражании ее своему же действию, давшему благоприятный результат, в виде получения пищевого подкрепления. Но почему же это самоподражание возникает с такой правильностью и касается даже мимических реакций, вплоть до прижигания ушей и делания „страшных“ глаз или легких движений губ? Лошадью как бы отпечатывается и вновь воспроизводится, в случае благоприятного результата, весь комплекс произведенных ею движений.

Подходя ко всему этому с физиологических, а не с психологических позиций, мы должны сказать, что, подкрепляя двигательную реакцию или позу лошади, которая затем возникает как бы самопроизвольно, мы образуем у нее условную реакцию на ее проприоцептивные и кинестетические раздражители. Мгновенное образование условных реакций здесь, повидимому, зависит от того, что у лошади движение также тесно связано с его результатом, как тесно связан у собаки безусловный раздражитель с тем вкусом и запахом, которыми он обладает, и они поэтому также не нуждаются в дополнительных подкреплениях.

И. П. Павлов назвал эти условные раздражители „натуральными“, в противоположность искусственным раздражителям, с которыми мы обычно имеем дело в лаборатории. Многие отличия полученных нами условных реакций у лошадей, повидимому, и связаны именно с тем, что мы здесь имеем дело не с искусственными, а с натуральными раздражителями кинестетического характера, и именно этим и объясняется скорость их образования и их прочность. В данной ситуации они возникают затем сами собой, даже без нашего участия, без соответствующих команд, которые являются присоединенными к ним искусственными условными раздражителями; значение последних делается тем больше, чем больше затормаживаются, путем неподкрепления, реакции, возникающие без их участия. Постепенное хождение вправо и влево, постоянно сменяющее одно другое, не будучи подкреплено, заменяется стоянием в том месте и в той позе, в которых застает лошадь соответствующий сигнал, в течение всего времени до подачи сигнала.

Особенно характерно это выступает на кобыле Капелле, которая стоит в углу, до того как назовешь ее по кличке. Однако это не пассивное, спокойное стояние. Она все время напряжена и готова повернуться, она совершает мелкие движения поворота, но все время возвращается обратно в строго диагональное положение в деннике, так как сигнал дается ей только тогда, когда она смотрит прямо в угол. Поэтому каждое звуковое раздражение, разговор в коридоре, может заставить ее повернуться на некоторый угол, а иногда даже подойти к решетке, но при этом она тотчас же, ни секунды не задерживаясь, уходит снова в угол по соответствующей команде. Интересно, что в начале опыта она отходит от решетки очень плохо и приходится долго ее уговаривать, давая строгие команды, пока наконец она, взмахнув головой, отправляется на свое место.

Это и понятно, так как решетка для наших лошадей является одновременно и местом начала эксперимента и местом получения пищевого подкрепления, и в первый момент при встрече с экспериментатором преобладает второе, тем более, что в начале экспериментов лошади просто кормились у решетки с предварительным названием их кличек. Эта двойственная природа их состояния в момент нахождения у решетки хорошо доказывается тем, что достаточно, например, дать Капелле в этот момент хоть самый маленький кусочек моркови, как она тотчас же повернется и спокойно пойдет в угол без всяких уговоров. Что это не индивидуальная особенность Капеллы, свидетельствует тот факт, что и другие лошади, если им дать у решетки маленький кусочек моркови, моментально отправляются делать восьмерку или ходить кругом, несмотря на то, что до этого они упорно отказывались это делать.

Все это заставляет предполагать, что при таком, как было у нас, подкреплении „самопроизвольных“ реакций животных, внешние сигналы или команды являются не простыми условными раздражителями, а так сказать, „условными разрешителями“, или условными растормаживателями, т. е. раздражителями, снимающими условное торможение, исходящее в их отсутствии от всей возбуждающей ситуации, в которую входят: вся обстановка эксперимента, плюс появление экспериментатора, располагающегося в определенном месте, а во многих случаях и проприоцептивные раздражители, связанные с определенной, активно зани-

маемой самим животным позой, в свою очередь, условно связанной с воздействием двух предыдущих компонентов ситуации. Таким образом появление самого экспериментатора, а во многих случаях только его голос в определенной обстановке, является как бы предварительной частью команды, а соответствующая команда — уже исполнительный ее частью. Это в чрезвычайной степени усиливает столкновение возбудительного и тормозного компонентов ситуации и обуславливает многие особенности описанных реакций: связанное с ними возбуждение животных; как бы большую заинтересованность их; частое возникновение движений без сигнала, как бы произвольно; возможность усиления производимых движений путем повторения команды, т. е. при оттяжке подкрепления и усиления условного раздражителя (или вернее условного „разрешителя“); внезапное исчезновение реакций в новой обстановке, препятствующей принятию предварительной позы, и мгновенное возобновление их при переходе в прежнюю обстановку; возможность соответствующего приспособления путем субституции новых поз, и т. п.

Все это до крайней степени симулирует сознательную деятельность; в своем же истинном свете эта деятельность выступает только тогда, когда видишь все несовершенство адаптации, как, например, в случае с жеребцом Корифеем: в новом деннике он не перестал „лазить на потолок“ по соответствующей команде, но лишился возможности получать подкрепление, так как, „опускаясь с потолка“, он, в силу наличия у денника глухой стенки, терял из вида экспериментатора и стоял, не двигаясь с места, не догадываясь о необходимости повернуться. Но стоило ему как-то подойти с другой стороны к двери и все восстановилось с одного раза.

Однако лошади в описанном поведении, повидимому, не отличаются принципиально от других животных, у них имеется только большая связь между отдельными движениями, между отдельными проприоцептивными комплексами, большая стереотипность выполнения последовательного ряда команд, часто не нуждающегося в промежуточных подкреплениях. Вернее, расчлененность этого ряда, при его стремлении срастаться в единое целое, сама по себе требует соответствующей выработки.

Подкрепление собственных, а не навязанных ему, движений животного, вероятно связано и с той их особенностью, что, в противоположность данным Л. Г. Воронина (1948), полученным на собаках, эти движения не обнаруживают никакой тенденции к уменьшению, а тем более к исчезновению. Преимущественное значение здесь сигналов в качестве разрешающих, а не в качестве чисто условных раздражителей, делает то, что ими становятся не определенные слоги в сигнальных словах и не определенные слоги в сигнальных фразах, а каждое слово фразы, а в некоторых случаях и любое слово, произносимое экспериментатором, стоящим перед лошадью, уже приготовившейся выполнить то или другое действие.

Но, повторяю, все это зависит от применявшегося метода и не связано с особенностями высшей нервной деятельности именно лошади. К ним относится только быстрота выработки двигательных условных реакций, заставляющая подозревать, что мы имеем тут дело с естественными условными реакциями, а также точность этих реакций.

От чего зависят эти особенности условных реакций у лошадей, можно делать лишь предположения. Одним из них является предположение о резкости последовательного образа двигательных актов и длительности его сохранения. Из наших опытов видно, что лошадь не только тотчас же повторяет сделанное движение в той же ситуации, но и способна сразу повторить его через несколько дней, т. е. тут с психологической стороны можно было бы говорить о кинестетическом эйдетизме.

Свойственный лошади попеременный подход к правой и левой стороне денника, после получения там подкрепления, у собаки не только не появляется сразу, но вырабатывается лишь с большим трудом и у немногих собак, как это показали наши ориентировочные опыты на собаках; при этом выработка у них осуществляется на совершенно другом принципе. Это, в сущности, и понятно, так как собака, как всякое хищное животное, охотящееся за активно передвигающейся добычей, никогда не должна в точности повторять положительно подкрепленных движений, так как если бы она это делала, то никогда бы никого не поймала. Лошади же, питающейся неподвижными объектами, это повторение давшего пищу движения не только полезно, но и необходимо, так как избавляет ее от излишних поисков раз найденной пищи. Поэтому хищные животные, и в частности собаки, имеют ярко выраженный ориентировочный рефлекс двухзначного характера: готовый к встрече как опасности, так и положительного объекта. Он-то и препятствует собаке ходить то в одну, то в другую сторону при поочередном кормлении ее справа и слева, так как она все время следит за куском мяса и не двигается раньше, чем начинается его движение. Лошадь же, повторяя ранее сделанное движение, сама заранее переходит в то место, где она получила подкормку, не дожидаясь ее приноса.

В пользу того, что это зависит от биологических особенностей лошади как растительноядного животного, а не от специфических ей свойственных особенностей, говорит наличие этого явления, т. е. самостоятельного перехода направо и налево, не только у лошадей, но и других травоядных животных. Как показали наши опыты над зебрами, оленями, антилопами канна и гну и быками зебу в Московском зоопарке в этом году, это явление очень ярко выступает и у них.

Отсутствие необходимости у растительноядных животных иметь двухзначный ориентировочный рефлекс, поскольку их пищевой объект всегда имеется в изобилии и никуда не убегает, оставляет им только одну отрицательную ориентировочную реакцию. Все новое поэтому и не может интересовать их, а только пугает, пугает тем больше, чем выше их возбудимость. Как очень возбудимое животное лошадь всего больше и подвержена этому страху — общему торможению, в крайних степенях парализующему и сенсорную и моторную сферы, пригвождая лошадь к месту, а в более легких — вызывая исчезновение всех выработанных реакций и оставляя только одну реакцию убегания. Поэтому страх и паника, считающиеся некоторыми психологами за доказательство ума лошади, вероятно имеют иное происхождение.

На основании всего сказанного становится ясным, что все реакции лошади, особенно в условиях, применявшихся в наших экспериментах, хотя и могут производить впечатление самопроизвольных сознательных действий, однако в действительности не являются таковыми и вполне поддаются расшифровке с точки зрения условных рефлексов. Одновременно это дает надежду, что подобный анализ производственной деятельности лошади и ее воспитания окажется полезным для практики. Не говоря уже о том, что самый метод подкрепления собственных реакций животного ставит последнее в совершенно новые взаимоотношения с человеком, от которого оно, так сказать активно, своим поведением требует дачи корма, этот метод может оказаться очень полезным при приучении жеребят и „обтяжке“ табунного молодняка; при этом самые принципы воспитания и обучения могут и должны подвергнуться ряду изменений. В качестве одного из примеров этих изменений можно указать, как показывают наши эксперименты, на то, что срок освоения сложного движения „восьмерки“, требующего продолжительной отшлифовки отдельных его элементов (хождения вправо и влево по командам, хождения

по командам кругом, сначала в одну, а потом в другую сторону, и соединения двух этих кругов), может быть чрезвычайно ускорен и свестись к 4—5 дням, если быстро переходить от одного элемента движения к другому, не давая им закрепляться. Наша задача в настоящее время и заключается во внедрении в практику теоретически обоснованных данных эксперимента.

ВЫВОДЫ

1. Опыты, проведенные на более чем 60 лошадях (орловских рысаках) на 1-м конном заводе показали, что каждое движение, сделанное лошадью (перемещение в пространстве, принятие позы, мимика), может быть превращено в условнорефлекторную реакцию при подкреплении его пищей, причем для этого не требуется никакой выработки, так как лошадь в точности тотчас же повторяет его.

2. Сделано предположение, что у лошадей движение (его проприоцептивные и кинестетические раздражители) также тесно связано с тем благоприятным результатом, к которому повлекло это движение, как связаны запах и вкус с пищевым раздражителем у собак, т. е. что мы имеем тут дело с натуральными условными рефлексам.

3. Это повторение давшего положительный результат движения, всего ярче выявляющееся в поочередном хождении лошади к двум различным местам, где она поочередно получает пищевое подкрепление, совершенно отсутствует у собак. Эта разница, повидимому, связана с биологическими особенностями тех и других животных — хищников и растительноядных.

4. Другие травоядные, если судить по зебрам, оленям, антилопам гну и канна и быкам зебу, исследованным в Московском зоопарке, также обладают этой характерной для лошади особенностью.

5. При применявшемся нами подкреплении реакций, производившихся самими животными, они затем связывались с различными звуковыми, обычно словесными раздражителями. Полученные условные реакции отличались исключительной прочностью, постоянством своей формы (не обнаруживая никакой склонности к исчезновению или угасанию, как это описывалось Л. Г. Ворониным для собак), разнообразием связей с поведением экспериментатора, получаясь не на определенное слово или звук, а на любое слово командной фразы, и легко в течение 10 мин. допускали переделку условных раздражителей в противоположные им, без появления каких-либо явных невротических симптомов.

6. Такие отличия наших условных раздражителей от обычных заставляют предположить, что они представляют собой не условные раздражители, а, так сказать, условные разрешители действия, затормаживающегося отсутствием в ситуации этого условного звена и возникающего тотчас же при его появлении.

7. Постоянное столкновение тормозного и возбуждательного процессов во время этих опытов обуславливает, повидимому, и другие особенности поведения лошадей: общую возбужденность, заинтересованность (они отходят даже от овса и начинают заниматься), колебания выраженности реакций, проявление задержавшейся реакции при подкреплении пищей. Последнее обусловлено тем, что, стоя у решетки денника, лошадь имеет наготове две реакции: получение подкрепления и отход от решетки для выполнения того или иного выработанного движения. Получив подкрепление, в виде хотя бы самого маленького кусочка моркови, она затормаживает эту реакцию и остается только вторая, которая тотчас же и наступает.

8. Описанные факты производят впечатление кажущейся самопроизвольности и сознательности действий, но, как было только что указано, вполне поддаются расшифровке с условнорефлекторной точки зрения.

Считаю своим долгом принести глубокую благодарность директору 1-го конного завода Б. Д. Завгельскому, начальнику конного завода А. И. Попову, а также сотрудникам и рабочим завода, за оказанную мне в работе помощь и поддержку.

ЛИТЕРАТУРА

- Арский Х. Т., VII Всес. съезд физиолог. Доклады, 98, 1947.
Васильев Г. А., Журн. общ. биол., 10, № 4, 1949.
Воронин Л. Г. Анализ и синтез сложных раздражителей. М., 1948.
Муликов А. И., Физиолог. журн. СССР, 16, № 3, 512, 1933.
-

ПРИНЦИП ВЕДУЩЕЙ АФФЕРЕНТАЦИИ В УЧЕНИИ О ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Э. Г. Ваууро

Институт эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности
им. акад. И. П. Павлова Академии Медицинских Наук СССР

Поступило 5 V 1949

Определяя методологические позиции рефлекторной теории, И. П. Павлов (1932) писал: „Теория рефлекторной деятельности опирается на три основных принципа точного научного исследования: во-первых, принцип детерминизма, т. е. толчка, повода, причины для всякого данного действия, эффекта; во-вторых, принцип анализа и синтеза, т. е. первичного разложения целого на части, единицы, и затем снова постепенного сложения целого из единиц, элементов, и, наконец, в-третьих, принцип структурности, т. е. расположения действия силы в пространстве, приурочения динамики к структуре“.

В настоящем сообщении специальному анализу будет подвергнут последний из указанных принципов — принцип структурности, а также изложен фактический материал с его теоретическим обобщением, явившийся результатом применения данного принципа при изучении высшей нервной деятельности животных.

Как известно, И. П. Павлов придавал исключительное значение принципу структурности в анализе высших форм приспособительной деятельности животных. Этот глубоко материалистический принцип, выражающий естественную и необходимую связь между структурой материального субстрата и его функцией, играл, несомненно, ведущую роль в учении об условных рефлексах, определяя направление исследовательской деятельности. „Сейчас, — писал И. П. Павлов, — рядом с дальнейшим, все более углубляющимся гистологическим изучением корковой массы, должно вестись чисто, строго физиологическое исследование деятельности больших полушарий с ближайшим примыкающим к ним отделом головного мозга, чтобы мало-помалу связать одно с другим, конструкцию с функцией“ (1932).

Фактическим основанием для принципа структурности явилось установление определенной зависимости между морфологией физиологического субстрата и его функцией. Однако эта зависимость, нашедшая обобщенное выражение в учении о локализации, не исчерпывала полностью содержания понятия о принципе структурности. Уже а priori можно было предполагать, что, наряду с обуславливанием специфических особенностей функций, строение морфологического субстрата обуславливает и особенности их физиологических параметров. Между прочим, в этом отношении имелись известные косвенные указания со стороны данных сравнительно физиологических исследований, свидетельствующих о различной степени

функционального развития отдельных афферентных систем на разных этапах эволюционного процесса.

Таким образом, разнообразие цитоархитектонических структур кортикальных участков различных рецепторных систем, с одной стороны, а также различие во времени возникновения их в процессе эволюционного развития, с другой, делали вполне правомерным предположение о различии их физиологических параметров. Подобное предположение, кстати сказать, находило себе и прямое подтверждение в результатах сравнительного исследования сенсорной хронаксии.

Однако своеобразие общих функциональных свойств различных анализаторов, обуславливающее особенности характера временных связей, образующихся при их участии в обычных условиях ведения эксперимента, не проявлялось с той степенью очевидности, которая сама по себе могла привлечь внимание исследователя. Для обнаружения этого своеобразия необходимо было найти специальные формы эксперимента, направленные на разрешение данной проблемы, постановка которой с естественной необходимостью вытекала из определенных методологических посылок и, в частности, принципа структурности.

Экспериментальный путь к решению проблемы своеобразия функциональных свойств отдельных анализаторных систем был определен применением в области исследования высшей нервной деятельности животных учения Л. А. Орбели о взаимодействии афферентных систем. Собственно говоря, именно с этого момента начались систематические исследования, направленные на разрешение одного из существенных вопросов, относящихся к проблеме физиологического механизма поведения животного как целостной деятельности, — вопроса о взаимодействии временных связей, образованных с различных анализаторов, и о закономерностях этого взаимодействия.

Первые исследования в данном направлении были проведены нами (Вацуро, 1947) при изучении высшей нервной деятельности человекообразной обезьяны — шимпанзе. В результате этих исследований было установлено, что скорость образования временных связей с различных анализаторных систем животного различна. При этом выявилась также различная значимость отдельных стимулов, адресованных к различным рецепторным системам, в общем поведении животного. Так, оказалось, что скорость образования дифференцированных временных связей с кинестетического анализатора животного данного вида в несколько раз превосходит скорость образования аналогичных связей с его оптического анализатора. Кроме этого было установлено, что и переделка сигнальных значений ассоциированной пары (положительного и тормозного) кинестетических раздражителей происходит значительно быстрее переделки тех же значений ассоциированной пары оптических раздражителей. Все это давало основание говорить о различной реактивности и различной лабильности исследованных нами анализаторных систем антропоида.

Дальнейшие исследования, проведенные нами совместно с М. П. Штодиным (1947), выявили новую особенность высшей нервной деятельности человекообразной обезьяны. Совмещая противоположные сигнальные значения раздражителей, адресованных к различным анализаторам, в одном комплексном раздражителе, мы постоянно наблюдали превалирующее действие условной кинестетической стимуляции. Создавая комплексный раздражитель из зрительного, кинестетического и температурного компонентов, мы обнаружили полную инактивность компонента, адресованного к температурному анализатору, и максимальную активность компонента, адресованного к кинестетическому анализатору. По существу, в только что описанном случае нами был воспроизведен факт, известный еще со времени работ А. В. Палладина (1906) и свидетельствующий о том, что

значение каждого из компонентов, входящих в образование одновременного комплексного раздражителя, не одинаково, в чем легко убедиться путем изолированного применения составляющих комплекс компонентов. Вопреки существовавшему мнению, этот факт был истолкован нами следующим образом. На основании ранее проведенных экспериментов (описанных выше) мы сочли возможным объяснить его не различием в силе раздражителей, входящих в комплекс, а различием тех физиологических параметров, которые специфичны для различных анализаторных систем животного. Справедливость требует сказать, что подобного рода предположение задолго до нас было высказано Василенко (1940), работавшим с комплексными раздражителями по классическому методу условных секреторных рефлексов. К сожалению, его предположение не встретило необходимой поддержки. Последнее, видимо, надо отнести за счет слишком настойчивой ориентации исследовательской мысли на вскрытие количественных отношений в исследуемых явлениях. Таким образом исследования, проведенные нами совместно со Штодиным, показали, что совмещение в одном объекте различных сигнальных раздражителей всегда вызывает со стороны животного реакцию, адекватную сигнальному значению кинестетического раздражителя, говоря другими словами — временные связи, образованные с кинестетического анализатора, вступая во взаимодействие с аналогичными временными связями, образованными с других анализаторов, как бы инактивируют их, оказывая на них тормозящее влияние. Последнее дало нам повод высказать мысль о том, что различные временные связи обладают как бы различной мощностью, которая в конечном счете определяется степенью интенсивности возникающих процессов. Естественно было предположить, что процессы высокой интенсивности при достаточной их концентрации способны развивать и мощные индукционные влияния.

Дальнейшие работы, проведенные нами совместно с Колесниковым (1945) на другом объекте (собаке) при помощи метода условных пищевых секреторных рефлексов, показали более высокую лабильность процессов, протекающих в звуковом анализаторе, чем в зрительном (метод переделки сигнальных значений ассоциированной пары условных раздражителей). Наряду с этим была обнаружена и большая устойчивость условных звуковых рефлексов по сравнению со зрительными. Если в определенной системе раздражителей, так называемом „стереотипе“, изменить положение ассоциированной пары оптических раздражителей, то очень часто можно наблюдать значительное изменение величин вызываемых ими секреторных эффектов. Изменение же положения в стереотипе звуковых условных раздражителей подобных нарушений в условно-рефлекторной деятельности не вызывает.

Исследуя особенности процессов, протекающих в аналогичных анализаторах (зрительном и звуковом) низших обезьян, методом условных пищевых двигательных рефлексов (Вацуро, 1947), мы обнаружили обратные отношения. В данном случае лабильность процессов, связанных с деятельностью звукового анализатора, оказалась значительно ниже лабильности процессов, связанных с функционированием оптического анализатора. В этой же работе нам удалось установить, что и соотношения между процессами возбуждения и торможения в отдельных анализаторах оказываются различными. Сопоставляя данные, полученные при анализе функциональных свойств звукового и оптического анализаторов низших обезьян (*Macacus nemestrinus*), мы пришли к выводу, что звуковому анализатору обезьян (низших), по сравнению со зрительным, свойственна большая склонность к широкому иррадиированию возбуждательного процесса, преобладание его над процессом торможения и значительно большая инертность.

Дальнейшие исследования, проведенные нами совместно с Колесниковым (1948) по секреторному методу на собаках, обнаружили новые явления, частью расширяющие наши представления относительно данного круга явлений, частью подтверждающие высказанные ранее предположения. Занимаясь угашением условных реакций, выработанных на раздражители, адресованные к различным анализаторам (зрительному и звуковому), мы обнаружили в первый период угашения, до его тренировки, высокую скорость угашения реакции на оптический раздражитель и значительную задержку его во времени на звуковой раздражитель. После тренировки толерантность этих анализаторов в отношении к кофеину. Занимаясь в последнее время изучением механизма дифференцирования положительных раздражителей по месту подкрепления (на низших обезьянах), мы обнаружили факт более легкого дифференцирования мест подкрепления при условии использования оптических раздражителей, нежели звуковых. При подкармливании животного в одном месте, по сигналу одного раздражителя, а в другом месте по сигналу другого (оптического или звукового) раздражителя, мы получали дифференцирование мест подкрепления, значительно скорее в случае применения оптических раздражителей, чем звуковых.

Специальные опыты, проведенные в этом направлении Колесниковым, подтвердили высказанное нами предположение, показав различную толерантность этих анализаторов в отношении к кофеину.

Занимаясь в последнее время изучением механизма дифференцирования положительных раздражителей по месту подкрепления (на низших обезьянах), мы обнаружили факт более легкого дифференцирования мест подкрепления при условии использования оптических раздражителей, нежели звуковых. При подкармливании животного в одном месте, по сигналу одного раздражителя, а в другом месте по сигналу другого (оптического или звукового) раздражителя, мы получали дифференцирование мест подкрепления, значительно скорее в случае применения оптических раздражителей, чем звуковых.

Это явление можно было легко объяснить с точки зрения тех положений и того фактического материала, который был получен нами в процессе предшествующих исследований, изложенных выше.

Аналогичные данные были получены в этом же направлении рядом исследователей. Так, Алексеева, занимаясь изучением вопросов переключения оборонительной реакции, вызываемой той же системой раздражителей, что и пищевая, на пищевую, обнаружила задержку биэффекторных ответов на раздражители, адресованные к оптическому анализатору. Это обстоятельство также указывает на то, что процессы, развивающиеся в оптическом анализаторе собаки, оказываются более инертными, чем те, которые развиваются в звуковом.

Обобщая изложенный выше фактический материал, мы приходим к убеждению, что различным анализаторным системам свойственно различие их физиологических параметров. А отсюда совершенно естественно было предположить различное значение отдельных анализаторов в формировании приобретенного поведения животного. Чем совершеннее функциональные свойства данного анализатора, чем лабильнее процессы, протекающие в нем, чем мощнее образующиеся при его участии временные связи, тем больше оснований считать этот анализатор более значимым в организации приобретенного поведения животного. Это положение нами было сформулировано как принцип ведущей афферентации. Однако выдвинутый нами принцип не дает оснований упрощать наши представления о механизмах поведения животного. Совершенно естественно, что в отдельных актах поведения животного в любой момент может участвовать любая рецепция в качестве ведущей афферентной системы. Но это отнюдь не противоречит выдвинутому нами принципу. Наоборот, все случаи превалирования той или иной рецепции в отдельных актах поведения животного могут быть поняты с точки зрения выдвинутого нами положения, нисколько не умаляя его познавательного значения.

Анализируя различные акты поведения, в которых доминирующая роль оказывалась не за „ведущей афферентацией“, а за любой из прочих рецепций животного, мы убедились в том, что наиболее частым условием подобной смены ведущей афферентации является нивелирование значения раздражителей, адресованных к ведущей афферентной системе. В качестве иллюстрации приведем один из имеющихся у нас многочисленных примеров. Если в одном объекте совместить два признака, являющихся сигналами условной реакции — „признак тяжести“ и „признак цвета“ (кинестетический и оптический раздражители), то животное (в нашем случае обезьяна) будет руководствоваться признаком тяжести, например из двух палок разного веса и цвета оно будет выбирать ту, в которой кинестетический признак (большой вес) будет сигналом положительной реакции, хотя бы ему сопутствовал оптический раздражитель отрицательного значения. Если теперь уравнивать вес обеих палок, то обезьяна станет руководствоваться признаком цвета, избирать палку в соответствии с условным значением оптического раздражителя. Таким образом в пределах одного опыта можно наблюдать неоднократную смену одной афферентации другой и, в частности, замену ведущей (для данного вида животного — антропоида) кинестетической афферентации зрительной при нивелировании значения кинестетических раздражителей. На основании анализа ряда аналогичных экспериментов мы пришли к выводу, что нивелирование наиболее значимого „ведущего“ раздражителя может быть достигнуто включением его в ассоциированную пару комплексных раздражителей, из которых один является сигналом положительной, другой — сигналом отрицательной реакции. Данный вывод был подтвержден специальными исследованиями, проведенными Денисовой по классическому методу пищевых секреторных условных рефлексов. Образую ассоциированные одновременные комплексные раздражители из компонентов, адресованных к различным анализаторам (положительный тон + свет; отрицательный тон + касалка), Денисова показала, что в данных условиях эксперимента (нивелирование сильного компонента комплексного раздражителя) изолированное применение тона почти не сопровождалось секреторной реакцией, в то время как изолированное применение света вызывало явный секреторный эффект (в противоположность обычным отношениям, свойственным комплексным раздражителям, состоящим из компонентов, адресованных к звуковому и зрительному анализаторам).

Особенно важное значение принцип ведущей афферентации приобретает в случае анализа поведения животного как целостной деятельности. На животное в естественных условиях падает огромное количество одновременно и последовательно действующих раздражителей, адресованных к различным рецепторным системам животного. Естественно возникает вопрос: какие же раздражители являются наиболее действенными в формировании поведения животного, по каким признакам эти сложные раздражители им дифференцируются, в отношении каких признаков устанавливаются в первую очередь условные связи и т. д. и т. п.

Общебиологические и специально экологические факторы определяют круг тех раздражителей, которые постоянно падают на животное. Под влиянием этих раздражителей, естественно, формируется и поведение животного, развивается та или другая афферентная система, в отношении которой данные раздражители действуют наиболее часто, в наиболее постоянном виде. В связи с этим возникает другой вопрос — вопрос о биологически адекватных раздражителях.

Таким образом вопрос о ведущей афферентации является тесно связанным с вопросом биологически адекватных раздражителей. Оба эти вопроса имеют большое значение при сравнительно-генетическом или эволюционном изучении высшей нервной деятельности животного. Совер-

шенно естественно, что сравнительная оценка данных, получаемых при исследовании высшей нервной деятельности животных, стоящих на различных ступенях филогенетической лестницы или находящихся на различных филетических линиях, возможна только при использовании адекватных методов исследования, а выработка таких методов возможна только при учете ведущей афферентации и тех биологически адекватных раздражителей, которые являются специфическими для данного вида животного.

Принцип ведущей афферентации, как нам кажется, имеет также немаловажное значение при анализе становления и развития индивидуальных форм приспособительной деятельности. Неравномерность созревания отдельных рецепторных систем в процессе онтогенеза влечет за собою закономерную смену ведущих афферентаций. И если на ранних стадиях постнатального периода приобретенная деятельность базируется на показаниях данной афферентной системы, играющей в это время роль ведущей рецепции, то по мере созревания других рецепторных систем ведущая роль может оказаться принадлежащей другой афферентной системе.

В процессе филогенетического развития мы наблюдаем также смену ведущих афферентаций, и можно сказать, что эта смена афферентаций идет от контактных рецепций к дистантным рецепциям. Но постепенно в процессе эволюции значение функциональных свойств отдельных анализаторов подвергается своего рода элиминированию, что особенно резко выступает на том уровне развития, на котором находится человек. Здесь возникает как бы известный разрыв между рецепторной функцией и функцией замыкания — образования временных связей. Чрезвычайно интересно, что это обстоятельство в свое время было подмечено Энгельсом и прекрасно выражено в его замечательной статье „Роль труда в процессе очеловечивания обезьяны“: „Орлиный глаз видит значительно дальше человеческого глаза, но человеческий глаз замечает в вещах значительно больше, чем глаз орла. Собака обладает значительно более тонким обонянием, чем человек, но она не различает и сотой доли тех запахов, которые для человека являются истинными признаками различных вещей“.

ЛИТЕРАТУРА

- Василенко Ф. Д., Тр. Физиолог. лабор. И. П. Павлова, 9, 1940.
 Вацуро Э. Г., Изв. Акад. Наук СССР, сер. биол., № 2, 1947; Тр. Инст. эволюц. физиол. и патол. высш. нервн. деятельн. им. акад. И. П. Павлова, 1, 1947.
 Вацуро Э. Г. и М. С. Колесников, Тр. Физиолог. лабор. им. И. П. Павлова, 12, № 2, 1945; тезисы докл. XIII Совещ. по физиол. пробл., 1948.
 Вацуро Э. Г. и М. П. Штодин, Тр. Инст. эволюц. физиол. и патол. высш. нервн. деятельн. им. акад. И. П. Павлова, 1, 1947.
 Павлов И. П. (1932). Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. 1938.
 Палладин А. В., Тр. Общ. русск. врачей, 73, март—май, 1906.

РЕФЛЕКТОРНЫЕ РЕАКЦИИ ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ ВНЕШНИХ РАЗДРАЖЕНИЙ НА ОРГАНЫ ЧУВСТВ ЧЕЛОВЕКА В ИХ СВЯЗИ С ОЩУЩЕНИЯМИ

Г. В. Гершуни

Физиологический институт им. акад. И. П. Павлова Академии Наук СССР

Поступило 8 VI 1949

Вопрос о взаимоотношениях, существующих между ощущениями, возникающими при действии внешних раздражений на органы чувств, и рефlekсами, возникающими в ответ на действие этих же раздражений, интересовал исследователей в течение ряда столетий, являясь частным выражением общей проблемы взаимоотношений между сознательной и рефlekторной деятельностью человека.

Строго естественно-научное обсуждение этого важнейшего вопроса было впервые осуществлено И. М. Сеченовым (1863), показавшим необходимость признания общих законов деятельности центральной нервной системы, определяющих возникновение и ощущений (чувствований) и рефlekторных актов как материально обусловленных процессов в нервной системе. Однако только после открытия условных рефlekсов И. П. Павловым и громадного размаха его исследований в изучении наиболее сложных рефlekторных актов, осуществляемых высшими отделами центральной нервной системы, была создана возможность экспериментального изучения этого вопроса на человеке.

Предметом настоящей статьи является изложение исследований, посвященных этому вопросу, которые были предприняты в нашей лаборатории за последние годы. Эти исследования исходили из следующих общих положений. Ощущения, возникающие при раздражении экстероцепторов, отражают явления, происходящие во внешнем мире, и входят, таким образом, в систему предметного восприятия у человека. Естественно, что ощущения должны сопоставляться с такими рефlekторными актами, которые по своему существу приспособлены к наиболее точному отражению изменений, происходящих во внешнем мире. Такими рефlekторными актами являются рефlekсы, входящие в систему ориентировочных и условных (сигнальных) реакций организма. При этом должно быть принято во внимание, что деятельность центральной нервной системы, которая приводит к возникновению дифференцированных ощущений, точно так же как и сложных рефlekторных актов, не может быть понята только с точки зрения представлений о распространении нервных импульсов в определенной изолированной группе нейронов. Эта деятельность должна одновременно рассматриваться как выражение некоторой динамической системы нервных процессов, которая, по выражению И. П. Павлова (1927), постоянно стремится к объединению (интеграции).

Исходя из сказанного, вопросы, стоящие перед исследованием, могут быть сформулированы таким образом: как связаны процессы, определяющие протекание ориентировочных и образование и протекание основных реакций при действии внешнего стимула (звукового, светового, тактильного), с процессами, определяющими построение образа¹ этого стимула, т. е. дифференцированного слухового или зрительного, или осязательного ощущения? Могут ли эти рефлекторные акты, входящие в сложную систему сигнальной деятельности организма, протекать при отсутствии тех процессов, которые лежат в основе отражения явлений внешнего мира, выражающегося в ощущении, и если да, то каковы отличия их протекания в этом случае? Эти вопросы, по существу, конечно не новы, они стояли перед многими исследователями, начиная с Сеченова (1863, 1878). В советской физиологической литературе они в различной форме ставились и обсуждались Павловым (1927), Орбели (1934, 1935), Быковым (1933, 1944), Рожанским (1936), Ивановым-Смоленским (1940) и другими. В зарубежной литературе сводка обсуждения ряда сторон этих вопросов может быть найдена в монографии Фирина (Fearing, 1930).² Насущная потребность постановки их в настоящее время определяется возможностью максимальной их конкретизации при нахождении более точных экспериментальных путей изучения. Эти пути изучения должны быть неразрывно связаны с исследованием деятельности органов чувств человека при одновременном изучении и субъективных и объективных проявлений этой деятельности. На принципиальное значение и необходимость экспериментального развития подобного объединенного изучения явлений многократно указывал Орбели (1934, 1935, 1946).

В основу экспериментального объединенного изучения рефлекторных реакций и ощущений у человека должно быть положено различие свойств воздействующих внешних раздражений, которое осуществляется при помощи условных и ориентировочных реакций и ощущений. Конкретно для этой цели могут быть использованы легко измеримые по своей интенсивности и физическим свойствам звуковые, световые и электрические раздражения, воздействующие изолированно на органы слуха, зрения и кожные аппараты. Методом изучения может служить измерение минимальных пределов интенсивности этих внешних раздражений, могущих вызвать в центральной нервной системе протекание процессов, необходимых для построения ощущений и рефлекторных актов.

Для исследования рефлекторных актов нами были избраны две вегетативные реакции — кожно-гальваническая и зрачковая, а также реакция изменения электрических ритмов коры мозга (электроэнцефалограммы), возникающая при действии внешних раздражений.

Эти реакции были избраны на основании следующих соображений: так как в нашу задачу входило изучение той деятельности центральной нервной системы, которая находит свое выражение в восприятии предельно малых интенсивностей внешних раздражений, то самый рефлекторный акт в его эффекторной части должен был быть упрощен до максимально возможной степени; его осуществление, следовательно, не должно было бы сопровождаться вторичным возбуждением афферентных путей, идущих от деятельного органа, и вести к возникновению соответствен-

¹ Применение слова „образ“ исходит из следующего определения ощущения, данного В. И. Лениным: „...ощущения, т. е. образы внешнего мира, существуют в нас, порождаемые действием вещей на наши органы чувств“. (Материализм и эмпириокритицизм. Собр. соч., IV изд. 1947 г., т. XIV, стр. 78).

² Критическое обсуждение взглядов различных исследователей, в частности взглядов Беритова (1948), требует отдельного рассмотрения, которое не может входить в задачи настоящей статьи.

ных ощущений, что всегда имеет место при протекании двигательных, а также некоторых вегетативных реакций, например слюнных секреторных рефлексов (Бирюков, 1936). Этим требованиям вполне отвечали указанные вегетативные рефлексы. Реакции, наблюдаемые в энцефалограмме при действии внешних раздражений, не являются рефлексами в полном смысле этого слова, ибо здесь отсутствует конечный эффекторный путь. Использование этой реакции являлось весьма выгодным для нашего исследования, ибо давало возможность судить об изменениях деятельности высших отделов центральной нервной системы, происходящих под влиянием внешних раздражений.

Таким образом, в нашем исследовании для создания наиболее благоприятных экспериментальных условий анализа мы исключали изучение двигательных реакций, с одной стороны, и действие сложных комплексных раздражений, с другой.

Наибольшее количество фактов было получено при использовании кожно-гальванической реакции и изменений электроэнцефалограммы. Зрачковая реакция исследовалась в более ограниченном числе случаев.

ОРИЕНТИРОВОЧНЫЕ РЕАКЦИИ И ОЩУЩЕНИЯ

Характеристика ориентировочных реакций, данная Павловым (1927), Поповым (1921), Беритовым (1948), относится к системе двигательных рефлекторных актов. Представленный материал показывает, что имеются все основания относить изученные нами, возникающие на слабые раздражения, вегетативные рефлексы у человека к системе ориентировочных реакций.

Кожно-гальванический рефлекс (к. г. р.). Протекание этого вегетативного рефлекса, описанного впервые Тархановым (1889), изучалось нами при действии звуковых, световых и „электрокожных“¹ раздражений, интенсивность которых изменялась в широких пределах, начиная от интенсивностей, лежащих ниже порогов ощущений.

На рис. 1 представлены электрограммы к. г. р., полученные в опытах Гершуни, Марусевой и Безладновой у одного из испытуемых в условиях фиксации электродов к тыльной и ладонной поверхностям кисти, при действии звуковых раздражений, лежащих около порога слышимости. На электрограмме представлены данные, полученные в первый день пребывания испытуемого в обстановке эксперимента в специальной заглушенной камере. Как видно из электрограмм, очень слабые звуковые раздражения, лежащие на 2—3 дБ выше порога слышимости, вызывают отчетливый к. г. р. По мере увеличения числа раздражений, наносимых с интервалами в 1—2 мин., величина рефлекса уменьшается. После определенного числа раздражений рефлекс угасает. Этот процесс не протекает совершенно равномерно; на некоторые раздражения реакция может совсем выпадать, на последующие несколько раздражений вновь восстанавливаться, но общее направление реакций при учете большего числа раздражений обнаруживает совершенно закономерное падение по мере возрастания числа стандартных раздражений при постоянстве экспериментальной обстановки. Длительность применяемых интервалов исключает всякую возможность истощения (утомления) рефлекторной реакции. Изменение интенсивности или последовательности раздражения, точно так же как действие посторонних, более сильных раздражений, вызывает временное восстановление рефлекса. Скорость угасания к. г. р.

¹ Условное обозначение электрического раздражения кожи, вызывающего возникновение неболевых ощущений.

оказывается различной у разных людей: в то время как у одних он угасает после нескольких раздражений, у других рефлекс на пороговые звуки сохраняется в течение многих десятков раздражений. Возникновение к. г. р., до его угасания, чрезвычайно точно соответствует пороговой интенсивности звукового раздражения. У испытуемых, у которых к. г. р. длительно не угасает, легко определить, одновременно с поро-

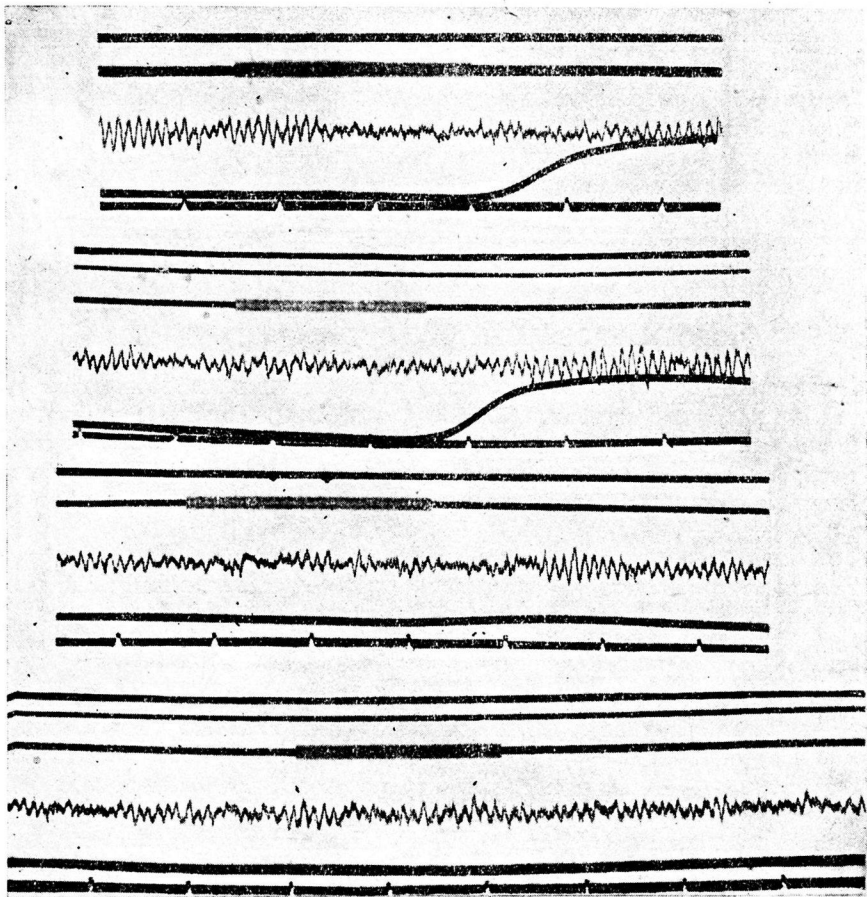


Рис. 1 Электрограммы кожно-гальванического рефлекса и электроэнцефалограммы при отведении от затылочной области, при действии надпороговых звуковых раздражений (частота 1000 пер./сек., 3 дБ над порогом слышимости). (По опытам Гершуни, Марусевой и Безладновой).

На всех фотограммах сверху вниз: отметка звукового раздражения, электроэнцефалограмма, электрограмма к. г. р., отметка времени (1 сек.). Кожно-гальванический рефлекс регистрируется при помощи усилителя постоянного тока. На четырех фотограммах, начиная с верхней, приведены результаты действия первого, третьего, седьмого и одиннадцатого звуковых сигналов. После одиннадцатого раздражения полное угасание кожно-гальванической реакции и реакции угнетения α -ритма.

гом слухового ощущения, порог возникновения рефлекса. На рис. 2 представлены данные опытов Кристостурьян (ассистент Клиники ушных болезней 1-го Ленинградского медицинского института), которые показывают совпадение порогов ощущений и порогов к. г. р. в пределах до ± 1 дБ (расхождение лежит в пределах ошибки измерений).

Эта картина развития к. г. р. на пороговые звуки с характерными различиями в быстроте угасания у разных испытуемых наблюдалась на большом материале в опытах Князевой (1949) и Л. А. Чистович (1949). Следует отметить, что у тех лиц, у которых происходит быстрое угасание к. г. р. на слабые звуки, увеличение интенсивности раздражения вызывает рефлекторные ответы лишь на начальные раздражения; в этих случаях, при повторных раздражениях, к. г. р. может отсутствовать при действии звуков значительной интенсивности (70 дБ и выше).

При действии пороговых световых раздражений, в условиях темной адаптации глаза, как показывают опыты Князевой (1949), наблюдается та же картина — совпадение порогов светового ощущения и порогов к. г. р. в начале применения раздражений, а также развитие угасания рефлекса по мере возрастания числа раздражений. Из тех опытов, которые до настоящего времени были поставлены Князевой, ясно, что к. г. р. на световое раздражение угасает так же, как и на звуковое. Полученные данные еще недостаточны, однако, для количественного сопоставления скорости угасания при действии световых и звуковых раздражений.

При пороговом электрическом раздражении кожи при помощи конденсаторных разрядов или переменного (городского) тока, вызывающих смешанное ощущение прикосновения и давления, наблюдается возникновение к. г. р. Электрограмма рефлекса в этих случаях подобна приведенной на рис. 1, полученной при действии звука; к. г. р. в этих случаях точно так же угасает при последовательном нанесении отдельных раздражений с различной быстротой у разных испытуемых. Следует при этом отметить, что при небольшом усилении электрического раздражения и появлении болевых компонентов в ощущении развитие угасания значительно замедляется. При действии сильных болевых раздражений к. г. р. достигает большей амплитуды и возникает стереотипно на каждое раздражение. В этих условиях при раздражении волокон болевой чувствительности к. г. р. входит как вегетативный компонент в систему защитных реакций, как это хорошо известно из многочисленных исследований [обзор у Гельгорн (Gellhorn, 1943)].

Детальное исследование, проведенное Алексеевым и Араповой (1949), дало возможность определения кривых силы — длительности к. г. р., кожных болевых ощущений и ощущения фосфена при раздражении одиночными конденсаторными разрядами через электроды, установленные на коже у наружного угла глаза. При больших длительностях раздражения (от 10 до 4.1 мсек.) в этих условиях фосфен возникает при меньших интенсивностях раздражения, чем кожное ощущение. При малых длительностях раздражения (от 4.0 до 0.1 мсек.) кожное ощущение возникало при меньшей интенсивности разряда. На рис. 3 представлен ход кривых силы — длительности для неболевого кожного ощущения и фосфена. Перекрест кривых наблюдается при 4.1 мсек. К. г. р. возникает при пороговой силе раздражения, вызывающей ощущение независимо от его модальности, огибая таким образом обе кривые силы — длительности. Эти факты, полученные Алексеевым и Араповой,

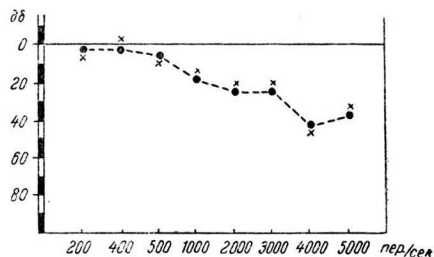


Рис. 2. Пороги слухового ощущения и пороги ориентировочного к. г. р. у испытуемого Г. (по данным С. Л. Кристостурьян).

По оси абсцисс звуковые частоты, по оси ординат степень понижения слуха в дБ относительно среднего порога слышимости нормально слышащего уха (0). Точками обозначены пороги ощущения, крестиками — пороги к. г. р.

являются чрезвычайно демонстративным доказательством возникновения к. г. р. (до развития угасания) на всякое раздражение, точно соответствующее по интенсивности порогу ощущения независимо от его качества (модальности). В работе Алексеева и Араповой (1949) получены также факты, показывающие, как угасший к. г. р. вновь возникает при переносе порогового раздражения с одной афферентной системы на другую или при перемене места раздражения.

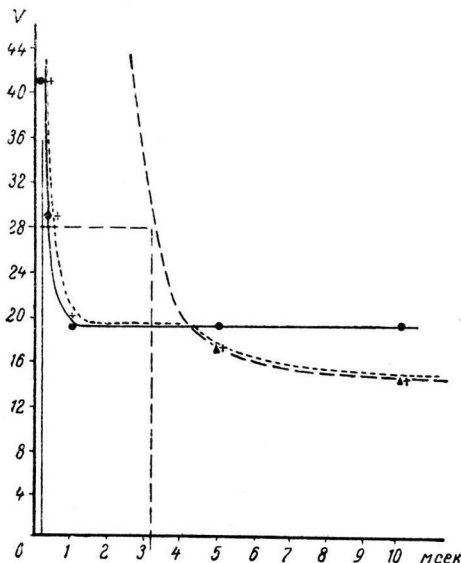


Рис. 3. Кривые силы — длительности фосфена (треугольники), кожного ощущения (сплошная линия с кружками) и кожно-гальванического рефлекса (мелкий пунктир с крестиками). Испытуемый А. Опыт 6 I 1949 (по данным Алексеева и Араповой).

По оси абсцисс отложены длительности прямоугольных одиночных стимулов в мсек., по оси ординат — пороги в вольтах. Реобаза: фосфена 14 V, кожного ощущения — 19 V, к. г. р. — 14 V; хронаксия: фосфена — 3.2 мсек., кожного ощущения — 0.28 мсек., к. г. р. — 0.5 мсек. Дифферентный электрод на виске, у наружного угла глаза.

гократном раздражении (рис. 1 и 4). Однако следует отметить, как показывают опыты Гершуни, Марусевой и Безладновой, что между развитием угасания к. г. р. и угасанием реакции угнетения α -ритма нет полного параллелизма при каждом отдельном раздражении. Трудно было бы ожидать, впрочем, такого параллелизма в протекании обеих реакций, ибо угнетение α -ритма в затылочной области коры при действии звука отражает распространение каких-то влияний со слуховых проекционных областей (внутреннее коленчатое тело и височная область коры) на отделы коры или подкорки, определяющие генерацию α -ритмов. Отделы же коры, которые связаны с протеканием к. г. р., как и с протеканием других вегетативных реакций (Гельгорн), можно полагать, расположены в передних ее областях (премоторная область). Поэтому, для более детального изучения связи между реакцией угнетения α -ритма и к. г. р. при действии внешних раздражений, необходимо отве-

Следует отметить, что быстрота развития угасания у разных людей определяется очевидно множеством факторов; так, при достаточно высокой возбудимости и медленном угасании к. г. р. на кожные раздражения, к. г. р. может чрезвычайно быстро угасать на звуковые сигналы, особенно у лиц, работающих со звуковыми измерениями. У одного испытуемого, часто подвергавшегося, по условиям своей профессии, электрическому раздражению кожи, к. г. р. на слабые электрические раздражения совсем отсутствовал и возникал только при сильных болевых раздражениях.

Электрическая реакция коры мозга. При регистрации электроэнцефалограммы (э. э. г.) (отведение от затылочной и височной областей), в условиях хорошей выраженности α -ритма, при действии слабых звуковых и электрокожных раздражений обычно наблюдается реакция угнетения α -ритма, особенно отчетливо выраженная в затылочной области. На рис. 1 видно, что одновременно с электрограммой к. г. р. приводится электроэнцефалограмма. На э. э. г. отчетливо видна реакция угнетения α -ритма при действии того же порогового звукового раздражения, которое вызывает возникновение к. г. р. Реакция угнетения α -ритма постепенно угасает при мно-

дение от различных областей коры, при одновременной регистрации обеих реакций, что и производится в настоящее время. Теперь, однако, для нас важен самый факт возникновения обоих типов реакций на раздражения, лежащие на пороге ощущения, и их угасание при повторном раздражении.

Зрачковый рефлекс. Возникновение расширения зрачка при действии звука было описано Шурыгиным (1903). В нашей лаборатории оно исследовалось Образцовой (1947). В настоящее время, благодаря применению методики непрерывной фотографической регистрации диаметра зрачка, В. Д. Глезеру удалось обнаружить совершенно закономерные зрачковые реакции (расширение) при действии звуков, лежащих на пороге слышимости, и при пороговом электрическом раздражении кожи. Характер развития зрачковой реакции при действии звука, лежащего на пороге слышимости, изображен на рис. 5, А. Зрачковая реакция быстро угасает, как видно из данных рис. 5, Б. Как показывают опыты на одном из испытуемых, постепенное падение реакции приводит к ее полному угасанию после 16 раздражений. Та же картина наблюдается при пороговом электрокожном раздражении. При усилении электрического раздражения кожи и возникновении болевых ощущений степень расширения зрачка резко возрастает, рефлекс стереотипно возникает на каждое раздражение, отражая хорошо известную картину вегетативных реакций при боли. В этом случае расширение зрачка естественно входит в систему приспособительных защитных реакций организма.

Все приведенные факты свидетельствуют, что описанные реакции возникают на слабые раздражения, с большой точностью совпадающие с порогом ощущений, а также систематически угасают при многократном раздражении.¹ Характеристика протекания этих реакций несомненно дает право отнести их к той приспособительной системе реакций, которая была обозначена Павловым как ориентировочная (исследовательская).

Возникает вопрос, что означает точное совпадение пределов внешних воздействий (порогов), отражаемых и в ощущении и в ориентировочных рефлексах? Является ли это просто следствием реакции периферических рецепторных аппаратов, трансформирующих одну и ту же предельную интенсивность воздействующей внешней энергии в процесс нервного возбуждения, без которого, естественно, не могут возникнуть ни ощущение, ни ориентировочный рефлекс, или же речь идет об определенном

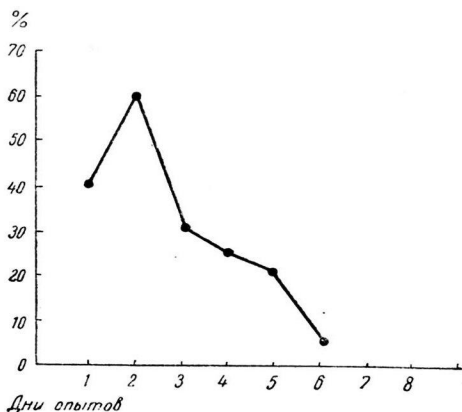


Рис. 4. Угасание реакции угнетения α -ритма при действии ощущаемых околороговых звуковых сигналов (3 дБ над порогом слышимости, частота 1000 пер/сек.). Испытуемый Л. (по данным Кожевникова и Марусевой).

По оси ординат — количество раздражений, вызывающих реакцию в % от общего числа раздражений; по оси абсцисс — порядковый номер дней испытаний. В течение каждого опытного дня дается 15—20 раздражений.

¹ Данные некоторых исследователей (Бронштейн и Лебединский, 1948), говорящие о том, что кожно-гальванический рефлекс возникает лишь при интенсивностях звука, превышающих порог слышимости на 30—35 дБ, основываются очевидно на изучении испытуемых, у которых угасание происходило чрезвычайно быстро.

центральном взаимодействии процессов, определяющих возникновение того и другого рода явлений.

Два ряда фактов говорят в пользу последнего предположения. Это, во-первых, — факты, которые будут изложены при исследовании условных реакций, свидетельствующие, что активная деятельность центральной нервной системы может иметь место и при раздражениях, лежащих значительно ниже порога ощущения, который таким образом не является

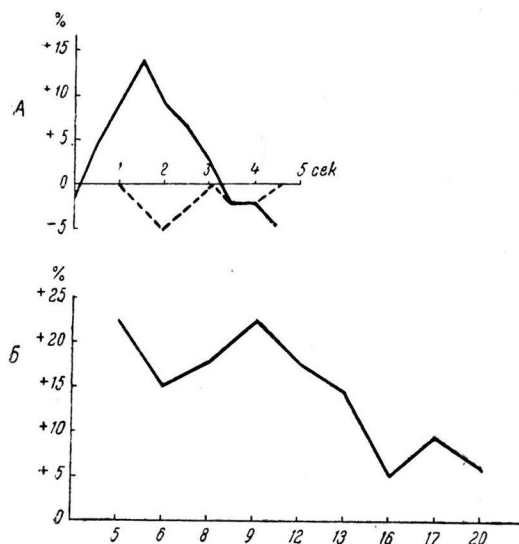


Рис. 5.

А — рефлекторное расширение зрачка при действии слабого звукового сигнала (частота 1000 пер./сек., 2 дБ под порогом слышимости, длительность раздражения — 5 сек.) (по данным В. Глезера). По оси абсцисс — время от начала действия сигнала (в сек.), по оси ординат — изменения диаметра зрачка в % по отношению к исходной величине, за которую принят диаметр зрачка (в данном опыте 2.2 мм), за 0.5 сек. до дачи звукового стимула. Кверху от 0 расширение, книзу — сужение. Прерывистая кривая — колебания диаметра зрачка без дачи раздражений. Б — угашение зрачкового рефлекса при многократном звуковом раздражении. По оси абсцисс — порядковые номера звуковых сигналов (интервалы между раздражениями от 1.5 до 2.5 минут); по оси ординат — расширение зрачка в % (максимальные величины).

кает в этих патологических условиях стереотипно. Одновременно наблюдается возрастание величины к. г. р. при действии неоощущаемых раздражений. При перенесении раздражения на участки кожи с нормальной чувствительностью рефлекс при повторных раздражениях начинает быстро угасать, точно так же падает его амплитуда. Таким образом при протекании к. г. р. субсенсорно, т. е. без одновременного возникновения ощущения (в условиях патологического подавления процессов, лежащих в их основе), нарушается процесс угашения к. г. р., возрастает его амплитуда, и этот рефлекс теряет те черты, которые дают право отнесения его к ориентировочному типу реакций. Оба эти ряда фактов свидетельствуют о том, что, во-первых, в норме, ориентировочный к. г. р. (при

пределом реакции периферических аппаратов на внешние раздражения, и, во-вторых, — факты, получаемые при исследованиях в условиях нарушений чувствительности (контузионного и истерического происхождения), свидетельствующие о значительных различиях в характере протекания вегетативных реакций, возникающих при действии ощущаемых и физиологически активных, но не ощущаемых раздражений. В отношении характеристики этого последнего ряда фактов, не останавливаясь на опубликованных нами ранее (Гершуни и др., 1945), материалах о вегетативных реакциях при нарушениях чувствительности, останавлиюсь на новых данных Араповой и Орловой (1948, 1949) и Алексеева и Араповой (1949), касающихся протекания к. г. р. при нарушениях чувствительности этого типа. Эти исследования показали, что к. г. р., протекающий при отсутствии ощущений (субсенсорно), сохраняя свойство возникать на слабые раздражения, одновременно теряет свою основную черту — быстро угасать при действии повторяющихся раздражений. При многократном нанесении относительно слабых раздражений субсенсорный к. г. р. возник-

действию звуковых, световых и тактильных раздражений) не возникает, пока не возникает ощущение, хотя достаточно сложный интегративный процесс образования временной связи может происходить в нервной системе и при действии более слабых (неощутимых) раздражений, и, что во-вторых, при нарушениях процесса, ведущего к возникновению ощущения, в патологии к. г. р. теряет характерные черты ориентировочной реакции. Эти факты дают основание для предположения, что динамическая система процессов, лежащих в основе ощущения, каким-то образом определяет возникновение и протекание к. г. р. как рефлекса, входящего в систему ориентировочных реакций. Надо думать, что это положение должно относиться ко всей системе ориентировочных реакций вообще. Поскольку имеются экспериментальные данные, свидетельствующие, что к. г. р. при действии относительно слабых раздражений перестает возникать при удалении премоторных областей коры у кошки [Шварц (Schwartz, 1937)], можно думать, что основные свойства этой реакции (высокая чувствительность, с одной стороны, и развитие угасания — с другой) определяются деятельностью сложной морфо-физиологической структуры, в создании которой принимают участие элементы весьма обширных отделов мозга, включающих, помимо проекционных областей афферентных систем и вегетативных центров промежуточного мозга, также передние отделы коры.

При действии сильных (болевых) раздражений протекание к. г. р., входящего в этих условиях в систему защитных реакций, должно определяться деятельностью других морфо-физиологических механизмов. Несомненно, вопрос этот требует дальнейшего изучения в условиях поражений, охватывающих достаточно отчетливо определяемые области мозга как у человека, так и у животных.

УСЛОВНЫЕ РЕАКЦИИ И ОЩУЩЕНИЯ

В нашей лаборатории были систематически исследованы условные реакции, с использованием главным образом звуковых и, в относительно небольшом числе опытов, световых раздражений, в качестве условных сигналов. В качестве безусловных реакций были использованы защитный к. г. р., возникающий при сильном электрическом (болевом) раздражении кожи, и реакция угнетения α -ритма как при ярких световых вспышках, так и при сильном электрическом раздражении кожи.

Условные кожно-гальванические рефлексы. Выработка условных к. г. р. производилась при сочетаниях звуковых сигналов, лежащих на пороге слышимости и ниже его, с сильным электрическим раздражением кожи. Длительность условных сигналов в разных сериях опытов колебалась от 1.5 до 2.5 сек., безусловного раздражения — от 1 до 2 сек. Отставление условного сигнала — порядка 1 сек. Как показали первые опыты Гершуни и Короткина (1947), при использовании в качестве условных сигналов звуковых раздражений, лежащих на пороге слышимости или на 1—2 дБ выше него, после небольшого числа сочетаний удавалось выработать на эту интенсивность звука условный к. г. р., достаточно стойкий и возникающий на громадное большинство применяемых сигналов (в 93—97%). Предварительно, конечно, должен быть угашен ориентировочный к. г. р. В этих же опытах было обнаружено, что в определенном проценте случаев (от 15 до 40% в разные опытные дни) условный к. г. р. возникает и на раздражения, лежащие ниже порога слышимости на 1—5 дБ. В дальнейших исследованиях Л. Чистович (1949), Князевой (1949) и Гершуни, Марусевой и Безладновой были получены факты, которые характеризовали основные условия образования условных к. г. р. на неощущаемые и ощущаемые раздражения. Предварительное сообщение о некоторых

результатах этих опытов было сделано ранее (Гершуни и др., 1948). Так, в опытах Л. Чистович было показано, что при сочетании неоощуемых (субсенсорных) звуковых сигналов, лежащих на 6—10 дБ ниже порога слышимости, с сильным электрическим раздражением кожи, удается выработать условные к. г. р., которые выражаются в появлении реакции вначале на оощуемые пороговые (после 2—6 сочетаний), а затем и на подпороговые неоощуемые (после 15—20 сочетаний) звуковые раздражения.

На рис. 6 представлены результаты опытов Чистович, показывающие процесс образования условных к. г. р. Опыты начинаются с угашения ориентировочных к. г. р. на слышимые звуки. Как уже говорилось

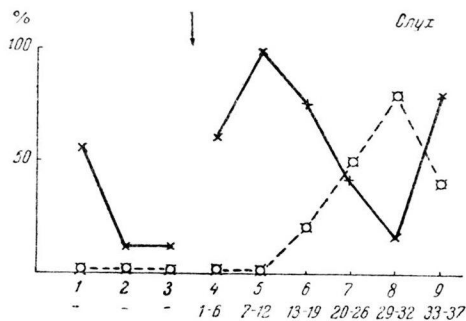


Рис. 6. Ход выработки условных к. г. р. при сочетании неоощуемых звуковых сигналов (6—10 дБ ниже порога слышимости) с сильным электрическим раздражением кожи. Испытуемый Х. (по данным Л. Чистович).

По оси абсцисс — порядковые номера опытных сеансов, под ними порядковые номера сочетаний; по оси ординат — частота возникновения к. г. р. в % от общего числа подаваемых звуковых сигналов. Белые квадратики, соединенные пунктирной линией — реакция на неоощуемые сигналы (от 1 до 5 дБ ниже порога слышимости); черные крестики, соединенные сплошной линией — реакция на оощуемые сигналы (от 1 до 5 дБ выше порога слышимости). Стрелкой обозначено начало сочетаний. В течение трех опытных сеансов производится угашение ориентировочного к. г. р. Число тестовых звуковых раздражений в каждый опытный день от 20 до 30.

субсенсорными раздражениями, естественно, не может быть им замечено. Как видно из рисунка, начало сочетаний характеризуется резким возрастанием реакций на слышимые, а затем и на неслышимые раздражения. После прекращения сочетаний происходит угашение реакций. Обращает на себя внимание постоянно повторяющийся во всех исследованиях (Короткин, 1947; Чистович, 1949; Князева, 1949) факт наличия определенных стадий в протекании условных к. г. р., выражающихся в угнетении условной реакции на слышимые раздражения, при усилении ее на неслышимые (субсенсорные). Эта картина может сменяться наступлением угнетения преимущественно на неслышимые звуки.

Как показали опыты Князевой, в тех случаях, когда сочетание производится со звуковыми сигналами, интенсивность которых на 8—12 дБ выше порога слышимости, условные реакции на субсенсорные раздражения вообще отсутствуют. Когда сочетаемая интенсивность равна порогу слышимости (как в опытах Гершуни и Короткина, 1947), субсен-

зорировочных к. г. р. на слышимые звуки. Как уже говорилось выше, раздражения, лежащие ниже порога оощения, ориентировочных к. г. р. не вызывают. Угашение для единообразия дальнейшего проведения опытов производится следующим образом: многократная дача звуковых сигналов перемежается с электрическим раздражением кожи, которое никогда однако не совпадает с ним во времени. Делается это для того, чтобы исключить влияние возможного ооживления ориентировочных к. г. р. от действия безусловного электрического раздражения. С четвертого опытного дня, после значительного угашения ориентировочных к. г. р. на слышимые звуки, начинает производиться сочетание электрического раздражения со звуковыми сигналами, лежащими на 6—10 дБ ниже порога слышимости. Испытуемый не может отметить каких-либо отличий в опытах с угашением и выработкой условных к. г. р., ибо определенное число слышимых сигналов дается и в том и в другом случае, наличие же сочетаний с

сорные условные реакции наблюдаются при сигналах, лежащих на 2—3 дб ниже порога ощущения; при сочетаемой интенсивности на 7—10 дб ниже порога слышимости субсенсорные условные реакции наблюдаются при сигналах, лежащих на 5—7 дб ниже порога слышимости.

Нижеследующие типичные примеры (табл. 1) иллюстрируют сказанное.

Таблица 1

Испытуемые	Пороги		Интенсивность, с которой производилось сочетание (в дб от порога)	Субсенсорные реакции		Субсенсорная область, высчитанная из средних (дб)
	пределы колебаний порога (в дб от уровня в 1 бар)	средняя величина порога		пределы получения субсенсорных к. г. р. (в дб от уровня в 1 бар)	средняя величина субсенсорных к. г. р.	
И. А.	70—75	72.5 ±0.38	—7—10	75—85	79 ±0.58	—6.5
С. С.	57—75	66 ±0.77	0—3	60—77	68 ±0.83	—2
Х. Р.	65—78	71 ±0.57	+10	—	—	—

Примечание. Звуковая частота во всех опытах 1000 пер./сек.

Как вытекает из опытов Чистович и Князевой, для протекания условных реакций на неоощуемые звуковые раздражения наиболее благоприятные условия создаются, во-первых, при применении сочетаемой интенсивности звукового сигнала на 5—10 дб ниже порога слышимости и, во-вторых, при использовании испытуемых с высокой возбудимостью ориентировочного к. г. р. (медленным его угасанием на слышимые звуки).

При рассмотрении данных, приведенных в таблице, может быть высказано предположение, что различные реакции в трех представленных случаях объясняются дифференцировкой применяемых условных сигналов по интенсивности. Однако то, что это не так, вытекает из следующих фактов. Как уже указывалось (рис. 6), после нескольких сочетаний звукового сигнала (лежащего на 7—10 дб ниже порога слышимости) с сильным электрическим раздражением кожи, условная кожно-гальваническая реакция возникает на оощуемые раздражения, лежащие на пороге или на 1—2 дб выше него (это испытание требует, конечно, угашения ориентировочного к. г. р.). На неоощуемый звук, с которым производилось сочетание, условная реакция отсутствует и появляется лишь после большого числа сочетаний. Следовательно, здесь еще не может идти речь о дифференцировке по интенсивности, ибо условная связь образовалась при сочетании с неоощуемым звуковым сигналом, а условная реакция проявляется лишь при действии более сильных оощуемых сигналов. Это явление может быть сопоставлено с тем видом „скрытых“ временных связей, которые описал Полтырев в 1936 г.

При статистической обработке достаточно большого материала, полученного Князевой и Чистович на 20 испытуемых, оказалось возможным определение границ интенсивностей, лежащих ниже порога слышимости (при частоте 1000 пер./сек.), вызывающих возникновение условного к. г. р.

На рис. 7 приведены результаты измерений, полученных Князевой, показывающие пределы колебаний порогов слышимости у 7 испытуемых, и пределы возникновения условных к. г. р. на неощущаемые звуки у них же. Из кривых видно, что в то время как средняя величина порога слышимости приближается к величине 67 дБ ниже уровня в 1 бар, средняя интенсивность, при которой получается максимум субсенсорных условных реакций, приближается к величине 75 дБ. Эти данные показывают,

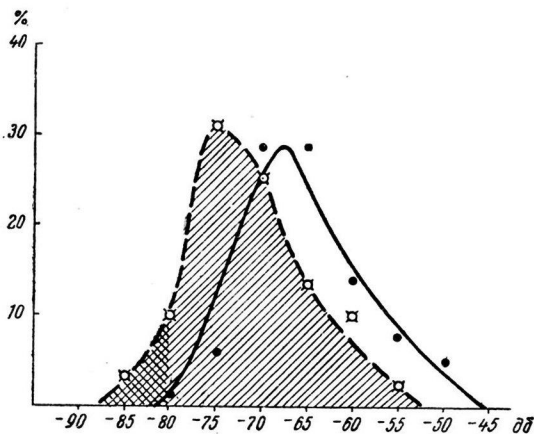


Рис. 7. Кривые распределения пороговых интенсивностей звукового раздражения (при частоте 1000 пер./сек.), вызывающих возникновение звукового ощущения (точки) и к. г. р. на неощущаемые раздражения (крестики с крестиками) у семи испытуемых (по данным Князевой).

По оси абсцисс — интенсивность звука в дБ ниже уровня в 1 бар; по оси ординат — % от общего числа подававшихся раздражений, вызывавших ощущение и субсенсорный к. г. р. Штриховка — область возникновения субсенсорных к. г. р. на звуковые раздражения, лежащие в пределах колебаний порога слышимости у всех испытуемых в течение всех измерений. Двойная штриховка — область возникновения к. г. р. на раздражения, лежащие вне пределов колебаний порога слышимости. Интенсивность наибольшей частоты порогов слышимости — 67 дБ (соответствует средней) совпадает с имеющимися в литературе данными о средней величине порога слышимости для частоты 1000 пер./сек. [Сивян и Уайт (Sivian a. White, 1933), Ржевкин, 1936]. Интенсивность наибольшей частоты субсенсорных к. г. р. — 75 дБ.

за рамки настоящей статьи, хочу лишь отметить совпадение пределов субсенсорной области, полученной таким способом, с пределами, обнаруживаемыми при исследовании субсенсорных условных реакций.

Перейдем теперь к вопросу о чертах, характеризующих протекание условных реакций на неощущаемые раздражения. Субсенсорные условные рефлексы несомненно менее стойки и легче угасают, чем образованные в этих же экспериментальных условиях условные рефлексы при сочетании с ощущаемыми раздражениями. Их нестойкость весьма затрудняет работу с ними. До сих пор не удалось образовать условных реакций на субсенсорные раздражения при отставлении условного и безусловного раздражителей более чем на 1.5—2 сек., в то время как при ощущаемых поро-

что ниже порога ощущения лежит область интенсивностей внешних раздражений, при действии которых могут возникать такие интегративные процессы в центральной нервной системе, как образование временной связи. Следует отметить, что абсолютные значения этой области, полученные в результате статистической обработки двух различных групп испытуемых двумя независимо работающими экспериментаторами (Князева и Чистович), хорошо совпадают, что является достаточной проверкой достоверности представленных фактов. Существование области интенсивностей внешних раздражений, вызывающих активные процессы в центральной нервной системе, но лежащих ниже порога ощущения (субсенсорная область), доказывалось опытами влияния неощущаемых звуковых раздражений на определенные качества слухового ощущения, осуществленными Клаас и Чистович (1949). Не останавливаясь на изложении данных этих, выполненных в нашей лаборатории, исследований, которые выходят

говых раздражениях временная связь легко образуется при отставлении на 4—5 сек. (опыты Князевой).

Как показывают опыты Гершуни, Марусевой и Безладновой, латентный период условных к. г. р. на неоощаемые раздражения при прочих

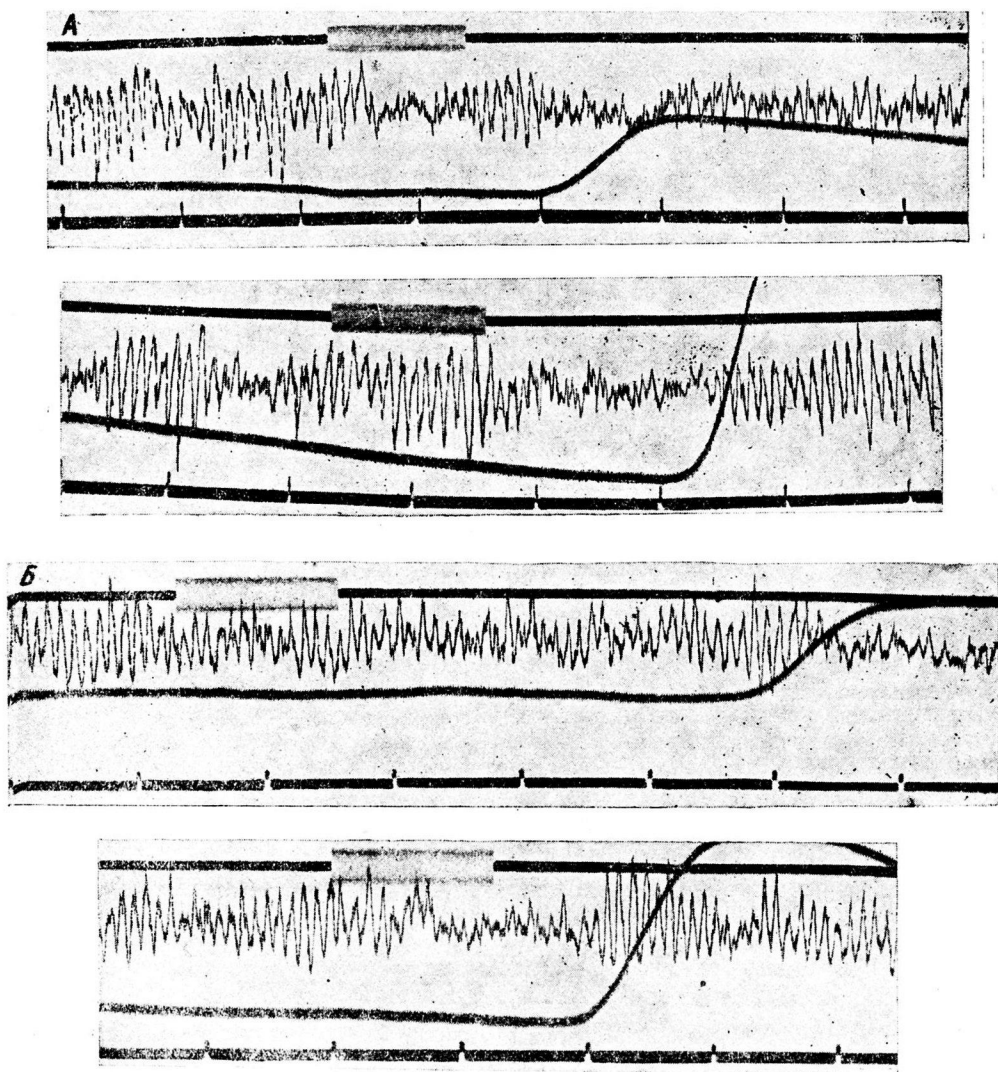


Рис. 8. Изменения в электроэнцефалограмме и кожно-гальванический рефлекс при действии условного звукового сигнала.

А — на верхней фотограмме звуковое раздражение (1000 пер./сек., 65 дб от уровня в 1 бар) на пороге слышимости, на нижней та же интенсивность звука — ниже порога. Б — на верхней фотограмме звуковой сигнал на 4 дб ниже порога; на нижней — на 2 дб выше порога. Обратите внимание на более длинный латентный период к. г. р. и реакции угнетения α -ритма при действии неоощаемого звукового сигнала.

равных условиях длиннее, чем латентный период на оощаемые раздражения (рис. 8). О том, что эта разница не определяется простыми различиями в интенсивностях условных сигналов, а именно тем, оощаемы ли они или нет, свидетельствуют данные, приводимые на рис. 8, А. Здесь приведена запись двух условных к. г. р. при одной и той же физической

интенсивности звука, которая благодаря небольшим колебаниям порога слышимости в одном случае оказалась лежащей выше, а в другом ниже порога ощущения. На электрограмме хорошо виден более длинный латентный период в последнем случае.

Все эти факты, а именно: нестойкость и быстрое угасание, затруднение в выработке условной связи при отставлении условного сигнала, длинный латентный период — являются, как хорошо известно из работ Павлова и его школы, признаками образования условных связей в условиях низкой возбудимости, которые определяются, очевидно, развитием тормозного процесса в центральных (корковых) аппаратах.

С этой точки зрения должны быть истолкованы факты, полученные Чистович при выработке дифференцировки на неоощущаемые и оощуемые раздражения. В этих опытах сочетание производилось с неоощуемым звуковым сигналом (6—10 дБ ниже порога) частоты 1000 пер./сек. Дифференцировочными служили сигналы частоты 300 пер./сек. той же подпороговой интенсивности. Оказалось, что при отчетливом появлении субсенсорных условных к. г. р. при частоте 1000 пер./сек., на дифференцировочные неоощуемые раздражения (300 пер./сек.) реакция вообще не могла быть обнаружена. Таким образом здесь как бы отсутствовала стадия генерализации, которая при выработке условных реакций на оощуемые раздражения была отчетливо выра-

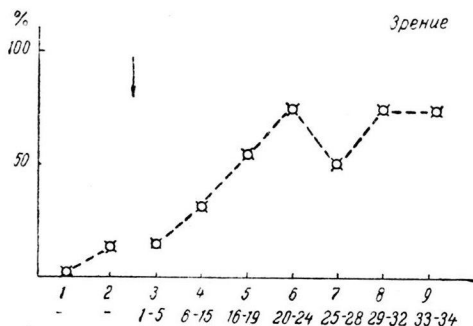


Рис. 9. Ход выработки условного к. г. р. на неоощуемые световые раздражения (в условиях развившейся темновой адаптации) (по данным Барбеля и Князевой).

Обозначения те же, что и на рис. 6.

Отсутствие генерализации при выработке условной связи должно очевидно зависеть от отсутствия иррадиации возбуждательного процесса при низкой возбудимости в этих условиях тех центральных отделов анализатора, которые входят в динамическую систему, определяющую возникновение условной связи.

При действии на темноадаптированный глаз световых раздражений, лежащих ниже зрительного порога и сочетании их с сильным электрическим раздражением кожи, как показали опыты Князевой и Барбеля, могут быть образованы условные к. г. р. на неоощуемые световые раздражения. На рис. 9 представлены данные, характеризующие развитие этой условной реакции. Опыт производился без угашения ориентировочного к. г. р. на пороговые световые раздражения. Реакция обнаруживается в 50% случаев уже после 19 сочетаний. Характер ее развития весьма напоминает характер реакции на звуковые раздражения в этих же экспериментальных условиях. Однако лишь после того как будут определены более подробно пределы действия неоощуемых световых раздражений (субсенсорная зрительная область) и более детально изучены возникающие в этих условиях к. г. р. возможно будет ответить на вопрос об особенностях субсенсорных к. г. р. на световые раздражения.

Электрическая реакция коры мозга. Опыты Кожевникова и Марусевой (1949) (см. предварительное сообщение Гершуни и др., 1948) показали, что может быть образована условная связь, выражающаяся в реакции угнетения α -ритма, при сочетании звуковых раздражений, лежащих ниже порога слышимости на 6—10 дБ, с яркой световой вспышкой. Эта реакция обладает основными особенностями субсенсор-

ных условных реакций, обнаруженных при исследовании к. г. р.; она возникает после относительно небольшого числа сочетаний (10—20), нестойка и легко угасает. Процесс образования условной реакции угнетения α -ритма на неощущаемые звуковые раздражения совершенно закономерен.

На рис. 10 представлены осциллограммы при отведении от затылочной и височной областей коры у одного из испытуемых, демонстрирующие возникновение условной реакции. Затруднением при оценке

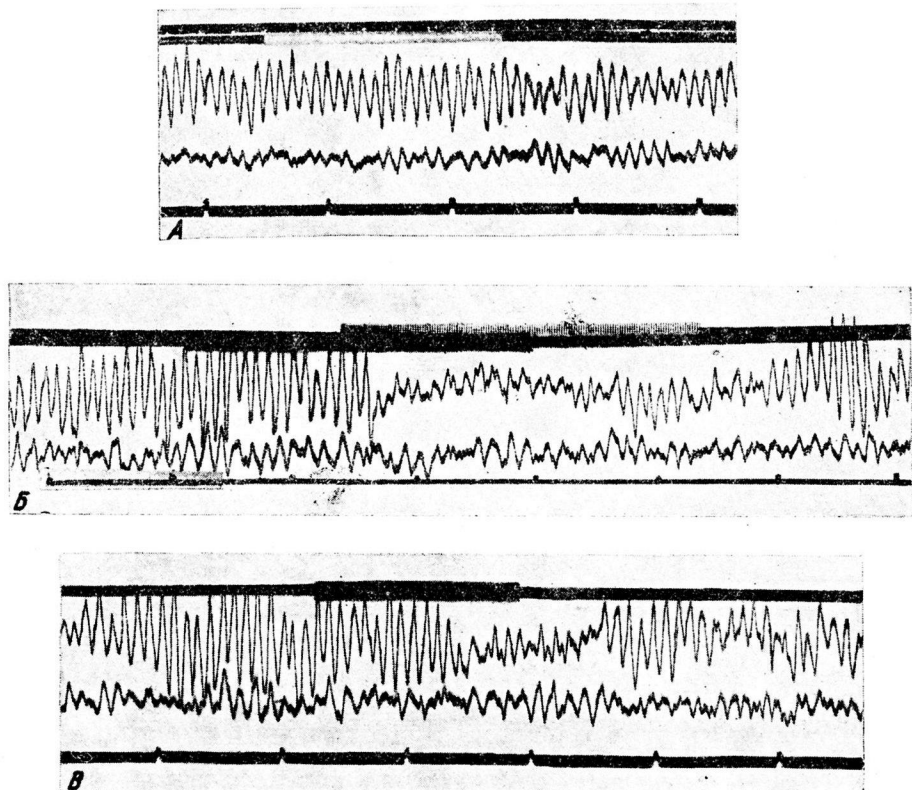


Рис. 10.

A— э. э. г. при действии неощущаемого звукового раздражения (6 дБ ниже порога, 1000 пер./сек.) до начала сочетаний; *B*— э. э. г. при третьем сочетании неощущаемого звука со светом; *B*— э. э. г. при действии неощущаемого звука после 35 сочетаний (по данным Кожевникова и Марусевой).

Сверху вниз: 1) отметка светового раздражения (*A* и *B*), 2) отметка неощущаемого звука, 3) э. э. г. при отведении от затылочно-теменной области, 4) э. э. г. при отведении от височно-теменной области, 5) время 1 сек.

частоты возникающих условных угнетений α -ритма является наличие колебаний амплитуды α -ритма и периодов полного его угнетения, происходящих очевидно от не учитываемых раздражений и создающих фон „спонтанных“ изменений. Поэтому в каждой серии опытов для оценки статистической достоверности наблюдаемых реакций на неощущаемые звуковые раздражения подсчитывались эти „спонтанные“ изменения на контрольных снимках. В табл. 2 представлены данные, демонстрирующие процесс образования условной реакции угнетения α -ритма у одного из испытуемых. После 16—30 сочетаний начинается закономерное возрастание числа реакций на неощущаемые звуковые сигналы, которое

Т а б л и ц а 2

Дни опытов	Порядковый номер соче- таний	Процент реакций угнетения α -рит- ма от общего чис- ла подаваемых зву- ковых раздраже- ний (6 дБ ниже порога слышимо- сти)	Фон „спонтанных“ угнетений α -рит- ма на контрольных снимках в процен- тах от числа не- действительных (40 дБ ниже поро- га) контрольных звуковых раздра- жений
1	} Контроль- ный период ¹	0	10
2		20	20
3		20	18
4		19	18
5		15	15
6		20	17
7	0—15	18	15
8	16—30	35	5
9	31—50	45	15
10	51—60	51	20
11	61—75	45	9
12	76—95	48	13
13	96—110	32	10

достигает своего максимума к 51—60 сочетанию. В это же время оказывается наиболее выраженной степень реакции угнетения, пример которой приведен на рис. 10. Дальнейшее продолжение сочетаний ведет к постепенному угасанию реакции. Фон (процент „спонтанных“ угнетений) оказывается более или менее равномерным (от 5 до 20%) во все периоды испытаний.

Каких-либо характерных отличий в протекании реакции при отведении от разных отделов коры мозга до сих пор обнаружено не было. В этом отношении наши данные несколько отличаются от данных полученных Ливановым (1948) при действии слабых световых раздражений. Вопрос этот подлежит дальнейшему экспериментальному изучению. Во всяком случае очевидно, что условная реакция, как и самая реакция угнетения α -ритма на свет, является реакцией генерализованной.

В последнее время Гершуни, Марусева и Безладнова получили подобные же реакции при сочетании неслышимых звуковых сигналов с сильным (болевым) электрическим раздражением кожи, вызывающим реакцию угнетения α -ритма, при одновременной регистрации условной к. г. р. При этом условное угнетение α -ритма на неощущаемые звуковые раздражения было обнаружено так же, как и при сочетании со световыми раздражителями (рис. 8).

ОБСУЖДЕНИЕ

Представленные факты с несомненностью показывают, что минимальные пределы интенсивностей внешних (звуковых и световых) раздражений оказываются различными при суждении о них по возникно-

¹ В контрольном периоде световые и неощущаемые звуковые раздражения подаются одновременно с интервалами от 1 до 2 мин.; при сочетаниях отставления звукового раздражения от светового — на 1 сек.

вению ощущений и условных реакций. Границы восприятия внешней энергии оказываются для условных реакций более расширенными, чем для ощущений, что находит свое количественное выражение в области действия внешних раздражений, вызывающих образование условных реакций, при отсутствии той системы нервных процессов, которая определяет построение „образа“ воздействующего стимула (ощущения). Количественно пределы действия неощущаемых раздражений выражаются в величине субсенсорной области, которая для звуковых раздражений была измерена в достаточном числе случаев, позволяющих не только индивидуальную, но и статистическую оценку явления.

Эти факты показывают, что порог ощущения не может рассматриваться как абсолютный предел реакции рецепторных аппаратов и нервной системы на минимальную интенсивность воздействующего внешнего стимула.

Субсенсорные условные реакции характеризуются особенностями (нестойкостью, легкое угасание, длинный латентный период, затруднения в образовании запаздывающих рефлексов и нарушение течения дифференцирования), которые, как хорошо известно из работ И. П. Павлова и его школы, типичны для неблагоприятных условий образования временной связи, способствующих понижению возбудимости корковых элементов.

Иван Петрович Павлов при обсуждении результатов образования условных рефлексов в особенно неблагоприятных условиях эксперимента (при предшествовании безусловного раздражителя условному — так называемое „покрытие“) с большой прозраливостью подчеркивал большое значение для физиологии высшей нервной деятельности человека возможности образования временных связей „не только в районах полушарий с оптимальной возбудимостью, но и в частях более или менее заторможенных“, видя в этом путь изучения „отношений между сознательным и бессознательным“ (Павлов, 1927).

Те факты, которые были приведены выше, как уже говорилось, действительно показывают, что субсенсорные условные реакции должны быть связаны с деятельностью элементов высших (вероятно корковых) отделов центральной нервной системы, находящихся в состоянии не оптимальной, а пониженной возбудимости. О том, что эти признаки пониженной возбудимости связаны с отсутствием процессов, определяющих возникновение ощущения, а не просто с малой интенсивностью воздействующих стимулов или с неблагоприятными условиями для образования временных связей вообще, способствующих развитию тормозного процесса, свидетельствуют многочисленные факты, показывающие, что всякое возникновение ощущения, даже при пороговой интенсивности раздражения, ведет к характерным изменениям функционирования. В этом отношении чрезвычайно типичен опыт, приведенный выше на рис. 8, А. При одной и той же физической интенсивности двух однородных раздражений, именно то раздражение, которое ведет к возникновению ощущения, сопровождается признаками повышенной возбудимости центральных элементов афферентной системы (в данном случае укорочением латентного периода условного рефлекса). Об этом же свидетельствуют и многие другие факты (Гершуни, 1947).

Тот факт, что вегетативные (ориентировочные) реакции возникают лишь при действии раздражителей, как правило, точно совпадающих с порогом ощущений, свидетельствует, что возникновение объединенной деятельности нервных элементов, лежащей в основе ощущения, определяет степень распространения возбуждения в центральной нервной системе, необходимую для осуществления этих рефлекторных реакций, а также реакций, выражающихся в изменении электрических ритмов

коры мозга. О том, что при начальном действии пороговых, ощущаемых раздражений возбуждение распространяется чрезвычайно широко по центральной нервной системе, свидетельствует возможность обнаружения реакции угнетения α -ритма почти по всей поверхности коры мозга у человека; при исследовании аналогичных реакций у животных (кошек) электрические изменения при действии слабых звуковых раздражений обнаруживаются не только в коре, но и в таламических и гипоталамических отделах мозга (Гершуни и Тонких, 1949). Наблюдаемое при последующем многократном нанесении ощущаемых раздражений угасание к. г. р. и реакции угнетения α -ритма должно очевидно являться следствием ограничения в распространении возбуждения по центральной нервной системе, которое развивается в этих условиях. Очевидно, это угасание реакций связано с падением возбудимости отделов центральной нервной системы, лежащих вне проекционных зон афферентных систем. Механизмы развития этих явлений недостаточно ясны. То, что деятельность афферентных систем в определенной стадии своего развития может ограничивать диффузное распространение возбуждения по центральной нервной системе, обнаружили весьма важные исследования Кунстман и Орбели (1924). Об этом же говорят и другие исследования в частности данные Анохина (1940). В приведенных нами фактах существенно, что не всякая деятельность афферентной системы, а именно те процессы, которые ведут к возникновению ощущения, в первой стадии своего развития сопровождаются распространением возбуждения, охватывающим значительные области мозга, в дальнейшем же ведут к резкому ограничению этого распространения.

Рассматривая возникновение дифференцированных ощущений как результат объединенной деятельности сложного комплекса нервных элементов, образующих объединенную систему, направленную на отражение явлений внешнего мира, на основании всего изложенного естественно допустить, что для построения подобной объединенной системы необходим какой-то минимальный исходный уровень возбудимости нервных элементов высших отделов афферентных систем.

После поступления с периферии достаточного для данного уровня возбудимости числа импульсов, происходит объединение нервных элементов в определенную систему, и когда последняя уже возникла, возбудимость входящих в нее элементов должна длительно поддерживаться на достаточно высоком уровне, вследствие непрекращающегося взаимного влияния их друг на друга. Поэтому всякое возникновение ощущения должно характеризоваться признаками повышенной возбудимости в соответствующей афферентной системе. С другой стороны, как мы уже говорили, возникновение ощущения при дальнейшем своем развитии характеризуется признаками постепенного ограничения распространения возбуждения по коре и нижележащим отделам мозга, что в приведенных опытах находит свое выражение в развивающемся подавлении вегетативных реакций.

Таким образом, для нормальной деятельности центральной нервной системы человека в бодрствующем состоянии характерно возникновение вегетативных (ориентировочных) реакций при действии лишь ощущаемых раздражений и более или менее быстрое развитие угасания этих реакций при повторяющихся раздражениях. Закономерное возникновение вегетативных реакций при действии неощущаемых раздражений (по крайней мере в слуховой, зрительной и тактильной афферентных системах) наблюдается лишь при таких нарушениях деятельности центральной нервной системы, которые ведут к падению возбудимости афферентных систем (вероятно первичных и вторичных проекционных зон), что препятствует построению ощущений, с одной стороны, и сопровождается

признаками широкого распространения возбуждения на вегетативные центры, с другой. При этом происходит дезорганизация всей системы ориентировочных реакций, выражающаяся в первую очередь в нарушении процесса угасания.

Совершенно иные отношения наблюдаются при развитии условных реакций. Образование условных рефлексов на неосязаемые раздражения представляет совершенно закономерное явление для нормальной деятельности центральной нервной системы человека, как это вытекает из всех данных, представленных выше, отражая таким образом один из существенных механизмов восприятия внешних раздражений.

Процесс восприятия в целом, как уже давно указывалось такими выдающимися исследователями, как Сеченов (1863) и Гельмгольц (Helmholtz, 1885), не может осуществляться без протекания сложных форм деятельности центральной нервной системы, которые могут в каждый данный момент и не находить отражения в осознанном ощущении. Такие обозначения как „ощущения в скрытой форме“ Сеченова, „бессознательные заключения“ Гельмгольца, механизм которых Павлов (1909) идентифицировал с механизмами условной связи, являются известными примерами высказываний этих исследователей. Изложенные выше данные, показывающие особенности протекания субсенсорных условных рефлексов, характеризуют очевидно эту, физиологически очень мало изученную сторону нормального восприятия у человека.

Как видно из всего изложенного выше, взаимоотношения, существующие между ощущениями и ориентировочными и условными реакциями, совершенно закономерны. Естественно, что нарушения восприятия, которые имеют место при различных патологических состояниях центральной нервной системы, должны отражаться на взаимоотношениях, существующих между процессами, определяющими протекание ощущений, и описанными рефлекторными реакциями. Ряд примеров нарушения подобных взаимоотношений был приведен выше. Систематическое изучение изменений этих взаимоотношений, наблюдаемых при различных формах нарушений кожной, слуховой и других видов чувствительности (основанное на применении методов исследования, описанных выше, которые могут быть обозначены как методы объективной сенсометрии), в настоящее время производится нашей лабораторией совместно с рядом клиник; о результатах этих исследований мы надеемся сообщить в недалеком будущем.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев М. А. и А. А. Арапова, Тр. Физиол. инст. им. И. П. Павлова АН СССР, 4, 1949.
- Анохин П. К., Невропатология и психиатрия, 9, 31, 1940.
- Арапова А. А. и Е. М. Орлова. Тезисы докладов тринадцатого совещания по физиологическим проблемам, памяти И. П. Павлова, 8, 1948.
- Беритов И. С. Общая физиология мышечной и нервной системы, 2, 344, 1948.
- Бирюков Д. А., сб. „Проблемы нервной физиологии и поведения“. Изд. Акад. наук Груз. ССР, 187, 1936.
- Бронштейн А. И. и А. В. Лебединский, сб. „Проблемы современной психиатрии“. Изд. Акад. Мед. Наук, 39, 1948.
- Быков К. М., Физиол. журн. СССР, 16, 93, 1933; Кора головного мозга и внутренние органы. Медгиз, 1944.
- Гершуни Г. В., Физиол. журн. СССР, 33, 393, 1947.
- Гершуни Г. В., Н. Ю. Алексеев, А. А. Арапова, Ю. А. Клаас, А. М. Марусева, Г. А. Образцова и А. П. Соловцова. Военно-мед. сб., 2, 98, 1945.
- Гершуни Г. В. и И. И. Короткин, ДАН СССР, 57, 417, 1947.
- Гершуни Г. В., В. А. Кожевников, А. М. Марусева и Л. А. Чистович, Бюлл. эксп. биол. и мед., 26, 205, 1948.

- Гершуни Г. В. и А. В. Тонких, Тр. Физиолог. инст. им. акад. И. П. Павлова АН СССР, 3, 13, 1949.
- Иванов-Смоленский А. Г., сб. „Опыт систематического экспериментального исследования онтогенетического развития корковой динамики у человека“. Изд. ВИЭМ, 5, 1940.
- Клаас Ю. А. и Л. А. Чистович, сб. „Проблемы физиологической акустики“, 2, 1949.
- Князева А. А., Тр. Физиолог. инст. им. И. П. Павлова АН СССР, 4, 1949.
- Кожевников В. А. и А. М. Марусева, Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, 1949.
- Короткин И. И., ДАН СССР, 57, 529, 1947.
- Кунстман К. И. и Л. А. Орбели, Изв. Н. инст. им. П. Ф. Лесгафта, 9, 187, 1924.
- Ливанов М. Н., сб. „Проблемы современной психиатрии“. Изд. Акад. Мед. Наук, 55, 1948.
- Николаева Н. и Рожанский Н., сб. „Проблемы нервной физиологии и поведения“. Изд. Акад. наук Груз. ССР, 173, 1936.
- Образцова Г. А., Тр. Физиолог. инст. им. И. П. Павлова АН СССР, 2, 108, 1947.
- Орбели Л. А., Физиолог. журн. СССР, 17, 1105, 1934; Лекции по физиологии нервной системы, 1935; Физиолог. журн. СССР, 32, 5, 1946.
- Павлов И. П. Речь „Естествознание и мозг“ (1909), Двадцатилетний опыт изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. 111, 1938; Лекции о работе больших полушарий головного мозга. 202, 343, 360, 1927.
- Полтырев С. С., Zschr. f. Biol., 97, 3, 1936.
- Попов Н. А., Русск. физиолог. журн., 3, 10, 1921.
- Ржевкин С. Н. Слух и речь в свете современных физических исследований. 1936.
- Рожанский Н. А. См. Николаева и Рожанский.
- Сеченов И. М. Рефлексы головного мозга. 1863; Собр. соч., 2, 1, 1908; Кому и как разрабатывать психологию. 1878.
- Тарханов И. Р., Вестн. судебн. психиатр. и невролог., 7, 73, 1889.
- Шурыгин, Русск. мед. вестн., 3, № 13, 1903.
- Чистович Л. А., Изв. Акад. Наук СССР, сер. биол., № 5, 1949.
- Fearing F. Reflex action. Baltimore, 1930.
- Gellhorn S. Autonomic regulations. New York, 1943 (русск. пер., М., 1943).
- Helmholtz H., Hdb. d. physiolog. Optik, 601, 1385—1896.
- Schwartz H. G., Arch. Neurol. a. Psychiatr., 33, 303, 1937.
- Sivian L. и White S., J. Acoust. Soc. Amer., 4, 238, 1933.

УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНЫЙ МЕХАНИЗМ НЕВРОГЕННОЙ ГИПЕРТОНИИ

Н. И. Гращенков

Академия наук Белорусской ССР

Поступило 14 V 1949

Созданное И. П. Павловым учение о физиологии высшей нервной деятельности положило материалистическую основу для понимания высших психических процессов как в норме, так и в патологии.

Величайшей заслугой русского ума в истории науки навсегда останется объективно-физиологический подход к изучению деятельности мозга.

Учение о физиологии высшей нервной деятельности имеет непосредственное отношение ко многим разделам науки — таким, как психология, психопатология, неврология и в широком смысле слова клиническая медицина. В том и величие И. П. Павлова, что он создал новый раздел физиологии нервной системы, оказавшийся столь плодотворным для многих наук, относящихся к изучению психических процессов у животных и человека.

Незабываемой заслугой И. П. Павлова является то, что, разработав новый раздел науки — физиологию высшей нервной деятельности, он имел в виду интересы здорового и больного человека. Павлову был чужд отрыв теории от практики, и хотя на первый взгляд может показаться, что Павлов занимался только экспериментально-теоретическими исследованиями, однако их направленность исходила из необходимости материалистического познания мозговой деятельности для понимания болезненных нарушений ее.

На любом этапе своих исследований И. П. Павлов имел в виду облегчить понимание болезненных процессов человека, дать в руки врачей учение, которое способствовало бы более правильному пониманию, на физиологической основе, патологических процессов и их преодолению с помощью различных вмешательств. Вот почему не случайными являются неоднократные попытки И. П. Павлова создать тесный союз его физиологической лаборатории с клиникой нервных или психических болезней, попытки с позиций новой материалистической науки — физиологии высшей нервной деятельности — понять и объяснить патогенез тех или других психических заболеваний.

Не встречая широкого отклика в кругах невропатологов и психиатров, И. П. Павлов в последние годы своей жизни создал свои клиники нервных и психических болезней, к руководству которыми были привлечены клиницисты, тесно работавшие в содружестве с коллективом физиологов павловской школы.

Знаменитые павловские „среды“ войдут в историю отечественной невропатологии и психиатрии и в историю физиологии, как осуществление синтеза физиологии и клиники нервных и психических болезней, как величайшая попытка гениального ученого притти на помощь отечественной клинической медицине, в данном случае невропатологии и психиатрии, в ее скорейшей перестройке на новых функциональных основах.

В настоящее время многие разделы нервных и психических болезней плодотворно пересмотрены с точки зрения павловского учения о высшей нервной деятельности, и в клинике этих болезней успешно применяются указанные И. П. Павловым методы терапии.

Нет сомнений в том, что чем скорее наши отечественные клиницисты-невропатологи и психиатры вооружатся всей глубиной знаний по физиологии высшей нервной деятельности, и чем скорее они пересмотрят патогенез и терапию различных нервных и психических заболеваний, тем скорее будет покончено со всеми идеалистическими концепциями, еще находящими место в современных воззрениях на патогенез и терапию нервных и психических заболеваний.

Подавляющее большинство отечественных клиницистов, невропатологов и психиатров, все более и более осознает эту необходимость и по мере своих сил, в тесном контакте с многочисленными учениками И. П. Павлова преодолевает указанные недостатки и перестраивает свои взгляды на основе учения И. П. Павлова о работе больших полушарий головного мозга.

В настоящей статье мне хотелось остановиться на изложении условно-рефлекторных механизмов неврогенных гипертензий и этим самым подчеркнуть, что и клиника внутренних болезней может найти в учении об условных рефлексах разрешение ряда вопросов, относящихся к патологии внутренних органов и тех или других систем.

Следует к этому прибавить, что дальнейшая разработка научного наследия И. П. Павлова его ближайшими учениками, в частности акад. Л. А. Орбели, акад. А. Д. Сперанским и акад. К. М. Быковым, дает еще больше оснований к широкому проникновению учения И. П. Павлова о нервизме во все области патологии, в том числе и патологии сердечно-сосудистой системы.

Наблюдая и изучая так называемые „неврогенные гипертензии“, нередко встречающиеся у лиц относительно молодого возраста, не страдающих никакими артериосклеротическими изменениями или нарушениями почечной системы, пришлось в ряде случаев установить совершенно отчетливый условнорефлекторный механизм возникновения гипертензии. Остановлюсь на анализе одного из ярких в этом отношении примеров.

Мне пришлось наблюдать в течение значительного времени больного с неврогенной гипертензией, у которого заболевание возникло на 40-м году жизни и состояло в том, что отмечалось высокое кровяное давление в пределах 170—180/105—110 мм, вызывавшее время от времени периодические головные боли, напряженное ощущение в форме пульсации на висках и изредка ощущение головокружения без наличия объективных признаков в форме нистагма и др. Никаких признаков раннего мозгового артериосклероза или поражения почек у больного не было. Биохимические исследования содержания в сыворотке крови холестерина, сахара и других ингредиентов отклонений от нормы не обнаруживали. Неприятные ощущения, отмеченные выше, были связаны с теми или иными эмоциональными состояниями, с чрезмерным умственным переутомлением. Этот больной относился к категории работников интеллектуального труда, которому по его роду работы приходилось очень часто выступать с раз-

личными докладами и лекциями и читать систематически курс лекций в высшем учебном заведении. В анамнезе этого больного отмечается следующая любопытная деталь. Начав в довольно раннем возрасте выступления и доклады и чтение систематического курса лекций, больной прибегал к приему очень небольших доз кофеина за 20—30 мин. до выступления, для того, чтобы несколько подбодрить свою нервную систему и повысить тонус сердечно-сосудистой системы. Кстати отметим, что больной никогда не курил и не употреблял алкоголя.

Больной отмечал, что кофеин он принимал только в наиболее ответственных случаях выступлений и всегда убеждался в эффективности его действия, ибо, как заявлял больной, мысль была необычайно свежа и остра, мыслительные процессы протекали быстро на высоком эмоциональном фоне и на определенной стадии возбуждения, позволявшей вести живо и высокоэмоционально изложение предмета или тот или другой доклад при дискуссионном обсуждении его.

Однако больной вскоре заметил, что даже без кофеина, от одного представления о предстоящем выступлении или аудитории, где больной должен был выступать, у него возникало то же состояние возбудимости эмоциональной окраски, ощущение сердцебиения и то состояние, которое было типичным при приеме малых доз кофеина.

В последующем все выступления всегда были связаны с ощущением возбуждения, хотя кофеина больной больше не принимал.

В этом случае мы имеем типичный условнорефлекторный механизм повышения кровяного давления, который сводился к тому, что после нескольких сочетаний безусловного раздражителя в форме приема кофеина с условным раздражителем — выступлением или лекцией, условная ситуация являлась достаточной для повышения тонуса сердечно-сосудистой системы и, следовательно, повышения кровяного давления.

Больной вспомнил, что когда ему однажды в возрасте 32 лет перед началом публичного выступления пришлось измерять кровяное давление при каком-то медицинском осмотре, то тогда уже врач отметил и был удивлен высоким кровяным давлением, не соответствовавшим его возрасту. Однако тогда это было объяснено возбужденным состоянием больного перед его публичным выступлением.

Условнорефлекторные раздражители, т. е. выступления, лекции, аудитории, всегда оставались факторами, повышавшими кровяное давление. Поскольку же эти условнорефлекторные раздражители действовали часто, они в конечном счете привели к переключению на более высокий уровень кровяного давления данного больного.

До определенного возраста, т. е. до момента обращения к врачу (40 лет), больной отмечал высокую работоспособность и сниженную утомляемость. Только после 40 лет больной стал жаловаться на появление головных болей, которых до 40 лет у него никогда не было даже при условии длительной умственной работы.

Применяя у этого больного малые дозы люминала с бромуралом и папаверином в сочетании с методом психотерапевтического воздействия в целях, если не полного разрушения условнорефлекторного механизма, поведшего к высокому кровяному давлению, то всяческого убеждения больного в необходимости спокойного переживания хорошо известной условнорефлекторной ситуации, удалось добиться некоторого снижения кровяного давления и уменьшения его лабильности.

Этот случай не единичен. Более того, подобный случай мы встретили уже в стадии перерастания функционального нарушения сердечно-сосудистой системы в органические изменения. В данном случае речь идет также о больном, работнике интеллектуального труда, много выступавшем с публичными докладами и систематическими лекциями. Этот больной также

вначале прибегал к более или менее систематическому приему кофеина для преодоления той вялости, как отмечал он, которая ему была свойственна, и для того, чтобы максимально возбудить свою нервную систему и этим самым обеспечить большую эмоциональность своих выступлений или лекций.

Этот больной к тому же много курил. К 50 годам у больного появились упорные систематические головные боли, которые он также, по его заявлению, преодолевал приемом кофеина или употреблением по несколько чашек крепкого кофе. К этому же времени появились признаки мозгового артериосклероза, а именно: резкая извитость височных артерий и напряженный пульс. Кровяное давление было высоким, доходило до 200/120. Чем дальше, тем менее лабильным становилось кровяное давление, все более нарастая, особенно в своих максимальных границах.

В 58 лет были резко выражены признаки мозгового артериосклероза и впервые появились симптомы очагового поражения головного мозга.

В обоих случаях и особенно во втором, на фоне развитого артериосклероза в анамнезе не отмечалось каких-либо токсических поражений нервной системы или каких-либо тяжелых длительных инфекционных заболеваний, не считая спорадических гриппозных страданий.

Во втором, уже запущенном случае, с ясно выраженным мозговым артериосклерозом и начинающимся локальным поражением головного мозга, не удалось добиться каких-либо улучшений, несмотря на усиленную медикаментозную терапию в виде смеси диуретина, люминала, папаверина и бромурала в сочетании с периодическим отдыхом.

Нет сомнения, что во втором случае, как и в первом, первоначальной причиной повышенного кровяного давления явился систематический прием кофеина в сочетании с условнорефлекторной ситуацией, а благодаря длительному и все нарастающему кровяному давлению это неизбежно повело к изменению сосудистых стенок, особенно в сосудах головного мозга, к их склеротическому перерождению и, следовательно, к переходу первоначального функционального нарушения сердечно-сосудистой системы в органическое. Даже в первом случае, еще при отсутствии симптомов органического поражения, это также было связано с изменениями сердца, а именно — с гипертрофией его левого желудочка и с сопутствующими изменениями электрокардиограммы.

К приведенным примерам можно было бы также добавить еще значительное количество случаев неврогенной гипертонии вследствие военной ситуации, длительного нахождения в сфере артиллерийских обстрелов, самолетных бомбежек и длительного эмоционального напряжения в связи с военными действиями. В этом отношении характерна так называемая „эпидемия гипертонии“ у лиц среднего и даже молодого возраста, переживших ленинградскую блокаду, и относительно часто встречающиеся неврогенные гипертонии у лиц, длительно находившихся на фронте, что является доказательством первичной роли нервного фактора и условнорефлекторного механизма в возникновении гипертонии.

Нет нужды объяснять роль вегетативной и, в частности, симпатической нервной системы в патогенезе неврогенных гипертоний. У лиц, страдающих неврогенной гипертонией, имеются все признаки, говорящие о наличии высокого тонуса симпатической нервной системы, в том числе и определенные гуморальные сдвиги, как бы закрепляющие в гуморальной среде высокий тонус симпатической нервной системы.

Не только в условиях физиологического эксперимента, но в отдельных случаях и в условиях клинических наблюдений показано, что переливание крови гипертоника гипотонику (естественно, при однородных группах крови), ведет к временному повышению кровяного давления у последнего, а также к иной симпатико-тонической реакции изолированного

сердца лягушки на сыворотку крови гипотоника, получившего кровь донора гипертоника.

Исходя из вышеприведенного условнорефлекторного механизма возникновения неврогенных гипертоний, со всей очевидностью вытекает возможность как осуществления широких профилактических мероприятий, так и успешных терапевтических приемов на ранних стадиях неврогенных гипертоний.

К сожалению, наши интернисты, которые по преимуществу имеют дело с гипертониками, особенно в стадии функционального нарушения сердечно-сосудистой системы, мало изучают и выявляют условнорефлекторный механизм ранних неврогенных гипертоний и не разрабатывают средств успешной терапии и широкой профилактики этих форм гипертонии.

Современное физиологическое представление о переходе функциональных нарушений в органические не дает основания к противопоставлению так называемой, по старой классической терминологии, „эссенциальной гипертонии“ другим формам органической, в частности артериосклеротической гипертонии, ибо последняя может возникнуть вследствие создания постоянного высокого уровня кровяного давления, т. е. из стадии функциональных нарушений перерасти в органическую гипертонию.

К ВОПРОСУ О ВЛИЯНИИ ЭКСТИРПАЦИЙ РАЗЛИЧНЫХ ОТДЕЛОВ КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА У СОБАК НА ФУНКЦИИ РАЗМНОЖЕНИЯ И ПОТОМСТВО¹

Г. П. Зеленый

Кафедра нормальной физиологии Ленинградского ветеринарного института

Поступило 25 IV 1949

Для опытов были использованы собаки, на которых изучалось влияние различных экстирпаций коры головного мозга на условные рефлексy. До операций собаки были нормальны.

У одной из собак (самец, кличка Мышенок²) были удалены в два приема передние половины мозговых полушарий (точнее, их коры) по линии, проходившей по заднему краю *g. sugmoideus* и *fiss. Sylvii*. Общее состояние собаки после операции было плохое; она сильно исхудала, стала вялой и к окружающей обстановке относилась индифферентно.

Спустя 1 год 10 месяцев после удаления передней половины второго полушария, была сделана попытка получить от Мышенка потомство. Ввиду того, что он совершенно индифферентно отнесся к подведенной к нему собаке в состоянии течки, было решено попытаться произвести искусственное оплодотворение. Сперма от Мышенка добывалась 3 раза (на протяжении 8 дней). Однако под микроскопом на препаратах были найдены лишь единичные сперматозоиды, притом дегенерированные; большинство их было неподвижно, остальные же двигались очень вяло. Поэтому, естественно, попытка искусственного оплодотворения не вызвала беременности.

У второй собаки (самец, кличка Руслан²) были удалены задние половины мозговых полушарий. Опыты с ней были произведены спустя 14 месяцев после удаления задней половины второго полушария (по той же линии, что и у Мышенка, а в глубину до аммониева рога). Упоминаю об этом, так как очень возможно, что длительность срока после операции имеет значение для успеха опытов. Руслан ко времени излагаемых здесь опытов был упитанным. За 3 месяца до них у него стали наблюдаться эпилептические припадки.

Будучи приведен к нормальной собаке, находившейся в состоянии течки, он пришел в сильное возбуждение, однако нормального полового акта совершить не смог несмотря на эрекцию, завершившуюся эякуляцией, и насакивание на самку. Поэтому сперму у него стали добывать

¹ Отдельные упоминания об излагаемых опытах были сделаны мною ранее (Зеленый. 1911/1912, 1929, 1930а, 1935).

² Опыты по условным рефлексам на Мышенке и Руслане были описаны Демидовым (1909) и Кудриным (1910)

механическим раздражением и производить искусственное оплодотворение. Неоднократное исследование этой спермы показало, что половина сперматозоидов неподвижна. Один раз Руслану все-таки совокупление удалось, хотя и при посторонней помощи. В результате самка родила 13 щенят, из которых 2 были найдены мертвыми. Щенята, оставшиеся в живых, по внешнему виду и поведению походили на нормальных. Только один из них вел себя явно ненормально. Это проявлялось особенно ярко при входе кого-либо из персонала лаборатории в помещение, в котором он находился. В то время как все остальные щенята дружно подбегали к входившему (очевидно в ожидании кормления), доказывая этим наличие у них условных рефлексов, ненормальный щенок тоже бегал, но по разным направлениям, самым беспорядочным образом, как бы не ориентируясь в окружающем; на окружающие предметы он, впрочем, не натывался. К сожалению, подвергнуть этого щенка детальному исследованию не удалось, так как в возрасте около 3 месяцев он погиб от случайной причины.

Остальные наблюдения были сделаны над собаками с удаленной корой одного или обоих мозговых полушарий. Удаление всей коры одного полушария вызывало у разных собак неодинаковые последствия, что, повидимому, объясняется различной степенью повреждения и последовательного перерождения подкорковых узлов. Разница выступала особенно ясно у самок; у одних, течка наступала спустя несколько месяцев после операции, у других же она, повидимому, отсутствовала в течение нескольких лет. Говорю „повидимому“, так как в каникулярное время я лично их не наблюдал.

Течка может наблюдаться и у собак без коры обоих полушарий. Она наблюдалась у двух таких собак — Альфы и Беты, о чем уже сообщалось в печати. У Альфы, оперированной взрослой и, вероятно, уже жившей половой жизнью, половое возбуждение было выражено резче, чем у нормальных собак, насколько можно судить по внешним проявлениям. У собаки Беты, у которой первое полушарие было удалено еще тогда, когда ей было около 6 месяцев отроду, половое возбуждение было меньше нормы. У Гаммы и Дельты (Зеленый, 1930б, 1938) течка не была обнаружена. Альфу удалось случить с нормальным самцом, но она вскоре после этого погибла, так что потомства от нее получить не удалось.

Попытка получить потомство от собак с удаленной корой одного полушария была удачна. Было получено потомство из 6 щенят в результате естественного полового акта двух таких собак; самца Эпсилона, у которого полушарие было мною удалено за 10 месяцев до полового акта, и самки Люси, у которой оно было удалено на несколько месяцев раньше, чем у Эпсилона.

Имея всего лишь 6 месяцев отроду, щенята при простом наблюдении не обнаруживали никаких отклонений от нормы. Двое из них были поэтому уничтожены. Однако в дальнейшем у остальных стали наблюдаться странности в поведении, которые достигли ярко выраженного характера, когда им было около полутора лет отроду. Эти собаки (три самки — Мура, Эрика и Айва, и самец — Дурачок) содержались в одной комнате, и при одинаковых условиях с нормальными собаками, поэтому было легко обнаружить в их поведении отклонения от нормы.

Первое, что бросалось в глаза, было их возбужденное состояние, суетливость, выражавшаяся в том, что они часто без толку бегали по комнате. При постороннем раздражении (например при сильном звуке, входе человека, даже обычно их кормящего) они моментально прятались в свои камеры, откуда их приходилось насильно вытаскивать. Их трусость и пугливость имели и другие проявления. Так, когда их вели

в другую комнату, они часто мочились и испражнялись от страха. Это случалось с ними и в станке. К стоянию в станке они привыкли с большим трудом, особенно самки, которые вообще были более пугливы. Они сильно дрожали от страха и часто стремились вырваться из станка, особенно тогда, когда экспериментатор уходил из комнаты. Две из этих собак (Айва и Эрика) были засняты на кинолентку когда им было по 6 лет отроду. Когда их вывели для съемки во двор и поставили перед аппаратом, они впали в состояние полной депрессии, ложились и ползали на брюхе от страха.

Описанные выше собаки жили в обществе других собак, среди которых были и самцы (не оперированные). В результате Эрика ощенилась один раз, когда ей было 5 лет отроду, но щенята были найдены мертвыми. Айва ощенилась 3 раза (в возрасте 4—5 лет), причем щенята жили всего от нескольких дней до 2—3 месяцев. Лишь в последний раз выжил один щенок (их было в этом помете 4). Причина гибели щенят не всегда могла быть точно установлена, но, повидимому, она заключалась отчасти в том, что Айва не заботилась о выкармливании своего потомства. Несомненно, материнский инстинкт у нее если не полностью отсутствовал, то по крайней мере был сильно понижен. Часто можно было наблюдать, как Айва безразлично относилась к ползающим около нее щенятам, не давала им сосать себя, не облизывала их и часто даже ложилась на них. Возможно, что и щенята не могли достаточно хорошо находить сосцы матери.

Щенок, оставшийся в живых, никаких отклонений от нормы в состоянии нервной системы не обнаружил. В возрасте 9 месяцев он вышел из-под нашего наблюдения. Ветеринарный врач, которому он был отдан, утверждал, что этот щенок обладал повышенной способностью к дрессировке.

На некоторых из собак (потомках Люси и Эпсилона) были поставлены опыты с условными рефлексами.

Собаки Дурачок и Мура были взяты на исследование методом условных рефлексов в возрасте 1 года 8 месяцев (опыты С. В. Егорова). У них были образованы условные оборонительные рефлексы путем сочетания звуковых и световых раздражений с раздражением электрическим током передней лапы. У Дурачка первый рефлекс образовался на 8-м сочетании, у Муры — на 28-м. Однако эти рефлексы отличались чрезвычайным непостоянством. Уже в начальный период их образования они были неустойчивы; эта неустойчивость выражалась более резко, чем это бывает в норме. Затем следовал период (длвшийся несколько дней), когда рефлексы упрочивались и становились постоянными, а затем они вновь становились еще более непостоянными, чем в начальный период их образования. Бывали дни, когда рефлексы вовсе исчезали.

Небольшое увеличение силы тока или, наоборот, его ослабление не давало резко выраженных изменений. В дни полного исчезновения условного рефлекса усиление тока до взвизгивания собаки вело иногда к появлению рефлекса, но он все же оставался непостоянным. Рефлекс становился постоянным только тогда, когда его подкрепляли каждые 1—3 мин.; но стоило в этих случаях увеличивать промежутки времени между подкреплениями до 10—20 мин. и рефлекс опять становился непостоянным или вовсе исчезал. Кроме непостоянства, обращало на себя внимание также часто наблюдавшееся увеличение латентного периода. Объяснять эти явления сонливым состоянием животных нельзя, так как, если оно и наступало, то только к концу опыта. В дальнейшем эти две собаки были уничтожены.

Другие две собаки — Эрика и Айва — были исследованы в отношении рефлексов, когда им было 4—5 лет (опыты Н. Высотского).

У них, прежде всего, была исследована граница рецептивного поля оборонительного рефлекса на электрическое раздражение передней лапы, что требовалось для дальнейших опытов. В начале исследования эта граница оказалась у обеих собак пониженной, по сравнению с нормальной. В дальнейшем эта граница у Айвы стала выше (опыты с Эрикой не были продолжены). Повидимому, в первых опытах раздражение от всей обстановки опытов (страх) тормозило оборонительный рефлекс с верхних частей рецептивного поля. При оценке этих результатов надо иметь в виду, что, как показали опыты Н. Высотского на нормальных собаках, порог раздражения этого оборонительного рефлекса в верхних частях рецептивного поля выше, чем в нижних.

Затем у Айвы был образован так называемый „гетероэффекторный ассоциативный рефлекс“ поднятия передней лапы в ответ на электрическое раздражение кожи спины (опыты Н. Высотского). Этот рефлекс образовался в результате особой постановки опытов, сущность которой состояла в том, что поднятие лапы вызывало прекращение болевого раздражения электрическим током (Зеленый, 1935).

При этом у Айвы выявились некоторые отклонения от нормы по сравнению с другими собаками. Прежде всего, образование этого рефлекса потребовало большего количества сочетаний поднятия лапы с прекращением тока; затем угашение этого рефлекса путем применения электрического раздражения спины, без прекращения последнего при поднятии лапы, потребовало ненормально большого количества повторений, а перерыв в опытах на 64 дня не повлек за собой восстановления рефлекса.

Айва дожила в лаборатории до 9 лет, Эрика погибла от случайной причины в 6-летнем возрасте.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Итак, у собак с экстирпацией значительной части мозговых полушарий было получено потомство с патологическими, невротическими явлениями.

Вполне естественно задать вопрос, не явились ли неврозы результатом плохих условий содержания собак. На это можно ответить, что условия содержания собак были достаточно хороши. Считаю нужным отметить, что за сорок с лишком лет мне ни разу не пришлось видеть, чтобы собаки, родившиеся в лаборатории, отличались описанными выше патологическими изменениями. Нельзя все же оставить без внимания тот факт, что у оперированных собак были наложены желудочные фистулы, которые, как утверждают некоторые авторы, сами по себе влекут патологические изменения обмена веществ. Не способствовало ли это обстоятельство появлению неврозов у их потомков? Вопрос остается открытым. Все же должен заметить, что мне ни разу не пришлось встретиться с фактом наличия вышеописанных невротических явлений у тех собак, которые рождались от производителей с желудочными фистулами, но с неповрежденным мозгом. В пользу того, что развитие неврозов явилось результатом мозговых экстирпаций у родителей (вероятнее всего как следствие сопутствовавшего повреждения подкорковых узлов) говорит тот факт, что количество патологических потомков было больше тогда, когда не один, а оба производителя были оперированы.

Нужно особо подчеркнуть, что патологические явления стали заметными в помете от Эпсилона лишь тогда, когда щенята перешли за полугодовой возраст (хотя, возможно, они существовали и раньше, но не в яркой форме).

Может быть удалось бы предупредить развитие неврозов, создав для щенят специальные, особо благоприятные условия. Для ответа на этот вопрос требуются специальные исследования.

Исследование патологических явлений имеет, как известно, огромное значение для понимания нормальных физиологических процессов. Знание механизма влияния патологических изменений родительского организма на потомство может дать руководящие нити для исследования влияния на потомство также и полезных, прогрессивных изменений.

В заключение добавлю, что факт вредного влияния на потомство глубоких экстирпаций головного мозга не противоречит современным физиологическим знаниям. Мы знаем, что плохое питание родительского организма (например при авитаминозах) вредно отражается на потомстве; с другой стороны, известно, что питание тканей сильно страдает от нарушения некоторых функций нервной системы и ее анатомической целостности. Было бы необоснованно ожидать, что плохое питание клеток, зависящее от поступления в организм плохой, неполноценной пищи, будет отрицательно отражаться на потомстве, а плохое, расшатанное питание и обмен веществ клеток от нарушения трофических функций нервной системы — не будет.

ЛИТЕРАТУРА

- Демидов В. А. Условные (слюнные) рефлексы у собаки без передних половин обоих полушарий. Дисс., 1909.
- Зеленый Г. П., Тр. Общ. русск. врач. в СПб., январь — май, 1911|1912; *Revue de Medecine*, № 2, 1929; *Мед.-биол. журн.*, № 1—2, 1930a; *Zschr. f. Biolog.*, Н. 2, 1930b; *Природа*, № 2, 1935; *Експерим. мед.*, Харків, 1938.
- Кудрин А. Н., Условные рефлексы у собак при удалении задних половин больших полушарий. Дисс., 1910.

О ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ПЕРВОЙ И ВТОРОЙ СИГНАЛЬНЫХ СИСТЕМ ПРИ НЕКОТОРЫХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ И ПАТОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

А. Г. Иванов-Смоленский

Институт эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. акад. И. П. Павлова Академии Медицинских Наук СССР

Поступило 9 V 1949

„Простой психической реакцией“ называется в экспериментальной психологии, как известно, устанавливаемая с помощью предварительной словесной инструкции связь, ассоциация какого-либо относительно элементарного движения, действия, чаще всего отдергивания указательного пальца от телеграфного ключа в ответ на заранее обусловленный сигнал (стук падающего шарика в специальном приборе, звонок, вспыхивание электрической лампочки, тактильный раздражитель и т. п.).

В классической форме эксперимента время реакции (т. е. скрытый период) измеряется хроноскопически в тысячных долях секунды. Понятно, что приобретаемая с помощью словесной инструкции простая психическая реакция тем же путем может быть легко отменена, запрещена, заторможена.

Исследуя эту реакцию у здоровых людей и при некоторых нервно-психических заболеваниях, автор в 1917—1920 гг. (Иванов-Смоленский, 1918, 1920, 1922) пришел к тому, что такая простейшая связь между сигналом и движением обладает всеми основными чертами условной связи. Так как она образуется с помощью слова, то совершенно очевидно, что она замыкается в мозговой коре; ясно также, что она приобретает в течение индивидуального развития и, будучи легко отменяемой, носит не постоянный, а временный характер. Иначе говоря, — это корковая, замыкательная, приобретенная, индивидуальная, временная связь. По мере многократного повторения скрытый период ее укорачивается и она становится равномерной, т. е. упрочивается, автоматизируется (у здоровых; у больных же, наоборот, наблюдаются явления дезавтоматизации). Несмотря, однако, на свою упроченность, она всегда может быть относительно легко заторможена как под влиянием какого-либо внешнего, постороннего раздражителя (внешнее торможение), так и путем отмены той словесной инструкции, на основе которой она возникла (внутреннее торможение).

Такова строго объективная характеристика этого нервного процесса, но она требует существенного дополнения: своеобразием данной корковой связи является то, что она образовалась с помощью слова, путем предварительной словесной инструкции. Но каков же нервный механизм этого явления? Какие изменения происходят в корковой динамике при возникновении подобной связи? Как представить себе, не выходя за рамки закономерностей работы мозга, участие слова в замыкании новой связи,

в образовании нового нервного процесса? На все эти вопросы не было ответа и автор не мог разрешить стоявшую тогда перед ним задачу. Совершенно очевидным и бесспорным было лишь то, что одной из качественных особенностей высшей нервной деятельности человека является возможность образования новых связей при помощи речевой деятельности. Можно было, конечно, дать сколько угодно психологических толкований этого факта, но все они ни в коей мере не облегчали понимания лежащих в его основе нервных процессов. Психологический узор был, а физиологическая канва, на которую его следовало уложить, еще отсутствовала.

Повторяя время от времени какой-либо раздражитель — оптический, акустический, тактильный — и сопровождая каждое его применение последующим словесным приказом произвести определенное, всегда одно и то же движение, например нажать пальцем на кнопку или на резиновый баллон, отдернуть палец от телеграфного ключа и т. п., мы обычно скоро начинали получать у испытуемого это движение не только на словесный приказ, но и на предшествовавший ему во времени и совпадавший с ним раздражитель-сигнал.

В такой модификации (Иванов-Смоленский, 1923) простая психическая реакция становилась для нас уже гораздо более понятной. Не было сомнений в том, что связь между словесным приказом и адекватным ему ответным движением приобретена в течение онтогенеза, в процессе овладения родной речью, замкнута в коре и легко может быть отменена, следовательно носит временный характер. Сочетая эту старую прочную корковую связь с новым раздражителем, мы приводим с ним в связь ответное движение, т. е. образуем новое замыкание, новую временную связь, новую ассоциацию. В самом факте образования новой связи с помощью старой условной связи не было ничего нового. В школе И. П. Павлова условные связи второго порядка были уже давно известны. Но особенность тех связей, о которых мы говорим, заключалась в том, что хотя предварительная инструкция здесь и отсутствовала, тем не менее и эти корковые связи возникали с помощью слова. Однако была у них и еще одна особенность, которая ярче всего выявлялась при сопоставлении этой модифицированной нами простой психической реакции со всеми ранее описанными методическими экспериментальными приемами исследования условных связей у человека (Красногорский, Бехтерев, Протопопов, Цитович и др.). В то время как условные реакции, образуемые с помощью всех этих приемов, в точности повторяют ту или иную безусловную реакцию, отличаясь от нее, в крайнем случае, лишь количественно (например оборонительное отдергивание руки на условный сигнал чаще всего бывает менее интенсивным, чем на безусловный болевой электрокожный раздражитель), при исследовании простой психической реакции, хотя бы и модифицированной, мы обычно имеем в ответ на наш сигнал какое-либо приобретенное в течение индивидуального развития, заученное движение (например, нажатие указательным пальцем на кнопку), которое по своей моторной структуре качественно отличается от всех известных двигательных безусловных рефлексов. Таким образом, в мозговой коре человека, кроме временных условно-безусловных связей, отступающих здесь на задний план, мы встречаемся, главным образом, с временными условно-условными связями, качественно отличающимися от первых.

Говоря впервые об этих двух категориях корковых связей у человека, автор (1927) тогда же показал, что в эффекторном отношении связи первой категории осуществляются преимущественно через экстрапирамидный путь, а связи второй категории — преимущественно через пирамидный путь, как мы знаем, особенно мощно развитый у человека. Следова-

тельно, в эволюционном отношении условно-безусловные или кортико-экстрапирамидные связи (связи первой категории) являются более старыми (в значительной мере общими или сходными у человека с животными), а условно-условные, кортико-пирамидные связи (связи второй категории) — более молодыми, более новыми и в высокой степени характерными для человека (как мы знаем, к пирамидной деятельности относится большинство трудовых движений и речь). В психологическом аспекте в первом случае идет речь преимущественно о произвольных, а во втором случае — о произвольных движениях. Но как судить о степени непроизвольности оборонительной реакции, являющейся ответом на сигнал, предупреждающий об электрическом токе, когда сплошь и рядом взрослые и культурные испытуемые сами не могут разобраться в этом, а что касается простой психической реакции, то при многократном повторении, постепенно автоматизируясь, она легко превращается из произвольной в непроизвольную (вторичный автоматизм).

Интересно, что одним из основных объективных признаков далеко зашедшей автоматизации является трудность угашения такой реакции даже при повторном словесном запрещении, словесной отмене, словесном торможении этой реакции. Испытуемый не может удержаться, чтобы не дать одно, два, а то и три лишних движения как бы по инерции; оказывается, что в таких случаях ему не хватает активного торможения. Как показал эксперимент, процесс автоматизации в немалой степени связан с возрастными и типологическими особенностями (работа Н. И. Козина). Но сейчас мы хотим только подчеркнуть, что вопрос о произвольности и непроизвольности в большой мере переплетается с вопросом о взаимодействии непосредственного и словесного воздействия (в только что приведенном случае: сигнал — скажем звуковой или световой — стимулирует связанную с ним и автоматизированную реакцию, а словесное воздействие, наоборот, отменяет ее). Следует также отметить, что более или менее простые эмоции и аффекты в эффекторном отношении в своей мимической и вегетативной экспрессии, наиболее характерной для них, относятся к экстрапирамидной системе, во всем же остальном являются кортикальными процессами.

Вообще же связи второй категории (условно-условные связи) гораздо теснее сближены с речевой деятельностью, чем связи первой категории (условно-безусловные).

В 1927 г. вышли в свет „Лекции о работе больших полушарий головного мозга“ И. П. Павлова. В последней лекции, посвященной приложению экспериментальных данных, полученных на животных, к человеку, И. П. Павлов пишет: „Конечно, слово для человека есть такой же реальный условный раздражитель, как и все остальные общие у него с животными, но, вместе с тем, и такой многообъемлющий, как никакие другие, не идущий в этом отношении ни в какое количественное и качественное сравнение с условными раздражителями животных. Слово, благодаря всей предшествующей жизни взрослого человека, связано со всеми внешними и внутренними раздражениями, приходящими в большие полушария, все их сигнализирует, все их заменяет и потому может вызвать те действия, реакции организма, которые обуславливают те раздражения“. Под влиянием этих мыслей И. П. Павлова, в 1927 г. в нашей лаборатории началось систематическое экспериментальное изучение взаимодействия между непосредственными и корковыми проекциями, отражающими внешний мир в мозговой коре человека, и только человеку присущими символическими — словесными проекциями, отражающими все окружающее уже не непосредственно, а в системе словесных символов — устных и письменных (слу-

ховых, зрительных кинестетических), и представленными, в широком смысле, речевой областью. Все эти понятия, потребность в которых выявлялась в процессе экспериментального исследования, в значительной степени соответствовали тому, что И. П. Павлов впоследствии назвал „первой“ и „второй сигнальными системами“.

Заменяя условный раздражитель двигательной реакции его словесным символом, например электрический звонок словом „звонок“, можно было у детей, главным образом 10—12 лет и старше, во многих случаях уже с первого применения этого слова получить на него ту же реакцию, что и на условный сигнал. Образовав дифференцировку, например между светлозеленым и темнозеленым световыми сигналами, точно так же можно было с первого раза получить эту дифференцировку двигательной реакции и на слова: „светлозеленый“, „темнозеленый“ (Капустник, Народицкая, Середина, Пэн, Котляревский и др.).

Такой же эффект имел место и в тех случаях, где условным раздражителем было устное или написанное (изображенное на демонстрируемой карточке) слово „звонок“. И здесь, заменяя слово „звонок“ звучанием звонка, с места, сразу получали условную двигательную реакцию. Связь, ассоциация между звучанием звонка и словом „звонок“ у каждого из наших испытуемых была замкнута, приобретена в его прежнем жизненном опыте. Если теперь в нашем эксперименте мы связывали один из компонентов этой динамической структуры (в которой были объединены в одно целое запечатления звучания звонка и запечатления устного и письменного его символов) с той или другой двигательной реакцией, то, вместе с тем, она оказывалась связанной и с остальными компонентами той же структуры. С этого мы начали в свое время наше исследование взаимодействия 1-й и 2-й сигнальных систем.

Дальнейшее показало, что, образуя более или менее сложный динамический стереотип в одной из этих систем, в силу элективной иррадиации раздражительного и тормозного процессов по ранее замкнутым в течение онтогенеза нервным путям, можно получить с места, без предварительной выработки, как бы путем внезапного замыкания, полное и точное отражение этого стереотипа, полную и точную динамическую передачу его и в другой системе. Впрочем, полнота и точность в значительной степени зависели от возрастных и типологических особенностей (Пэн, Середина, Народицкая, Зыкова и др.).

Очень интересными в этом отношении оказались также данные словесного отчета испытуемых о проведенном эксперименте, опрашиваемых экспериментатором по определенной опросной схеме непосредственно после опыта (Хозак, Синкевич, Строкина, Богаченко, Фаддеева и др.). Впервые к такому опросу мы стали прибегать по совету И. П. Павлова еще при его жизни. Война прервала эту работу, и только в самые последние годы удалось ее, правда — в весьма небольшом объеме, продолжить.

При систематизации ранее полученного экспериментального материала и, в особенности, при обобщении данных, полученных в последнее время (Фаддеева, Строкина), обнаружилось, что этот прием исследования дает возможность вскрыть ряд интересных и важных фактов во взаимодействии 1-й и 2-й сигнальных систем. Мы остановимся здесь только на трех из этих фактов.

Прежде всего обращает на себя внимание то, что в младшем возрасте в словесном отчете в большинстве случаев правильно описываются сигналы и реакции, но гораздо хуже воспроизводятся и нередко путаются отношения, связи между ними: непосредственные связи, ассоциации (положительные и тормозные) образовались, а правильной словесной квалификации их еще нет, сигнал и ответная реакция на него еще

не стали словесно сформулированными причиной и следствием, причинная связь во 2-й сигнальной системе еще отсутствует. Таким образом здесь удастся уловить определенный возрастной этап в развитии взаимодействия обеих систем. Можно отметить и еще одну возрастную особенность этого взаимодействия: в тех возрастах, где положительные связи, образованные в 1-й сигнальной системе, передаются во 2-ю сигнальную систему уже совершенно адекватно, тормозные связи (дифференцировки), при их выработке в 1-й сигнальной системе, еще в течение некоторого времени не получают адекватного отражения во 2-й системе — испытуемые не отмечают различия в своей реакции на положительный и тормозный раздражители или утверждают, что не реагировали на этот последний, хотя на самом деле реагировали (так как тормоз еще не образовался).

Следует также остановиться и на другом принципиально важном обстоятельстве: безотносительно к возрасту дифференцировочный раздражитель, т. е. сигнал тормозной реакции, обычно правильно словесно квалифицируется, а следовательно, и непосредственно воспринимается испытуемым. При пробах же внешнего торможения, когда под его влиянием двигательная реакция выпадает, оказывается заторможенной, словесный отчет сплошь и рядом обнаруживает, что условный раздражитель, попавший под внешнее торможение, не передается во 2-ю сигнальную систему, остается „незамеченным“ (Строкина, Фаддеева). Естественно возникает мысль о разном в описанных случаях локализации внешнего и внутреннего торможения. В то время как первое из них нередко начинается повидимому уже в рецепторной (экстероцептивной) части коркового пути нервного процесса, второе оставляет эту часть свободной и возникает, вероятно, где-либо во вставочных нейронах или даже в двигательно-кинестетическом анализаторе (ведь речь идет об условной двигательной реакции). Превращение раздражительного процесса в тормозный при выработке дифференцировки происходит где-то, пользуясь выражением И. М. Сеченова, „в последних двух третях“ нервного пути. Конечно, сказанное здесь относительно различия локализации внешнего и внутреннего торможения представляет собой лишь самые предварительные соображения и нуждается еще в дальнейшем исследовании и обсуждении, но положенные в основу этих соображений экспериментальные данные очень отчетливы.

Не задерживаясь более на данных словесного отчета, мы хотели бы подчеркнуть следующее: те случаи взаимодействия 1-й и 2-й сигнальных систем, какие были нами здесь описаны, делают гораздо более понятным тот факт, который казался нам когда-то необъяснимым, а именно факт образования новой корковой связи с помощью предварительной словесной инструкции, как мы это видели при изучении в обычной форме простой психической реакции.

Предварительная инструкция связывает во 2-й сигнальной системе словесный символ будущего раздражителя со словесным символом будущей двигательной реакции, а элективная иррадиация раздражительного процесса по ранее замкнутым в коре и упроченным путям осуществляет динамическую передачу этой новой словесной связи, ассоциации в 1-ю сигнальную систему, где с места, без предварительной выработки, путем как бы внезапного замыкания возникает новая связь между непосредственным раздражителем и непосредственной реакцией, как бы отражающая образованную с помощью инструкции словесную связь — словесную ассоциацию.

В свое время (1935) мы уже подробно останавливались на опытах, где были показаны те взаимодействия 1-й и 2-й сигнальных систем, какие лежат в основе так называемых общих, категориальных пред-

ставлений, и подробно описывали те сложные динамические структуры, которые соответствуют им в деятельности мозговой коры. Напомним только, что в основе образования ребенком общих представлений всегда лежит совместная деятельность обеих систем, но ведущая роль принадлежит 2-й сигнальной системе, которая постоянно адаптирует 1-ю сигнальную систему к требованиям социальной жизни.

Для правильного понимания патогенеза, а следовательно, и для лечения довольно частых и разнообразных диссоциаций в совместной деятельности этих систем при патологических условиях имеют существенное значение те случаи, где разобщение в объединенной работе обеих систем удается отметить в условиях физиологических и где они могут быть вызваны экспериментальным путем.

Началом исследований в данном направлении надо считать работу Л. И. Котляревского (1934). В этой работе было впервые показано, что при некоторых условиях временная связь, образованная в 1-й сигнальной системе (у детей 9—10 лет), может получить лишь частичное отражение во 2-й сигнальной системе. Испытуемые правильно описывают свою двигательную реакцию — нажатие пальцем на плоский резиновый баллон, но очень слабый раздражитель этой реакции (незначительное усиление общего освещения) остается незамеченным и испытуемый считает свою реакцию случайной: „Нажал просто так“, „Почему-то захотелось нажать“ и т. п.

Сходные факты отмечались позднее и другими сотрудниками нашей лаборатории. В последнее время (1949) опыты, непосредственно продолжающие работу в данном направлении, поставлены В. К. Фаддеевой. Перед испытуемым (дети 8—10 лет) вспыхивал световой сигнал в виде ярко-красного круга, причем одновременно с ним звучал едва слышимый низкий гудок. Одновременное применение обоих этих раздражителей в течение 2—3 сек. было сделано, с помощью уже знакомой нам модифицированной простой психической реакции (методика речевого или словесного подкрепления), сигналом двигательной реакции в виде нажатия пальцами на резиновую мембрану регистрирующего прибора. Когда временная условная связь этого двухкомпонентного сигнала с двигательной реакцией упрочивалась, производились изолированные пробы каждого из компонентов в отдельности, и здесь оказалось следующее. Каждая проба красного светового компонента давала такую же реакцию, как и сложный сигнал, причем при опросе после опыта легко можно было убедиться, что связь этого раздражителя с двигательной реакцией получала совершенно адекватное отражение во 2-й сигнальной системе: испытуемые как на причину своей реакции указывали на ее условный раздражитель. Каждая проба слабого звукового компонента также вызывала ту же реакцию, но при последующем опросе оказывалось, что некоторые испытуемые не замечали слабого раздражителя, а следовательно, словесно не связывали с ним и своей реакции. Как и в опытах Котляревского, констатируя эту реакцию, они не могли ее объяснить, считая ее возникновение случайным и обнаруживая полное незнание того, чем она была вызвана. В других случаях, упоминая при опросе и слабый звуковой раздражитель и свою двигательную реакцию, испытуемые, тем не менее, в своем словесном отчете не связывали их, словесно обуславливая свою реакцию только красным светом. Наконец, в отдельных случаях связь слабого звукового раздражителя с двигательной реакцией не получала никакого отражения в высказываниях испытуемого при его опросе ни в отношении реакции, ни в отношении раздражителя. Однако, наряду со всеми описанными здесь случаями, нередко наблюдались и такие, где отражение этой связи в словесном отчете было совершенно адекватным и правильным и где испытуемые в течение всех опытов с ними не обнаруживали в этом смысле никаких уклонений.

Если бы в только что описанных опытах Фаддеевой мы не получили на более слабый компонент сложного раздражителя никакой двигательной реакции, нас это не удивило бы и не было бы для нас неожиданным. Мы увидали бы здесь один из самых обычных случаев отрицательной индукции от более сильного компонента на более слабый. Но дело обстояло иначе.

Очевидно и здесь имели место явления отрицательной индукции, но в несколько необычной и непривычной для нас форме. Как мы видели, в некоторых случаях образовавшиеся в 1-й сигнальной системе связи между световым сигналом и двигательной реакцией, благодаря элективной иррадиации раздражительного процесса во 2-ю сигнальную систему, получили здесь полное динамическое отражение. Но во всех остальных случаях между нервными процессами, посылаемыми во 2-ю сигнальную систему двумя образовавшимися в 1-й сигнальной системе связями, возникли явления отрицательной индукции, в результате чего один из этих нервных процессов был заторможен полностью или частично, а вследствие этого вторая связь (звук — реакция) не получила соответственного отражения во 2-й сигнальной системе. На данном этапе исследования это объяснение нам кажется наиболее правильным.

Итак, при изучении динамической передачи временной связи из 1-й сигнальной системы во 2-ю, мы видели следующие случаи: а) происходит полная и адекватная передача; б) отсутствует передача раздражителя; в) отсутствует передача реакции; г) передача раздражителя и реакции происходит, но передача связи между ними отсутствует; д) отсутствует передача как раздражителя, так и реакции, а следовательно и связи.

Прослеживая (1938—1943) развитие высшей нервной деятельности у трех детей в течение первых месяцев и первых лет жизни, автор прежде всего не мог не обратить внимания на то обстоятельство, что первые условно-условные связи образуются значительно позднее условно-безусловных. Экспериментальное исследование обнаружило возможность их образования немного раньше или приблизительно в то же время, когда ребенок научался протягивать руку в ответ на слова „дай ручку“. Обычно связь между этими словами и соответственным заученным движением является одной из самых ранних кортико-пирамидных (кортико-спинальных) связей — связей „второй категории“ (иногда для краткости мы обозначали их как связи Б, в противоположность более ранним — условно-безусловным связям А). Еще в 1927 году автором были описаны условные связи, образованные у детей с помощью ориентировочно-исследовательской реакции, реакции на новизну. Наблюдая образование первых связей (связей А) у ребенка между его ориентировочными реакциями и словами окружающих, можно было убедиться, что связи между восприятиями различных предметов и восприятиями их словесных символов, их названий (но только в рецепторном отношении), в значительной степени приобретаются с помощью безусловной ориентировочной реакции (но, конечно, и не только таким путем). Этим объяснялось уже давно известное наблюдение, что ребенок начинает понимать слова гораздо раньше, чем их произносить.

Все временные связи ребенка при изучении его движений можно было разделить на три основные группы: связи между внешними раздражителями (восприятиями их), а следовательно и запечатлениями их в коре, связи между различными движениями (посредством кинестетических раздражений) и, наконец, связи между раздражителями и движениями. Однако разделение на эти три группы в высшей степени относительно, так как о связях между раздражениями (восприятиями и запечатлениями их) мы узнаем только

по реакциям, а связи между движениями всегда начинаются каким-либо раздражителем (внешним или внутренним восприятием). Впервые попытка подобной классификации временных связей была сделана нами в 1937 г.

Незыблемым остается одно из основных положений И. М. Сеченова и И. П. Павлова, что всякий мозговой, всякий нервный процесс, какой бы сложности он ни достигал, в структурно-динамическом отношении всегда представляет собой функциональное единство, синтез восприятия, связи — ассоциации и эффекта (положительного, тормозного или того и другого одновременно).

„Условная временная связь вместе с тем специализируется до величайшей сложности и до мельчайшей дробности как условных раздражителей, так и некоторых деятельностей организма, специально скелетно-словесно-двигательной“ (И. П. Павлов, 1938).

Рассматривая корковые временные связи в аспекте возрастной эволюции, пришлось их расположить в такой последовательности: раньше всего возникают связи между непосредственными (т. е. не словесными) внешними или внутренними (интероцептивными) раздражителями и непосредственными же (т. е. не словесными) ответными реакциями (связи $H-H$). Затем к ним присоединяются связи между словесными воздействиями и непосредственными реакциями (связи $C-H$). Еще позднее возникают связи между непосредственными раздражителями и ответными словесными реакциями (связи $H-C$) и, наконец, высшей и наиболее поздней формой связи являются связи между словесными воздействиями и словесными же ответами (связи $C-C$). В первом случае нервный процесс (раздражительный и тормозный) целиком протекает в пределах 1-й сигнальной системы, в последнем — он начинается и заканчивается во 2-й сигнальной системе (хотя на промежуточных этапах может распространяться и в 1-ю систему). Во втором случае, начинаясь во 2-й сигнальной системе, он выходит на эффекторный путь в 1-й сигнальной системе, а в третьем — наоборот, начинаясь в 1-й сигнальной системе, заканчивает свой путь во 2-й системе (в ее двигательнo-кинестетической области).

Следует отметить, что все эти четыре стадии развития корковых сигнальных систем не сменяют и не отменяют друг друга, а лишь последовательно дополняют одна другую. Три последние стадии являются уже определенными этапами в возрастной эволюции взаимодействия 1-й и 2-й сигнальных систем и в то же время представляют собой как бы три последовательные ступени в развитии этой последней. Отсюда следует, что было бы неправильно говорить о развитии 2-й сигнальной системы изолированно от 1-й системы, ибо 2-я сигнальная система развивается в теснейшей и неразрывнейшей связи с 1-й сигнальной системой, не утрачивая этой постоянной связи и у взрослого человека. Именно так думал и И. П. Павлов, описывая три основных человеческих типа во взаимодействии этих систем (тип с преобладанием 1-й системы — художественный, тип с преобладанием 2-й системы — мыслительный и тип без явного преобладания — средний тип).

Еще задолго до того, как ребенок научается произносить первое слово, он уже начинает реагировать на различные слова, произносимые окружающими, т. е. эти слова приходят во временную, приобретенную, условную связь с различными соматическими и вегетативными деятельностями детского организма, становятся раздражителями различных движений и вегетативных реакций ребенка. В течение уже первого года жизни особенное значение приобретают связи словесных воздействий с эмоционально-двигательными актами (с пищевыми, защитными и, особенно, ориентировочными реакциями). Вместе с тем, как слово становится для ребенка стимулом действия или воздержания от действия (связи $C-H$), возни-

кает подлинный социальный контакт его с окружающими (хотя еще раньше он начинает обнаруживать ответные реакции на изменения мимики, жеста и интонаций окружающих и, прежде всего, матери, обычно жадно ищущей установления подобного контакта с еще неговорящим ребенком). Слово „мама“ задолго до того, как ребенок научился произносить его, становится стимулом ярких пантомимических, вегетативных, эмоционально-положительных и ориентировочно-искательных реакций, обращенных к матери, т. е. „ребенок начинает понимать это слово“. На следующем этапе развития, главным образом, с помощью подражания и метода проб и ошибок в области звукообразования, начинается замыкание корковых связей между внешними, преимущественно зрительными воздействиями и заучиваемыми словами (связи $H-C$). Таким образом закладывается фундамент сперва сенсорной, а затем и двигательно-кинестетической речи, но та и другая в течение некоторого времени остаются еще очень мало связанными одна с другой, однако постепенно ребенок начинает вступать в следующую стадию развития. К непрерывно возрастающему качественному разнообразию корковых связей типа $H-H$, $C-H$ и $H-C$ теперь присоединяется всесторонне отражающее словесный контакт ребенка с окружающими людьми развитие замыканий, связей, ассоциаций между словесными восприятиями и запечатлениями, с одной стороны, и словесными реакциями, с другой (связи $C-C$), но нельзя забывать, что этот процесс происходит на фоне постоянного взаимодействия 1-й и 2-й сигнальных систем. Замыкания типа $C-C$, связывая бесчисленными ассоциациями рече-воспринимающий и рече-двигательный (моторно-кинестетический) отделы 2-й сигнальной системы, вместе с тем образуют то беспредельное качественное разнообразие словосочетаний, которое лежит в основе словесного мышления и высших форм речевой деятельности. По мере возрастной эволюции ребенка все происходящее в 1-й сигнальной системе (носителнице образного мышления) находит все более полное и точное отражение во 2-й сигнальной системе, непосредственный опыт (запечатляемый 1-й системой) становится все более доступным, по выражению И. П. Павлова, „отвлечению и обобщению“, словесному осмысливанию и ясному осознанию, но и у взрослого человека некоторая индивидуально-различная часть непосредственного опыта всегда остается до поры до времени не переданной во 2-ю сигнальную систему, не поддающейся пока словесному осмысливанию и словесной формулировке (инвербализированной) и, следовательно, недостаточно осознанной.

При различных нервнопсихических заболеваниях мы постоянно встречаемся с патологическими изменениями взаимодействия 1-й и 2-й сигнальных систем.

Впервые нарушения этого взаимодействия были описаны, как известно, самим И. П. Павловым, установившим патологическое преобладание 1-й системы над 2-й системой при истерии и 2-й системы над 1-й системой при психастении. Интересно, однако, что в обоих случаях наиболее пострадавшей все же является 2-я сигнальная система, патологически ослабленная в первом случае и болезненно усиленная в связи с явлениями патологической застойности, инертности, возбуждения во втором случае. При закрытых травмах головного мозга (так называемых „контузионно-коммоционных синдромах“) в процессе обратного развития явлений разлитого охранительного торможения, как было нами показано, наиболее пострадавшей обычно оказывается также 2-я сигнальная система; здесь дольше всего задерживается разлитое торможение, и поэтому в течение известного периода времени создается явное преобладание 1-й сигнальной системы над 2-й системой (Иванов-Смоленский). Как известно,

в антропофилогенезе так называемая „кинетическая речь“ предшествовала развитию звуковой речи и, следовательно, стоит как бы на грани между обеими кортикальными системами, являясь переходной формой между ними и, в то же время, наиболее ранней в эволюционном отношении стадий развития 2-й сигнальной системы. При некоторых психопатологических синдромах с ярко выраженным разлитым торможением во 2-й сигнальной системе (в некоторых случаях шизофрении, циркулярного психоза, экзогенных реакций и т. д.) иногда можно наблюдать ясно выступающую тенденцию освобождения, растормаживания, положительного индуцирования кинетической речи.

При выходе больного из состояния глубокого и разлитого торможения высших отделов центральной нервной системы, вызванного эпилептическим судорожным припадком, в процессе постепенного восстановления функций 2-й сигнальной системы раньше всего освобождаются от торможения связи $C-H$ (больной не может говорить, но правильно выполняет приказы), далее, прежде чем начать называть показываемые ему предметы и словесно описывать их предназначения, больной, не называя предметов, описывает их предназначение жестами; лишь позднее восстанавливаются связи $H-C$ (т. е. больной начинает называть демонстрируемые ему предметы) и, наконец, позднее всего восстанавливаются связи $C-C$, т. е. больной оказывается в состоянии отвечать на задаваемые ему вопросы (Середина). При депрессивных состояниях замедление словесных ассоциаций значительно больше, чем связей между непосредственными раздражителями и двигательными реакциями (Гарцштейн). В случаях циркулярного психоза при нарастании маниакального возбуждения раньше всего в состоянии запредельного торможения начинают переходить связи $C-C$, что выражается в резком ухудшении качества словесных ассоциаций и в появлении ранних их форм в виде созвучных и эхолических реакций (Фаддеева). У детей-невротиков при экспериментальном исследовании взаимодействия обеих кортикальных систем словесный отчет часто обнаруживает крайнюю недостаточность динамической передачи из 1-й системы во 2-ю систему (Строкина). При остаточных явлениях и отдаленных последствиях тяжелых закрытых травм головного мозга, патологическое усиление явлений пассивного торможения (отрицательной индукции, запредельного торможения) и патологическая инертность корковых процессов во 2-й сигнальной системе выражены значительно резче, чем в 1-й системе (Миролюбов). В тяжелых и длительных случаях хронического алкоголизма патологические изменения корковой динамики также резче всего выражены во 2-й сигнальной системе и в особенности в связях $C-C$ (Стрельчук). Преимущественное поражение 2-й системы обычно сопровождается преобладанием 1-й системы.

Итак, как мы видели, нарушения правильных функциональных взаимоотношений между 1-й и 2-й сигнальными системами встречаются при многих нервнопсихических заболеваниях. При этом особенно ранимой является 2-я сигнальная система как наиболее реактивная, как наиболее тонко и сложно организованная, как наиболее молодая в эволюционном отношении, в которой, в свою очередь, больше всего страдают наиболее поздние ее функции. Отсюда следует, что и при терапии нервнопсихических заболеваний 2-я сигнальная система должна привлекать к себе гораздо больше внимания, чем это было до сих пор.

Установление функциональной системности в деятельности высших отделов центрального нервного аппарата является одним из крупных научных достижений И. П. Павлова и открывает широкие перспективы для своей дальнейшей разработки как в области физиологии, так и патофизиологии высшей нервной деятельности.

Тот интерес, который проявляют к вопросам изучения высшей нервной деятельности человека Л. А. Орбели и К. М. Быков, является вернейшим залогом того, что эта отрасль науки в ближайшее время пойдет быстрыми шагами вперед.

ЛИТЕРАТУРА

- Иванов-Смоленский А. Г., Докл. в Обществе психиатров в Петрограде 21 XI 1918, Научн. медиц., № 6, 1920 и № 9, 1922; Докл. на I психоневролог. съезде в Ленинграде, 1923, Журн. психолог., психиатр. и невролог., № 5, 1924; Русск. физиолог. журн., 10, № 3—4, 1927; Докл. на I Всес. съезде психиатров, 1927, Журн. им. С. С. Корсакова, № 3, 1928; Арх. биолог. наук, 38, № 1, 1935; VI Всес. съезд физиолог., биохим. и фармаколог., сб. докладов, 171, 1937.
- Котляревский Л. И., Тр. Лабор. физиолог. и патофизиолог. высш. нервн. деят. ребенка, 4, 1934.
- Павлов И. П. Лекции о работе больших полушарий головного мозга. 357, 1927; Двадцатилетний опыт объективного изучения высш. нервн. деят. (поведения) животных. Изд. 6-е, 712, 713, 1938.
-

О МЕХАНИЗМЕ ПРОЦЕССА УСЛОВНОГО ВОЗБУЖДЕНИЯ¹

П. С. Купалов

Физиологический отдел им. И. П. Павлова Института экспериментальной медицины Академии Медицинских Наук СССР и Кафедра физиологии 1-го Ленинградского медицинского института им. И. П. Павлова

Поступило 7 VI 1949

В настоящем сообщении излагаются в самой краткой и общей форме итоги наших работ по изучению организации и механизма процесса условного возбуждения.

Эта тема представляет для физиологии высших отделов головного мозга постоянный интерес и особенно в настоящее время. Уже одно то, что существует возможность успешного изучения механизма нервных процессов коры больших полушарий, свидетельствует о мощи и неисчерпаемости павловского научного метода и служит прямым опровержением тех злостных заявлений, которые делаются некоторыми авторами в американской печати об ограниченности метода условных рефлексов и учения о высшей нервной деятельности.

Процесс возбуждения, вызванный в коре больших полушарий внешним индифферентным раздражителем, объединяется при определенных условиях с процессом возбуждения, возникающим при действии безусловного раздражителя. Когда произошло такое объединение двух нервных процессов коры полушарий в единый нервный процесс и образовалась связь между двумя нервными центрами, тогда индифферентный раздражитель приобретает новые свойства: он становится условным раздражителем и вызываемое им возбуждение коры полушарий обуславливает появление условной реакции.

Для того чтобы произошла внешняя условная реакция, необходимо, чтобы были приведены в деятельное состояние эффлекторные механизмы данной реакции, чтобы нервные импульсы из определенных пунктов афферентных зон коры полушарий достигли эффлекторных центров данной реакции. Как это происходит? Какие нервные процессы обеспечивают возникновение и протекание всего явления?

Известно, что в самом начале работы по условным рефлексам в этом отношении существовали лишь самые общие представления. На основании имевшихся экспериментальных фактов было сделано предположение об образовании нервной связи, нового нервного пути, по которому от возбуждаемых условными раздражителями пунктов коры больших полушарий нервные импульсы в конечном счете направляются к центрам соответствующего безусловного рефлекса. Предполагалось, что во время действия условного раздражителя эти импульсы при осуществлении положи-

¹ Доклад на 13-м совещании по физиологическим проблемам 27 II 1948.

тельной условной реакции идут непрерывно, что имеется постоянное и прямое замыкание между центрами корковых областей (анализаторами) и центрами безусловных рефлексов, что возбужденные корковые клетки сейчас же отдают свои разряды по вновь созданным нервным путям и обеспечивают этим условную реакцию. Поступление нервных импульсов прекращается лишь в том случае, если в пунктах корковых анализаторов развивается процесс задерживания, торможения.

Однако в последующем оказалось, что такое представление охватывает лишь часть существующего в коре полушарий механизма. Если экстренно укоротить обычную 30-секундную продолжительность действия хорошо упроченного пищевого условного раздражителя, т. е. прекратить его уже через несколько секунд от его начала, и удлинить паузу до дачи в установленный срок безусловного раздражителя, то можно получить значительный секреторный эффект на такой укороченный условный раздражитель. Иногда можно видеть, что слюноотделение при этом не только не уменьшается, а даже нарастает к концу паузы. Это показывает, что, и по прекращении действия условного раздражителя, в отсутствие его имеется зарождение в коре полушарий новых нервных импульсов, идущих к слюнной железе. Если бы при образовании условного рефлекса вырабатывался только механизм прямого замыкания, если бы весь секреторный эффект зависел только от тех нервных импульсов, которые вслед за каждым взрывом возбуждения при действии условного раздражителя направляются непосредственно из коркового анализатора к центру безусловного рефлекса, тогда после прекращения условного раздражителя секреция сразу начала бы уменьшаться в своей скорости, а при большой паузе неизбежно произошло бы полное прекращение секреции. Поэтому необходимо было искать другие механизмы деятельности коры полушарий для объяснения этой долго длящейся секреции при укорочении времени действия условного раздражителя.

Следуя идеям И. М. Сеченова о скрытых состояниях процесса возбуждения и А. Ф. Самойлова о кольцевом ритме возбуждения, я уже давно сделал на основании анализа наших фактов попытку понять механизм длительной секреции при укорочении условных раздражителей и в случае следовых условных рефлексов как результат формирования в коре полушарий замкнутых, повторно возбуждающихся круговых нервных путей. Следует считать, что кора полушарий при образовании условного рефлекса творит в наиболее совершенной форме те механизмы, которые в простейшем виде представлены уже в низших отделах центральной нервной системы.

На основании этого все явление можно представить в следующем виде. При действии условного раздражителя вступают в деятельность два механизма: механизм прямого замыкания нервного „тока“ по образованному условнорефлекторному пути и механизм круговых, повторно возбуждающихся путей. Этот последний механизм пускается в ход уже коротким взрывом возбуждения в коре полушарий и затем самостоятельно функционирует в течение длительного времени. Какую же долю получает каждый из этих механизмов в общем процессе условного возбуждения?

Д. П. Капустник сравнила в специальных опытах величину условных рефлексов, отставленных на 30—60 сек., при сплошном применении условного раздражителя в течение всего времени отставления и при укорочении действия условного раздражителя до 5 сек. с последующей паузой. В этом случае укорочение производилось не экстренно, как в прежних опытах, а с самого начала опытов один условный раздражитель применялся как сплошной наличный раздражитель, а другой — как укороченный, короткий следовой. После получения устойчивых цифр

сплошной раздражитель на долгое время превращался в укороченный, а укороченный — в сплошной. При такой постановке опытов оказалось, что величина условного рефлекса при наличном (сплошном) условном раздражителе всегда почти в два раза больше величины условного рефлекса при укороченном условном раздражителе.

На основании этих данных можно было бы сказать, что механизм непрямого замыкания обеспечивает приблизительно половину условно-рефлекторного эффекта, другая же половина принадлежит механизму прямого замыкания. Однако при таком понимании фактов остается непонятным, почему при экстренном укорочении условного раздражителя секреторный условный эффект оказывается большим и в некоторых случаях равняется эффекту сплошного условного раздражителя. Ясно, что процесс условного возбуждения организован более сложно, и эта организация не исчерпывается механизмами прямого и непрямого замыкания. Об этом говорят и наши дальнейшие факты.

Если применять в течение значительного времени укороченные условные раздражители, а затем перейти к сплошным, как это делала Капустник, или перейти от следовых условных раздражителей к наличным условным раздражителям, как поступал Стожаров, то условные рефлексы сначала значительно возрастают. Это происходит сразу при первом же сплошном применении условного раздражителя. Такое повышение величины условных рефлексов держится несколько дней, затем эта величина уменьшается и постепенно устанавливается на цифрах, свойственных сплошному (наличному) раздражителю.

Временное повышение величины условных рефлексов несомненно зависит от тех дополнительных нервных импульсов, которые поступают в кору больших полушарий при сплошном действии условного раздражителя в течение всего периода отставления. Однако это поступление импульсов имеется и в последующем, когда условные рефлексы уменьшаются. Таким образом, сперва имеется простая суммация возбуждения от дополнительных импульсов при сплошном действии раздражителя с возбуждением, возникающим при укороченном действии условного раздражителя. В дальнейшем же происходит новая организация процесса условного возбуждения, создается новое равновесие между двумя замыкательными механизмами — прямым и непрямым. Возможно, что при сплошном применении раздражителей уменьшается интенсивность деятельности наиболее длинных, затяжных круговых путей. На это есть указания в имеющихся фактах; однако в настоящее время нельзя ничего сказать определенного. Возможно, что дополнительные импульсы сразу же повышают тонус коры полушарий, который в последующем снова несколько понижается. Относительно этого мы тоже не имеем отчетливых данных, хотя и имеем вполне убедительные доказательства существования регуляции общей возбудимости коры больших полушарий.

Если от применения хорошо упроченного раздражителя в течение 60 или 30 сек. перейти к применению раздражителя в течение 5 сек. с последующей паузой соответственно в 55 и 25 сек., или же от условного раздражения в течение 5 сек. перейти к раздражению в течение 1 сек., т. е. от более длинного применения условного раздражителя перейти к более короткому, то можно видеть следующее. Величина условного рефлекса, несмотря на то, что условный раздражитель действует более короткое время, нежели обычно, может при первых сочетаниях или даже в продолжение всего первого опытного дня остаться такою же, как и прежде, при более длинном действии условного раздражителя. Затем она значительно снижается и, наконец, повышается и устанавливается на новом уровне. Этот уровень несколько ниже того, который имел место при более длинных применениях условных раздражителей.

Итак, вначале нервная система ведет себя так, как-будто ничто не изменилось, как-будто раздражитель попрежнему действует длительно, и кора полушарий получает большое количество нервных импульсов. Возбуждение, вызванное коротким действием условного раздражителя, воспроизводит тот же нервный процесс, который раньше вызывался длинным условным раздражением. Это можно назвать „стереотипией нервного процесса“. Перед нами первичный механизм того явления, которое в форме воспроизведения растянутых волн изменения возбуждения коры полушарий было открыто мною уже 20 лет назад. Таким образом, нам удалось увидеть сначала более общий механизм, и лишь теперь мы встречаемся с теми элементарными процессами, на основе которых создается этот механизм.

Как возможен такой результат, что укороченный условный раздражитель, например 1-секундный, полностью воспроизводит эффект 5-секундного или даже 30-секундного? Для этого необходимо, чтобы укороченный раздражитель вызывал бы совершенно такой же процесс возбуждения, какой имел место и при более длинном раздражителе, причем это должно относиться в равной мере как к возбуждению, циркулирующему по круговым путям, так и к возбуждению, осуществляющему прямое замыкание. Это возможно только в том случае, если каждый предшествующий момент действия условного раздражителя вызывает, помимо свойственного ему непосредственного эффекта, и то возбуждение, которое вызывается последующим моментом действия раздражителя. Другими словами, каждый предшествующий момент процесса возбуждения должен в силу свойственного ему внутреннего механизма воспроизводить и то возбуждение, которое вызывается последующим моментом действия условного раздражителя, должен давать, помимо своего прямого эффекта, и тот эффект, который свойствен последующему этапу процесса возбуждения.

Перед нами принцип мозаичности процесса возбуждения коры больших полушарий, принцип сцепления его отдельных фрагментов и организации их в объединенное целое. Эта организация, что очень существенно, осуществляется на той же основе, на которой организован и весь условный рефлекс. Можно сказать, что каждый последующий момент действия условного раздражителя играет ту же роль по отношению к предыдущему моменту, какую безусловный раздражитель играет по отношению к условному раздражителю. Безусловный раздражитель создает очаг безусловного возбуждения, который привлекает к себе возбуждение, возникшее при действии условного раздражителя. Оба эти процесса возбуждения объединяются и первый из них вызывает появление второго, конечно в измененной форме. То же имеет место и между отдельными фрагментами процесса условного возбуждения. До тех пор, пока эти фрагменты следуют друг за другом в определенной установленной последовательности, они подкрепляют друг друга, и благодаря этому удерживается общая структура процесса условного возбуждения. Если же последующий момент перестает следовать за предыдущим, т. е. если за ним не следует дальнейших моментов действия условного раздражителя, как это имеет место при переходе к укороченному применению условных раздражителей, то тогда сейчас же начинается перестройка организации процесса условного возбуждения. Определенные его фрагменты устраняются, причем, повидимому, это происходит при помощи процесса торможения, которое играет в данном случае ту же роль, что и угасательное торможение при неподкреплении условных раздражителей безусловным рефлексом.

Совершенно такова в своем принципе и организация сложного процесса условного возбуждения при комбинированных условных раздражителях, как это имеет место в работе с ситуационными условными рефлексам. Привожу факты из работы В. В. Яковлевой.

Собака, находящаяся в большой комнате и пользующаяся полной, ничем неограничиваемой свободой в своей деятельности, по звуку метронома прыгает на один стол, по звуку звонка — на другой. Перед тем как бежать к столу, собака всегда смотрит на то место, откуда раздается звук условного раздражителя. Эта установка головы в пространстве комнаты имеет, как показали специальные опыты, большое значение для направления движения собаки и правильного выбора стола. Опыты идут регулярно изо дня в день, и собака безупречно различает и условные раздражители и столы, не делая ни одной ошибки.

Тогда условные раздражители, которые находились всегда спереди и справа от собаки, переносятся в другое место и размещаются сзади от собаки. Собака сначала ведет себя так, как будто ничто не изменялось. Во время действия звонка или метронома она смотрит туда, где они находились прежде, т. е. вперед и направо. Можно сказать, что собака слышит звуки, исходящими из той же точки, как и раньше. Одновременно с этим она совершенно правильно прыгает на столы, не делая ошибок. Однако к концу опыта все меняется. Собака во время действия условных раздражителей начинает поворачиваться назад, туда, где они в настоящее время помещаются, а вместе с тем она перестает правильно определять, на какой стол следует прыгать. Нарушается вся структура обычного, организованного процесса возбуждения, так как одно из звеньев этого процесса изменено. Экспериментатору приходится заново вырабатывать правильное движение по направлению к столам при новом расположении условных раздражителей.

Аналогичные факты наблюдала и И. А. Алексеева.

В настоящее время из числа условных рефлексов мы выделяем особую группу укороченных условных рефлексов. Эти укороченные рефлексы существуют двух типов: в одном случае условный рефлекс не имеет обычного завершающего эффлекторного конца — это укороченный рефлекс 1-го типа; в другом случае рефлекс не имеет обычного начала, т. е. протекает как бы без внешнего раздражителя, как рефлекс энцефалогенного происхождения — это укороченный рефлекс 2-го типа.

На основе укороченных рефлексов 1-го типа внешняя среда регулирует общее функциональное состояние коры полушарий, ее тонус, уровень работоспособности. Кора полушарий приспосабливается в функциональном отношении к требованиям внешней среды.

Этот механизм укороченных рефлексов имеет место и при протекании обычных условных рефлексов, как их составная часть. Начальный момент действия условного раздражителя вместе с прямым замыканием на эффлекторные центры и пуском в действие круговых, повторно возбуждающихся путей ведет к осуществлению и укороченных рефлексов. Сразу же возникает то функциональное состояние, которое дает условный раздражитель в его целом. Если условный раздражитель был сильным и вызывал значительное повышение тонуса коры полушарий, тогда и короткое применение условного раздражителя сразу же вызывает такое же повышение тонуса, общей возбудимости коры, ее работоспособности. Это влияние также исчезает на основе процесса угасания, как и другие влияния условного раздражителя.

Итак, мы видим, что организация процесса условного возбуждения очень сложна. Она является результатом длительной эволюции нервных процессов от более простых форм ко все более совершенным. Структура нервного процесса непрерывно развивается и доходит до высших форм своего проявления у человека в деятельности его второй сигнальной системы.

О РАСПОЛОЖЕНИИ ПОДКОРКОВЫХ ПИЩЕВЫХ ЦЕНТРОВ

Н. И. Лагутина и Н. А. Рожанский

Кафедра нормальной физиологии Ростовского-на-Дону медицинского института

Поступило 20 VI 1949

25 IV 1910 И. П. Павлов в Обществе русских врачей в С.-Петербурге высказал свои соображения о необходимости, при разборе явлений, связанных с пищевой реакцией животных, ввести представление о пищевом центре. Материал для суждения о его свойствах и положении Павлов взял из: а) аналогии с дыхательным центром, б) наблюдений за колебаниями слюноотделения при различных раздражителях ротовой полости, в) наблюдений пищевого поведения „бесполушарных“ голубей, г) ограниченного материала наблюдений, связанного с проявлением аппетита и голода у человека, д) ряда соображений о проявлении деятельности животного в связи с потребностью в еде, направлением животного к пище и захватом ее в рот, е) деления раздражителей, вызывающих деятельность пищевого центра, на автоматические (химические) и рефлекторные (также условнорефлекторные). В своем докладе И. П. Павлов указывал, что „пищевой центр есть нервный регулятор принятия жидких и твердых веществ“, что „части пищевого центра находятся в больших полушариях“, что „часть пищевого центра находится и под большими полушариями“, что пищевой центр „так же сложен, как корковый центр оптического нерва“, что „он воспринимает раздражение и передает его рабочему органу“.

В дальнейшем эти соображения были дополнены наблюдениями на бесполушарных собаках, у которых частично сохранялись пищевые двигательные и секреторные реакции, и значительным материалом наблюдений условнорефлекторных пищевых и отвергаемых реакций. Последнее послужило поводом для развития представления о „корковом пищевом центре“. Без уточнения его местоположения, существование этого центра старался доказать Купалов (1935; Купалов и Ярославцева, 1935).

Наше внимание, примерно с 1925 г., было сосредоточено на подкорковом пищевом центре (Бирюков и Рожанский, 1926; Рожанский, 1935; Николаева и Рожанский, 1936; Лагутина и Николаева, 1941). Реальное существование такого, без отношения к вопросу, существует ли пищевой центр в коре, доказано сохранением ряда пищевых реакций у бесполушарных животных и наличием сложных пищевых рефлексов у рыб — животных, находящихся на стадии отсутствия больших полушарий. Материалом для разбора вопроса о положении этого центра и его свойствах послужили разнообразные данные: а) наблюдения пищевых реакций у бесполушарных голубей, кур и собак, б) исследования аппетита у собак (Рожанский, 1939), в) наблюдения слюноотделения при пищевом и отвергаемом характере раздражений ротовой полости (Бирюков и Рожанский,

1926; Рожанский, 1935), г) изучение свойств подкорковых рефлексов с выделением свойства самостоятельности формы угнетения и возбуждения для каждого рефлекса, д) обоснования биологического характера подкорковых рефлексов („биологические рефлексы“, тождественные с павловскими „сложнейшими“), е) разделение пищевого центра на три пары самостоятельных центров (четвертая пара отнесена в самостоятельную питьевую группу), ж) применение для уточнения положения центров метода прямого раздражения промежуточного мозга хронически вживленными погружными электродами (Лагутина, 1948а; Коган, 1948), з) образования условных рефлексов на прямое раздражение подкорковых отделов (Лагутина, 1948б), и) выявление отношений между условными рефлексами от экстерорецепторов и от прямого раздражения промежуточного мозга, к) электроэнцефалография различных точек подкорково-стволовой области как показатель их отношения к различным реакциям (Коган, 1946), л) образование условных рефлексов с экстерорецепторов при подкреплении раздражениями подкорковой области (Николаева).

Не разбирая в настоящей статье деталей всего имеющегося материала, кроме полученного методом прямого раздражения промежуточного мозга хронически вживленными электродами, остановимся на некоторых выводах общего характера.

1. Пищевой центр необходимо представлять как этап на пути биологического рефлекса, имеющего специфические раздражители, специфический стереотип выражения и топографически ограниченную группу нейронов центрального участка. Последнее может казаться противоречием павловским высказываниям о единстве пищевого центра в функциональном отношении и широком распространении его по всем отделам головного мозга („дистанция порядочного размера, широко раскинутая по центральной нервной системе“). Но, по существу, локализационное представление ближе к духу павловского учения о рефлекторной природе проявлений деятельности головного мозга.

2. Подкорковый пищевой центр можно разделить на три самостоятельных центра с характеристикой каждого в виде ограниченного нейронного участка, расположенного в разных отделах промежуточного мозга. Наличие этих центров определяется специфичностью раздражителей для каждого, специфичностью деятельного выражения, частичным исключением отдельных частей пищевого отношения при локальных разрушениях, возможностью воспроизведения отдельных рефлексов при точечных раздражениях промежуточного мозга. Три указанных ниже рефлекса связаны в общее пищевое поведение животного и каждый представлен положительной и отрицательной формой. Каждый из шести рефлексов должен иметь полную физиологическую и топографическую самостоятельность.

3. Первым биологическим рефлексом является „рефлекс пищевого искания“ с делением на положительную форму „голодного возбуждения“ и отрицательную форму „сытого угнетения“. Обе эти формы рефлекса остаются даже у бесполушарного голубя, сохраняющего только части мозга, начиная со зрительных бугров (таламические животные). При этом в первый период восстановления свойств промежуточного мозга выпадает реакция выбора пищи. У собак реакция поисков пищи выражена общедвигательным возбуждением с прогрессивным движением (бесцельным). Раздражителем для этого рефлекса является: „голодный состав крови“ для положительной формы и „сытый состав крови“ — для отрицательной. Некоторые особенности отличают общее пищевое возбуждение от возбуждения при других биологических рефлексах, также проявляющихся в общем искании.

4. Вторым биологическим рефлексом является „рефлекс пищеенаправленности“ с разделением на положительную форму — „рефлекс жадности“

и отрицательную — „рефлекс разборчивости“. Выражением этого рефлекса является направленное движение к определенным видам пищи вплоть до момента прямого соприкосновения с нею. Этот рефлекс сильнее поражается после операции удаления стриарного мозга (полушарий) у голубя и совершенно выпадает после децеребрации у собаки. У птиц реакция клевания восстанавливается сначала на звуковые раздражения, затем на зрительные, особенно рано у кур; у голубей она часто отсутствует даже через год, но иногда она тоже восстанавливается. Раздражителем этого рефлекса является биологически специфический для животного вид пищи. Со специфичности пищенаправленности начинается деление животных на плотоядных, травоядных, зерноядных и т. д.

5. Третьим биологическим рефлексом является „рефлекс пищевого овладения“ с разделением на положительную форму — „рефлекс аппетита“ и отрицательную — „рефлекс отвращения“. Раздражителем для этого рефлекса является прямое соприкосновение морды или ротовой полости с пищей. Выражением рефлекса служит слюноотделение и ротовые движения. То и другое может меняться в зависимости от качества раздражения. Эта реакция очень рано наблюдается у таламического голубя и позволяет поддерживать кормление птиц сразу после операции. У собаки она остается длительно подавленной и вызывает необходимость кормить оперированных животных через желудочную фистулу. Этот рефлекс примыкает к пищеварительным рефлексам, которые связаны с деятельностью продолговатого мозга и, по Павлову, должны быть отнесены к „сложным“.

Положение раздражаемых точек

№№ п. п.	Обозначения на схеме (рис. 1)	Кличка кошки	Локализация погружных электродов (срезы — по Винклеру)
1	В	Веста	Передне-верхние отделы головки хвостатого ядра слева. II—III срезы.
2	М	Майка	Передне-нижняя поверхность хвостатого ядра справа. II—III срезы.
3	Р	Рябка	Передние отделы основания хвостатого ядра слева. II—III срезы.
4	Ма	Машка	Передне-средние отделы головки хвостатого ядра справа. III—IV срезы.
5	З	Зорька	Внутренняя капсула, средние отделы на уровне головки хвостатого ядра справа. II—IV срезы.
6	Д	Дымка	Латеральные отделы головки хвостатого ядра справа. V срез.
7	Д ₁	„	Средние отделы заднего ядра зрительного бугра справа. XIII—XIV срезы.
8	Ва	Вакса	Над областью крупных клеток бледного ядра справа. V—VI срезы.
9	К	Крыса	Поверхность средних отделов переднего отдела зрительного бугра справа. IX—X срезы.
10	Ка	Катька	Нижне-задние отделы переднего отдела зрительного бугра слева. XI—XII срезы.
11	Кр	Красуля	Передне-нижние отделы вентрального ядра зрительного бугра слева. IX—X срезы.
12	Кр ₁	„	Задне-нижние отделы вентрального ядра слева, на 6 мм отступая от передних. XIII—XIV срезы.
13	Б	Барс	Передне-нижние отделы медиального ядра зрительного бугра справа. X—XI срезы.
14	Б ₁	„	Задне-нижние отделы медиального ядра справа, на 5 мм кзади от передних.
15	Кр ₂	Красуля 2	Центральное ядро зрительного бугра слева. XI срез.

6. Все виды корковых пищевых связей имеют, как указано Павловым, воспринимающий характер и, следовательно, должны быть отнесены к условным в той их особенности, которая Павловым выделена в „натуральные условные рефлексы“.

7. Более точное положение „центров“ изучается при помощи метода погружных электродов; некоторый материал по этому вопросу приводится ниже.

Представленный материал получен на кошках с помощью погружных электродов в хронических опытах, во взаимодействии с естественными реакциями животных и разными пищевыми условными рефлексами. Тех-

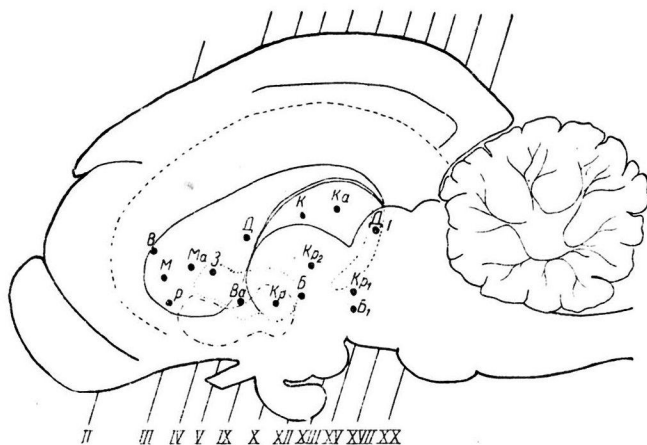


Рис. 1. Схематический сагиттальный разрез мозга кошки после удаления мозолистого тела, с проекцией на поверхность подкорковых узлов.

Точки соответствуют проекции на сагиттальную поверхность раздражавшихся участков. Буквы — локализация точек и подопытных кошек (см. таблицу). Верхние и нижние секущие линии проведены в плоскости гистологических срезов. Римские цифры соответствуют атласу Винклера. (Увел. в $\frac{3}{4}$ раза).

ника вживления описана ранее (Коган, 1936). Раздражению подвергались разные точки подкорковой области. Наблюдения начинались через 2—3 дня после операции. К этому времени животные обнаруживали совершенно нормальное поведение. Наблюдения проводились в течение 2—4 месяцев, в отдельных случаях дольше, пока не расшатывались пробки, расположенные в кости. Иногда после выпадения пробок вставлялись новые, и опыты продолжались. В некоторых случаях вводились две пробки сразу. С окончанием наблюдений мозг фиксировался с электродами (если они не выпадали) в формалине. В дальнейшем стволовая подкорковая часть мозга обрабатывалась гистологически и место концевой стояния электродов определялось, следуя винклеровской номенклатуре и атласу. Приведенные ниже данные получены на 12 кошках при 15 „точках“ раздражения.

На рис. 1 представлен схематический сагиттальный разрез мозга кошки с проекцией раздражавшихся „точек“. Под последними следует понимать участок мозга с межэлектродным пространством в 1 мм. При пороговой силе тока раздражался именно такой участок. При увеличении силы тока размеры раздражаемого участка соответственно увеличивались.

Приведенная схема показывает расположение раздражавшихся точек, их отношение к ядрам, а также их проекцию на сагиттальную поверхность мозга в передне-заднем и верхне-нижнем направлениях. Третья размерность положения точек, обнаруженная на срезах, отмечена в сводной таблице, где приведены подробности отдельных случаев.

Для этого рода наблюдений применялись такие условия: а) животные находились на полу за загородкой с противостоящими по диагонали местами исходного положения (ящик-лежанка), где животное оставалось в перерывах между раздражениями, и возвышенным местом, где производилось подкармливание пищей (кормушка) (рис. 2); б) раздражения производились в течение разного времени (5—30 сек.) током от индукционной катушки. Постоянство частоты раздражения достигалось питанием катушки от городского тока; сила тока регулировалась трансформатором и стабилизацией напряжения; в) устанавливался характер получаемой реакции от раздражения с учетом деления на три указанных биологи-

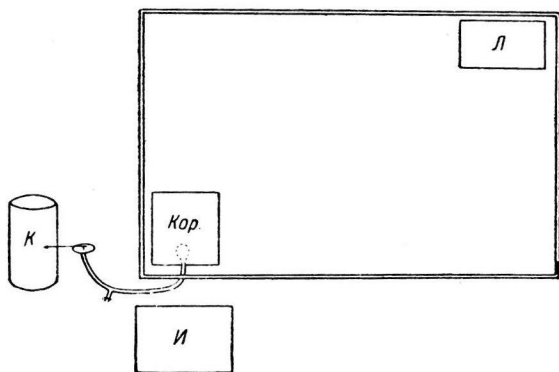


Рис. 2. Рабочее место. Длина 2 м, ширина 1.5 м. Л — лежанка; Кор. — кормушка, связанная воздушной передачей с кимографом К; И — исследователь.

ческих рефлекса; г) испытывалось влияние прямого раздражения током на разные пищевые естественные реакции, при этом обнаруживалось тормозное избирательное влияние на некоторые из них; д) в других случаях образовывались временные связи на раздражение током при подкреплении пищенаправленным рефлексом; е) для раздражения пользовались большей частью минимальным (пороговым) током. Усиление тока давало возможность раздражать ткань мозга, несколько отступая от электродов.

При таких условиях раздражение каждой из 8 точек в пределах зрительного бугра не дало положительного пищевого проявления. Положительные результаты, полученные рядом исследователей, в частности бехтеревской школы, следует отнести за счет пользования током слишком большой силы, вследствие чего могло наблюдаться ветвление тока в отделе ствола и подбугорья.

Отчетливую реакцию пищевого характера давали раздражения различных участков бледного ядра. У кошки Ваксы электроды проходили через внутреннюю капсулу и располагались у самой поверхности бледного ядра над группой крупных клеток. При раздражении в этом месте, изменяя силу раздражения, удавалось воспроизвести разные виды пищевых рефлексов. Ток пороговой силы (150—160 Р. К.) вызывал двигательные реакции типа поисков пищи. Кошка вставала с лежанки и, медленно передвигаясь, шла, принюхиваясь к полу и к встречавшимся предметам, временами облизываясь. При 135—140 Р. К. первые две формы рефлексов (поиск и облизывания) выпадали, но зато обнаруживались жевательные

ротовые движения, сменявшиеся глотательными. Можно было считать, что в этом случае „центр“ двигательного аппарата пищевых поисков находится ближе к электродам, а пищевого овладения — несколько дальше.

Испытание раздражения различных точек во время течения естественных компонентов пищевой реакции в одних случаях показало отсутствие влияния, в других случаях — полное торможение пищевых рефлексов, а иногда торможение только определенной стадии течения пищевой реакции.

В четырех случаях раздражения средних и верхних отделов зрительного бугра получалось умеренное расширение зрачков, общая настороженность с оглядыванием по сторонам и во всех случаях торможение пищевой реакции. Особенно стереотипное торможение (во время еды или бега к кормушке при показе пищи) наблюдалось у кошки Крысы при наложении электродов на наружную поверхность переднего ядра зрительного бугра, и у кошки Катьки — при раздражении задне-нижнего отдела переднего ядра зрительного бугра. При раздражении точек в нижних отделах зрительного бугра торможения пищевых реакций или не наблюдалось, или оно было выражено в незначительной степени.

При помещении электродов в полосатом теле, раздражения вызывали разной формы двигательные реакции. У кошек Зорька и Дымка вызывался поворот головы в противоположную сторону от места раздражения, сходный с тем, который наблюдается при раздражении пирамидных путей. У Весты наблюдалось симметричное движение усов вперед. Машка обнаруживала сложную пассивно-оборонительную реакцию: прищуривание глаз, прижимание ушей, пиломоторную реакцию, прижимание тела к полу. У Ваксы отмечалось комплексное движение поисков и захвата пищи. Все эти реакции, вызванные током пороговой интенсивности, не давали торможения пищевой реакции. В некоторых случаях (Дымка, Зорька) даже при больших силах тока, вызывавших резкое движение головы и туловища в одну сторону, движение к еде и поедание пищи не только не тормозились, но, наоборот, вызванное показом пищи пищеная направленное движение тормозило вызванное током вынужденное движение головы: кошка шла к еде и ее съедала. Иногда при продолжавшемся во время еды раздражении сравнительно большой силой тока кошка отрывалась от еды и поворачивала голову, но затем вынужденное движение снова сменялось едой, несмотря на продолжавшееся раздражение.

При раздражении токами выше пороговой силы, вызывавшими какое-либо специальное сложное движение (Вакса, Веста), в случае, если животное не было голодно, показывание пищи могло не вызвать пищеная направленной реакции, но тогда с прекращением раздражения животное тотчас бросалось к еде.

У кошки Майки при раздражении латерального склона головки хвостатого ядра тормозилась только реакция пищевого овладения: животное при показе пищи на фоне раздражения током подбегало к еде, обнюхивало ее, иногда даже захватывало, но затем, выронив изо рта, останавливалось неподвижно над пищей. Однако стоило только прекратить раздражение, как кошка с жадностью начинала поедать пищу. Очевидно в этом случае имелось ограниченное торможение только рефлекса пищевого овладения.

Затем, пользуясь отсутствием угнетения пищевой реакции в случае помещения электродов в медиальном ядре у кота Барса и в вентральном ядре у кошки Красули, мы испытали образование условных рефлексов подбегания к еде при сигнальном раздражении электродами, расположенными впереди. Условный рефлекс образовывался достаточно быстро: у Барса после 4 подкреплений, у Красули после 22 подкреплений. С упрочением условного рефлекса испытание задних электродов (у кошек было вживлено по две пары электродов с расстоянием между передними и задними

в 5—6 мм) дало такую же реакцию подбегания к кормушке. Такое расстояние между электродами предохраняло от физического распространения тока с одного электрода на другой, поскольку бралась пороговая сила тока.

У кошки Красули это явление обнаруживалось с особенной яркостью, так как к условному рефлексу с передних электродов постоянно присоединялся элемент угнетения, заметный потому, что, во-первых, кошка сходила с лежанки не в начале раздражения, как обычно, а только через длительный латентный период, а во-вторых, несмотря на прирожденную жадность, шла к кормушке, медленно крадучись и припадая к полу. Когда на этой стадии работы было испытано раздражение с задних электродов, до того ни разу не подкреплявшееся едой, то рефлекс подбегания к кормушке обнаружился, во-первых, сразу, при первом испытании, во-вторых, кошка подбегала к кормушке тотчас при включении тока, в-третьих, бежала к кормушке стремительно и жадно поедала пищу.

Возможно, что такое различие указывает на местоположение точки замыкания условного рефлекса ближе к задним электродам или на то, что передние электроды находились по соседству с элементами тормозного действия.

При попытке образовать условный рефлекс на подбегание к пище с передне-верхних отделов зрительного бугра, от которых получались явления пищевого торможения, замыкание не образовывалось даже после 120 подкреплений. Возможность образования условного рефлекса при раздражении с передне-нижних электродов и невозможность образования условного рефлекса при раздражении с передне-верхних, объясняется первичным характером торможения в последнем случае, тогда как при раздражении с передне-нижних электродов торможение имеет вторичный характер.

Образование условного рефлекса на раздражение током полосатого тела проводилось на кошках Рябка, Дымка, Машка. Во всех случаях выработка условной связи происходила с легкостью. У последней кошки раздражение током вызывало пассивно-оборонительную реакцию, т. е. действие, противоположное подбеганию к кормушке. Несмотря на это, и в этом случае образовался условный рефлекс на подбегание к кормушке, причем на силу тока значительно меньшую, сравнительно с силой, вызывающей пассивно-оборонительную реакцию.

Приведенный материал дает возможность провести различие в топографии раздражения промежуточного мозга в отношении к разным пищевым рефлексам и к участкам специфического для них торможения. Кроме того, из наблюдений вытекает деление пищевого „центра“ на „центры“ отдельных пищевых рефлексов с самостоятельной локализацией.

ЛИТЕРАТУРА

- Бирюков Д. А. и Н. А. Рожанский, Русск. физиол. журн., 9, 47, 1926.
Коган А. Б. О применении электроэнцефалографии. Ростов н/Д., 1936; Тр. Рост. н/Д. мед. инст., 8, 91, 1948.
Купалов П. С., Советск. врач. газ., № 14, 1935.
Купалов П. С. и О. П. Ярославцева, Тезисы XV Междунар. конгр., 229, 1935.
Лагутина Н. И., Тезисы III Конфер. физиологов Юга РСФСР, 91, 1943а; Тр. Рост. н/Д. мед. инст., 8, 1943б.
Лагутина Н. И. и Н. И. Николаева, Физиол. журн. СССР, 30, 1941.
Николаева Н. И. и Н. А. Рожанский, Сб., посвящ. проф. Бериташвили, 1936.
Павлов И. П. О пищевом центре (1910). Двадцатилетний опыт объективного изучения высш. нерв. деят. (поведения) животных. 155, 1938.
Рожанский Н. А., Физиол. журн. СССР, 19, 289, 1935; Вопросы питания, 12, 1939.

АДАПТАЦИОННО-ТРОФИЧЕСКАЯ РОЛЬ СИМПАТИЧЕСКОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ И МОЗЖЕЧКА И ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

Л. А. Орбели

Ленинград

Исходя из соображений, высказанных Иваном Петровичем Павловым еще в 1886 г. при изучении усиливающего нерва сердца и позже отчетливо сформулированных в его докладе (1920), посвященном проф. А. А. Нечаеву, а также из соображений эволюционного порядка, я и мои многочисленные сотрудники разработали проблему адаптационно-трофического влияния симпатической нервной системы на все виды поперечно-полосатой мышечной ткани, на периферические нервы, рецепторы, наконец на различные отделы центральной нервной системы от спинного мозга до коры больших полушарий. Позже нами было показано, что аналогичную роль играет мозжечок. Нами были выявлены бесспорные факты регуляции рефлексов различных уровней и различного характера со стороны симпатической системы и мозжечка и показана роль последних как в деле мобилизации ресурсов рефлекторных дуг в целом и их отдельных звеньев, так и в деле стабилизации их, удержания в определенных рамках возбудимости, лабильности, эффективности, генерализованности и т. д. Было показано далее, что в этих эффектах симпатической системы и мозжечка необходимо учитывать как непосредственное их влияние на элементы мышечной и нервной системы, так и эффекты, обусловленные вмешательством гуморальных факторов, особенно гормональных, так как органы внутренней секреции также управляются влияниями симпатической системы.

Во многих случаях нами была выяснена роль органов внутренней секреции, до нас не известная или не проанализированная, в деле управления рефлекторными актами под влиянием симпатической системы, — это особенно касается надпочечных желез и мозгового придатка. Но особое значение приобретает с одной стороны еще внутрисекреторная или медиаторная роль самого мозжечка, сильно выраженная у птиц и в раннем онтогенезе млекопитающих, и постепенно уступающая место влияниям мозжечка через нервные пути, а с другой — зависимость их проявления от симпатической нервной системы. Все эти постепенно накапливавшиеся, начиная с 1920 г. факты, все более усложнявшаяся и уточнявшаяся оценка роли симпатической системы и мозжечка как регуляторов и стабилизаторов всех решительно деятельностей организма не могли не толкнуть нас на выяснение их значения для осуществления проявлений высшей нервной деятельности, именно условнорефлекторных актов.

Еще в 1930 г. Асратян в моей лаборатории показал, что удаление верхних шейных симпатических узлов сопровождается резким ослаблением возбудительного процесса и нарушением нормального баланса между возбуждением и торможением в пользу последнего. Аналогичные нару-

шения условнорефлекторной деятельности установлены были Лившиц после экстирпации мозжечка.

В настоящее время, благодаря возникшему позже учению Ивана Петровича о пределе работоспособности нервных клеток и запредельном торможении охранительного значения, мы можем это нарушение баланса толковать как результат ослабления нервных элементов и снижения предела их работоспособности.

Все изложенное выше свидетельствует о том, что значение симпатической системы как регулятора и стабилизатора и соматических и анимальных функций является уже вполне доказанным и не подлежащим сомнению. И перед нами стоят две задачи: с одной стороны, проанализировать в каждом отдельном случае относительную роль тех многочисленных механизмов, при помощи которых симпатическая система и мозжечок осуществляют свою роль, с другой же стороны, более подробно изучить те нарушения высшей нервной деятельности, которые обусловлены экстирпацией или раздражением этих регуляторных отделов нервной системы. В моих ранних сообщениях о взаимоотношении афферентных систем и о влиянии экстракортикальных факторов на высшую нервную деятельность я уже неоднократно подчеркивал значение этих факторов для таких важных сторон высшей нервной деятельности, как взаимодействие афферентных систем, как относительное доминирование отдельных афферентных систем в различные моменты жизни организма, как взаимодействие приобретенных и врожденных рефлексов, как взаимодействие старых и молодых временных связей, как взаимодействие коры и подкорковых образований, всегда интересовавшее Ивана Петровича и, вместе с тем, несколько не изученное в отношении осуществляющих его механизмов.

Я неоднократно подчеркивал возможность осуществления этих взаимодействий по двум основным принципам — по принципу межцентральных взаимоотношений интрацентрального порядка и по принципу взаимодействия через вегетативную систему со всеми ей подчиненными механизмами. Точные знания по всем этим вопросам являются не только орудием понимания интимных процессов в организме, но и орудием научно-обоснованного воздействия на высшую нервную деятельность и управления функциональной способностью коры мозга.

Исследования последнего времени направлены на более точную и детальную оценку значения симпатической системы и мозжечка для более сложных форм аналитической и синтетической деятельности коры мозга, выявляемых методом условных рефлексов. И тут чрезвычайно важным является то обстоятельство, что упомянутое выше количественное влияние экстирпации шейных узлов на элементы нервной системы, ведущее к понижению их работоспособности, при более высоких требованиях к аналитическо-синтетической деятельности, т. е. при предъявлении более серьезных задач, показывает явные признаки качественных нарушений этих высших функций, явные признаки того, что мы относим к категории дезинтеграции, расстройства координации мозговых процессов, т. е. к категории явлений, характеризующих несовершенство, а подчас и патологическое состояние мозга. Если сопоставить эти данные с установленными нами фактами регуляции водного обмена и коллоидно-химического состояния мозговой ткани, то станет ясно, что мы стоим на пути изучения и динамики нарушений корковых функций и механизмов, лежащих в их основе, и путей управления ими.

И все это является результатом синтеза отдельных сторон научного наследия Ивана Петровича Павлова.

СИНТЕЗ И РАСПАД ПОЛИСАХАРИДОВ В ГОЛОВНОМ МОЗГУ

А. В. Палладин

Институт биохимии Академии Наук УССР

Поступило 12 VI 1949

Несмотря на то, что углеводам принадлежит в ткани головного мозга важная роль, пути их превращений в головном мозгу до недавнего времени были изучены недостаточно. В частности оставался недостаточно изученным вопрос о начальных этапах превращения углеводов в нервной ткани, о том, какие ферменты обуславливают расщепление полисахаридов в головном мозгу. Это и побудило нас заняться изучением вопроса о путях синтеза и распада полисахаридов в головном мозгу и о начальных этапах превращения в нем углеводов.

Мы, с одной стороны, занялись изучением вопроса о том, происходит ли распад полисахаридов в головном мозгу только путем фосфоролиза или в тканях головного мозга имеется и амилолитический путь, а с другой стороны, попытались изучить другие ферменты, катализирующие начальные этапы углеводного обмена.

Исследования Рашба (1948, 1949) установили наличие в мозгу амилазы, благодаря которой гликоген может расщепляться гидролитическим путем.

Наряду с этим были поставлены исследования над фосфорилазой головного мозга с целью выяснить, вызывает ли она только расщепление полисахаридов, или она также обладает способностью вызывать синтез полисахаридов.

Исследования над фосфорилазой, выполненные Хайкиной (1948), были проведены на кроликах. Ферментными препаратами фосфорилазы служили мозговые каши, суспензированные в буферных растворах, и водные экстракты.

Основной субстрат для синтеза полисахаридов (глюкозо-1-фосфат) готовился энзиматическим путем. Реакционная смесь, состоящая из ферментного препарата, буфера и субстрата, инкубировалась в течение 60 мин. при 37°. Действие фермента прекращалось добавлением трихлоруксусной кислоты. Контролем была проба, которая сразу же фиксировалась в трихлоруксусной кислоте. Эта проба давала нам представление о начальных количествах исследуемых веществ.

О синтезе полисахаридов судили по увеличению неорганического фосфора, по количеству полисахарида, полученного путем осаждения его двумя объемами спирта, и по окраске с иодом. О фосфоролизе мы судили по количеству исчезнувших фосфора и гликогена.

Ферментными препаратами амилазы были водные экстракты, полученные после 24-часового автолиза мозговой каши при комнатной температуре и затем очищенные животным углем.¹

¹ Подробности методики см. в работах Хайкиной и Гончаровой (1949) и Рашбы (1949).

Т а б л и ц а 1

№ опыта	Условия опыта	рН	Увеличение		Окраска с иодом синтезированного полисахарида
			неорг. Р (в мг)	гликоген (в мг)	
1	Кашка				
	Автолизат+глюкозо-1-фосфат (4 мг)	6.2	0.11	0.41	Желто-коричневая
	Автолизат+глюкозо-1-фосфат	5.7	0.19	0.87	Фиолетовая
	Автолизат+глюкозо-1-фосфат+NaF	5.7	0.23	1.10	Синяя
2	Экстракт				
	Автолизат+глюкозо-1-фосфат (5 мг)	6.2	0.26	1.02	Желто-коричневая
	Автолизат+глюкозо-1-фосфат	5.7	0.29	1.20	Сине-фиолетовая
	Автолизат+глюкозо-1-фосфат+NaF	5.7	0.32	1.32	Синяя

Примечание. Расчет произведен на пробу.

При исследовании синтезирующего действия фосфорилазы мозга, Хайкина обнаружила два интересных факта (табл. 1): первый факт — значительный синтез полисахарида из добавленного глюкозо-1-фосфата; второй факт — синтез различных полисахаридов, типа гликогена, декстринов, крахмала. Последнее явление удалось проследить, применив сдвиг реакции от рН 6.2 до рН 5.7. Так, при рН 6.2 наблюдался синтез полисахарида типа гликогена, дающего соответствующую окраску с иодом (желто-коричневую). При сдвиге реакции в еще более кислую зону получались полисахариды, дававшие с иодом окраски различного оттенка: красно-бурую, фиолетовую и синюю, т. е. соответствующие декстринам и крахмалу. Добавление фтористого натрия не мешало синтезу полисахаридов, а в опытах с рН 5.7 даже способствовало нарастанию фиолетово-синей окраски. По всей вероятности фтористый натрий мешает разветвлению цепей.

Обнаруженный Хайкиной факт синтеза различных полисахаридов в головном мозгу можно истолковывать двояко: либо синтез различных полисахаридов обязан действию двух ферментов, либо изменение реакции среды в более кислую сторону ведет к созданию условий, благоприятствующих удлинению глюкopiановых цепей, а не их разветвлению. Дальнейшими исследованиями этот вопрос был разрешен.

Рядом косвенных и прямых экспериментов при помощи фракционирования сернокислым аммонием было установлено (Хайкина и Гончарова, 1949) наличие в головном мозгу двух ферментов: один фермент — фосфорилаза, способная синтезировать полисахарид типа крахмала; второй фермент — изомеразы, превращающая крахмал в гликоген.

Отделение этих двух ферментов было произведено следующим образом:

водный экстракт мозга (разведение 1:5) был разделен на две части: в одной части (А) двойным фракционированием выделяли фосфорилазу, которая синтезировала полисахарид типа крахмала, в другой части водного экстракта (В) мы выделяли изомеразу, которая также отделялась фракционированием (табл. 2).

Таблица 2

Синтез и превращение полисахаридов фосфорилазой и изомеразой мозга

№№ опыта	Время инкубации (часы)	рН	Реакционная смесь				Прирост		Активность фермента (в % отщепления Р от глюкозо-1-фосфата)	Свойства синтезированного полисахарида		
			ферментный препарат	глюкозо-1-фосфат (Р в мг)	адениловая кислота 0,3 мг	гликоген	крахмал	неорганический Р (в мг)		редукция (в мг глюкозы)	окраска с иодом	ретроградация
5	1	5.7	A	0.30	+	1.5	1.2	0.23	—	77	+	56
	2	6.4	B	0.30	+	—	—	0.09	—	30	+	60
	3		B	0.15	+	—	—	0.04	—	27	0	
	24		B	—	—	—	—		0.10		0	
	72		B	—	—	—	—		0.21		0	
	1	6.2	A+B	0.30	+	—	—	0.21	0		+	32
7	3	6.2	A+B	+	+	—	—	0.21	0.08		0	36
	24	6.2	A+B	+	+	+	—	0.21	0.18		+	
	1	5.7	A	0.45	+	+	—	0.27	—	60	+	62
				0.45	+	+	—	0.135	—	30	+	—
	24	6.2	B	0.22	+	—	—	0.075	0	34	0	35
	24	6.2	B	0.22	+	—	+	0.055	0	25	0	
	96	6.2	B	—	—	—	—	—	0			
	1	6.2	A+B	0.45	+	+	—	0.27	—	60	+	—
	1	6.2	A+B	0.45	+	+	—	0.19	—	42	0	—
	24	6.2	A+B	0.45	+	+	—	0.27	—		0	—
24	6.2	A+B	0.45	+	+	—	0.19	—		0	—	

Ферменту изомеразе свойственно не только превращение крахмала в гликоген, но и синтез гликогена. Однако вопрос, связанный с синтетическим действием изомеразы требует дальнейшего изучения. Возможно, что обнаруженный эффект синтеза обязан фосфорилазе, частично переходящей во фракцию, в которой находится изомераза.

Серия исследований была посвящена фосфоролитическому расщеплению гликогена (Хайкина, 1948). Полученные результаты показали, что фосфоролитиз в головном мозгу безусловно имеет место. Однако процесс этот не достигает значительных размеров. Оптимум действия фермента лежит в зоне pH 6.2. Добавление адениловой кислоты не способствует фосфоролитизу (табл. 3).

Таблица 3

Условия опыта	Неорганический Р (в мг)	Гликоген (в мг)
Опыт № 3. Кашка, 500 мг, суспензировалась в буфере		
Ацетатный буфер pH 6.2:		
Контроль	0.23	1.36
Автолизат+гликоген	0.21	0.58
Фосфатный буфер pH 6.2:		
Контроль	2.30	1.36
Автолизат+гликоген	2.12	1.30
Автолизат+гликоген+NaF	2.06	1.25
Автолизат+гликоген+NaF+аденило- вая кислота	2.02	1.25
Опыт № 4. Кашка, 300 мг, суспензировалась в буфере		
Ацетатный буфер pH 6.2+0.5 мл м/25 Na ₂ HPO ₄ :		
Контроль	0.270	1.50
Автолизат+гликоген	0.240	1.05
Автолизат+гликоген+NaF	0.236	1.10

Примечание. Расчет произведен на пробу.

Несмотря на то, что распад гликогена сопровождается исчезновением прибавленного извне фосфора, нет прямой зависимости между расщеплением полисахарида и этерификацией фосфора.

Наблюдавшийся Хайкиной значительный распад гликогена без участия фосфора подтверждает возможность распада гликогена и не путем фосфоролитиза. Действительно, возможность расщепления полисахарида посредством амилазы была доказана исследованиями Рашбы на мозге разных животных (табл. 4).

Амилазу головного мозга удалось до известной степени очистить и выяснить, что она находится во фракции белков, связанной с нейроальбуминами (Палладин и Рашба, 1948).

Прежде чем приступить к анализу данных, касающихся соотношения между синтезом и распадом полисахаридов, необходимо отметить, что синтез и распад полисахаридов в головном мозгу разных животных протекают неодинаково.

Т а б л и ц а 4

Опыт	Условия опыта	Гликоген (в мг)	Редукция (в мг)	Неорганический Р (в мг)
1	Контроль	9.34	0.58	0.17
	Автолизат	5.43	2.45	0.18
2	Контроль	9.34	0.15	0.10
	Автолизат	0	2.59	0.11

П р и м е ч а н и е. Препарат амилазы (очищенный от фосфатазы). Инкубация 16 часов при pH 7.0.

Как показали исследования Хайкиной (1948), активность фосфорилазы, направленная в сторону синтеза полисахарида, гораздо выше в препаратах, полученных из мозга кролика, чем в препаратах из мозга других животных: крысы, собаки, коровы.

Кроме этого механизм синтезирующего действия фосфорилазы в ферментных препаратах кролика несколько иной, а именно: фосфорилаза мозга кролика синтезирует полисахарид без затравки (гликоген), в то время как фосфорилаза мозга собаки, крысы и коровы без затравки не синтезирует полисахаридов.

Что касается фосфоролитического расщепления полисахарида, то оно в препаратах мозга кролика, коровы, собаки и крысы было небольшим.

Амилолиз активнее всего протекает в ферментных препаратах, полученных из мозга собаки и свиньи, затем следует корова и, наконец, кролик. Однако активность амилазы мозга кролика без предварительного автолиза равна нулю.

На основании вышеуказанных исследований я предположил, что синтез полисахарида в мозгу происходит, в основном, с участием фосфорилазы, а распад полисахаридов обязан амилазе.

По всей вероятности, амилолитический распад полисахарида имеет значение для ткани, которая интенсивно использует глюкозу.

Далее мы занялись изучением взаимосвязи фосфоролитической и амилолитической систем в мозгу.

Для разрешения этого вопроса Хайкиной и мною был поставлен ряд исследований, которые производились следующим образом. Растертый кроличий мозг (препарат фосфорилазы) суспензировался в уксуснокислом буфере (pH 5.7), к которому были прибавлены глюкозо-1-фосфат и препараты амилазы и фосфорилазы.

Мы воспользовались мозгом кролика как препаратом фосфорилазы потому что, во-первых, последняя очень активна в мозгу кролика, во-вторых, на этих ферментных препаратах можно наблюдать синтез и без затравки извне, и, в-третьих, амилаза в них мало активна.

Амилазой мы пользовались в виде ее препарата, очищенного животным углем и полученного из мозга собаки.

В пробе № 4 к вышеуказанным ингредиентам (табл. 5) был добавлен гликоген. Пробы № 3 и № 5 служили контролем действия фосфорилазы с затравкой (проба № 5) и без нее (проба № 3). Проба № 6 служила контролем для действия амилазы. Проба № 1, которая сразу же фиксировалась в трихлоруксусной кислоте, давала нам представление о начальных количествах веществ.

О действии фосфорилазы мы судили по нарастанию неорганического фосфора и полисахарида. О действии амилазы мы судили по нарастанию редуцирующих веществ и уменьшению количества полисахарида.

Результаты нескольких определений представлены в табл. 5.

Таблица 5

Синтез и распад полисахаридов при одновременном прибавлении препаратов фосфорилазы и амилазы

№ опыта	Проба	Время автолиза (в мин.)	Условия опыта				Содержание гликогена в пробе (в мг)	Уменьшение гликогена	Нарастание неорганического Р (в мг)	Нарастание редукиции (в мг)
			Глюкозо-1-фосфат	Гликоген	ферментные препараты					
					фосфорилаза	амилаза				
2	1	0	+	+	+	+	1.10			
	2	90	+	—	+	+	0.20	0.20	0.07	0.30
	3	90	+	—	+	—	0.40	—	0.07	0
	4	90	+	+	+	+	0.40	1.07	0.17	1.00
	5	90	+	+	+	—	1.47	—	0.19	0
	6	90	—	+	—	+	0.34	0.76	0	1.15
3	1	0	+	+	+	+	1.39			
	2	90	+	—	+	+	0.22	0.83	0.09	0.75
	3	90	+	—	+	—	1.05	—	0.10	0
	4	90	+	+	+	+	1.10	1.32	0.22	1.25
	5	90	+	+	+	—	2.42	—	0.19	0
	6	90	—	+	—	+	0.53	0.86	0	1.0
4	1	0	+	+	+	+	1.33			
	2	90	+	—	+	+	0.59	—	0.20	—
	3	90	+	—	+	—	0.56		0.21	
	4	90	+	+	+	+	2.66		0.29	0
	5	90	+	+	+	—	2.44		0.27	
	6	90	—	+	—	+	1.29	0.04	0	0

Примечание. Расчет произведен на пробу.

Из этих данных видно, что в тех пробах, где имел место синтез полисахарида, происходило нарастание неорганического фосфора и полисахарида. В пробах же, где были добавлены и фосфорилаза и амилаза, наблюдалось, наряду с накоплением неорганического фосфора, уменьшение количества полисахарида с одновременным увеличением редуцирующих веществ.

Последний эффект мы наблюдали в пробе № 6 при действии амилазы. Еще более убедительные результаты были получены при добавлении к реакционной смеси гликогена (проба № 4).

В тех же случаях, когда амилаза была неактивна (опыт № 4, табл. 5), в реакционной смеси не наблюдалось уменьшения количества полисахарида; фосфоролитического расщепления полисахарида также не было.

Таким образом, при одновременном прибавлении глюкозо-1-фосфата к ферментным препаратам фосфорилазы и амилазы, полученным из мозга животных, нам удалось наблюдать и синтез и распад полисахарида.

После проведения описанных выше исследований, указывающих на наличие какой-то связи между фосфороллизом и амилолизом и на определенную направленность их действия, возникла необходимость выяснить, влияют ли эти ферменты непосредственно на полисахарид или на его

промежуточные продукты — декстрины, возникающие при действии этих ферментов. Имеет ли место здесь конкуренция за один и тот же субстрат?

С этой целью Рашба изучила способность фосфорилазы действовать на декстрины, полученные при воздействии амилазы мозга на гликоген или крахмал. Использовались декстрины с различными количествами глюкозных единиц (от 2 до 40) и обломки полисахаридов, которые содержали от 60 до 130 глюкозных единиц.

Декстрины были получены путем действия очищенными препаратами амилазы мозга собак или коров на полисахарид.

Препаратом фосфорилазы служил мозг кролика.

Для исследования синтетического действия фосфорилазы, кроме декстрина, как затравки, к реакционной смеси прибавляли глюкозо-1-фосфат. В опытах с фосфоролизом, кроме фермента, прибавлялись: декстрины, фосфатный буфер, адениловая кислота и хлористый магний.

Результаты исследований указывают (табл. 6), что декстрины (8—9 глюкозных единиц) являются хорошей затравкой при синтезе полисахаридов фосфорилазой мозга. Декстрины активировали синтез лучше, чем большие обломки полисахарида.

Фосфоролиз декстринов, т. е. их фосфоролитическое расщепление, также имело место (табл. 6, опыт № 187).

Т а б л и ц а 6

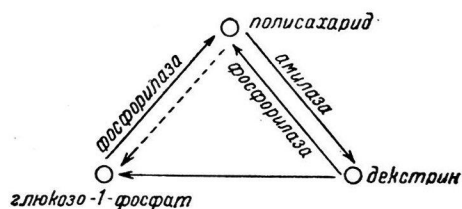
Синтез и расщепление фосфорилазой декстринов, полученных из полисахаридов при действии амилазы мозга

№ опы-та	Время инкубации полисахарида с амилазой	Характеристика декстринов		Синтез полисахарида (в мл на пробу)		Фосфоролиз в мл на пробу		
		количество глюкозных единиц	окраска с иодом	по иодной реакции	по неорганическому фосфору	исчезло неорганического Р	исчезло неорганического Р	исчезло декстринов
185	0	110	Коричневая	1.0	0.10			
	1 час.	35	Коричневая	10.5	0.83			
	3 "	35	Коричневая	12.8	0.89			
	6 "	23	Бледнокоричневая	12.6	0.89			
	1 сутки	8	Бесцветная	11.6	0.73			
	2 "	3	Бесцветная	6	0.31			
	3 "	3	Бесцветная	6	0.31			
	4 "	3	Бесцветная	2	0			
187	0	102	Синяя			0.23	1.26	1.75
	2 "	21	Фиолетовая			0.10	0.50	0.60
	4 "	9	Красная			0.11	0.60	0.70
	5 "	8	Бесцветная			0	0	0

Эти результаты указывали, таким образом, на способность фосфорилазы действовать на декстрины, возникшие из полисахаридов под влиянием амилазы мозга.

Обобщая результаты исследований, имевших целью выяснить взаимоотношение между фосфоролизом и амилализом, можно думать, что вряд ли существует конкуренция ферментов как за субстрат, так и за продукты его расщепления; скорее всего имеет место их совместное действие.

Превращение полисахаридов возможно представить следующей схемой:



Однако нужно отметить, что все эти наблюдения проведены на ферментных препаратах.

Дальнейшие исследования должны показать, как регулируется взаимодействие этих ферментов в живом организме.

ЛИТЕРАТУРА

- Палладин А. В. и Е. Я. Рашба, Укр. биохим. журн., 20, № 3, 1948.
Рашба, Е. Я. Укр. биохим. журн., 20, № 1, 1948; 27, № 3, 1949.
Хайкина Б. И., Укр. биохим. журн., 20, № 3, 1948.
Хайкина Б. И. и Е. Е. Гончарова, Укр. биохим. журн., 27, № 3, 1949.

ВЗАИМНАЯ ИНДУКЦИЯ И НАПРЯЖЕНИЕ НЕРВНЫХ ПРОЦЕССОВ В КОРЕ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ

СООБЩЕНИЕ I

В. В. Строганов

Физиологический институт им. И. П. Павлова Академии Наук СССР

Поступило 22 VI 1949

Творческая мысль акад. И. П. Павлова, отраженная в стенограммах физиологических „сред“, неоднократно касалась проблемы тончайших взаимоотношений раздражительного и тормозного процессов, их развития и условий взаимоперехода, наблюдаемых в коре больших полушарий животных при изучении их методом условных рефлексов.

Можно сказать, что постановка этой проблемы явилась одним из существенных научных заветов И. П. Павлова.

„Каждая клетка коры в одинаковой степени имеет наклонность к развитию двух процессов — торможения и возбуждения“ („Павловские среды“, т. I, 19 февраля 1930 г.).

„Интересно выяснить, как значение начального момента раздражения будет варьировать от типа нервной системы. Это важный вопрос, который, может быть, объяснит взаимоотношения между возбуждением и торможением, входящими в состав каждого положительного и отрицательного рефлекса“ („Павловские среды“, т. I, 17 февраля 1932 г.).

„Ведь вопрос об отношениях тормозного и раздражительного процесса — проклятый вопрос, над которым мы 30 лет бьемся и разрешить не можем“ („Павловские среды“, т. I, 24 января 1933 г.).

„... Вот почему я сказал раньше, что всегда нужно представлять себе участие двух процессов — раздражительного и тормозного. Они постоянно идут рядом и когда прекращается эффект, это не есть отсутствие раздражительного процесса, а есть появление на сцене торможения“ („Павловские среды“, т. II, 24 января 1934 г.).

Участвовавший в обсуждении того же вопроса на „среде“ 2 ноября 1933 г. Л. А. Орбели сказал: „мне представляется таким образом, что раздражитель всегда в каждом нервном элементе вызывает одновременно оба противоположных состояния“.

Вопрос о взаимоотношении раздражительного и тормозного процессов подвергся особенно подробному обсуждению по поводу опытов с укороченным до 5—10 сек. изолированным действием выработанных условных раздражителей при дальнейшем обычном времени их безусловного подкрепления (опыты И. Р. Пророкова, С. В. Клещева, В. К. Федорова и др.).

При такой форме постановки опытов выяснилась своеобразная закономерность: оказалось, что кривые условного снуооотделения на сильные условные раздражители, как правило, снижались к моменту подкрепления

значительно быстрее, чем соответствующие кривые на слабые раздражители.

Прения, развернувшиеся при обсуждении этих фактов, чрезвычайно удачно обобщил Э. А. Асратян: „значит при слабом и сильном раздражителях мы имеем разные доли торможения, причем при слабом мы имеем эту долю меньше, чем при сильном“.

В этой формулировке постоянная направленность мыслей Ивана Петровича на сосуществование и постоянную взаимосвязь двух процессов в коре — раздражительного и тормозного — находит свою конкретизацию, соответствующую полученным экспериментальным фактам.

С другой стороны, повидимому совершенно не случайно при обобщении явлений иррадиации, концентрации и индукции положительного и отрицательного процессов, происходящих в коре головного мозга, И. П. Павлов в последних своих статьях повторно применяет термин „напряжение“ нервного процесса.

Так, уже в докладе на XIV Международном конгрессе физиологов в Риме (2 сентября 1932 г.) он говорил: „относительно больших полушарий мы можем сказать, что на них констатируется следующее: при слабом напряжении как раздражительного, так и тормозного процессов под действием соответствующих раздражений происходит иррадиирование, растекание процессов из исходного пункта; при среднем — концентрирование процессов в пункте приложения раздражения, и при очень, чрезвычайно сильном — опять иррадиирование“.

„Когда раздражительный и тормозный процессы концентрируются, они индуцируют противоположные процессы (как на периферии во время действия, так и на месте действия по окончании его) — закон взаимной индукции“ (Павлов, 1938).

Остается несомненным тот факт, что, систематически применяя термин „напряжение“ нервного процесса, постоянно нуждаясь в нем, Иван Петрович не расшифровал содержания этого понятия, не дал соответствующего определения его и не успел его ввести для систематического применения, как существенное свойство нервного процесса в коре, наряду с „силой“, „уравновешенностью“ и „подвижностью“.

Сопоставляя приведенные выше выдержки из гениальных обобщений И. П. Павлова, представляется логически неизбежным определить понятие „напряжение“ нервного процесса в коре, как „степень развития компонента обратного знака в данном нервном процессе (положительном или отрицательном)“.

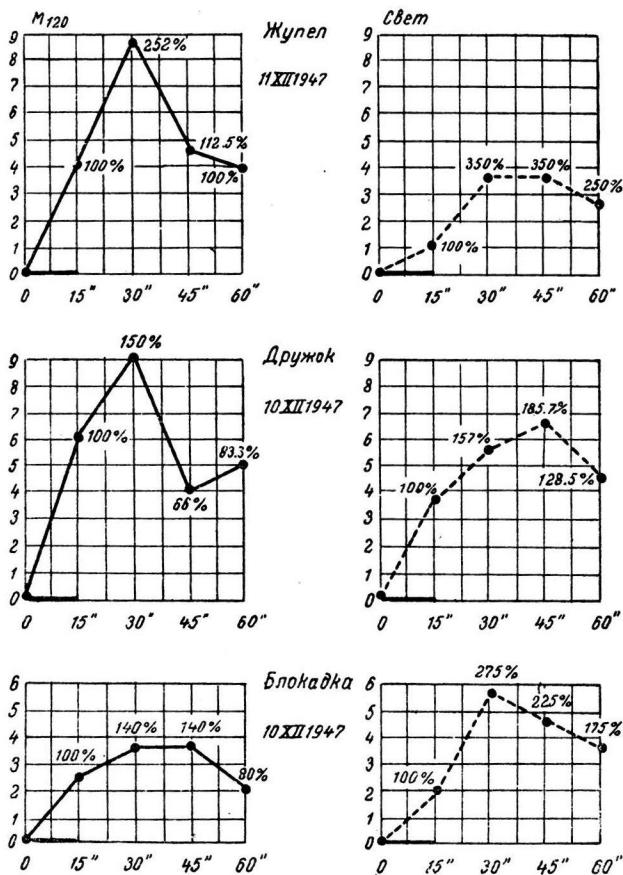
При таком понимании оптимальное напряжение раздражительного или тормозного процесса в ходе его развития соответствует стадии максимальной концентрации и появлению индукции обратного знака.

Такое определение напряжения нервного процесса помогает теоретическое обобщить и объяснить большое число известных нам экспериментальных фактов, относящихся к высшей нервной деятельности животных, в частности результаты опытов с укороченным временем действия изолированного условного раздражителя. Характерное различие кривых условного слюноотделения на сильные и слабые раздражители при сравнительно быстром снижении первых и „парадоксальной“ высоте уровня вторых можно рассматривать именно как результат большего напряжения доминирующего раздражительного процесса в ответ на сильные условные раздражители, по сравнению со слабыми.

Мы повторили вновь в измененном варианте произведенные ранее многими исследователями опыты с укороченным действием изолированного условного раздражителя. Для ослабления возможного возражения о влиянии ориентировочного рефлекса на изменение хода кривой условного слюноотделения, была проведена длительная подготовка по выработке

условных слюнных пищевых рефлексов при сравнительно коротком отставлении их (15 сек.). У каждой из подопытных собак был образован стереотип на семь условных раздражителей.

В декабре 1947 г. мы произвели опыты с экстренным отставлением безусловного подкрепления на дополнительный период в 45 сек. для одного сильного (метроном-120) и одного слабого (свет) условных раздражителей у каждой из собак при обычном времени изолированного действия условных раздражителей (15 сек.). Таким образом, при этой



Кривые условного слюноотделения при экстренном отставлении (60 сек.) и обычном времени изолированного действия условных раздражителей (15 сек.).

единичной пробе условные рефлексы получались по типу запаздывающих.

Результаты опытов приведены на рисунке. На рисунке видно индивидуальное разнообразие хода кривых условного слюноотделения у каждой собаки в зависимости от силы действующего в течение первых 15 сек. условного раздражителя.

Не производя детального анализа полученных кривых, соответствующих, по существу, изменениям нервного процесса в клетках коры больших полушарий при действии и после прекращения действия условных раздражителей, отмечаю следующие основные факты:

1) силовые отношения в данных опытах (в течение 15 сек. действия условного раздражителя) соблюдены у всех трех собак;

2) относительный рост условного слюноотделения после окончания действия условного раздражителя во всех случаях значительно более

резко выражен в условных рефлексах на слабые раздражители, по сравнению с сильными; это значит, что раздражительный процесс на свет (слабый раздражитель) менее ограничивается образованием своего тормозного компонента, чем на метроном-120 (сильный раздражитель), т. е. напряжение нервного процесса в первом случае значительно меньше, чем во втором;

3) кульминационный пункт и перелом сильного раздражительного процесса в двух случаях (у собак Жупела и Дружка) наступает раньше, чем в случае слабого раздражительного процесса; только у третьей собаки Блоадаки эта закономерность не соблюдена. Характерно, что именно эта собака принадлежит к слабому типу нервной системы.

Приведенные варианты опытов не только подтверждают установленные еще при Иване Петровиче экспериментальные факты, но и основные мысли его о постоянном сосуществовании и борьбе в едином нервном процессе, в коре, двух процессов противоположного знака.

Эти же варианты опытов, применяемые в экстренных случаях, могут служить простым и легким способом определения напряжения нервного процесса как одного из свойств, характеризующих его особенности наряду с силой, уравновешенностью и подвижностью. Мы не сомневаемся в том, что напряжение нервного процесса находится в каких-то постоянных и закономерных взаимосвязях с его остальными основными свойствами. Задачей дальнейшей работы является определение этих закономерностей.

Значительное количество общеизвестных фактов, установленных многочисленными работами по изучению высшей нервной деятельности животных, может получить новое освещение, исходя из этой дополнительной характеристики нервных процессов коры.

1. Прежде всего получает полную ясность тот общий ход мыслей И. П. Павлова, который был нами приведен в связи с вопросами иррадиации и концентрации раздражительного и тормозного процессов и их взаимопереходов.

При слабом напряжении раздражительного (или тормозного) процесса, процесс этот иррадирует как одноименный именно потому, что степень образования процесса обратного знака происходит медленно и слабо.

При среднем напряжении нервного процесса (мы предлагаем назвать это напряжение „оптимальным“) степень развития в нем компонента обратного знака доходит до такого уровня, что возникает иррадиация этого компонента по периферии (симультанная индукция) и немедленное проявление его в месте приложения, по окончании действия исходного условного раздражителя (суксесивная индукция). Эта фаза оптимального напряжения соответствует моменту максимальной концентрации данного процесса.

Последующее увеличение напряжения (мы предлагаем назвать его „сверхоптимальным“ или „состоянием перенапряжения“) приводит к новому превращению доминировавшего ранее процесса в его противоположность, с новой иррадиацией этой последней.

Таким образом как при слабом, так и при сверхоптимальном напряжении имеет место иррадиация процесса однозначного данному.

2. Напряжение нервного процесса в коре зависит не только от силы действующих внешних условных раздражителей. Оно развивается при повторении одних и тех же условных раздражений изо дня в день. Оно несомненно растет с большей или меньшей скоростью, в зависимости от типа нервной системы и индивидуальности, в соответствии с возрастом или „задолбленностью“ временных связей. Напряжение нервных процессов только что образованных временных связей, т. е. молодых положительных и тормозных условных рефлексов, — минимально.

3. Если при нормальной деятельности коры мы обычно не встречаем резких фактов проявления компонента обратного знака при изолированном действии положительного условного раздражителя, то при нарушениях нормальных функций на тех же объектах компонент обратного знака может проявляться в виде так называемого „запредельного торможения“ с соответствующим изменением кривой условного слюноотделения, а при дальнейшем нарастании напряжения — в той картине явлений, которая именуется нами „раздражительной слабостью“ и сопровождается даже иррадиацией процесса обратного знака на подкорку, с полным отказом от еды.

4. В такой же степени полезным при теоретическом освещении известных фактов может оказаться понятие „напряжение“ по отношению к развивающемуся тормозному процессу. Так, если при образовании простой дифференцировки, т. е. дифференцировки, находящейся в стадии различения, последующее слюноотделение является первичным, т. е. проявлением не заторможенного еще раздражительного процесса, то после образования прочной дифференцировки последующее слюноотделение может являться вторичным, как явление положительной индукции при достижении оптимальной степени напряжения тормозного процесса.

5. Не умножая примеров, хотелось бы все же отметить, что характеристика типов нервной системы с учетом напряжения, как одного из свойств нервного процесса, приобретает большую конкретность и уточненность. Так, например, холерик может быть охарактеризован преобладанием раздражительного процесса слабого „напряжения“, сангвиник и флегматик — возможностью развития у них оптимального напряжения (при быстром развитии его у сангвиника и при медленном — у флегматика) и слабые типы — слабостью напряжения при сохранении прочих установленных и характеризующих каждого из них свойств.

Все приведенное в настоящем кратком изложении приводит нас к убеждению, что не случайно оброненный в свое время Иваном Петровичем термин „напряжение“ мы можем и должны наполнить предлагаемым нами содержанием в целях дальнейшего проникновения в сущность нервных процессов коры больших полушарий головного мозга.

ЛИТЕРАТУРА

- Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высш. нервн. деят. (поведения) животных. Изд. 6-е, 1933.
Павловские среды. 1, 2, 3, изд. АН СССР, 1949.
-

ПРОЦЕССЫ УТОМЛЕНИЯ И ВОССТАНОВЛЕНИЯ В НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ПОНИМАНИЯ ПАТОЛОГИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЙ

Г. В. Фольборт

Кафедра физиологии Киевского медицинского института

Поступило 14 VI 1949

Иван Петрович Павлов, создавая свое учение о высшей нервной деятельности, исходил из того, что основным признаком нормальной реакции является соответствие силы реакции силе вызвавшего ее раздражителя. Развивая эту мысль, И. П. устанавливает возможность определить степень патологического извращения деятельности нервной системы.

За исходную характеристику начала патологической реакции И. П. Павлов принимал самое элементарное нарушение регуляторных процессов: небольшое несоответствие силы реакции силе вызывающего ее воздействия. Такое, вполне определенное, точно очерченное начало патологической реакции вкладывает конкретное содержание в обычную формулировку, говорящую о том, что существуют незаметные переходы от нормы к патологии. Павловское определение дает прямое указание на те количественные функциональные отклонения, которые при их постоянном повторении или при их углублении дают начало новому качеству реакции: делают ее ненормальной, патологической.

Изучая экспериментально эти пограничные состояния нормы и патологии применительно к высшей нервной деятельности, Павлов объяснял разное соотношение силы раздражения и реакции нарушением нормального баланса процессов возбуждения и торможения в центральной нервной системе. Вместе с тем, он пытался создать и более глубокое представление о последовательности явлений, лежащих в основе этого отклонения от нормы. Павлов исходил из того, что процесс возбуждения всегда связан с какими-то материальными изменениями в клетках и тканях органа; в его случае — в нервных клетках. Эти изменения он представлял себе, как трагу какого-то гипотетического „раздражительного вещества“, которая происходит во время деятельного состояния клеток. Процессы торможения, по мнению Павлова, не только прекращают деятельное состояние, но и содействуют более скорому восстановлению этого раздражительного вещества.

Таким образом, в понимании Павлова процессы возбуждения и торможения тесно связаны с основными процессами клеточного обмена, с процессами, которыми определяется работоспособность клеток. Согласно этому воззрению, норма или патология реакции также зависит от способности ткани с достаточной интенсивностью и быстротой осуществлять

обменные процессы, и удерживать баланс истощения и восстановления раздражительного вещества на нормальном уровне.

Проведенные нами исследования дают нам основание утверждать, что высказанные И. П. Павловым предположения, в настоящее время, должны быть признаны за доказанные фактами истины.

Мы неоднократно имели возможность сообщить в докладах и в печати наш экспериментальный материал и наши выводы по вопросу о взаимоотношениях между процессами возбуждения-торможения и процессами истощения-восстановления и поэтому здесь подробнее останавливаться на этом материале не будем. Я останавлиюсь на новых фактах, ибо, кроме общего подтверждения близости процесса возбуждения с процессом истощения и процесса торможения с восстановительным процессом, мы можем уже сообщить некоторые детали развития этих процессов.

Нам было необходимо, прежде всего, дать такое определение процесса утомления, которое давало бы наиболее общую физиологическую характеристику этих процессов. Эта характеристика должна была охватить основные изменения функции, свойственные всем органам при их длительной или напряженной деятельности. С нашей точки зрения, основанной на большом экспериментальном материале, указанным требованиям лучше всего удовлетворяет следующее понимание: утомление представляет собой постепенное понижение полноценности функции органа, развивающееся во время его деятельности.

Мы в наших работах обычно не вникаем в те причины, которые обуславливают это понижение полноценности функции. На данном этапе исследования указанное определение нас вполне удовлетворяет. Мы представляем себе, что наличием достаточного количества энергетических веществ, определенными физиологическими, химическими, физико-химическими и физическими условиями, достаточно быстрой доставкой кислорода, удалением продуктов обмена и некоторыми другими моментами создаются наилучшие условия для деятельности ткани или органа. Совокупностью всех этих условий создается, как мы говорим, функциональный потенциал органа. Во время длительной деятельности условия изменяются и благодаря этому изменяется, падает или тратится потенциал работающего органа.

В этой статье мы в дальнейшем будем также пользоваться термином „функциональные потенциалы“, понимая его в вышеуказанном смысле также и для изменений, которые удастся установить и при деятельности нервной системы.

Исходя из указанных взглядов, мы пытались дать физиологическую характеристику процесса истощения и восстановления как трофического процесса, протекающего в нервной ткани, в сопоставлении его с основным процессом, которым выражается нервная деятельность, — с процессом возбуждения и торможения.

По вопросу о характеристике фаз трофического процесса нами в наших предыдущих исследованиях было показано следующее. Ослабление деятельности может наступать как при длительной или интенсивной деятельности из-за развития процесса утомления, так и под влиянием развития процесса торможения. И в том и в другом случае быстрота восстановления функции до нормы зависит от той быстроты, с которой развивался процесс утомления или торможения, т. е. быстроты, с которой развилось ослабление функции. Мы, таким образом, установили общность между трофическим и тормозным процессами, заключающуюся в том, что каждый из них является возбудителем противоположного. Другим моментом, говорящим о том же, является сравнение процесса индукции, выражающегося усилением деятельности, с процессом восстановления

после утомительной деятельности, который зависит от протекания трофических процессов. И в том и в другом случае мы устанавливаем резкое усиление деятельности по сравнению с нормой. В первом случае — усиление функции, во втором — усиление трофического процесса, т. е. восстановления выше нормы состояния работоспособности.

К приведенному материалу мы можем теперь прибавить еще следующие данные, подтверждающие физиологическое сходство между трофическими процессами и процессами нервной деятельности.

Схематически можно себе представить, что каждый из указанных процессов состоит из двух противоположных фаз: нервный процесс — из возбуждения и торможения, а процесс трофический — из траты и восстановления функциональных потенциалов.

Павлов уже давно показал, что одним из наиболее вредных воздействий на нервную систему является так называемая „сшибка“ процессов возбуждения и торможения, т. е. такие воздействия, которые вызывают в одной и той же части нервной системы одновременно и процесс возбуждения и процесс торможения. Такие воздействия ведут к развитию патологического состояния, при котором надолго расстраивается нормальный баланс процессов возбуждения и торможения.

Нам представлялось интересным попытаться воспроизвести такое же положение, такую же сшибку процессов истощения и восстановления.

Мы имеем в нашем распоряжении старые данные А. Б. Фельдмана, в которых по сути дела были созданы именно такие условия. Однако до последнего времени мы не оценивали этих опытов с указанной точки зрения. Фельдман проводил опыты с истощением слюнных желез в течение нескольких дней подряд, рассчитывая вызвать глубокое истощение. Тогда же мы убедились в том, что при таких условиях слюнная железа обычно уже в первый день достигает предельной глубины истощения. Глубже истощение не идет, но повторные истощения сказываются тем, что резко задерживается процесс восстановления. Из таблицы видно, что после 4-дневного истощения процесс восстановления не достиг нормы еще на 45-й день, а после 2-дневного истощения восстановление длилось 21 день.

В то время мы не имели еще достаточного представления о балансе процессов истощения и восстановления и обозначили это явление просто как хроническое истощение.

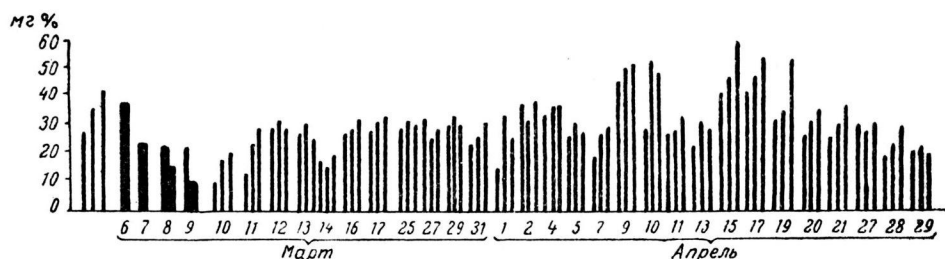
В настоящее время мы на этот факт смотрим несколько иначе. Наши опыты показали, что в первые дни после нормального истощения, вызванного усиленной деятельностью, мы встречаемся с крайним напряжением

Содержание органических веществ в слюне после повторной истощающей деятельности

День опыта	Органические вещества (в % ₁₀)	Примечание
1 - й о п ы т		
1	66	Восстановления через 45 дней не наступило
2	54	
3	56	
4	56	
2 - й о п ы т		
1	47.6	Полное восстановление на 21-й день
2	42.3	

восстановительных процессов (Алексенцева, Зольникова, Семернина). В опытах, представленных в таблице, истощающая деятельность повторяется именно в эти дни большого напряжения восстановительных процессов. Иначе говоря, мы в дни, когда исключительно возбудимы и возбуждены процессы восстановления, заставляем орган вести работу, при которой до крайности напрягаются процессы истощения. Очевидно, мы в этих опытах, для противоположных фаз трофического процесса создаем те же условия, которые имеют место при сшибке противоположных нервных процессов возбуждения и торможения. Если И. П. Павлов в этих случаях говорил о срыве, и дальше — о срыве в сторону торможения или возбуждения, то мы в наших случаях видим, по сути дела, срыв процессов восстановления.

Подходя к изучаемому явлению с этой точки зрения, мы получили возможность понимать и некоторые другие опыты, результат которых нам до этого казался неясным. Л. И. Гофман, повторяя опыты Фельдмана, получила несколько иные данные. Она проводила опыты с истощением слюнных желез 3—4 дня подряд. При этом мы не видели резко выра-



Столбики изображают концентрацию азота в слюне, выраженную в мг %. Первые три столбика — среднее содержание азота в норме. Следующие четыре столбика, изображенные жирной линией, — содержание азота в слюне в опытах с истощением. Следующие столбики представляют содержание азота в слюне в период восстановления.

женной задержки восстановления, — наоборот, в некоторых случаях восстановление достигало нормы в укороченные сроки. Мы это приписывали тому обстоятельству, что для этой работы были использованы собаки, с хорошо натренированным аппаратом слюнных желез.

Рассматривая данные Гофман с точки зрения сшибки процессов истощения и восстановления и оценивая некоторые детали опытов, мы в настоящее время в этих опытах видим полное подтверждение мысли, что здесь, в процессах истощения и восстановления, мы имеем дело с явлением, аналогичным сшибке нервных процессов в опытах Павлова.

Как видно из рисунка, на котором изображен один опыт из работы Гофман, в течение 50 дней баланс процессов истощения и восстановления не пришел еще к норме; слюнная железа еще не в состоянии вырабатывать секрет с однообразной концентрацией азота. Ото дня к дню и в разных порциях одного и того же дня концентрация азота может резко превышать исходную норму или стоять заметно ниже нормы.

Павлов считал, что основным последствием сшибки процессов возбуждения и торможения является нарушение нормального баланса этих процессов. Мы считаем, что указанные опыты, в которых на процессах истощения и восстановления повторяются условия сшибки, дают нам право говорить, что сшибка этих процессов также нарушает нормальный баланс этих процессов. В опытах Фельдмана это сказывается резким замедлением восстановления — это срыв восстановительного процесса. В опытах Гофман — это нарушение общего баланса трофических процес-

сов, при котором берет верх то один, то другой процесс и не может установиться стабильная норма восстановленности.

Положение, что встреча процессов истощения и восстановления расстраивает баланс этих процессов, наподобие того, как это происходит при сшибке процессов возбуждения и торможения, находит подтверждение еще в следующих опытах.

Фельдманом было установлено, что при полном истощении слюнных желез их восстановление наступает примерно на 6—7-й день. Однако в опытах, в которых он не доводил истощения до конца, а прекращал кормления животного за 15—20 мин. до полного истощения, нормальная концентрация секрета восстанавливалась уже на следующий день. В последнее время Самотой-Коваленко показала, что, по мере продолжения деятельности и развития процесса истощения, все больше и больше возбуждаются процессы восстановления. На основании этого мы толкуем результаты опытов Фельдмана следующим образом. К концу длительной секреции мы имеем дело с органом, в котором до крайности возбуждены восстановительные процессы. Если деятельность органа прекращается раньше, чем развилось полное истощение, то напряженные процессы восстановления быстро возвращают орган к нормальному состоянию работоспособности. Если же в тот период, когда уже сильно возбуждены восстановительные процессы, продолжать возбуждать деятельность, связанную с процессом истощения, то создающееся положение равносильно встрече или сшибке этих двух процессов. В указанном случае это ясно отражается на процессе восстановления.

Кстати сказать, на такое же положение указывает и Моссо в его классических работах с эргографом. Он говорит о том, что именно последние волевые сокращения мышц, которые производятся в утомленном состоянии, резко задерживают процесс отдыха, т. е. возвращения нормальной работоспособности двигательного прибора.

Интересно отметить еще одну подробность в опытах Фельдмана. В случаях, когда он к концу длительной секреции, т. е. в то время, когда процессы восстановления достигли уже известной интенсивности, резко усиливал раздражитель (кормление), он видел не повышение концентрации, а, наоборот, падение концентрации секрета. В нормальном состоянии и в хроническом опыте слюнная железа на усиление кормления отвечает заметным повышением плотного остатка. Факты эти были известны еще Гейденгайну, получившему их в остром опыте при раздражении барабанной струны.

Из всего приведенного материала мы считаем себя в праве сделать вывод, что встреча процессов истощения и восстановления имеет для этих процессов значение сшибки: она на более или менее продолжительный срок расстраивает правильный баланс этих процессов.

В этом новом факте мы видим еще одно подтверждение нашего положения об общности функциональной характеристики процессов возбуждения и торможения с процессами истощения и восстановления.

МАТЕРИАЛЫ К БИОГРАФИИ АКАДЕМИКА ИВАНА ПЕТРОВИЧА
ПАВЛОВА

(И. П. Павлов в Петербургском университете)

С. М. Дионесов

Институт Эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности
им. акад. И. П. Павлова

Поступило 11 V 1949

В жизни великого русского естествоиспытателя Ивана Петровича Павлова Петербургский университет занимает значительное место. С университетом, как впоследствии писал сам И. П., у него были „навсегда связаны самые глубокие научные впечатления, определившие смысл и характер“ всей его „последующей жизни“.

В настоящей статье мы сочли нужным сообщить некоторые факты и даты из жизни И. П. Павлова, относящиеся к периоду его пребывания в университете, в надежде, что сообщенные нами данные послужат материалом для подробной биографии нашего великого соотечественника.

Поступив в 1864 г., по окончании духовного училища, в Рязанскую духовную семинарию, И. П. Павлов „при способностях весьма хороших и прилежании примерно-ревностном обучался в оной Семинарии“ различным наукам и 13 июля 1870 г. получил выпускное свидетельство. [Государственный Исторический архив Ленинградской области (ГИАЛО), фонд 14, Петербургский университет, 1870 год, связка 1163, дело 16665 „О зачислении в студенты Ивана Петрова Павлова“, лист 3].

Перед юношей Павловым, как и перед его сверстниками-семинаристами, открывалась возможность духовной карьеры, но „под влиянием литературы шестидесятых годов, в особенности Писарева, — вспоминает И. П. в своей автобиографии, — наши умственные интересы обратились в сторону естествознания, и многие из нас — в числе этих и я — решили изучать в университете естественные науки“.

Приехав в первой половине¹ августа 1870 г. из Рязани в Петербург, И. П. Павлов 14 августа 1870 г. подал ректору университета прошение следующего содержания:

„Его Превосходительству Действительному Статскому Советнику, Ректору Императорского Санкт-Петербургского Университета, Карлу Феодоровичу Кесслеру прошение Ивана Петрова Павлова. Окончив полный курс общеобразовательных

¹ Свидетельство о поведении выдано инспектором Рязанской духовной семинарии 7 августа 1870 г. (д. 16665, л. 2), так что И. П. Павлов мог приехать в Петербург, повидимому, не ранее 10 августа.



Рис. 1. Обложка дела „О зачислении в студенты Ивана Петрова Павлова“.

Новгород 1870

2497
Его Превосходительству
Действительному Статскому Советнику,
Доктору Императорского Санкт-Петербургского Университета, Карлу Вильгельму Кисслеру

прошения

Ивана Николаевича Павлова

Окончив полный курс высшей математической науки в Павловской Духовной Семинарии, по окончании приему Вами Превосходительством при казань меня в число студентов Императорского Санкт-Петербургского Университета по Иммануэлю Фаусту и тобою же разрешен. При сем прилагаю: свидетельство о вступлении и получении петербургского студенческого свидетельства, копии с моих, представляемых статей, о занятии предметом моего, избранного Павлова, Николая Павловича, перекладом, выданным в Петербургской Академии наук, 1869 года, свидетельствую о вступлении в академический и Пространство Императорского о моем поступлении. Августа дня 1870 года.

Иван Павлов руку приложил.

Место жительства и мою на Васильевском острове, на Сидоровой Пространство и 1-й этаж, в Обши барельефа Павла, в А. В. В.

Упомянутые для студента прошения
прилижи о вступлении в университет
и. Студент Иван Павлов

Рис. 2. Прошение И. П. Павлова о приеме в студенты университета.

Его Превосходительству
 Господину Ректору Императорского
 С.-Петербургскаго Университета.
 Студента, того же Универси-
 та, Иеронима Факундуса
 по курсу Ученнаго Павла
 прошу.

Разсуждая, занимаемая истинно-научная
 работа, покорнейше прошу Ваше
 Превосходительство переместить меня
 с Иеронима Факундуса на Физико-
 математический по истиннонаучной ста-
 тистике. 1870 года, Января 10 дня.
 Студент Иероним Павлов.

17 Сентября 1870 года переименовано:
 Иероним Павлов на
 Иероним Павлов.

Рис. 3. Прошение И. П. Павлова о перемещении с юридиче-
 ского на физико-математический факультет.

Всего 22-1/2 отъ всѣхъ чиселъ.

15 Сентября 1820

6.

Его Превосходительству,
Г-ну Ректору Императорскаго
С.-Петербургскаго Университета

того же Университета, Физико-
математическаго Факультета,
по Статистическому Отделению, Г-ну
Венг. Ивану Павлову.

По недостатку матеріальныхъ средствъ
я не могу иметь постоянной платы
за право слушанія лекцій; потому и прошу
Ваше Превосходительство освободить
меня отъ нея. Видительство о моей
бѣдѣ, принужденіи съ зисли Братства
Всужденіи къ прекращенію отъ 14 Августа
ока допущеніи къ просвѣдѣи экзамену.
18^{го} іюля, Сентября 15^{го} г.

Стуженна Иванъ Павловъ.

Рис. 4. Прошение И. П. Павлова об освобождении от платы за слушание лекцій.

One signed

Студента то в Им университет -
дана грамота, то сего
не вид отъ него, Или курса
Ивана Павлова

прошение

to ||
C. Henry Byrnes
Mar 18 by
1914.

[illegible]

Премия присуждена за участие в конкурсе
на тему "Воспитание и образование молодежи"

Кв. Павлов.

Доложено Совету Универ-
ситета 1 сентября 1944
Постановлено: принято
на 16-м заседании

Секретарь Совнага *М. М. М.*

Рис. 7. Письмо И. П. Павлова ректору университета.

наук в Рязанской Духовной Семинарии, покорнейше прошу Ваше Превосходительство принять меня в число студентов Императорского Санкт-Петербургского Университета по Юридическому Факультету и тому же разряду. При сем прилагаю: свидетельство об успехах и поведении, метрическое свидетельство о рождении, копии с них, формулярный список о службе родителя моего, города Рязани Лазаревокладбищенской церкви, священника Петра Дмитриева Павлова за 1869 год, свидетельство о бедности Благочинного и удостоверение Инспектора о моем поведении. Августа дня¹ 1870 года. Иван Павлов руку приложил. Местожителство имею на Васильевском Острове на Среднем проспекте и 1-ой линии, в доме баронессы Раль,² в № 19" (д. 16665, л. 1).

После сдачи проверочного экзамена по русской словесности (с оценкою 5) и по русской истории (с оценкой 4), 31 августа 1870 г. было „определено: записать Павлова в студенты 1 курса Юрилич. разряда“ (д. 16665, л. 1).

Но уже 15 сентября к ректору университета поступило от „студента того же Университета юридического факультета 1-го курса Ивана Павлова прошение“: „Рассудивши заниматься естественными науками,³ покорнейше прошу Ваше Превосходительство переместить меня с Юрилического факультета на Физико-математический, по естественному отделению. 1870 года, сентября 10 дня“, и 17 сентября 1870 года было „определено: переместить Павлова на 1 курс Естеств. разряда“ (д. 16665, л. 5).

Как видно из приводимых ниже документов, материальное положение И. П. Павлова в первый год пребывания в университете было очень тяжелым.

15 сентября И. П. Павлов подал ректору прошение об освобождении от платы за слушание лекций, ссылаясь на свидетельство о бедности, приложенное к прошению от 14 августа (д. 16665, л. 6).

В свидетельстве, подписанном благочинным г. Рязани 6 августа 1870 г., указывалось:

„Иван Петров Павлов, 20 лет, имеет отца священника Петра Павлова, который состоит на службе при Рязанской Лазаревокладбищенской церкви и получает дохода от исправления своей должности около трех сот рублей в год; в семействе у него священника Павлова жена, пятеро детей, из коих двое Дмитрий и Петр обучаются в Рязанской Духовной Семинарии на свой счет, а прочие малолетние живут при отце. Священник Павлов хотя имеет собственный деревянный дом в городе Рязани, но оный стоит в отдаленном расстоянии от центра города, не всегда бывает занят постояльцами, и потому не может приносить большого дохода; при том с дома вносится не малый налог в Государственный доход и в Земство. Почему священник Павлов, имея небольшие средства к содержанию своего семейства, не может вносить в Санктпетербург-

¹ Дата в подлиннике отсутствует; известна лишь дата поступления прошения в канцелярию университета (14 августа). (Прим. мое. — С. Д.).

² Ныне д. № 46/7 по 1-й линии. (Прим. мое. — С. Д.).

³ Мы не можем сейчас сказать, почему И. П., еще в годы учения в семинарии решивший изучать естественные науки, поступил прежде на Юридический факультет. Примечательно, что его младший брат Дмитрий Петрович, также поступил в августе 1871 г. на Юридический факультет, а в сентябре того же года подал прошение о переводе его на естественное отделение Физико-математического факультета. (Прим. мое. — С. Д.).

ский Университет положенной платы за слушание лекций сыном его Иваном Павловым, если оный будет принят в Университет" (д. 16665, л. 8-об.).

На прошении И. П. Павлова имеется пометка „освободить от всей платы" (д. 16665, л. 6).

Несмотря на освобождение от платы за слушание лекций, материальное положение И. П. оставалось тяжелым, и 6 октября того же года он подал ректору прошение следующего содержания: „Имея недостаточные материальные средства, пропустивши срок подачи прошения о назначении мне стипендии, покорнейше прошу Ваше Превосходительство ходатайствовать перед Советом Университета о назначении мне какого-либо пособия. 1870 г. Октября 6-го дня. Студент Иван Павлов". На прошении пометка: „По журналу Правления 21 октября 1870 г. назначено в пособие 20 р." (д. 16665, л. 9). 13 января 1871 г., „крайне нуждаясь в средствах для прожития", И. П. Павлов снова обратился к ректору с аналогичной просьбой и 14 января получил пособие в 10 р. (д. 16665, л. 10).

В первые месяцы своего пребывания в Петербурге И. П. Павлов жил на Васильевском острове, в том же доме, в котором он поселился по приезду из Рязани. В апреле 1871 г. он переехал на Петербургскую сторону и поселился в д. № 3 по Съезжинской улице (д. 16665, л. 14). К весне 1871 г. здоровье И. П. Павлова ухудшилось: 27 апреля доктор медицины Успенский засвидетельствовал, что студент „Иван Павлов страдает расстройством нервов (neurosismus)" (д. 16665, л. 7).

Весною И. П. Павлов экзаменов не сдавал и в мае 1871 г. уехал на родину в Рязань. Возвратившись оттуда 17 августа (отметка на отпуском билете, д. 16665, л. 12), он снова поселился на Съезжинской улице в д. № 3 и прожил здесь до летних каникул (д. 16665, л. 39).

К сдаче экзаменов по предметам 1-го курса И. П. приступил в сентябре 1871 г. В один и тот же день, 13 сентября, он сдал экзамены по богословию (экзаминатор — проф. В. Полисадов, оценка 5) и по неорганической химии (экзаминаторы — проф. Д. Менделеев и проф. Н. Меншуткин, оценка 5) и вскоре после того (дата не известна) — по ботанике (экзаминатор — проф. А. Бекетов, оценка 4) (ГИАЛО, ф. 14, 1871 г., св. 1049, д. 14807 „Физико-математического факультета о переводных и окончательных испытаниях студентов и вольнослушателей", л. л. 87—89).

16 сентября 1871 г. И. П. Павлов, уже студент 2-го курса, „имея недостаточные средства для содержания", обратился к ректору с прошением о назначении ему стипендии (д. 16665, л. 15). К прошению было приложено свидетельство, выданное благочинным г. Рязани 6 августа 1871 г. (д. 16665, л. 16-об.). Содержание свидетельства мало отличается от приведенного выше. На прошении имеется пометка: „Назначена университетская стипендия¹ с 1 сентября 1871 г. по 1 сентября 1872 г." (д. 16665, л. 15).

Весною 1872 г. И. П. Павлов сдал экзамены по предметам 2-го курса: 25 апреля — по органической химии (с оценкою 5) и по аналитической химии (с оценкою 4), экзаминаторами были проф. Н. Меншуткин и проф. А. Бутлеров; вслед за тем в один и тот же день (дата не известна) — по анатомии (с оценкою 5) и по физиологии (с оценкою 5), экзаминаторами были проф. Ф. Овсянников и проф. И. Цюн; 13 мая — по физике (с оценкою 4), экзаминатором был проф. Ф. Петрушевский; 24 мая — по анатомии и физиологии растений (с оценкою 5), экзаминатором был

¹ Размер университетской стипендии в это время равнялся 180 р. в год. (Прим. мос. — С. Д.).

проф. А. Фаминцын и 29 мая — по физической географии (подписи экзаминатора нет, оценка 4) (ГИАЛО, ф. 14, 1872 г., св. 1049, д. 14810 „Физико-математического факультета о переводных и окончательных испытаниях за 1872 год“, л. л. 32-об., 34-об., 36-об., 37-об., 38-об.).

После сдачи экзаменов И. П. Павлов уехал в Рязань и возвратился оттуда, как значится в отпускном билете, 31 августа 1872 г. (д. 16665, л. 43). Поселился он снова на Съезжинской улице, в д. № 3 (д. 16665, л. л. 39 и 40 об.), но в ноябре переехал на Васильевский Остров и поселился на 5-й линии, д. № 40, кв. 29. Здесь И. П. прожил всего лишь 2 месяца, а затем в январе 1873 г. переехал на 6-ю линию, в д. № 29, кв. 6 (д. 16665, л. л. 30 и 31-об.).

6 сентября 1872 г. И. П. Павлов обратился к ректору с прошением о замене ему 180-рублевой стипендии 300-рублевой. На прошении — пометка, сделанная рукою инспектора студентов Н. Озередкого: „Студ. Ив. Павлов поведения весьма хорошего“, и ниже: „По журналу Совета 18 сентября 1872 года назначена Павлову императорская стипендия с 1 сентября по 1 июля 1873 года“ (д. 16665, л. 41).

В апреле 1873 г. И. П. приступил к сдаче экзаменов по предметам 3-го курса. 3 апреля он сдал экзамен по курсу общей зоологии (экзаминатор — проф. К. Кесслер, оценка $4\frac{1}{2}$), 18 апреля — по общему курсу минералогии (экзаминаторы — доц. М. Ерофеев и проф. А. Иностранцев, оценка 4) и 1 мая — по общему курсу геологии и палеонтологии (экзаминаторы — проф. А. Иностранцев и доц. М. Ерофеев, оценка 5) (ГИАЛО, ф. 14, 1873 г., св. 1049, д. 14812 „Физико-математического факультета о переводных и окончательных испытаниях“, л. л. 91-об., 93-об., 94-об.).

Сразу после сдачи экзаменов И. П. Павлов получил увольнительный билет в Рязань (д. 16665, л. 32). Из отпуска он возвратился 7 сентября и поселился там же, где жил до отпуска (6-я линия В. О., д. № 29, кв. 6).

18 января 1874 г. И. П. Павлов подал декану факультета прошение следующего содержания:

„Его Превосходительству Господину Декану Физико-Математического факультета Императорского С.-Петербургского Университета, студента того же университета и факультета, по естественному отделению, 4-го курса Ивана Петрова Павлова прошение. В 1872 году, переходя со 2-го курса на 3-й, я избрал своею специальностью химию с физиологиею животных. Но в 1872/3 учебный год только весьма мало можно было сделать для изучения такой специальности. На нашем 3-м курсе еще продолжались предметы общего курса, именно читались: минералогия и геология. Практические занятия ограничились проделыванием количественного анализа. А кроме того надо было еще сдавать в конце 3-го курса экзамены по зоологии, читавшейся 2 года. Оказавшись на 4-м курсе, я нашел невозможным только в один остающийся год более или менее основательно и теоретически и практически ознакомиться с предметами моей специальности. А потому возымел намерение пробыть на 4-м курсе 2 года — один для занятий физиологиею и необходимо связанными с нею анатомиею и гистологиею животного тела, а другой для занятий по химии. И до сих пор в нынешнем учебном году занимался только физиологиею с анатомиею и гистологиею. Но свое намерение вполне и верно я мог исполнить лишь тогда, когда бы и на следующий год я был также обеспечен в содержании, как нынешний (теперь я

получаю императорскую стипендию). Небудь этого, я едва ли буду в выигрыше, растянувши университетской курс еще на год. Занятия для добывания средств могли бы отнять у меня значительную часть времени, на которое я рассчитываю. Но занятия такие ведь могут и совсем не случаться! В виду этого, может быть, было бы благоразумнее начинать, пока есть время, готовиться к экзамену по химии. Поэтому я и прошу Ваше превосходительство, ходатайствовать пред факультетом о том, нельзя ли мне надеяться или остаться при моей теперешней стипендии и на следующий год или получить другое какое пособие в том же размере. В удостоверение того, что этот год не прошел для меня даром, я сдал бы экзамены по физиологии, анатомии и гистологии — и представил бы или какую-нибудь самостоятельную работу или обзорные готовые факты и взгляды относительно какого-нибудь предмета физиологии животных к времени экзаменов. Я бы отказался только сдавать экзамен по химии, [потому] что мне не хотелось бы прерывать моих теперешних занятий по физиологии. Последним предложением я не имею в виду¹ кандидатского экзамена; в конце следующего учебного года я готов сдавать экзамен по обоим предметам моей специальности. Студент Иван Павлов. 1874-го года Генваря, 18-го дня". На прошении лаконичная резолюция: „Отказать“ (д. 16665, л. 26-об.).

Еще за год до этого, 26 января 1873 г., декан Физико-математического факультета (проф. А. Н. Бекетов), донес Совету Петербургского университета, что на соискание наград медалями в 1874 г. факультет предложил в числе прочих тему: „О нервах, заведывающих работою в поджелудочной железе“ (ГИАЛО, ф. 14, год 1873, св. 209, д. 7256 „О назначении тем для соискания наград медалями в 1874 году“, л. 3¹). На эту тему были представлены 2 сочинения под девизами: „La médecine est la science la plus vaste, car elle les comprend toutes“ и „Лучшая школа для человеческого мышления — самостоятельные естественно-научные исследования“.

При рассмотрении представленных сочинений Советом в заседании 3 февраля 1875 г. было определено: „Окончивших курс по разряду естественных наук Михаила Афанасьева и Ивана Павлова² за диссертации, написанные ими совместно при производстве ими исследований «о нервах, заведывающих работою в поджелудочной железе» (большинством 25 голосов, поданных за выдачу одной общей золотой медали против 10 голосов, полагающих выдать две медали) удостоить награды золотой медалью“ (ГИАЛО, ф. 14, 1875 г., св. 426, д. 11333 „Журналы заседаний С.-Петербургского университета“, л. 28).

Данных о том, ездил ли И. П. в этом году на каникулы домой, в архиве не сохранилось. Во всяком случае, в середине августа он был в Петербурге и жил на углу 4-й линии В. О. и Малого проспекта, д. № 55/8, кв. 4 (д. 16665, л. л. 22 и 23 об.).

Несмотря на отказ декана факультета, И. П. Павлов твердо решил задержаться на последнем курсе еще на год. Не получая стипендии, он 4 сентября 1874 г. обратился к ректору с прошением: „Приступая к сдаче окончательных экзаменов, прошу Ваше Превосходительство ходатайствовать пред Советом Университета о назначении мне пособия.

¹ Последние слова написаны неразборчиво. Мы приводим предположительный текст. (Прим. мое. — С. Д.).

² Следует думать, что свое сочинение И. П. представил под вторым девизом. (Прим. мое. — С. Д.).

Студент Иван Павлов. 1875-го года сентября, 4-го дня". 30 октября 1874 г. И. П. Павлову было назначено пособие в 50 р. (д. 16665, л. 24). Но в это время И. П. Павлов не был уже студентом университета. 28 сентября 1874 г. ему было выдано (за № 3220) из правления университета свидетельство:

„Предъявитель сего, сын священника Иван Петров Павлов, православного вероисповедания, родившийся 14 сентября 1849 года, окончив курс общеобразовательных наук в Рязанской Духовной Семинарии, поступил в число студентов Императорского С.-Петербургского Университета 31 августа 1870 года и слушал лекции по Естественному разряду Физико-математического факультета 1, 2, 3 и 4 курсов при поведении весьма хорошо, а 14 августа 1874 года как прослушавший полный Университетский курс, но недержавший еще окончательного испытания, уволен из студентов, с правом подвергнуться означенному испытанию в установленный для сего срок. В удостоверение чего дано Павлову из Правления Университета это свидетельство, которое может служить ему видом на жительство“ (д. 16665, л. 20).

В конце января 1875 г. И. П. Павлов переехал с Васильевского Острова на Петербургскую сторону. Он поселился вначале на одной из улиц в районе Б. Дворянской ул. (названия нам разобрать не удалось; мы знаем лишь, что она находилась в том же полицейском участке, что и Б. Дворянская ул.). В марте он переехал в д. № 23 по Б. Дворянской улице, в апреле — в д. № 29 по Кронверкскому проспекту и, наконец, в мае — в д. № 14 по Б. Дворянской улице (д. 16665, л. л. 20 и 21 об.).

В мае 1875 г. он сдал последние экзамены: 8 мая — по органической (оценка 4), неорганической (оценка 5) и аналитической (оценка 5) химии (экзаминаторы — проф. А. Бутлеров и проф. Н. Меншуткин) и 30 мая — по французскому языку (экзаминатор — лектор И. Флери, оценка 3) (ГИАЛО, ф. 14, св. 1050, год 1875, д. 14780 „Физико-математического факультета об экзаменах переводных, контрольных и окончательных за 1875 год“, л. л. 94-об. и 96-об.).

В сохранившихся в архиве делах нет данных относительно сроков и результатов окончательных экзаменов по остальным предметам. О результатах их мы знаем лишь из диплома. Последний в архиве имеется в копии, на которой сохранилась надпись И. П. Павлова: „[Ди]плом получил Иван Павлов“.

Университет И. П. Павлов окончил с ученой степенью кандидата. 31 мая 1875 г. Советом Петербургского университета было определено „Утвердить в ученой степени кандидата следующих студентов, выдержавших установленные испытания и представивших диссертации“; в их числе по разряду естественных наук: „Ивана Петрова Павлова“ (д. 11333, л. л. 122-об. и 123).

В описи кандидатских диссертаций, защищенных в 1875 г., диссертации И. П. Павлова не значится. Не сообщает о ней И. П. Павлов и в списке своих исследований, выполненных им в ранние годы своей научной деятельности.

Приведенными фактами исчерпываются архивные данные об университетском (студенческом) периоде жизни И. П. Павлова. Мы считаем, однако, целесообразным дополнить изложение фактами, относящимися к значительно более позднему периоду жизни великого физиолога: мы имеем в виду избрание его почетным членом родного ему университета.

8 ноября 1913 г. Физико-математический факультет постановил „ходатайствовать об избрании в почетные члены С.-Петербургского университета известного физиолога И. П. Павлова“ (ГИАЛО, ф. 14, г. 1913,

св. 389, д. 10755 „Об избрании в почетные члены академика И. П. Павлова“, л. 80-об.).

К представлению была приложена написанная рукою проф. Н. Е. Введенского мотивировка представления. Приводим текст:

„Иван Петрович Павлов, профессор Военно-Медицинской Академии, член Института экспериментальной медицины, член С.-Петербургской Академии Наук, пользуется настолько обширной известностью не только среди специалистов, но и среди всего образованного мира, что представление его в почетные члены нашего Университета не нуждается в приведении каких-либо подробных обоснований. Наш Университет может с честью отметить, что по первой научной подготовке и по первым шагам самостоятельных исследований он является воспитанником нашего Университета. Будучи студентом Естественного отделения Физико-математического факультета, он произвел в физиологической лаборатории, руководимой в то время Ф. В. Овсянниковым и И. Ф. Ционом, первую экспериментальную работу, удостоенную от Университета золотой медали. Эта работа относилась к той области физиологии, где он впоследствии в особенности прославил свое имя, именно к области получения пищеварительных соков. Поступив по окончании Университета в Медико-Хирургическую академию на 3-й курс, он рядом с изучением медицины продолжал непрерывно и настойчиво работать по физиологии и отсюда берут начало его весьма ценные труды по исследованию действия сердечных нервов. Позднее, получив кафедру в Военно-Медицинской Академии и лабораторию в Институте экспериментальной медицины, он весь уходит в изучение деятельности желез животного организма. Здесь он внес так много ценного и существенного, что было бы долго перечислять его выдающиеся заслуги. Один из самых искусных вивисекторов, придумавший новые и остроумные способы для получения и детального изучения пищеварительных соков, выяснивший до тонкости и виртуозности многие вопросы, относящиеся к механизму и иннервации железистых аппаратов организма, он в позднейшие годы, при помощи выработанных им методов, энергично и настойчиво вместе со своими учениками отдавался изучению так называемых «условных рефлексов» — крайне интересной области, где вопросы нервной физиологии соприкасаются с вопросами психологическими. Избирая в свои почетные члены, наш Университет отдаст со своей стороны дань уважения его общепризнанным талантам и выдающимся заслугам пред наукой. Профессор Н. Введенский“ (ГИАЛО, ф. 14, 1913 г., св. 433, д. 11354 „Журнал заседаний Совета“, л. л. 113-об., 114).

Заслушав представление факультета, Совет 2 декабря 1913 г. постановил: „Баллотировать в этом же заседании“ (д. 11354, л. 80). При баллотировке оказалось, что И. П. Павлов получил 40 избирательных и 11 неизбирательных шаров (д. 11354, л. 81). 29 января 1914 г. министр народного просвещения утвердил это постановление Совета.

В дипломе, подписанном ректором университета, проректором и деканами факультетов 30 апреля 1914 г. (№ 1999) и поднесенном И. П. Павлову, указывалось на „высокоценные заслуги“ его „в физиологии пищеварительных процессов, где им разработаны новые методы, раскрыта замечательная приспособляемость состава отделяемых соков к меняющемуся составу пищи и выяснены разнообразные и сложные влияния нервной

системы на деятельность железистых аппаратов организма“ (д. 10755, л. 10).

В ответ на избрание его почетным членом университета И. П. Павлов направил ректору письмо:

„С.-Петербург, мая 18 дня 1914 г. Высокоуважаемый Господин Ректор. Имею честь принести Вам и всем членам Совета Императорского С.-Петербургского Университета мою глубочайшую благодарность за высокую и щедрую оценку моей научной деятельности. Оказанное мне отличие тем более меня трогает, что исходит от родного мне Университета, с которым для меня навсегда связаны самые глубокие научные впечатления, определившие смысл и характер всей моей последующей жизни. Прошу принять уверение в совершенном уважении и истинной преданности Ив. Павлов“ (д. 10755, л. 11).

Статьи В. В. Артемьева и Е. Б. Бабского, Л. Г. Воронина, Д. М. Гзгзяна, А. А. Горской, Л. С. Грачевой и М. А. Усиевича, А. И. Карамяна, И. С. Розенталя, А. И. Смирнова, И. С. Цитовича, посвященные памяти И. П. Павлова, будут напечатаны в № 1 1950 г.

Редакция

Подписано к печати 14/IX 1949 г. Печ. л. 9 + 5 вклеек. Уч.-изд. л. 13³/₄. М-19577.
Тираж 3500. Зак. № 1481.

1-я типография Издательства Академии Наук СССР. Ленинград, В. О., 9 линия, 12.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Сто лет со дня рождения И. П. Павлова	I—IV
Э. Ш. Айрапетьянц и Е. В. Стефанович. Интероцептивная сигнализация и симпатическая нервная система. Сообщение I. Характер интероцепции при удаленных верхних шейных симпатических ганглиях	481
П. К. Анохин. Рефлекс и функциональная система как факторы физиологической интеграции	491
Э. А. Асратян. Предварительные результаты и перспективы применения нового способа анемического поражения центральной нервной системы высших животных	504
К. М. Быков и А. Т. Пшоник. О природе условного рефлекса	509
Г. А. Васильев. Некоторые особенности высшей нервной деятельности лошадей	525
Э. Г. Вацуро. Принцип ведущей афферентации в учении о высшей нервной деятельности	535
Г. В. Гершуни. Рефлекторные реакции при воздействии внешних раздражений на органы чувств человека в их связи с ощущениями	541
Н. И. Гращенков. Условнорефлекторный механизм неврогенной гипертензии	561
Г. П. Зеленый. К вопросу о влиянии экстирпаций различных отделов коры головного мозга у собак на функции размножения и потомство	566
Г. А. Иванов-Смоленский. О взаимодействии первой и второй сигнальных систем при некоторых физиологических и патологических условиях	571
П. С. Купалов. О механизме процесса условного возбуждения	532
Н. И. Лагутина и Н. А. Рожанский. О расположении подкорковых пищевых центров	587
Л. А. Орбели. Адапционно-трофическая роль симпатической нервной системы и мозжечка и высшая нервная деятельность	594
А. В. Палладин. Синтез и распад полисахаридов в головном мозгу	596
В. В. Строганов. Взаимная индукция и напряжение нервных процессов в коре больших полушарий. Сообщение I	604
Г. В. Фольборт. Процессы утомления и восстановления в нервной системе и их значение для понимания патологических состояний	609
С. М. Дионесов. Материалы к биографии академика Ивана Петровича Павлова (И. П. Павлов в Петербургском университете)	614

Издательство Академии Наук СССР выпускает к предстоящему 100-летию со дня рождения величайшего физиолога мира, корифея русского естествознания, акад. И. П. Павлова следующие книги:

И. П. Павлов. Избранные произведения. 35 авт. л., ц. 30 руб.

В книге собраны знаменитые работы И. П. Павлова по физиологии сердца, кровообращению, физиологии печени. Включены также работы по физиологии пищеварения, в частности знаменитые „Лекции о работе главных пищеварительных желез“, речи и статьи о взаимоотношении физиологии и медицины. В книгу включены также основные произведения И. П. Павлова по высшей нервной деятельности (речи, вошедшие в „Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных“ и отдельные главы из „Лекций о работе больших полушарий головного мозга“).

И. П. Павлов. Полное собрание трудов, т. V, 33 авт. л., ц. 27 руб.

Том V содержит более 20 статей по различным специальным разделам физиологии пищеварения и нервной системы, относящихся к разным периодам работы И. П. Павлова. Кроме того, помещены записи многочисленных выступлений И. П. Павлова при обсуждении различных докладов физиологов в научных обществах. Том завершается автобиографией и воспоминаниями И. П. Павлова.

„Павловские среды“, т. I, 26 авт. л., ц. 24 руб.; т. II, 45 авт. л., ц. 39 руб.; т. III, 33,5 авт. л., ц. 27 руб.

Протоколы и стенограммы бесед И. П. Павлова с сотрудниками по вопросам высшей нервной деятельности. Беседы эти он систематически проводил в последние годы своей жизни. Они обычно происходили по средам.

Записи дают живой образ И. П. Павлова со всеми особенностями его характера и речи. Протоколы „сред“ охватывают период с 1929 г. по первое полугодие 1933 г., стенограммы — со второго полугодия 1933 г. по февраль 1936 г.

Имеются в продаже:

И. П. Павлов. Полное собрание трудов, т. III. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных — условные рефлексы. (Статьи, доклады, лекции, речи). 1949, 503 стр., ц. 44 руб.

И. П. Павлов. Полное собрание трудов, т. IV. Лекции о работе больших полушарий головного мозга. 1947, 351 стр., ц. 27 руб.

И. П. Павлов. Лекции о работе главных пищеварительных желез. Редакция и статья акад. К. М. Быкова. Серия „Классики науки“, 1949, 290 стр., ц. 18 руб.

Книги продаются в книжных магазинах КОГИЗ республиканских, областных книго-торгов и в магазинах „Академкнига“ (Москва, ул. Горького, д. 6; Ленинград, Литейный проспект, 53-а; Киев, Б. Владимирская, 53; Свердловск, ул. Белинского, 71-в; Ташкент, ул. К. Маркса, 29).

Заказы выполняются наложенным платежом

С заказами обращаться:

Москва, Большой Черкасский пер., д. 2, контора „Академкнига“; Ленинград, 120, Литейный проспект, 53-а, Ленинградское отделение „Академкнига“.