

КРА
ПР 308
41

АКАДЕМИЯ НАУК СОЮЗА ССР

**ТРУДЫ
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ
ЛАБОРАТОРИЙ**

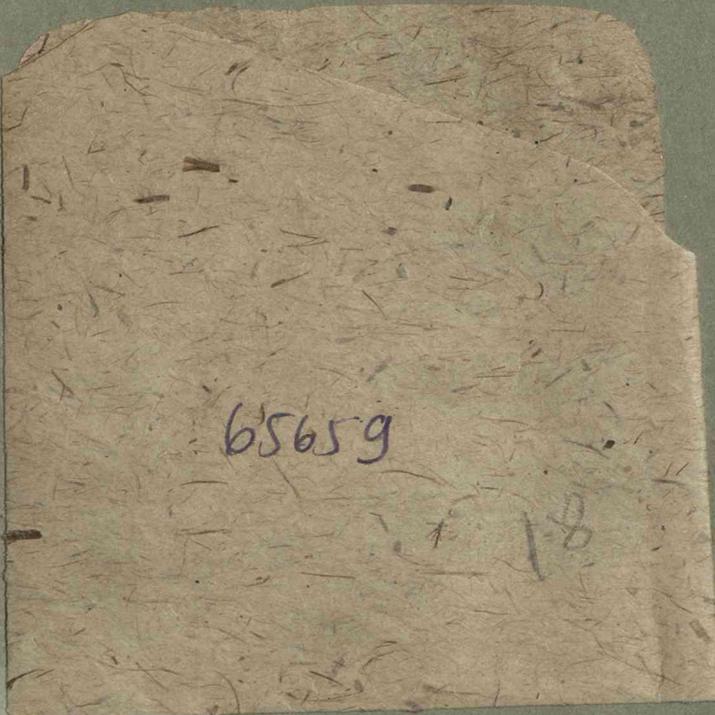
имени И. П. ПАВЛОВА

Том XI

1944

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

net



65659

18

SDN 5-1458428

Пр 308
41

крг!

ТРУДЫ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ЛАБОРАТОРИЙ

имени И. П. ПАВЛОВА

Основаны И. П. Павловым

Том XI

Под редакцией

акад. Л. А. Орбели, проф. П. С. Купалова, проф. Л. Н. Федорова,
проф. Н. А. Подкопаева и проф. А. А. Данилова

Б-1458428

РЯЗАНСКАЯ ОБЛАСТНАЯ
УНИВЕРСАЛЬНАЯ НАУЧНАЯ
БИБЛИОТЕКА ИМ. ГОРЬКОГО

1944

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА — ЛЕНИНГРАД

*Ответственный редактор
акад. Л. А. ОРБЕЛИ*

Печатается по постановлению Редакционного издательского совета АН СССР за № 2010

Редактор А. Гайсинович

*Подписано в печать 21 февраля 1944 г. Печ. л. 12. Учетно-издат. л. 17. Тираж 2000.
Л33835. Цена 11 руб. Заказ № 4771.*

*1-я Образцовая тип. треста «Полиграфкнига» Огиза при СНК РСФСР,
Москва, Валуевая, 28.*

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

И. И. Филаретов. О патологической инертности условно-рефлекторного возбуждения	5
В. К. Федоров. О зависимости интенсивности реакции раздражаемой корковой клетки от длительности отдыха между моментами ее деятельного состояния	9
С. В. Клещов. Тормозной условный рефлекс на отношение тонов	21
В. В. Яковлева. Исследование подвижности нервных процессов собаки типа сангвиника	31
В. В. Яковлева. Случай стойкого изменения характера условно-рефлекторной деятельности собаки	44
В. И. Павлова. Один из промежуточных типов высшей нервной деятельности	57
В. И. Павлова. Влияние режима на условно-рефлекторную деятельность	62
В. И. Павлова. Влияние продолжения условного раздражителя во время действия безусловного на размер условного секреторного эффекта	64
Д. А. Каменский. Влияние противохорадных медикаментов на условно-рефлекторную деятельность собак	71
В. К. Федоров. Зависимость величины кислотных условных рефлексов от количества раствора соляной кислоты	76
В. К. Федоров. Иррадиация очень сильного раздражения в больших полушариях головного мозга	83
В. К. Федоров. Последовательность функциональных нарушений высшей нервной деятельности	92
Б. Н. Луков. О суммации коротких условных раздражителей	109
Б. Н. Луков. Влияние длительности интервалов между применением условных раздражителей на состояние пищевого возбуждения	116
Е. А. Яковлева. Периферическая хронаксия в связи с условно-рефлекторной деятельностью после экстирпации участков коры полушарий у собак	121
Е. А. Яковлева. О соотношении между величиной периферической хронаксии и состоянием возбудимости пищевого центра при условно-рефлекторной деятельности	134
Л. В. Васильева и И. С. Розенталь. Сравнительная характеристика различных тактильных дифференцировок	139
Л. В. Васильева и И. С. Розенталь. К физиологии корковых симметричных пунктов. Сообщение I. Взаимоотношение процессов возбуждения и торможения при двигательных условных рефлексах у собак	166
Л. В. Васильева и И. С. Розенталь. К физиологии корковых симметричных пунктов. Сообщение II. Взаимоотношение процессов возбуждения и торможения при чередовании слонных тактильных положительного и отрицательного условных рефлексов с симметричных мест кожи собак	181

Настоящий том содержит работы
Физиологического отдела Ленфилиала ВИЭМ
Руководитель отдела проф. П. С. Купалов

О патологической инертности условно-рефлекторного возбуждения

И. И. ФИЛАРЕТОВ

Физиологический отдел Ленфильнала ВИЭМ им. М. Горького;

зав. отделом акад. И. П. Павлов

Первым экспериментальным животным, давшим возможность установить существование патологической инертности условно-рефлекторного возбуждения, была собака по кличке Икар, жившая в лаборатории с 1921 г. Икар принадлежал к сильному, возбудимому типу, был очень агрессивен и к людям, и к животным. В лабораторной работе отличался недостаточно резким различием величин условно-рефлекторного слюноотделения на сильные и слабые условные раздражители¹. Абсолютной, «нолевой» дифференцировки получить у Икара не удалось.

В первом периоде работы применялись следующие условные, подкреплявшиеся мяско-сухарным порошком, на 20 секунд отставленные раздражители с пятиминутными промежутками между ними.

Сильные: 1) тон органной деревянной трубы — 280 колебаний в секунду; 2) бульканье — звук, получавшийся от прохождения воздуха через слой воды в 4 см высоты, заключенной в стеклянном флаконе; 3) метроном — 76 ударов в минуту.

Слабые: 4) кожно-механическое раздражение — едва ощущаемые прикосновения 30 раз в минуту, получаемые от электропневматического автомата; 5) оптический раздражитель — стеклянный шар, диаметром в 10 см, беззвучно наполнявшийся крепким раствором метиленовой синьки за время условного раздражения и так же опорожнявшийся за время подкрепления; 6) шумовой раздражитель — чуть слышное звучание сжатого воздуха, подававшегося из газометра, при выходе его из очень маленького отверстия в конусообразный жестяной рупор, висевший под экспериментальным столом.

Отрицательным условным раздражителем был метроном — 152 удара в минуту.

Шумовое раздражение, введенное в систему условных раздражителей еще в то время, когда опыты велись без стереотипа, и дававшееся тогда не ежедневно, с 5.I.1931 г. применялось в каждом опыте. Слабость шумового раздражителя, доведенного до предела слышимости собаки, заставляла ее чрезвычайно напряженно прислушиваться, что внешне выражалось в своеобразной двигательной реакции.

Эта двигательная реакция состояла в том, что Икар становился на край стола, низко нагибался к рупору, припадая на передние лапы, и однажды даже лег. С течением времени реакция приняла патологически застойный характер, проявляясь как в промежутках между раздражителями, так и в период изолированного действия других условных раздражителей.

¹ Имеются в виду средние арифметические величины.

Причиной патологического явления, по мнению И. П. Павлова, надо считать перенапряжение раздражительного процесса, так как исключительная слабость внешнего раздражителя вызвала чрезвычайное напряжение ориентировочного двигательного аппарата как общего локомоторного, так и специального, т. е. установочного аппарата рецептора данного раздражения.

Привожу протокол последнего опыта с шумовым раздражителем как пример условно-рефлекторной деятельности Икара в первом периоде.

Опыт № 452

Икар

30.IV.1931

Условный раздражитель	Запаздывание условного рефлекса (в сек.)	Условный рефлекс	Безусловный рефлекс	Примечание
		(в делениях шкалы) ¹		
Тон	—	49	372	
Касалка	—	40	370	
Метроном +	1	51	355	
Оптическое	2	40	336	
Бульканье	1	54	351	
Шум	—	40	360	
Метроном —	—	6	—	Последовательное слюноотделение после дифференцировки по 20 сек. 3 + 4

Такая же двигательная реакция как и на шум в приведенном опыте, была отмечена уже перед оптическим раздражением и в дальнейшем перед бульканьем и даже перед отрицательным метрономом, причем специальная двигательная реакция на отрицательный метроном отсутствовала совсем.

Так было при наличии в системе условных раздражений шумового раздражения, но явление не ослабело, а усилилось после отмены шумового раздражения. Двигательная реакция на шумовое раздражение впоследствии занимала значительную часть опыта, появляясь менее и реже всего во время еды и чаще и больше всего перед условными раздражениями.

Привожу протокол опыта № 678 как пример работы Икара во втором периоде (без шумового раздражения). В нем не упоминаются следующие условные раздражения: тоновое, оптическое и шумовое, как давно отмененные. В качестве слабого раздражения введено (с опыта № 456) световое, получавшееся от 40-ваттной опаловой лампы при 180 омах сопротивления в ее цепи и от 25-ваттной затемненной обыкновенной осветительной лампы накаливания. Другие условные раздра-

¹ Одно деление шкалы равняется 0,01 см³.

жения остались неизменными со времени опыта № 452. Промежутки времени между раздражениями, отставление условных раздражений и подкрепление их прежние.

Двигательная реакция на шумовое раздражение в этом опыте имела во всех промежутках времени между началом условных раздражений и концом еды. Перед первым световым раздражением она появилась минуты за две. Она имела также во время действия всех

Икар

Опыт № 678

18.VI.1932

Условный раздражитель	Запаздывание условного рефлекса (в сек.)	Условный рефлекс	Безусловный рефлекс	Примечание
		(в делениях шкалы)		
Свет	—	54	314	
Бульканье	—	53	331	
Касалка	2	40	353	
Свет	1	44	353	
Метроном +	1	40	332	
Метроном —	—	7	—	Последовательное слюноотделение по 20 сек. 0+4

условных раздражителей, не исключая отрицательного метронома. Условный рефлекс на положительный метроном, повидимому, снижен шумовой двигательной реакцией.

Впервые двигательная реакция только перед шумовым раздражителем отмечена в опыте № 403, 3. II. 1931 г. Отсутствие двигательной реакции на шумовое раздражение впервые было в опыте № 1062, 24. IV. 1934 г., и второй раз в опыте № 1083, 25. V. 1934 г. Последний раз наличие шумовой двигательной реакции отмечено в протоколе опыта № 1273, 30. IV. 1935 г.

Описанный факт, послуживший акад. И. П. Павлову основанием для выделения особой формы заболевания изолированного пункта коры больших полушарий — патологической застойности или инертности процесса возбуждения, и дал повод для подыскания подходящего материала другим сотрудникам школы акад. И. П. Павлова (М. К. Петрова, С. В. Клещов и другие).

Выводы

Перенапряжение процесса возбуждения может вести к появлению патологического состояния, изолированно возникающего и могущего быть охарактеризованным как патологическая застойность или инертность процесса возбуждения.

On pathological inertness of excitation in conditioning

By I. I. FILARETOV

Leningrad Branch of the Gorky All-Union Institute for Experimental Medicine
(Physiology Department, Head I. P. Pavlov, Member of the Academy of sciences)

One of the dogs under experiment had developed among other food conditioned reflexes, a reflex to a very feebly audible noise. In response to the noise there had seen appeared a peculiar motor reaction, the dog making every effort to catch the sound. It would walk over to the edge of the table on which it was standing and fall on its forelegs lowering its head and looking under the table where the source of the noise had been placed.

Later this reaction assumed an obsessional character and was shown by the dog not only at every interval but also in response to other stimuli, auditory and visual, located at different places of the chamber. It even gained in strength after the noise was eliminated, and persisted several years. This kind of obsessional motor reaction has led I. P. Pavlov to separate a special form of disease affecting an isolated point in the cortex of cerebral hemispheres, and assign it the name of pathological stagnation or inertness of the excitation process. Further investigations carried on by several authors have given a detailed picture of this form of pathology of the nervous system and permitted to connect it with obsessional neurosis and paranoia.

О зависимости интенсивности реакции раздражаемой корковой клетки от длительности отдыха между моментами ее деятельного состояния

В. К. ФЕДОРОВ

Физиологический отдел Ленфильнала ВИЭМ им. М Горького;
зав. отделом акад. И. П. Павлов

I

Вопрос о быстроте полного восстановления корковых клеток больших полушарий головного мозга после их возбуждения остается недостаточно разработанным. Для накопления фактического материала по этому вопросу предпринято настоящее исследование. Опыты были поставлены на собаке безудержного типа (Пострел) в возрасте 13—14 лет. Кроме ухудшения зрения из-за катаракты, эта собака не обнаруживала признаков старости. Она имела сложную систему из разнообразных условных рефлексов, положительных и тормозных, с которой прекрасно справлялась, причем все положительные рефлексы (их применялось шесть), повторяемые каждый день по одному разу, до конца опыта сохраняли соответствующую величину.

Пострел

Время	Условный раздражитель	Продолжительность изолированного действия раздражителя (в сек.)	Период запаздывания условного слюноотделения (в сек.)	Величина условного слюнного рефлекса (в делениях шкалы ¹)
4 ч. 20 м.	Бульканье	30	4	46
4 » 26 »	Треск средней силы	30	2	74
4 » 32 »	Лампа	30	5	25
4 » 38 »	Метроном +	30	3	43
4 » 44 »	Тон	30	2	38
4 » 50 »	Треск очень сильный +	30	2	53
4 » 56 »	Условный тормоз (Касалка и потом сильный треск)	30	7	12
5 » 02 »	Сильный треск —	30	3	17
5 » 08 »	Метроном —	30	4	7

Примечание 1. Рефлекс на втором месте по порядку у этой собаки обычно особенно сильно увеличивается. 2. Тормоза обычно не точны, что соответствует безудержному типу нервной системы. 3. Сверхсильный раздражитель — сильный треск; сильные раздражители — бульканье, треск средней силы, метроном, тон; слабый раздражитель — лампа.

¹ Каждое деление шкалы равнялось 0,01 см³.

Поставив опыт с повторением одного и того же условного раздражителя при обычных для нашей собаки шестиминутных промежутках между раздражителями, можно было отметить значительную тенденцию к падению условного рефлекса, начиная со второго применения условного раздражителя, по мере его повторения (опыт 5. II. 1932 г.).

Пострел

Опыт 5. II. 1932

Время	Условный раздражитель	Продолжительность изолированного действия раздражителя (в сек.)	Период запаздывания (в сек.)	Величина условного рефлекса (в делениях шкалы)
6 ч. 00 м.	Метроном +	30	12	14
6 » 06 »	»	30	3	76
6 » 12 »	»	30	3	58
6 » 18 »	»	30	3	46
6 » 24 »	»	30	2	36
6 » 30 »	»	30	3	28

Возникло два предположения о причине падения рефлекса при его повторении: 1) гипнотическое состояние (ничем не проявляющееся пока на скелетной мускулатуре) и 2) истощение корковой клетки повторным ее раздражением. Мы укорачивали и удлиняли промежуток между раздражением, ставя опыты в одно и то же время дня при одинаковой пищевой возбудимости собаки.

Опыты 7. II, 9. II, 11. II, 13. II 1932

Условный раздражитель	Продолжительность действия условного раздражителя (в сек.)	Величина условных рефлексов при промежутках между раздражениями			
		5 мин.	10 мин.	10 мин.	5 мин.
Метроном +	30	35(4-11-20)	25(5-10-10)	50(10-16-24)	34(5-10-19)
»	30	34(1-14-19)	61(12-22-27)	67(18-22-27)	39(7-14-18)
»	30	26(2-8-16)	44(7-17-20)	49(9-13-20)	38(8-14-16)
»	30	17(0-5-12)	20(5-5-10)	49(7-20-22)	25(3-6-16)
»	30	12(0-1-11)	20(8-5-7)	37(8-11-18)	14(1-4-9)
»	30	2(0-0-2)	25(9-8-8)	37(12-11-14)	7(0-1-6)

Примечание. В скобках обозначено условное слоноотделение за каждые 10 сек.

Из таблицы видно, что к наибольшему падению условных рефлексов ведет укорочение промежутков между раздражениями до 5 минут. Этот факт говорит за истощаемость нервной клетки повторной ее деятельностью и против наличия гипнотизации у нашей собаки, так как гипнотизация должна была бы усилиться при удлинении опыта и при более редких пищевых раздражениях как условных, так и безусловных.

Однако здесь, наряду с усилением падения рефлексов, выступило и усиление запаздывания, что демонстрируют величины слоноотделения за каждые 10 секунд при полуминутном изолированном действии условного раздражителя. Быть может, падение является результатом

не истощения клетки, а усиления запаздывающего торможения, тренируемого учащенным применением рефлекса? Но это сдмчение было устранено следующими опытами.

Пострел

Опыты 13. II, 14. II, 15. II и 16. II 1932

Условный раздражитель	Время изолированного действия раздражителя (в сек.)	Величина условных рефлексов при промежутках между раздражениями			
		5 мин.	5 мин.	5 мин.	6 мин.
Метроном +	30	34(5-10-19)	30(3-10-17)	59(7-20-32)	62(17-23-22)
»	30	39(7-14-18)	39(8-14-17)	55(8-20-27)	78(20-25-33)
»	30	38(8-14-16)	33(6-12-15)	37(8-12-17)	54(13-19-22)
»	30	25(3-6-16)	27(4-10-13)	25(2-6-17)	9(0-3-6)
»	30	14(1-4-9)	18(4-5-9)	26(6-7-13)	4(0-0-4)
»	30	7(0-1-6)	18(7-4-7)	16(6-6-4)	0

Если бы падение рефлексов обуславливалось лишь усилением запаздывания, то естественно было ожидать еще большего усиления запаздывания при более частом повторении запаздывающего рефлекса. Однако по мере повторения опытов с укороченными промежутками падение рефлексов к концу опытов делается менее интенсивным, и, наконец, переход к большему промежутку после привыкания к меньшему вызвал такое же падение рефлексов. Таким образом, это явление вероятнее всего следует отнести за счет острого нарушения стереотипа, нарушения, влекущего за собой понижение нервной деятельности, выравнивающееся затем при приспособлении к новым условиям работы. Когда собака при повторных изменениях длины промежутков между раздражителями приспособилась к этим затруднениям, то столь резкого падения рефлексов к концу опыта больше не наблюдалось. Тогда мы смогли приступить к решению основного вопроса нашей работы — о зависимости величины условных рефлексов от разной длины промежутков между раздражениями, т. е. от степени отдыха нервной клетки при ее повторной деятельности. Опыты велись сериями по десяти опытов в каждой серии — с пяти-, шести- и десятиминутными промежутками между раздражениями.

Таблица 1. Величина условного слюнного рефлекса в делениях шкалы при шестиминутных промежутках между раздражениями (метроном)

16. II. 1932	18. II	20. II	23. II	25. II	26. II	28. II	1. III	3. III	5. III
62	22	—	45	51	16	41	35	30	25
78	49	40	58	43	46	56	55	43	58
54	35	29	35	36	32	46	40	16	41
9	29	40	30	24	22	35	33	28	31
4	15	16	29	23	20	24	26	13	23
0	18	17	24	27	12	10	22	6	18
Средняя величина рефлекса для каждого опыта									
34	28	29	36	30	24	35	35	22	32
Средняя величина рефлекса для всех этих опытов 30,5									

Таблица 2. Величина условного слонного рефлекса в делениях шкалы при десятиминутных промежутках между раздражениями (метроном)

6.III. 1932	7.III	8.III	9.III	11.III	12.III	13.III	14.III	15.III	17.III
21	35	27	18	32	29	39	0	14	57
58	54	51	70	69	69	72	59	69	86
45	39	45	42	65	49	53	46	44	77
43	26	43	26	66	51	57	34	56	24
39	21	43	12	41	36	56	47	42	35
32	25	40	13	12	43	49	41	27	34
Средняя величина рефлекса для каждого опыта									
40	37	43	30	47	46	54	45	42	52
Средняя величина рефлексов для всех опытов 43,5									

Такие же результаты получились и при испытании рефлекса на лампу с разными промежутками.

Таблица 3. Величина условных рефлексов в делениях шкалы при пятиминутных промежутках между раздражениями (лампа)

24.V. 1932	25.V	27.V	29.V	30.V	31.V	2.VI	3.VI	5.VI	7.VI
29	10	12	13	0	22	12	13	21	11
8	11	22	29	9	16	29	4	27	33
23	17	24	14	23	11	34	9	17	37
18	1	2	22	29	6	18	2	23	26
16	5	4	22	9	17	24	17	21	29
11	2	1	16	18	15	14	7	12	27
Средняя величина рефлекса для каждого опыта									
17	8	11	19	15	14	22	9	20	27
Средняя величина рефлекса для всех опытов 16 ¹									

Таблица 4. Величина условных рефлексов в делениях шкалы при десятиминутных промежутках между раздражениями (лампа)

10.V. 1932	11.VI	12.VI	13.VI	15.VI	17.VI	18.VI	20.VI	21.VI	22.VI
11	15	17	18	34	22	12	19	18	16
48	32	29	40	46	31	38	36	34	27
34	39	33	44	44	10	32	20	30	14
21	41	17	31	12	36	18	24	24	6
21	11	14	45	23	26	18	21	21	18
25	17	24	26	14	20	18	23	18	18
Средняя величина рефлекса для каждого опыта									
27	26	22	34	29	24	23	24	24	16
Средняя величина рефлекса для всех этих опытов 25									

¹ Как видно из таблицы, величина слабого рефлекса более колеблется от разных случайных условий вне экспериментальной обстановки, чем величина сильного рефлекса на метроном.

Сравнивая средние величины рефлексов, подытоживающие результаты каждой из приведенных серий опытов, мы видим, что при малых промежутках рефлекс на метроном равен 30,5, на лампу 16, а при больших промежутках рефлекс на метроном равен 43,5, на лампу 25.

На основании этих данных, которые вполне совпадают с данными Гальперина и Линдберга, работавших одновременно с нами на своих собаках, мы вывели общее правило для клеток коры головного мозга животного, а именно, что они тем сильнее способны реагировать на раздражение, чем дольше восстанавливается их энергия после предшествовавшей деятельности. То, что мы проследили в пределах минут, у М. К. Петровой выступило при исследовании высшей нервной деятельности кастрированных животных на протяжении дней: при ежедневном применении системы условных рефлексов ее собаки оказывались инвалидами, а при применении той же системы с отдыхом в 1—2 дня они с работой справлялись (кошечно, в данном случае речь идет не об отдельном рефлексе, а о системе рефлексов, т. е. о гораздо более трудной задаче для коры).

Опыты с изменениями величины промежутков между раздражителями ставились на Постреле в течение года, причем выявились исключения из выведенного нами правила о влиянии изменения этих промежутков между раздражениями на величину рефлексов, что будет изложено далее.

В зависимости от укорочения и удлинения промежутка между деятельным состоянием корковой клетки меняется и качественная сторона ее реакции, т. е. форма рефлекса, выражающаяся кривой сиюотделения за время изолированного действия условного раздражителя.

Не останавливаясь на отдельных опытах, приводим средние цифры, представляющие типичный опыт для каждой серии.

Таблица 5. Средние величины условного сиюотделения в делениях шкалы

Порядок рефлексов на протяжении опыта	Серия опытов с 16.II по 5.III 1932 Промежуток между раздражениями (метроном) 6 мин.	Серия опытов с 6.III по 17.III. 1932 Промежуток между раздражениями (метроном) 10 мин.
I	5—12—18	2—10—17
II	12—17—23	16—21—28
III	8—11—17	13—15—21
IV	7—8—12	9—14—18
V	5—5—9	9—11—16
VI	5—4—7	8—10—14

Для этой собаки характерно правильное нарастание рефлекса к моменту подкрепления его. Правильное нарастание рефлекса, как видно из таблицы, вполне сохраняется при большем промежутке (10 минут) и нарушается к концу опытов при укороченном промежутке (6 минут), т. е. при частом повторении рефлексов. Столь же ярко выражено это на всем протяжении работы с рефлексами на метроном. Характерно, что в каждой серии из 10 опытов это меньше выступает в первых пяти и больше в следующих пяти опытах. При повторении рефлексов на лампу оказалось, что правильный ход возбуждения сохраняется и при коротких промежутках так же, как при длинных. Вероятно, это стоит в связи с меньшим истощающим влиянием частого применения слабого чем сильного раздражения.

Таблица 6. Средние величины условного слюноотделения в делениях шкалы

Порядок рефлексов на протяжении опыта	Серия опытов с 24.V по 7.VI.1932 г. Промежуток между раздражениями (лампа) 5 мин.	Серия опытов с 10.VI по 22.VI.1932 Промежуток между раздражениями (лампа) 10 мин.
I	1—4—9	2—5—12
II	1—6—11	6—14—15
III	2—6—12	6—11—14
IV	2—5—7	3—9—10
V	3—5—9	3—7—11
VI	1—3—7	5—6—9

Что касается падения величины условного рефлекса к концу опыта по мере повторения, то это явление, неправильно нами прежде называвшееся «угасанием с подкреплением», оказалось зависящим от многих причин. Прежде чем перечислять эти причины, приведем имеющиеся данные также в средних цифрах для каждой серии наших опытов.

Таблица 7. Падение условного слюноотделения в опытах всех серий (в процентах)¹

№ серии	Дата опыта	Промежуток между раздражителями	Раздражитель	Средняя величина падения рефлекса для полной серии из 10 опытов	Средняя величина падения рефлекса для первой половины серии (5 опытов)	Средняя величина падения рефлекса для второй половины серии (5 опытов)
1	16.II—5.III.1932 г.	6	Метроном	48	52	44
2	6.II—17.III	10	»	24	30	18
3	2.IV—12.IV	5	»	34	44	24
4	14.IV—24.IV	6	»	38	42	34
5	26.IV—7.V	10	»	26	31	21
6	9.V—15.V	5	»	—	34	—
7	17.V—23.V	10	»	—	16	—
8	24.V—7.VI	5	Лампа	19	28	10
9	10.VI—22.VI	10	»	22	26	18
10	19.VIII—31.VIII	10	»	40	47	34
11	1.IX—14.IX	5	»	35	31	39
12	15.IX—20.IX	10	»	—	55	—
13	18.X—6.XI	10	»	31	36	27
14	10.XI—27.XI	5	»	35	42	29
15	5.XII—17.XII	5	»	31	35	28
16	18.XII—5.I.1933	10	»	35	35	35
17	6.I—16.I	3	»	35	48	23

Из приведенной таблицы, составленной на основании 155 опытов, отчетливо выявляются моменты, способствующие наибольшему падению рефлекса к концу опыта.

1. При рефлексах на метроном — большая частота их повторений (при укорочении промежутка между раздражителями). Следовательно,

¹ Для вычисления величины падения рефлексов в каждом опыте мы брали разницу между суммами первых трех и последних трех рефлексов и определяли, какой процент к первой сумме составляет вторая сумма.

падение рефлекса при его повторении тем больше, чем больше требуется энергии от клетки в один и тот же промежуток времени. Между прочим, отмечаем на основании наших данных, которые можно проверить по табл. 1, 2 и 3, что суммарные колебания величины рефлекса от удлинения и укорочения промежутков между раздражителями не сводятся только к большему падению при частом повторении, т. е. выступают не только в цифрах второй половины опытов, но также и в величинах первой половины опытов.

2. Рефлекс на лампу, независимо от частоты его применения, обнаружил в общем большую тенденцию падения к концу опыта, что может быть объяснено лишь тормозным состоянием собаки при повторении слабого раздражителя, причем тенденция к гипнотическому состоянию, естественно, растет к концу опыта. Этому способствует удлинение опыта при больших промежутках между раздражениями, вследствие чего маскируется ясно выступившее при рефлексе на метроном правило большего падения рефлекса от учащения его применения. При коротких промежутках между раздражениями выступает влияние истощения клетки вместе с гипнотизацией, при больших промежутках — более сильная гипнотизация животного, в результате чего имеется одинаково значительное падение рефлекса к концу опыта, независимо от длины промежутков между его применениями.

Максимальное падение рефлексов в августе и сентябре (серии 10, 11 и 12) совпадает с истощенным состоянием собаки после длительного голодания, что, по видимому, способствовало гипнотизации во время опытов, особенно во время длинных опытов.

3. Два последних столбца таблицы отчетливо показывают, что за единственным исключением (серия 11) как при рефлексе на метроном, так и при рефлексе на лампу в каждой серии из 10 опытов падение рефлекса к концу опыта больше выражено в первых пяти и меньше во вторых пяти опытах. Так как мы постоянно чередуем серии опытов с короткими промежутками с сериями с длинными промежутками между раздражениями, это усиленное падение рефлексов в начале серии опытов естественно отнести за счет нарушения установившегося стереотипа при прежних промежутках, т. е. за счет затруднения нервной деятельности при необходимости перестроить только что установившуюся систему работы с определенным темпом раздражения клетки (это подтверждает особенно серия 17, в ней мы применили трехминутный промежуток, с которым никогда прежде собака не работала). Таким образом, усиление падения повторяемого рефлекса к концу опыта зависит: 1) от укорочения промежутков между раздражениями, 2) от гипнотизации при повторяющемся слабом раздражителе и 3) от изменения установившегося стереотипа.

II

При дальнейшей работе выступили некоторые исключения из установленного нами правила, вызванные специальными условиями.

1. Летом 1932 г., вследствие недостаточного кормления экспериментальных животных, Пострел значительно потерял в весе (2 кг на 17 кг), имел жалкий вид, шерсть на спине вылезла. Поставленные на этом фоне две серии опытов, по 10 в каждой, с десяти- и пятиминутными промежутками между раздражениями лампой, дали особый результат: при большем промежутке средняя величина для всех рефлексов оказалась равной 14 делениям, а при меньшем промежутке — 18 делениям (опыты с 19.VIII по 31.VIII и с 1.IX по 14.IX) и при добавочных пяти опытах с десятиминутными промежутками (с 15.IX по 20.IX) величина осталась низкой — 12 делений. Так как это явление выступило только при истощенной, ослабленной коре головного мозга, то

мы вполне можем предполагать понижение предела работоспособности корковых клеток, вследствие чего наступало падение условного рефлекса в силу развивавшегося запредельного торможения.

Острое голодание в результате недокармливания собаки в течение одного дня, между прочим, не влияло на условные рефлексы у этой собаки, что можно видеть из опыта 25. II (в первой серии опытов с шестиминутными промежутками), накануне которого собака получила половинную порцию суточной еды.

2. При продолжении опытов с применением одного и того же условного раздражителя — сначала метронома, а потом лампы — в течение года (с февраля 1932 г. по февраль 1933 г.) в конце концов получилось уравнивание рефлексов на средних цифрах как между сильным и слабым раздражителями, так и при больших и малых промежутках.

Таблица 8. Средние величины условного слюноотделения (в делениях шкалы)

№ серии	Количество опытов	Число и месяц	Промежутков между раздражениями (в мин.)	Средняя величина рефлекса (в делениях шкалы)
Рефлекс на метроном				
3	10	2.IV—12.IV	5	35
4	10	14.IV—27.IV	6	42
5	10	26.IV—7.V	10	35
6	5	9.V—15.V	5	35
7	5	17.V—23.V	10	34
Рефлекс на лампу				
13	10	8.X—6.XI	10	29
14	10	10.XI—27.XI	5	27,5
15	10	5.XII—17.XII	5	27,5
16	10	18.XII—5.I	10	28,5
17	10	6.I—16.I	3	34
18	10	24.I—4.II	5	35,5

Из таблицы видно, что и сильный рефлекс (на метроном), и слабый (на лампу) сравнялись на величине 34—35 делений независимо от длины промежутков между раздражениями. Наиболее вероятным объяснением этого явления мы сочли вмешательство неглубокого гипнотического состояния вследствие однообразия опытов, которое не сказалось пока на внешнем виде собаки во время опыта, но выразилось в уравнивательной фазе между сильным и слабым рефлексам. Устранение прежнего влияния разной длины промежутков между рефлексам также вполне согласуется с этим объяснением, так как естественно ожидать, что гипнотизация больше даст себя знать при больших промежутках и более длинных опытах. Действительно, предпринятые для проверки опыты вполне подтвердили это объяснение.

Как только мы ввели в опыты разнообразные раздражители, что должно было устранить гипнотизацию, снова выступила разница в силе между рефлексам на метроном и лампу.

Когда под влиянием опытов с разнообразными раздражителями тормозное состояние было устранено, о чем можно было заключить и по чрезвычайно оживленной реакции собаки на раздражители, мы снова

Таблица 9. Условное слюноотделение (в делениях шкалы) при введении разнообразных раздражителей

Условный раздражитель	Время изолированного действия раздражителя (в сек.)	Величина рефлекса						
		28. II	3. III	4. III	5. III	7. III	9. III	11. III 1933
Бульканье	30	52	32	41	53	49	54	34
Треск	30	34	44	48	61	68	57	44
Лампа	30	35	31	41	27	20	31	30
Метроном	30	53	47	48	46	58	46	50
Тон	30	48	44	39	49	54	50	42
Сильный треск	30	—	—	—	64	73	57	58

воспроизвели опыты с повторением одного и того же раздражителя при различных промежутках.

Таблица 10. Условное слюноотделение (в делениях шкалы) при повторении раздражителей

Время	Условный раздражитель	Продолжительность изолированного действия раздражителя (в сек.)	Период запаздывания (в сек.)	Величина условного рефлекса (в делениях шкалы)	Условное слюноотделение за каждые 10 сек.
12. III. 1933					
7 ч. 18 м.	Метроном	30	2	53	13—15—25
7 » 28 »	»	30	1	55	14—16—25
7 » 38 »	»	30	2	54	15—16—23
7 » 48 »	»	30	2	58	18—15—25
7 » 58 »	»	30	3	45	10—16—19
8 » 08 »	»	30	4	51	10—20—21
13. III. 1933					
7 » 11 »	»	30	2	42	11—12—19
7 » 16 »	»	30	2	58	17—20—21
7 » 21 »	»	30	2	51	15—16—20
7 » 26 »	»	30	2	43	13—14—16
7 » 31 »	»	30	2	59	19—16—24
7 » 36 »	»	30	2	48	17—12—19
14. III. 1933					
7 » 18 »	Лампа	30	2	37	7—10—10
7 » 28 »	»	30	3	51	14—12—25
7 » 38 »	»	30	1	65	23—21—21
7 » 48 »	»	30	3	37	9—11—17
7 » 58 »	»	30	2	28	7—7—14
8 » 08 »	»	30	3	26	8—8—10
16. III. 1933					
7 ч. 15 м.	»	30	2	49	13—15—21
7 » 20 »	»	30	2	44	13—12—19
7 » 25 »	»	30	2	37	10—11—16
7 » 30 »	»	30	2	23	8—6—9
7 » 35 »	»	30	2	34	9—11—14
7 » 40 »	»	30	3	38	10—11—17

Сравнивая результаты в средних величинах рефлекса для каждого опыта, мы видим, что рефлекс на метроном при десятиминутных промежутках равен 52,6 делений, при пятиминутных промежутках — 50,1 деления. Рефлекс на лампу: при десятиминутных промежутках равен 40,6 делений, при пятиминутных промежутках — 37,5 деления.

Итак, при несомненно бодром состоянии животного сразу восста-

новилась зависимость величины рефлекса и от силы раздражителя, и от величины промежутка между раздражителями.

Желая вполне убедиться в том, что тормозное состояние животного во время опыта действительно может затушевать установленную нами зависимость величины рефлекса от длительности отдыха корковой клетки между ее раздражениями, мы поставили аналогичные опыты на другой собаке, Сухаре. Она впадала во время опытов в гипнотическое состояние, которое было стойким и постоянным из-за разрушенных у нее оперативным путем слухового и обонятельного рецепторов. Приводим ряд опытов, в которых парадоксальная фаза между рефлексами на сильную и слабую лампу демонстрирует ее постоянное тормозное состояние.

Таблица 11. Условное слюноотделение (в делениях шкалы) при разнообразных раздражителях

Условный раздражитель	Продолжительность изолированного действия раздражителя (в сек.)	Величина рефлекса		
		12. VII	14. VII	16. VII
Белый круг	20	23	29	35
Касалка +	20	28	14	29
Лампа в 15 ватт (слабая)	20	40	37	41
Лампа в 200 ватт (сильная)	20	23	36	27
Колодка	20	0	0	0
Сотрясение стола, на котором стоит собака	20	35	36	44

В том, что неправильное соотношение между рефлексами на сильную и слабую лампу является действительно результатом гипнотического состояния, мы убедились при помощи специальных опытов, в которых нашли дозу брома, вполне устраняющую уравнительную и парадоксальную фазы.

На этой собаке мы поставили ряд опытов с применением слабой лампы при четырехминутных промежутках между раздражениями.

Таблица 12. Условное слюноотделение (в делениях шкалы) при повторении слабого раздражителя

Раздражитель	Величина рефлекса					
	14. IX	16. IX	17. IX	19. IX	21. IX	23. IX 1933
Слабая лампа	13	12	28	30	4	22
» »	23	25	19	31	51	33
» »	24	13	22	35	27	33
» »	12	18	20	22	43	6
» »	11	11	25	26	7	38
» »	5	11	10	31	14	23
Средняя величина рефлексов для каждого опыта						
» »	14,5	15	21	29	24	26
Средняя величина для всех опытов 21,5						

Во второй серии опытов применялся тот же рефлекс при восьминутном промежутке.

Таблица 13. Условное слюноотделение (в делениях шкалы) при повторении слабого раздражителя

Раздражитель	Величина рефлекса					
	24. IX	26. IX	29. IX	30. IX	1. X	5. X. 1933
Слабая лампа	21	11	29	29	9	7
» »	32	10	26	23	21	41
» »	29	18	16	14	28	28
» »	29	17	12	10	14	25
» »	16	16	14	12	29	19
» »	26	21	11	19	22	29
Средняя величина рефлекса для каждого опыта						
» »	25,5	15,5	18	18	2,5	23
Средняя величина рефлекса для всех опытов 20						

Итак, мы получили то, что ожидали, т. е. у этой собаки гипнотизация ее во время опыта при более редких условных и безусловных раздражителях уменьшила условный рефлекс даже немножко больше, чем истощение клетки одним ее раздражением.

Выводы

1. Величина условного рефлекса находится в прямой зависимости от длины промежутков между применением раздражителей (при колебаниях длины промежутка от 3 до 10 мин.).

2. Правило это нарушается при гипнотическом состоянии животного (с уравнивательной и парадоксальной фазами), причем рефлексы при укороченных промежутках между сильными раздражителями могут оказаться равными или большими, чем при удлинённых промежутках.

3. При применении сильного условного раздражителя с короткими промежутками нарушается правильная нарастающая кривая условного слюноотделения.

4. Падение условного рефлекса при повторении представляет собой сложное явление, зависящее от многих причин:

а) от истощения корковой клетки частым применением раздражителя;

б) от гипнотизирующего влияния однообразного раздражения, в особенности при слабом условном раздражителе и при физически истощенном состоянии собаки;

в) от затруднения нервной деятельности в связи с нарушением закрепившегося в нервной системе стереотипа, что бывает при переходе от сложной системы к повторению одного и того же раздражителя, либо при изменении промежутков между повторяемым раздражителем.

Intensity of cortical cell reaction to stimulation as related to length of interval between active states

By V. K. FEDOROV

Leningrad Branch of the Gorky All-Union Institute for Experimental Medicine,
(Physiology Department, Head I. P. Pavlov, Member of the Academy of sciences)

The question as to the rate at which the cortical cells of cerebral hemispheres are restituted after excitation has not been worked out satisfactorily. It was therefore the aim of the present experiment to add to the available store of data some new material concerning the subject. They were made on a dog possessed of a strong nervous system of unrestrained type. The

same conditioned stimulus, a strong one (metronome) or a weak (flash light of an electric lamp), was repeated several times during the experiment at specified intervals ranging from three to ten minutes. It was found that the magnitude of conditioned reflexes was directly dependent upon the length of the interval: with longer intervals the restitution of the cortical cell had been much more complete than with shorter intervals. This dependence upon the length of the interval is more definitely expressed in the case of a strong stimulus than in that of a weak one: when strong stimulus is applied at short intervals one may not only observe the magnitude of the conditioned response to drop more abruptly but there also occurs a disturbance in the gradual growth of conditioned salivation in the course of successive trials.

This rule breaks down with an inhibited state of the animal (equalization and paradoxical phases), and the conditioned response may be found to have continued or even increased in strength when elicited by a stimulus presented at short intervals instead of long.

At the time of this investigation I took special interest in studying the decrease of conditioned reflexes on repetition, a phenomenon which had been inappropriately described by the name of reinforcement extinction.

I found it to be very complex and controlled by many factors. Among them are: 1) the exhaustion of the cortical cell by frequent application of a stimulus, 2) the hypnotizing influence of monotonous stimuli, particularly of weak ones, 3) the embarrassment of the neural activity by the disturbance of a stereotype fixed in the nervous system, which I observed to occur at once whenever a complex system changed to a repetition of a single stimulus or when the interval between repeated stimuli suffered an alteration.

Тормозной условный рефлекс на отношение тонов

С. В. КЛЕЩОВ

Физиологический отдел Ленфильмала ВИЭМ им. М. Горького;
зав. отделом акад. И. П. Павлов

На одной из «сред» (собраний работников лабораторий) акад. И. П. Павлов коснулся вопроса о происхождении «понятий» группирования многих конкретных предметов в одно общее представление. Есть ли это человеческое приобретение, благодаря нашему словесному мышлению, или оно имеется и в конкретном мышлении у животных? «Судя по всему, — говорил акад. И. П. Павлов, — оно есть и у животных. И вот факт, который мне это доказал — это наша генерализация. Ясно, если мы образуем условный рефлекс на отдельные конкретные раздражители, а у нас в виде условного агента действует целая группа сходных раздражителей, то, очевидно, это есть то же понятие, группирование предметов»¹.

Исходя из этого предположения, акад. И. П. Павлов и предложил мне заняться разработкой вопроса, насколько далеко простирается данная способность у животных.

Собака Мишка обладала рядом пищевых условных рефлексов: на звонок, метроном — 176 ударов в минуту (положительный раздражитель), метроном — 88 ударов в минуту (дифференцировка) и свет. Отставление равнялось 20 секундам, интервалы 5 минутам. Сильные положительные рефлексы держались на уровне 25—35 делений, свет около 10—15 делений, дифференцировка от 0 до 10 делений².

В распоряжении экспериментатора имелась фисгармония с пятью октавами тонов.

7. IX. 1933 г. начали вырабатывать условный рефлекс на повторение одного и того же звука. Тон повторялся дважды в течение одной секунды, затем следовал перерыв 4 секунды, опять тот же тон повторялся дважды, опять перерыв и т. д. в течение 20 секунд. В первых опытах мы применяли тон ля первой октавы (ля₁). Рефлекс выработался очень быстро и занял среднее место между сильными звуковыми раздражителями и слабым светом. При повторении его пять раз подряд в одном опыте он держался без колебаний на уровне 14—18 делений. В обычных опытах ля давало около 18—20 делений.

Нашей задачей было выработать такую полную генерализацию на все пять октав фисгармонии, чтобы каждый новый тон, даваемый таким же образом, т. е. повторяемый дважды в начале каждой пяти секунд, вызвал бы полную величину условного слюноотделения. Поэтому, когда условный рефлекс на ля достаточно укрепился, мы взяли новый звук — фа третьей октавы (фа₃). На нем генерализация сказалась в значительной степени. При первом применении фа₃ дало 10 делений, при втором — 16 делений, при третьем — 23 деления. В каждом опыте

¹ Слова акад. И. П. Павлова цитированы по стенографическому отчету «среды» 9.1.1935 г.

² Каждое деление шкалы равняется 0,01 см³.

мы применяли оба тона на третьем и пятом месте, постоянно меняя их местами. Через шесть опытов мы ввели тон до малой октавы ($до_m$), давший полную величину рефлекса уже во втором опыте. Из трех тонов мы в каждом опыте применяли два, причем все они давали равную величину — от 20 до 25 делений.

9.XII были введены два новых тона: соль второй октавы ($соль_2$) и си малой октавы ($си$), которые с места дали полную положительную величину. Привожу протоколы опытов 8.XII и 9.XII.

Опыт 8. XII. 1933		Опыт 9. XII. 1933	
M_{68} (тормозной)	0	M_{88}	7
M_{176} (положительный)	20	M_{176}	29
$Фа_3$	22	$Соль_2$ (впервые)	23
M_{176}	27	M_{176}	31
$До_m$	20	$Си_m$ (впервые)	20
M_{88}	9	M_{88}	5
Свет	18	Свет	Отклеился баллон

Тон ре второй октавы ($ре_2$) дал при первом своем применении 23.XII 23 деления.

Получив полную генерализацию на все тоны, применяемые выше-описанным образом, мы стали выработать к ним дифференцировку из двух тонов: фа малой октавы и ми первой октавы ($фа_m—ми_1$). В течение первой секунды каждого пятисекундного промежутка вместо повторения одного и того же тона давались два разных тона один за другим ($фа_m—ми_1$, пауза 4 секунды, опять $фа_m—ми_1$; пауза и т. д.). Итак, повторение одного и того же звука, любого из пяти октав фисгармонии, было сделано положительным раздражителем, применение таким же образом двух разных звуков, находящихся в отношении септими один к другому ($фа_m—ми_1$) мы решили сделать тормозным раздражителем. Нашей целью было выяснить, как будет после этого реагировать собака при применении новой пары разных звуков. Будет ли торможение локализовано в пунктах тормозной пары ($фа_m—ми_1$) или же оно обобщится и будет возникать при всяком применении пары разных звуков, т. е. будет ли в конечном итоге собака на всякий новый, никогда не применявшийся звук реагировать по принципу: повторение одного и того же звука — положительная реакция, применение двух разных звуков — отрицательная реакция. В последнем случае реакция определялась бы теми механизмами нервной деятельности, на основе которых впоследствии создались понятия «одно и то же» и «разное». В этом случае также имелись бы предпосылки со стороны механизмов центральной нервной системы для создания высоких форм поведения.

23.XII начали выработку дифференцировки. Дифференцировка применялась попеременно на третьем и пятом месте, причем в некоторых опытах дифференцировка не применялась, а давались только положительные раздражители. Ход выработки дифференцировки показан в табл. 1.

Дифференцировка вырабатывалась очень медленно. Она начала намечаться только около 40-го применения, и лишь благодаря назначению брома величина секреторного эффекта на дифференцировку снизилась в среднем до 5—7 делений, что произошло около 120-го применения дифференцировки.

В период выработки дифференцировки нами был применен еще целый ряд новых тонов в качестве положительных раздражителей.

Таблица 1. Ход выработки дифференцировки

№ дифференцировочного раздражителя	Величина слюноотделения на дифференцировочный раздражитель	Величина слюноотделения на положительный раздражитель в том же опыте	Примечание
1	17	23	В среднем за первые 5 опытов: положительный = 16, дифференцировочный = 18
2	21	13	
3	23	18	
4	12	8	
5	19	19	
41	16	26	В среднем за 5 опытов: положительный = 23, дифференцировочный = 16
42	18	20	
43	7	23	
44	14	21	
45	23	26	
101	12	22	В среднем за 5 опытов: положительный = 24, дифференцировочный = 12
102	12	27	
103	17	24	
104	8	23	
105	13	22	
136	4	20	В среднем за 5 опытов: положительный = 22, дифференцировочный = 4
137	4	25	
138	6	19	
139	7	30	
140	0	18	

Таблица 2. Величина условного слюноотделения на различные раздражители

Дата первого применения	Название тона	Величина слюноотделения при первом применении	Сколько раз всего применялся данный тон
7. IX. 1933	Ля ₁	13	111
17. XI	Фа ₃	10	44
27. XI	До _м	12	46
9. XII	Соль ₂	23	38
9. XII	Си _м	20	40
23. XII	Ре ₂	23	35
14. VI. 1934	До ₃	29	16
23. IV	Ля ₃	32	6
29. IV	Ля ₆	28	5
11. V	Ре ₁	31	13
15. V	Ре _м	24	13
26. V	Соль ₁	19	12
28. V	Ля _м	20	11
2. VI	Ми _м	35	7
4. VI	Соль ₁	29	10
7. VI	Фа ₁	31	4

27. XII 1934 г. приступили к специальным испытаниям новых пар разных звуков. Для сравнения привожу протоколы последнего опыта (26. XII) и ряда опытов со специальными испытаниями.

Опыт 26. XII. 1934
Присутствовали И. П. Павлов и В. В. Рикман

Время применения раздражителя	Порядковый № раздражителя	Раздражитель	Латентный период (в сек.)	Величина слюноотделения (в делениях шкалы)
11 ч. 13 м.	427	M_{176}	1	30
11 » 18 »	12	Соль ₁	1	24
11 » 23 »	141	$Фа_m — ми_1$	1	4
11 » 28 »	473	M_{176}	2	21
11 » 33 »	11	Ля _m	3	11
11 » 38 »	317	Свет	1	7

Из протокола этого опыта видно, что сильный раздражитель M_{176} дал величину слюноотделения в 30 делений, повторение одного и того же тона соль₁, являясь раздражителем средней силы, дало 24 деления, применение двух разных звуков $фа_m — ми_1$ дало 4 деления и обусловило развитие длительного последующего торможения, уменьшившего величину всех следующих раздражителей. Дифференцировка $фа_1 — ми_1$ в силу трудности условий развития торможения была не абсолютной и плохо концентрированной.

В опыте 27.XII были испытаны ранее не применявшиеся два разных звука до₂ — си₂ (до и си второй октавы), находящихся, так же как и дифференцировка $фа_m — ми_1$, в отношении септимы друг к другу.

Опыт 27. XII. 1934
Присутствовали И. П. Павлов и В. В. Рикман

Время применения раздражителя	Порядковый № раздражителя	Раздражитель	Латентный период (в сек.)	Величина слюноотделения (в делениях шкалы)
11 ч. 15 м.	474	M_{176}	2	21
11 » 20 »	41	Си _m	1	20
11 » 25 »	1	До ₂ — си ₂	14	9
11 » 30 »	475	M_{176}	5	14
11 » 35 »	39	Соль ₃	11	7
11 » 40 »	318	Свет	15	4

До₂ — си₂ подкреплены едой не были. При применении новой пары звуков имелась небольшая ориентировочная реакция.

28.XII была испытана вторая пара новых звуков $ми_2 — ре_3$ (отношение септимы), которая также не была подкреплена и заметной ориентировочной реакции не вызвала.

Опыт 28. XII. 1934
Присутствовали И. П. Павлов и В. В. Рикман

Время применения раздражителя	Порядковый № раздражителя	Раздражитель	Латентный период (в сек.)	Величина слюноотделения (в делениях шкалы)
11 ч. 17 м.	476	M_{176}	2	18
11 » 22 »	14	Ре ₁	2	16
11 » 27 »	1	$Ми_2 — ре_3$	18	4
11 » 32 »	477	M_{176}	11	13
11 » 37 »	45	Фа ₃	12	14
11 » 42 »	319	Свет	2	5

В опыте 29.XII была испытана третья пара новых звуков до₁ — си₁ (отношение септимы).

Опыт 29. XII. 1934
Присутствовали И. П. Павлов и В. В. Рикман

Время применения раздражителя	Порядковый № раздражителя	Раздражитель	Латентный период (в сек.)	Величина слюноотделения (в делениях шкалы)
11 ч. 17 м.	478	M_{176}	1	28
11 » 22 »	8	M_{176}	2	18
11 » 27 »	112	Ля ₁	3	16
11 » 32 »	479	M_{176}	2	21
11 » 37 »	1	До ₁ —си ₁	8	9
11 » 42 »	320	Свет	14	5

Итак, во всех трех случаях испытания пары разных звуков, состоявших из тонов, ранее никогда не применявшихся, наблюдалось полное отсутствие пищевой двигательной реакции, отмеченное акад. И. П. Павловым, сидевшим во время всех опытов рядом с собакой, и слюнной эффект, находящийся на уровне эффекта от выработанной тормозной пары звуков. 31. XII была применена еще одна пара звуков, уже употреблявшихся ранее порознь в качестве пищевых раздражителей ре₂ — до₃.

Опыт 31. XII. 1934
Присутствовали И. П. Павлов, В. В. Рикман и Вс. И. Павлов

Время применения раздражителя	Порядковый № раздражителя	Раздражитель	Латентный период (в сек.)	Величина слюноотделения (в делениях шкалы)	Примечание
11 ч. 20 м.	480	M_{176}	1	33	И. П. Павлов отметил положительную двигательную реакцию, более сильную, чем обычно. Отсутствие последовательного торможения
11 » 25 »	47	До _м	1	28	
11 » 30 »	1	Ре ₂ —до ₃	2	21	
11 » 35 »	471	M_{176}	1	25	
11 » 40 »	13	Соль ₁	4	17	
11 » 45 »	321	Свет	7	10	

1. I. 1935 г. с целью контроля испытали прежнюю тормозную пару тонов фа₁ — ми₁, 2. I и 3. I для того, чтобы удостовериться в наличии полной генерализации положительных раздражителей, испытали совершенно новые тона — ми₃ (2. I) и фа₂ (3. I) и, наконец, 4. I испытали еще одну новую пару тонов ля₂ — соль₃.

Привожу соответствующие протоколы опытов.

Опыт 1. I. 1935
Присутствовали И. П. Павлов и В. В. Рикман

Время применения раздражителя	Порядковый № раздражителя	Раздражитель	Латентный период (в сек.)	Величина слюноотделения (в делениях шкалы)
11 ч. 12 м.	482	M_{176}	2	31
11 » 17 »	40	Соль ₂	2	21
11 » 22 »	14	Ре _м	2	17
11 » 27 »	483	M_{176}	3	22
11 » 32 »	142	Фа _м —ми ₁	2	6
11 » 37 »	322	Свет	3	15

Опыт 2. I. 1935

Присутствовали И. П. Павлов и В. В. Рикман

Время применения раздражителя	Порядковый № раздражителя	Раздражитель	Латентный период (в сек.)	Величина слюноотделения (в делениях шкалы)
11 ч. 22 м.	484	M ₁₇₆	1	23
11 » 27 »	1	Mи ₃	2	24
11 » 32 »	143	Фа _м —ми ₁	2	11
11 » 37 »	485	M ₁₇₆	4	21
11 » 42 »	42	С _и _м	8	14
11 » 47 »	343	Свет	1	15

Опыт 3. I. 1935

Присутствовали И. П. Павлов и В. В. Рикман

Время применения раздражителя	Порядковый № раздражителя	Раздражитель	Латентный период (в сек.)	Величина слюноотделения (в делениях шкалы)
11 ч. 15 м.	486	M ₁₇₆	1	33
11 » 20 »	14	Соль ₁	1	30
11 » 25 »	1	Фа ₂	2	24
11 » 30 »	487	M ₁₇₆	2	23
11 » 35 »	144	Фа _м —ми ₁	3	10
11 » 40 »	324	Свет	3	10

Опыт 4. I. 1935

Присутствовали И. П. Павлов и В. В. Рикман

Время применения раздражителя	Порядковый № раздражителя	Раздражитель	Латентный период (в сек.)	Величина слюноотделения (в делениях шкалы)
11 ч. 16 м.	488	M ₁₇₆	1	35
11 » 21 »	15	Ре ₁	3	28
11 » 26 »	1	Ля ₂ —соль ₃	14	9
11 » 31 »	489	M ₁₇₆	1	26
11 » 36 »	48	Д _о _м	2	16
11 » 41 »	325	Свет	1	15

Итак, во всех опытах, кроме опыта 31.XII, реакция собаки определялась тем отношением, в котором находился второй звук к первому. Применяя совершенно новые звуки, мы видим, что, если один и тот же звук повторялся дважды, собака давала положительную реакцию, если применялись два различных звука (в отношении септимы), реакция была тормозной. Здесь реакцию определяла не абсолютная высота звуков, а отношения, в которых первый звук находился ко второму.

Таким образом, мы убедились, во-первых, что самое отношение тонов является особенным, специальным раздражителем, а во-вторых, что, как только образуется дифференцировка на известное отношение тонов, она сейчас же оказывается генерализованной. Следовательно,

группирование раздражителей происходит и при конкретном мышлении, животном мышлении без слов.

«Вместе с тем, — сказал И. П. Павлов, излагая эти опыты, — выступил чрезвычайно интересный факт, который на меня произвел почему-то особенно сильное впечатление. Несмотря на то, что все тоны были генерализованы в качестве положительных, эта дифференцировка обнаружилась только на новых тонах, которые до сих пор никогда не применялись. А когда попробовали сделать то же отношение из двух старых тонов¹, т. е. взяли не этот тон повторяемый, а из старых применяемых положительных взяли пару с септимой, то оказалась реакция уже совершенно такой же, как на положительные тоны. Факт, который чрезвычайно подчеркивает механичность в этом деле. Раз из положительных тонов образовались уже связи, то, значит, путь пищевому рефлексу от этих тонов уже проложен. Поэтому когда мы взяли два таких тона вместе, то вышла суммация положительных тонов, и, стало быть, отношение было совершенно замаскировано, не давало себя знать»².

Таким образом, применение по одному разу четырех пар новых звуков дало ясное указание на обобщение отношения дифференцировочного раздражителя на все, не связанные с пищевым центром тоны. В следующих опытах мы применили эти же четыре пары тонов во второй (5.I—11.I), третий (14.I—18.I) и четвертый раз (21.I—31.I). Привожу полученные нами данные.

Таблица 3. Условное слюноотделение при повторном применении раздражителей

Дата опыта	Раздражитель	Условное слюноотделение (в делениях шкалы)	Дата опыта	Раздражитель	Условное слюноотделение (в делениях шкалы)
Применение во второй раз			Применение в четвертый раз		
5.I	До ₂ — си ₂	12	21.I	До ₂ — си ₂	17
8.I	Ми ₂ — ре ₂	15	24.I	Ми ₂ — ре ₂	9
10.I	До ₁ — си ₁	9	25.I	До ₁ — си ₁	19
11.I	Ля ₂ — соль ₂	14	31.I	Ля ₂ — си ₂	23
Применение в третий раз			Испытанная в этот период дифференцировка Фа _и —ми ₁ дала:		
14.I	До ₂ — си ₂	18	26.I	—	6
15.I	Ми ₂ — ре ₂	13	28.I	—	7
17.I	До ₁ — си ₁	15	29.I	—	10
18.I	Ля ₂ — соль ₂	12	1.II	—	6

Оказалось, что при повторении эффект от обобщенных тормозных пар тонов не только не падал, но стал неуклонно расти, сравнившись по величине с положительными раздражителями (опыт 31.I.1935).

И. П. Павлов говорил: «Как это понимать? Что это такое значит? Конечно, думать, что это есть результат исчезнувшего ориентировочного рефлекса, — совершенно невозможно, потому что эта ориентировочная реакция, повидимому, сказала только первый раз, а потом ее было совершенно незаметно. Мы тщательно наблюдали за собакой вместе с Виктором Викторовичем,³ следили за всеми ее движениями и т. д. Следовательно, это не было повторяющимся явлением, что только на двенадцатом разе этот ориентировочный рефлекс отпал — выступил этот факт отсутствия генерализации, — так думать нельзя.

¹ Опыт 31.XII. 1934.

² Цитирую по стенограмме «среды» 9.I.1935.

³ Д-р В. В. Рикман.

К тому же совершенно ясно выступило другое явление, что с повторением этих новых дифференцировок собака делалась все беспokoйнее. И вот, особенно это подчеркнулось в последний раз. В двенадцатый раз резко, и она обнаружила трудность какую-то. Как это объяснить? Когда я думал об этом предмете, вспоминал факты даже отдаленные, тогда я нашел совершенно хороший, подходящий аналогичный случай. Это случай первого нашего невроза в лаборатории, которому будет теперь лет 25, это в работе М. Н. Ерофеевой. Это был первый случай невроза и состоял он в следующем...¹ Далее Иван Петрович рассказал, как у собаки, с которой работала М. Н. Ерофеева, был выработан пищевой рефлекс, на сильнейший электрический ток. Собака выработала чрезвычайное местное торможение, которое подавляло болевые ощущения. Пока этот ток применялся на одном и том же месте, он вызывал пищевую реакцию, но, когда электроды стали прикреплять в каждом опыте на новом месте, собака пришла в страшное возбуждение и все торможение исчезло. У другой собаки этот прием не привел к срыву торможения. Когда в одном и том же опыте электроды несколько раз переносили с места на место, тогда и у этой собаки наступил срыв.

«Факт в высшей степени важный. Значит, имеет значение распространение торможения. На одном месте можно сосредоточить очень сильное торможение, и на это хватит ресурсов нервной системы. А если вы это торможение начнете требовать производить в другом месте, то, в конце концов, общего запаса торможения нехватит, и нервная система срывается.

Тогда можно понять и этот опыт так, что, когда торможение было на одном месте, собаке удавалось развить это торможение. Когда же мы это торможение потребовали на многих местах, собака долгое время давала его, но дальше его не хватило, и она сорвалась».

Когда мы ввели трехдневные отдыхи между опытами, торможение сразу улучшилось, и примененные в пятый раз четыре пары звуков дали:

4. II	До ₂ — си ₂	12 делений
7. II	Ми ₂ — ре ₂	4 »
12. II	До ₁ — си ₁	5 »
15. II	Ля ₂ — соль ₃	9 »

В дальнейшем все время опыты ставились только два раза в неделю.

Убедившись, что звуки, примененные в отношении септимы, дают тормозной эффект, мы решили испытать другие отношения тонов. В этих опытах брались тоны, не применявшиеся ранее в качестве положительных раздражителей, т. е. не связанные с пищевым центром.

При первом применении тонов, находившихся в отношении малой секунды, мы получили:

5. III. Си₁ — до₂ (малая секунда) — 16 делений.

При первом применении тонов, находившихся в отношении кварты:

25. II. Си₁ — ми₂ (кварта) — 14 делений

и при первом применении тонов, находившихся в отношении октавы:

15. III. Си₁ — си₂ (октава) — 10 делений.

Как видно, степень торможения зависит от широты интервала, и чем он ближе к септимеру, тем больше на него развивается торможение. При повторении этих интервалов эффект стал быстро падать и дошел до 6—8 делений.

Теперь нам осталось выяснить вопрос, возможна ли генерализация отношения и на те тоны, которые в отдельности уже связаны с пище-

¹ Цитирую по стенограмме «среды» 6. II. 1935 г.

вым центром. Поэтому в следующих опытах мы начали применять пары из двух ранее подкреплявшихся тонов, беря их в отношении септимы один к другому. Эти пары давали значительно больший эффект, чем пары из тонов, ранее не подкрепляемых, поднимаясь иногда до величины положительных раздражителей, но все же на них намечалось вполне ясное торможение, которое упрочилось, когда мы в шести опытах подряд применили одну и ту же пару (см. табл. 4).

Таблица 4. Условное слюноотделение при применении одной и той же пары тонов

Дата опыта	Тоны	Который раз применяется	Величина эффекта	Примечание
29. III	Ре ₂ — до ₃	2	16	Оба тона применялись в качестве пищевых раздражителей
8. IV	Си ₂ — ля ₁	1	10	
12. IV	Соль ₂ — фа ₃	1	15	
16. IV	Ля ₁ — соль ₂	1	14	
20. IV	До _м — си _м	1	22	
23. IV	Ля _м — соль ₁	1	11	
4. V	Ре ₃ — до ₃	3	13	
7. V	Си _м — ля ₁	2	3	
11. V	Соль _м — фа ₁	1	19	
14. V	Соль ₂ — фа ₃	2	17	
18. V	Соль ₂ — фа ₃	3	20	
22. V	Соль ₂ — фа ₃	4	12	
28. V	Соль ₂ — фа ₃	5	13	
30. V	Соль ₂ — фа ₃	6	13	

Осенью 1935 г. эта работа была продолжена. В первых опытах применяли выработанную дифференцировочную пару, а затем перешли опять к пробам различных пар (в отношении септимы) из положительных тонов. После двух месяцев работы добились того, что всякая новая пара тонов, даже состоявшая из тонов, ранее подкреплявшихся, с места давала ясный тормозной эффект. Данные этого периода работы приведены в табл. 5.

Таблица 5. Условное слюноотделение на тоны в последнем периоде работы

Дата опыта	Тоны	Который раз применяется	Величина эффекта	Примечание
25. IX	Фа _м — ми ₁	154	8	Прежняя дифференцировка
26. IX	То же	155	5	То же
30. IX	»	156	6	»
3. X	Соль ₂ — фа ₃	7	7	Оба тона ранее применялись в качестве положительного раздражителя
7. X	Соль _м — фа ₁	2	8	
10. X	Ля ₁ — соль ₂	2	7	То же
24. X	Соль ₂ — фа ₃	8	8	
28. X	До _м — си _м	1	14	»
4. XI	Ля _м — соль ₁	2	10	
11. XI	Соль ₁ — фа ₂	1	15	Оба тона ранее применялись в качестве положительных раздражителей
14. XI	Ми _м — ре ₁	1	8	
21. XI	Си _м — ля ₁	3	14	То же
25. XI	Соль ₂ — фа ₃	9	14	
28. XI	Ля ₆ — соль _м	1	7	»
2. XII	Соль ₁ — фа ₂	2	5	
5. XII	Си _м — ля ₁	1	4	Оба тона ранее в качестве положительных раздражителей не применялись
12. XII	Ми _м — ре ₁	2	7	

На этом мы закончили исследование. Оставалось неясным, почему в начале работы так трудно вырабатывалась дифференцировка. Дифференцировка, бывшая у собаки до начала нашей работы, выработалась быстро и хотя не была нулевой, но эффект от нее не превышал 25% величины положительного раздражителя. Мы решили взять более трудную дифференцировку и посмотреть, как быстро с ней справится собака. С 23.XII начали применять вместо половинной частоты дифференцированного метронома метроном более частый — 132 удара в минуту (к 176 ударам положительного). Вначале имелось значительное растормаживание дифференцировки, затем дифференцировка понизилась, причем вместе с ней упал и положительный рефлекс. Но уже через несколько опытов положительный рефлекс стал расти, дойдя до своей прежней величины, а дифференцировка установилась на уровне 25—30% величины положительного раздражителя. Ход выработки дифференцировки представлен в табл. 6.

Таблица 6. Ход выработки дифференцировки. Слюноотделение в делениях шкалы

Дата Раздражитель	23.XII	25.XII	26.XII	27.XII	28.XII	30.XII	3.I	4.I
	M ₁₇₆ M ₁₃₂	29 15	21 3	22 11	18 5	27 10	22 6	21 8
Дата Раздражитель	9.I	10.I	1.I	13.I	14.I	16.I	17.I	18.I
	M ₁₇₆ M ₁₃₂	25 5	31 8	31 9	31 10	29 6	24 7	31 9

Итак, собака быстро справилась с затрудненной задачей на развитие торможения. Значит, трудность выработки тоновой дифференцировки лежала в тех специальных условиях, в которых она вырабатывалась, именно в постоянной перемене ее места в стереотипе и в постоянной смене положительных тонов, что мешало образованию стойких индукционных отношений.

Inhibitory conditioned response to pitch tone relation

By S. V. KLESCHOV

Leningrad Branch of the Gorky All-Union Institute for Experimental Medicine
(Department of Physiology, Head I. P. Pavlov, Member of the Academy of sciences)

The investigation was planned to clear up the question of how far an animal is able to combine a multitude of concrete objects into a general notion.

A series of new data bearing on this problem have been secured by the author.

Исследование подвижности нервных процессов собаки типа сангвиника

В. В. ЯКОВЛЕВА

Физиологический отдел им. акад. И. П. Павлова Ленфилиала ВИЭМ им. М. Горького;
зав. отделом проф. П. С. Купалов

Выдвинув новое качество нервных процессов — подвижность их, И. П. Павлов наметил для исследования этого качества несколько форм опытов, поставив задачей испытать их как соответствующие методы и выяснить физиологический механизм их действия. Главными из этих форм являлись следующие:

1) образование запаздывающего (на 3 минуты) условного рефлекса среди других ранее выработанных, коротко отставленных рефлексов;

2) получение условного рефлекса на новый раздражитель, который, повторяясь несколько раз в течение опыта среди других условных раздражителей, подкрепляется лишь при четвертом применении;

3) переделка (односторонняя или двусторонняя) противоположных условных раздражителей в обратные. При односторонней переделке меняется значимость только одного раздражителя из пары — либо положительного, либо его дифференцировки, при двусторонней — обоих сразу.

Эти формы опытов для исследования их действия при идентичных условиях эксперимента и были применены на нашей сильной и уравновешенной собаке Рябчик.

Настоящая работа является прямым продолжением предыдущих исследований подвижности нервных процессов этой собаки, произведенных путем односторонней переделки чрезвычайно упроченной дифференцировки сначала в положительный пищевой раздражитель, а затем снова в тормозной. Эта серия экспериментов, отчетливо выявив высокую степень подвижности нервных процессов Рябчика, повлекла за собой, однако, некоторые изменения в течении их. Так, при переделке дифференцировки в положительный раздражитель мы наблюдали возникновение застойности тормозной фазы отставленного (запаздывающего) рефлекса, вследствие чего вновь образовавшийся условный рефлекс оставался наименьшим в применявшейся системе раздражителей. При вторичной же переделке этого положительного раздражителя снова в тормозной наступала слабость тормозного процесса, и дифференцировка оставалась в течение длительного периода несовершенной, чего мы раньше у этой собаки не наблюдали.

Учитывая эти явления, мы приступили к образованию длительно запаздывающего условного рефлекса.

Введя в прежнюю стереотипную систему раздражителей, отставленных на 30 секунд, новый раздражитель — гуденье телефонной мембраны, мы стали подкреплять его пищей лишь после трехминутного действия.

В течение этой серии опытов, начатых 20. III. 1934 и законченных 6. XI. 1934 г., гуденье было применено 82 раза.

Запаздывающий условный рефлекс на данный раздражитель обра-

зовался быстро. Начиная с 34-го сочетания, мы стали регулярно получать в длинном ряде опытов типичный запаздывающий характер слюноотделения: небольшое слюноотделение, а иногда даже отсутствие его в первую минуту, нарастающее слюноотделение во вторую минуту и, как правило, максимальное в третью минуту действия раздражителя.

Приводим один из протоколов (см. стр. 33).

Такой характер условного слюноотделения на гуденье наблюдался до конца этих опытов.

В течение этого периода работы поведение собаки не менялось. Рябчик, как обычно, стремительно бежал в камеру, ел жадно. Условные рефлексы на все раздражители применявшейся системы оставались высокими. Дифференцировка (метроном₆₀) попрежнему то была абсолютной, то слегка растормаживалась. Словом, ничто не указывало на трудность этой задачи для нашей собаки, хорошая подвижность нервных процессов которой вновь выявилась и в данной форме опытов.

В дальнейшем, отменив гуденье, перешли к наиболее трудной задаче, «задаче, требующей всех ресурсов нервной системы и, главным образом, подвижности процессов»¹. Взяв новый раздражитель — тон ля, стали применять его в опыте четыре раза, то перемежая каждое сочетание другими раздражителями, то давая его подряд, то отделяя два или три первых применения от последнего — четвертого, которое только и подкрепляли пищей. Интервалы между раздражителями в такой каждый день меняющейся системе колебались от 3 до 7 минут.

Серия опытов с образованием условного рефлекса на четвертое применение повторяющегося раздражителя была начата 1.XI.1934 г. и закончена 29.V.1935 г. В течение этого периода четвертый тон ля был подкреплен 130 раз. Несмотря на трудность предложенной задачи поведение Рябчика не менялось. Условные рефлексы оставались высокими. Дифференцировка (метроном₆₀) стала почти всегда абсолютной.

На повторяющийся тон ля имелось нарастание условного слюноотделения уже с 26-го дня работы. На 36-й день совсем не было рефлекса при действии первого тона ля, а на 37-й день не только первое, но и второе сочетание его не вызвало условного слюноотделения.

Приводим протокол (см. стр. 33).

В последующий период стали часто повторяться относительные решения задачи, при которых первый и второй тон ля вызывал очень незначительное слюноотделение, а третий давал меньший эффект, чем четвертый подкрепляемый. Но такие результаты получались не в систематическом ряде опытов и тенденции к дальнейшему, более совершенному решению задачи не отмечалось. Напротив, по мере течения опытов наблюдались более резкие растормаживания второго тона ля и сглаживалась разница в условном слюноотделении между третьим и четвертым тоном ля.

Предполагая, что это могло зависеть от недостаточной силы тормозного процесса собаки и, быть может, некоторого перенапряжения его, мы решили прибегнуть к помощи бромистого натрия, чтобы способствовать более совершенной концентрации торможения.

С 81-го дня опыта собаке давали бромистый натрий в молоке за 1 час до опыта. Начав с дозы 0,5 г, применяли ее в течение 5 дней; не получая улучшения дифференцировок, постепенно увеличивали дозировку, прибавляя через каждые 5 дней по 0,5 г бромистого натрия, и таким путем довели дозу брома до 5 г.

В период бромирования, продолжавшегося 50 дней, наблюдался возврат к прежним более совершенным дифференцировкам при дозах

¹ И. П. Павлов. Последние сообщения по физиологии и патологии высшей нервной деятельности, III.

Опыт № 935

Начало опыта в 11 час. 11.V.1934

Интервал между раздражителями (в мин.)	Порядковый номер условного раздражителя		Условный раздражитель	Продолжительность применения условного раздражителя (в сек.)		Период запыления условного слюнного рефлекса (в сек.)	Величина условного слюнного рефлекса (в делениях шкалы)			Условная двигательная реакция	Величина безусловного рефлекса за каждые 15 сек. (в делениях шкалы)	Поведение в интересах и примечание	
	с подкреплением	без подкрепления		изолированно	за время действия условного раздражителя		всего						
					совместно с безусловным раздражителем			всего	за каждые 5 сек.				за каждые 30 сек.
5	1135	—	Метроном ¹²⁰	30	30	2	67	2+13+12+10+10+20	—	+++	68+65 80+67		
5	1104	—	Свисток	30	30	1	68	5+10+5+8+6+34	—	—			
—	35	—	Гудение	180	30	17	96	0+0+1+0+0+0 0+0+0+0+0 4+3+5+0+1+0 3+0+0+3+0+2 0+1+24+7+4+5 4+7+8+5+5+5	—	—	+++	85+55	Лежит; на 3-й минуте встал
5	948	70	Метроном ⁶⁰	30	30	1	15	5+0+0+5+0+5	—	—	+++	85+65 80+60	
5	704	—	Шум Звонок	30	30	1	75	17+0+3+12+3+20 13+7+7+5+8+35	—	—	+++		

Опыт № 1020

Начало опыта 10 ч. 30 м., 1935 г.

Интервал между раздражителями (в мин.)	Порядковый номер условного раздражителя		Условный раздражитель	Продолжительность применения условного раздражителя (в сек.)		Период запыления условного слюнного рефлекса (в сек.)	Величина условного слюнного рефлекса (в делениях шкалы)			Условная двигательная реакция	Величина безусловного рефлекса за каждые 15 сек. (в делениях шкалы)	Поведение в интересах и примечание	
	с подкреплением	без подкрепления		изолированно	за время действия условного раздражителя		всего						
					совместно с безусловным раздражителем			всего	за каждые 5 сек.				за каждые 30 сек.
4	990	154	Метроном ⁶⁰	30	30	1	15	10+5+0+0+0+0	—	—	+	60+35	Лег
6	109	—	Тон ля	30	30	2	90	3+17+10+15+18+22	—	—	+		Лежит
4	110	—	»	30	30	—	0	—	—	—	+		»
4	1238	—	Метроном ¹²⁰	30	30	2	85	8+8+15+19+10+25	—	—	+	50+100 60+70	»
7	991	—	Свисток	30	30	2	0	5+5+5+3+4+18	—	—	+	75+65	Сидит
4	801	—	Звонок	30	30	1	24	9+2+0+4+3+6	—	—	+		
5	111	—	Тон ля	30	30	2	36	2+3+1+4+1+12	—	—	+	79+60	
5	37	—	»	30	30	2	—	—	—	—	+		

2,5; 3; 3,5 и 4 г бромистого натрия, но дальнейшего сдвига сравнительно с теми результатами, которые имелись до применения бромистого натрия, не получилось.

Повидимому, или дозировка брома была недостаточно точно подобрана для данного типа и состояния животного, или уже имелось максимальное напряжение нервной системы Рябчика.

Не стремясь дальнейшей тренировкой достигнуть лучших результатов, мы закончили эту серию опытов.

Приводим диаграмму средних данных условного слюноотделения на первое, второе, третье и четвертое применение тона ля за каждые 10 опытных дней всего периода работы (столбики). Пунктирная линия этой диаграммы является показателем средних величин условного слюноотделения на один раздражитель применявшейся системы (рис. 1).

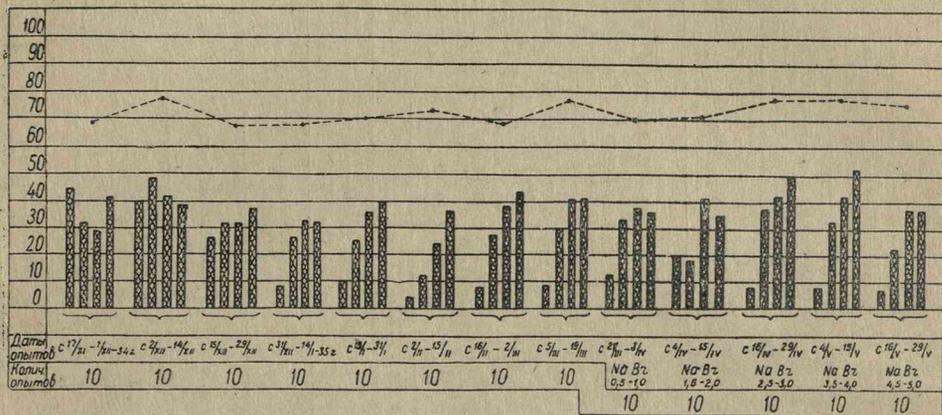


Рис. 1. Рябчик. Образование условного рефлекса на тон ля, подкрепляемого лишь при четвертом применении в опыте.

Итак, наиболее трудная задача, требующая большой подвижности нервных процессов, не вызвал никаких изменений в поведении животного, была хотя и не вполне совершенно, но быстро решена нашей собакой.

Последним испытанием для Рябчика являлась двусторонняя переделка противоположных условных раздражителей (пары метрономов). К этому моменту положительный метроном₁₂₀ был применен 1375 раз. Величина условного рефлекса на него в среднем равнялась 64 делениям шкалы, каждые 5 делений которой соответствовали одной капле слюны из *gl. parotis*.

Дифференцировочный метроном₆₀ после 674 сочетаний (в конце которых длительность действия его доводилась до 9 минут) был переделан в положительный раздражитель и подкреплялся 281 раз; затем снова было восстановлено его прежнее отрицательное значение, т. е. без подкрепления в течение 218 опытных дней. В конце этого периода дифференцировка стала почти абсолютной.

Итак, с одной стороны, имелся очень упроченный условный рефлекс на метроном₁₂₀, а с другой — также упроченная, но уже подвергавшаяся переделке дифференцировка — метроном₆₀.

Прежде чем приступить к двусторонней переделке, мы ввели стереотипную систему, состоящую из шести раздражителей с пятиминутными интервалами между ними, причем метрономы в этой системе стояли рядом, на третьем месте метроном₁₂₀⁺ и на четвертом метро-

ном₆₀-. Проработав с такой системой в течение 10 дней, мы приступили к переделке, оставляя без подкрепления метроном₁₂₀ и начав подкреплять метроном₆₀ после тридцатисекундного действия его, т. е. обычного отставления.

Уже на 6-й день величина условного рефлекса на метроном₁₂₀ значительно снизилась (с 64 делений до 34), в то время как бывшая дифференцировка растормозилась (45 делений) и получилось перекрещивание кривых условного слюноотделения на эти раздражители.

Но такое соотношение условного слюноотделения в следующие дни нарушилось. Условный рефлекс на метроном₁₂₀ вновь достиг высокого уровня (63—77 делений), на котором и оставался в течение 8 опытных дней. В это время растормаживание дифференцировки не увеличивалось, колеблясь в прежних пределах (30—40 делений). Затем условное слюноотделение на метроном₁₂₀ вновь стало падать, и на 35-й день переделки имелся первый нуль. Раздражительный процесс полностью сменился тормозным. Проверая прочность нашей новой дифференцировки, на 37-й день переделки действие ее продлили до одной минуты, но и при таком напряжении она сохранилась абсолютной (0 делений).

Вместе с падением условного слюноотделения на метроном₁₂₀ стал постепенно снижаться условный рефлекс и на метроном₆₀, величина которого в среднем достигала теперь лишь 20 делений, а в отдельных опытах падала почти до нуля. Повидимому, переделка чрезвычайно упрощенного положительного раздражителя в отрицательный сопровождалась «ошибками». Возникающий при этом тормозной процесс был плохо концентрирован и вызывал сильное и длительное последовательное торможение, которое снижало величину положительного условного рефлекса.

Особенно отчетливо влияние последовательного торможения выступило при удлинении действия метронома₁₂₀ до минуты.

Приводим протокол этого опыта (см. стр. 36).

В последующий период имелась новая волна то незначительных (28 делений), то более сильных (47 делений) растормаживаний новой дифференцировки, которая держалась в течение 10 дней, после чего дифференцировка вновь стала абсолютной, выдерживая даже пятиминутное напряжение (49-й день переделки). Условный рефлекс на метроном₆₀ в это время попрежнему оставался на низком уровне.

Желая исключить влияние последовательного торможения, отбросили на некоторый период метроном₁₂₀ и стали применять только метроном₆₀, повторяя его в опыте дважды на разных местах системы, надеясь таким путем скорее поднять условный рефлекс на него до высокого уровня. Однако нарастания величины условного рефлекса на метроном₆₀ не произошло. Величина эффекта, судя по средним данным, попрежнему не выходила за пределы 30 делений, резко колеблясь по отдельным опытным дням. Латентные периоды условного слюноотделения были часто удлиненными, или оно имело очень медленное течение, иногда сопровождающееся задержками. Словом, наблюдалась та же картина, которая получалась при первой, односторонней переделке этого дифференцировочного раздражителя в положительный.

Приводим один из протоколов (см. стр. 36).

Чтобы достигнуть полной переделки метронома₆₀, пришлось поставить ряд опытов с покрытием его безусловным пищевым раздражителем. При такой системе работы под влиянием отрицательной индукции с безусловного пищевого центра возникает тормозное состояние корковых клеток, что способствует полному восстановлению их работоспособности.

Применив покрытие в течение 11 опытных дней, мы довели величину условного рефлекса на метроном₆₀ до уровня, равного прежней

Опыт № 1162

Начало опыта 9 час., 28.XI.1935

Рядчик

Интервал между разрядами (в мин.)	Порядковый номер условного раздражителя		Условный раздражитель	Продолжительность применения условного раздражителя (в сек.)		Период задержания условного слюнного рефлекса (в сек.)	Величина условного слюнного рефлекса (в делениях шкалы)				Условная реакция	Величина безусловного слюнного рефлекса за каждые 15 сек. (в делениях шкалы)	Поведение в интервалах и примечание
	с подкреплением	без подкрепления		изолированно	совместно с безусловным раздражителем		за время действия условного раздражителя		в последствии				
							всего	за каждые 5 сек.	всего	за каждые 30 сек.			
5	1090	—	Шум	30	30	7	48	0+4+3+8+15+18	—	—	++	77+75	—
5	1228	—	Свет	30	30	2	60	3+18+7+5+9+18	—	—	++	75+80	—
5	—	37	Метроном 120	30	30	0	0	0+0+0+0+1+4	—	—	++	88+80	—
5	1229	—	Метроном 60	30	30	23	5	15+7+18+13+12+23	—	—	++	80+60	—
5	1091	—	Свет	30	30	2	78	2+2+6+10+5+23	—	—	++	85+80	—
5	—	—	Шум	30	30	2	48	2+2+6+10+5+23	—	—	++	85+80	—

Опыт № 1195

Начало опыта 9 час., 21.I.1936

Рядчик

Интервал между разрядами (в мин.)	Порядковый номер условного раздражителя		Условный раздражитель	Продолжительность применения условного раздражителя (в сек.)		Период задержания условного слюнного рефлекса (в сек.)	Величина условного слюнного рефлекса (в делениях шкалы)				Условная реакция	Величина безусловного слюнного рефлекса за каждые 15 сек. (в делениях шкалы)	Поведение в интервалах и примечание
	с подкреплением	без подкрепления		изолированно	совместно с безусловным раздражителем		за время действия условного раздражителя		в последствии				
							всего	за каждые 5 сек.	всего	за каждые 30 сек.			
5	88	—	Метроном 60	30	30	22	8	0+0+0+0+4+4	—	—	++	82+100	—
5	1156	—	Шум	30	30	2	92	15+13+12+12+16+24	—	—	++	80+70	—
5	1294	—	Свет	30	30	2	48	10+10+5+6+6+11	—	—	++	75+80	—
5	1157	—	Шум	30	30	67	67	9+6+10+9+11+22	—	—	++	80+55	—
5	89	—	Метроном 60	30	30	4	33	4+5+3+2+9+10	—	—	++	90+80	—
5	1295	—	Свет	30	30	2	41	7+11+5+4+6+8	—	—	++	84+80	—

величине условного рефлекс на метроном₁₂₀ (64 деления), т. е. достигли полной переделки его.

Итак, несмотря на то, что метроном₆₀ уже подвергался переделке, вторичная переделка его в положительный раздражитель совершилась с таким же трудом, как и первая; между тем положительный раздражитель — метроном₁₂₀, несмотря на меньшую прочность его связи, довольно быстро и совершенно переделался в тормозной.

В дальнейшем, получая в систематическом ряде экспериментов высокие условные рефлексы на метроном₆₀, мы решили выяснить, является ли этот раздражитель идентичным по своим качествам положительным раздражителям, не подвергавшимся переделке.

Было произведено сравнительное исследование быстроты прерывистого угашения и восстановления условного рефлекса на метроном₆₀ и бульканье как раздражитель, по своему характеру (сила и прерывистость) наиболее близко стоящий к метроному.

Приводим диаграмму этих опытов (рис. 2).



Рис. 2. Рябчик. Прерывистое угашение и восстановление условного рефлекса на метроном₆₀.

Из диаграммы отчетливо видна резкая разница как в скорости развития угасательного торможения на эти раздражители, так и в скорости и полноте их восстановления. Величина условного рефлекса на метроном₆₀ при угашении стремительно падала с высокого уровня до нуля, после чего происходило медленное и очень слабое восстановление (10 делений на десятую подкрепления). Условный же рефлекс на бульканье медленно угасал и очень быстро восстанавливался, не достигая, правда, своего первоначального уровня (85 делений — первоначальный уровень, максимум — 60 делений при восстановлении).

Повидимому, несмотря на полученные высокие условные рефлексы на метроном₆₀, влияние первоначальной тормозной связи этого раздражителя сохранялось. В последующие дни снова ввели в систему раздражителей не применявшийся в течение трех месяцев (с 23.XII.1935 по 1.IV.1936 г.) метроном₁₂₀, отбросив теперь метроном₆₀.

После такого длительного перерыва новая дифференцировка исчезла, и на метроном₁₂₀ имелась сильная двигательная пищевая реакция и высокий условный рефлекс.

Приводим протокол этого опыта (см. стр. 38).

Итак, несмотря на то, что переделка метронома₁₂₀ в тормозной раздражитель произошла довольно быстро и полученная дифференцировка была абсолютной, выдерживая даже пятиминутное напряжение, что говорило о силе тормозного процесса собаки, эта переделка оказалась

Опыт 1. IV. 1936

Рябчик

Начало опыта 11 час.

Интервал между раздражителями (в мин.)	Порядковый номер условного раздражителя		Условный раздражитель	Продолжительность применения условного раздражителя (в сек.)		Период запыления условного слонного рефлекса (в сек.)	Величина условного слонного рефлекса (в делениях шкалы)			Условная реакция	Величина безусловного рефлекса за каждые 15 сек. (в делениях шкалы)	Поведение в интервалах и примечание
	с подкреплением	без подкрепления		изолированно	совместно с безусловным раздражителем		за время действия условного раздражителя	в после действии	за каждые 30 сек.			
5	1267	—	Шум	30	30	2	78	8+12	14+16	18+10	—	—
5	880	—	Бульканье	30	30	2	162	15+12	14+19	19	—	—
5	—	52	Метроном ¹²⁰	30	—	2	78	12+7	12+8	17+22	—	—
5	1238	—	Шум	30	30	2	58	4+6	8+10	22	—	—
5	1351	—	Свет	30	30	2	105	8+7	13+21	23+25	—	—
5	1269	—	Шум	30	30	2	70	7+3	32+12	18+22	—	—

Опыт № 1259

Рябчик

Начало опыта 11 ч. 30 м., 7.V.1936

Интервал между раздражителями (в мин.)	Порядковый номер условного раздражителя		Условный раздражитель	Продолжительность применения условного раздражителя (в сек.)		Период запыления условного слонного рефлекса (в сек.)	Величина условного слонного рефлекса (в делениях шкалы)			Условная реакция	Величина безусловного рефлекса за каждые 15 сек. (в делениях шкалы)	Поведение в интервалах и примечание
	с подкреплением	без подкрепления		изолированно	совместно с безусловным раздражителем		за время действия условного раздражителя	в последействии	за каждые 30 сек.			
5	1330	—	Шум	30	30	2	90	4+12	10+22	18+24	—	—
5	910	—	Бульканье	30	30	2	93	7+8	18+16	18+25	—	—
5	—	73	Метроном ¹²⁰	60	—	—	0	—	—	—	—	—
5	1331	—	Шум	30	30	2	56	10+5	11+11	12+7	—	—
5	1372	—	Свет	30	30	2	66	7+5	15+8	17+14	—	—
5	1352	—	Шум	30	30	2	85	6+12	2+12	23+30	—	—

непрочной. Такого разрушения дифференцировок под влиянием длительного перерыва в работе (летний перерыв) в прежнем периоде у этой собаки не наблюдалось. Повидимому, в данном случае это произошло, с одной стороны, вследствие сравнительно небольшого количества (50) произведенных сочетаний данного раздражителя как тормозного, и с другой — вследствие следового влияния первичной, очень упроченной (1375 подкреплений) пищевой значимости его.

Полученное растормаживание новой дифференцировки длилось недолго; уже на 10-й опытный день она вновь стала абсолютной, но еще не выдерживала одноминутной длительности, растормаживаясь за вторые 30 секунд действия раздражителя (57—68 делений). Только на 21-й опытный день при одноминутной длительности она сохранилась абсолютной.

Не укрепляя вновь образованную дифференцировку, мы опять отметили ее, чтобы проследить за ней после перерывов в работе.

В систему раздражителей снова был введен метроном₆₀, который не применялся 24 опытных дня. Условный рефлекс на него сохранился, но латентный период слюноотделения снова оказался удлиненным (12 секунд), каким он бывал в первый период переделки, до опытов с покрытием этого раздражителя.

Следовательно, даже после такого небольшого перерыва отчетливо выступило следовое влияние бывшей тормозной связи его.

Продолжая применять только один метроном₆₀, мы затем поставили отдельные опыты, имеющие целью дальнейшее исследование качества этого раздражителя по сравнению с бульканьем.

Было испытано: 1) непрерывное угашение этих раздражителей и 2) применение каждого из них в течение всего опыта, чтобы проследить за быстротой и силой повторно возникающего раздражительного процесса.

Угашение условных рефлексов этих раздражителей происходило почти с одинаковой быстротой (метроном₆₀ — 3 минуты; бульканье — 2 минуты), падение условного слюноотделения шло различно. При действии метронома₆₀ имелось резкое нарастание слюноотделения за вторые 30 секунд действия раздражителя (первые 30 секунд — 47 делений, вторые — 86 делений), в последующие 30 секунд еще более резкое падение (15 делений), затем снова небольшой подъем (25 делений — 27 делений — 28 делений) и, наконец, наступило угашение (0 делений).

При действии бульканья уже в течение вторых 30 секунд условное слюноотделение значительно снизилось (первые 30 секунд — 99 делений, вторые — 49 делений), и это снижение продолжалось и дальше (31 деление — 21 деление) до полного угасания (0 делений) условного рефлекса на этот раздражитель.

Наблюдавшаяся при угашении метронома₆₀ вспышка условного слюноотделения за вторые 30 секунд действия раздражителя показала, что условный рефлекс на этот раздражитель имеет как бы запаздывающий характер, т. е. что следовое влияние прежней, тормозной значимости его в периоде обычного 30-секундного отставления остается.

Надо сказать, что запаздывающий характер условного рефлекса на образованный из дифференцировки положительный раздражитель отмечался у нашей собаки и раньше при первой односторонней переделке метронома₆₀.

Удлиняя действие его за пределы обычного 30-секундного отставления, мы получали резко нарастающее слюноотделение сравнительно с тем незначительным, которое имелося вначале.

Вторая серия экспериментов с применением метронома₆₀, а затем и бульканья в течение всего опыта выявила отчетливое различие между этими раздражителями. Различие это было еще более демонстративно,

чем то, которое наблюдалось при развитии прерывистого угасательного торможения их (рис. 2).

При шестикратном повторении через равные, пятиминутные интервалы метронома₆₀, отставленного на 30 секунд, условный рефлекс на него быстро падал и почти исчезал под конец опыта (4 деления).

При повторении же бульканья величина условного рефлекса оставалась на высоком уровне и даже возросла при последнем сочетании (93 деления). Повидимому, раздражитель, подвергавшийся переделке, вызывал очень неустойчивый, быстро слабеющий раздражительный процесс.

Приводим диаграмму этих опытов (рис. 3).

Итак, несмотря на, казалось бы, полную переделку дифференцировочного метронома₆₀, в положительный раздражитель, судя по величине условных рефлексов на него, специально поставленные опыты для исследования качества этого раздражителя показали, что он отличается от раздражителей, не подвергавшихся переделке. Следовое влияние бывшей тормозной значимости его на данном этапе работы еще сохранилось.

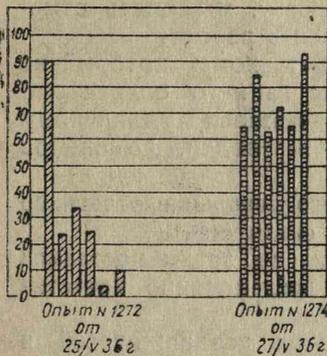


Рис. 3. Рябчик. Повторение в течении всего опыта метронома₆₀ и бульканья.

В последующие дни после 14-дневного интервала мы испытали дифференцировку метронома₁₂₀; она оказалась абсолютной, но в дальнейших опытах начала то слегка (10—13 делений), то более сильно (33 деления) растормаживаться, что указывало на слабость, непрочность ее.

Чтобы упрочить дифференцировку, стали применять снова оба метронома, располагая их в системе раздражителей друг за другом, рассчитывая на влияние индукционных взаимоотношений между ними. Проведя 5 опытов до летнего перерыва в работе, мы с осени возобновили их. При такой системе работы скоро появилась абсолютная дифференцировка и высокие условные рефлексы на метроном.

Двустороннюю переделку значимости противоположных условных раздражителей в обратные можно было считать законченной.

Приводим протокол последнего опыта (см. стр. 41).

На таком фоне, не укрепив большим количеством повторяющихся опытов индукционных взаимоотношений между метрономами, не меняя их местами, приступили к обратной переделке этих раздражителей, начав снова подкреплять пищей метроном₁₂₀ и оставляя без подкрепления метроном₆₀.

Несмотря на то, что к моменту этой обратной переделки имелась, как и раньше, абсолютная дифференцировка и высокие условные рефлексы на положительный раздражитель, результаты этой переделки были противоположны предыдущим.

Теперь, наоборот, дифференцировочный раздражитель метроном₁₂₀ очень быстро переделался в положительный — уже на 3-й опытный день на него имелся высокий условный рефлекс (82 деления), который в дальнейшем, несколько снизившись, колебался в пределах 60—70 делений.

В то же время положительный метроном₆₀ медленно переходил снова в тормозной и даже на 30-й день переделки имелось еще значительное условное слюноотделение на него (33 деления). Не зависело ли это явление от ослабления тормозного процесса собаки?

Чтобы ответить на этот вопрос, было решено проверить силу этого процесса. С этой целью в применяющуюся систему ввели новый дифференцировочный раздражитель — слабое бульканье. На 16-й день приме-

Опыт № 1304

Начало опыта 1 час, 27.IX.1936

Рябчик

Интервал между раздражителями (в мин.)	Порядковый номер условного раздражителя		Условный раздражитель	Продолжительность применения условного раздражителя (в сек.)		Период запаздывания условного рефлекса (в сек.)	Величина условного спонного рефлекса (в делениях шкалы)			Условная реакция	Величина безусловного рефлекса за каждые 15 сек. (в делениях шкалы)	Поведение в интервалах и примечание				
	с подкреплением	без подкрепления		изолированно	совместно с безусловным раздражителем		за время действия условного раздражителя	за каждые 5 сек.	всего				за каждые 30 сек.			
5	1437	—	Шум	30	30	3	65	3	5	7	15	25	95 ± 12	+		
5	958	—	Бульканье	30	30	2	65	2	3	10	23	15	105	+		
5	186	101	Метроном ₁₂₀ —	30	—	—	0	—	—	—	—	—	—	+		
5	1414	—	Метроном ₆₀ +	30	30	2	72	2	5	8	12	18	27	+		90 ± 12
5	1438	—	Свет	30	30	3	45	3	3	8	8	9	15	+		85 ± 12
5	—	—	Шум	30	30	3	65	3	3	5	7	8	17	+		110 ± 115

Опыт № 1353

Начало опыта 10 ч. 30 м., 17.XII.1936

Рябчик

Интервал между раздражителями (в мин.)	Порядковый номер условного раздражителя		Условный раздражитель	Продолжительность применения условного раздражителя (в сек.)		Период запаздывания условного рефлекса (в сек.)	Величина условного спонного рефлекса (в делениях шкалы)			Условная реакция	Величина безусловного рефлекса за каждые 15 сек. (в делениях шкалы)	Поведение в интервалах и примечание				
	с подкреплением	без подкрепления		изолированно	совместно с безусловным раздражителем		за время действия условного раздражителя	за каждые 5 сек.	всего				за каждые 30 сек.			
5	1535	—	Шум	30	30	1	100	7	10	10	20	21	32	+		105 ± 105
5	1007	16	Бульканье +	30	30	2	100	8	7	18	19	21	27	+		110 ± 110
5	—	49	Бульканье слабое	30	—	—	0	—	—	—	—	—	—	+		—
5	49	—	Метроном ₁₂₀ +	30	30	2	67	2	8	10	17	15	25	+		110 ± 100
5	1463	49	Метроном ₆₀ —	30	30	2	85	9	8	15	15	15	21	+		117 ± 110
5	1536	—	Свет	30	30	2	162	4	13	15	21	22	22	+		110 ± 110
5	—	—	Шум	30	30	2	—	—	—	—	—	—	—	+		—

Сидит »

нения этого раздражителя имелась абсолютная дифференцировка не только на слабое бульканье, но даже и на метроном₆₀.

Тормозной процесс собаки не изменился, а был попрежнему сильным.

Приводим протокол опыта.

Итак, медленность образования дифференцировки на метроном₆₀ не зависела от наступившей слабости тормозного процесса собаки, а происходила, повидимому, вследствие прочности образованной нами положительной пищевой связи этого раздражителя (186 подкреплений), следовое влияние которой при переделке медленно сглаживалось.

Прочной же тормозной связи метроном₁₂₀, несмотря на значительное количество сочетаний (101), произведенных с этим раздражителем как дифференцировочным, не имелось, так как эги сочетания происходили с перерывами и дифференцировка не была укреплена, а потому и переделка ее произошла очень быстро.

Полученные факты заставляют обратить внимание на то, что, применяя форму опытов с переделкой раздражителей для исследования подвижности нервных процессов экспериментальных животных (собак), нужно считаться с прочностью образованных связей переделываемых раздражителей. Быстрота переделок, являющаяся показателем подвижности процессов, зависит и от прочности образованных связей. Чем слабее связь, тем быстрее она разрушается, и чем прочнее, тем медленнее она поддается разрушению. Поэтому говорить о большей или меньшей степени подвижности того или иного процесса или нервной системы одного животного по сравнению с другим на основании скорости переделок, не учитывая прочности связей, нельзя. Форма опытов с переделкой раздражителей является индикатором не только подвижности нервных процессов, но и прочности связей.

Другой вопрос, какие показатели следует иметь, чтобы судить о прочности связей, потому что базироваться только на количестве произведенных сочетаний раздражителей было бы неправильно. Мы знаем, что у одних собак прочность связей образуется быстро, у других даже при большом количестве произведенных сочетаний она остается слабой и легко исчезает. Говоря психологическим языком, мы имеем собак с хорошей и плохой памятью, т. е. длительностью сохранения следового влияния раздражителей, вне зависимости от силы, уравновешенности и подвижности их нервных процессов. Какие же показатели необходимо иметь, чтобы судить о прочности связей? Повидимому, в этом отношении сохранность связей, как положительных, так и тормозных, после той или иной длительности перерывов в работе может служить одним из показателей их прочности, понятие которой надо отчетливо разграничивать от понятия силы.

Необходимость совершенно четко поставить вопрос о понятии прочности условных рефлексов наряду с понятием силы уже выдвигал Э. Асратян.

Мы столкнулись с необходимостью учитывать эту прочность, чтобы правильно судить о подвижности нервных процессов.

В ы в о д ы

1. Все три примененные нами формы опытов (образование сильно запаздывающего условного рефлекса, получение условного рефлекса лишь на четвертое применение повторяющегося раздражителя и двусторонняя переделка противоположных условных раздражителей) отчетливо выявляют степень подвижности нервных процессов.

2. Форма опытов с переделкой противоположных условных раздражителей является индикатором не только подвижности процессов, но и прочности образованных связей.

3. Применяя последнюю форму опытов для исследования подвиж-

ности процессов, необходимо для правильности выводов учитывать прочность связей передельяемых раздражителей.

4. При переделке раздражителей в течение длительного периода сохраняется следовое влияние первоначально образованных связей как положительных, так и тормозных.

5. Наиболее длительно и упорно сохраняется следовое влияние тормозных связей.

6. Прочность условных связей и силу условных раздражителей необходимо отчетливо разграничивать.

Investigation of mobility of nervous processes in dogs of sanguine type

By V. V. YAKOVLEVA

Leningrad Branch of the Gorky All-Union Institute for Experimental Medicine,
(Department of Physiology, Head Prof. P. S. Kupalov)

Among the fundamental properties of the higher neural activity in animals one has lately been brought to the fore by I. P. Pavlov. I mean the mobility of nervous processes, of the excitatory as well as inhibitory process.

The mobility of nervous processes is characterized by the speed of their progress, that is, by the velocity with which they arise and attain a state of concentration, which comes to replace the initial phase of irradiation. And also by the velocity of their disappearance after stimulation is discontinued. Another index of mobility is the speed with which one process is replaced by its counter-process.

Several lines of experiment were singled out by Pavlov with the aim of testing their fitness to serve as methods in the investigation of the above mentioned property. And he also planned to establish the physiological mechanism of their action. These lines are mainly as follows.

1) The formation of a delayed conditioned reflex among other reflexes, which arrive at much shorter intervals.

2) The creation of a conditioned reflex that would not appear until the stimulus used in the experiment was applied four times.

3) The reversal of conditioned stimulus value.

The experiments were carried out on a strong type of dog endowed with a well-balanced temperament. What they have brought into evidence is this.

1) All of them have testified to the mobility of nervous processes.

2) Those with the reversal of stimuli have proved to be good indicators not merely of the mobility of processes but also of the stability of the connections formed. Therefore

3) In taking this line of experiment for the investigation of the lability of processes it is necessary, lest erroneous conclusions should be arrived at, to take into account the stability of connections of the stimuli; whose reversal is intended.

4) In the case of stimulus reversal the initially formed connections, both positive and inhibitory, leave behind a long lasting trace-influence.

5) This trace-influence continues more firmly and for a longer period of time in the case of inhibitory connections.

6) The stability of connections and the intensity of the processes are to be strictly discriminated.

Случай стойкого изменения характера условно-рефлекторной деятельности собаки

В. В. ЯКОВЛЕВА

Физиологический отдел им. акад. И. П. Павлова Ленфилиала ВИЭМ им. М. Горького;
зав. отделом проф. П. С. Купалов

Исследуя подвижность нервных процессов подопытных собак путем опытов с переделкой значимости противоположных условных раздражителей в обратные, мы столкнулись с фактом трудности полной переделки дифференцировочного раздражителя в положительный.

Впервые это отчетливо выступило в 1932 г. у собаки Рябчик при образовании положительного пищевого раздражителя из чрезвычайно упроченной (679 сочетаний) дифференцировки, продолжительность которой была длительной и упорной тренировкой постепенно доведена до 9 минут. При переделке этого раздражителя, несмотря на значительное количество (около 70) подкреплений, величина условного рефлекса оставалась невысокой, колеблющейся, иногда снижающейся до нуля. Физиологический механизм этого явления заключается в возникновении при такой переделке инертности первичной тормозной фазы отставленного условного рефлекса.

Аналогичный факт наблюдал Ф. П. Майоров на собаке Джек (Майоров, 1938). Впоследствии, при просмотре материалов всех лабораторий И. П. Павлова по переделке раздражителей была обнаружена целая группа собак, у которых это явление также было отчетливо выражено.

Аналізу возникновения такой инертности были посвящены две наши работы (Яковлева, 1938, 1943).

Прежде всего нами был поставлен вопрос, не зависит ли это явление инертности от типа нервной системы данной собаки. Однако в опытах иной формы выявилась высокая подвижность ее нервных процессов. Далее была выяснена возможная зависимость данного явления от трудности односторонней переделки, при которой, нарушая прочно установившиеся индукционные взаимоотношения между парой раздражителей, мы не устраняли влияния отрицательной индукции с положительного пункта, вследствие чего могло затрудняться образование нового положительного рефлекса. Но и это предположение, как показали результаты опытов на той же собаке с односторонней переделкой пары раздражителей, не подтвердилось. И при двусторонней переделке мы вновь наблюдали прежнее явление — крайнее несовершенство переделки дифференцировочного раздражителя в положительный.

Тогда перед нами возник третий вопрос — не зависит ли трудность переделки от прочности образованных связей переделываемых раздражителей, т. е. от количества произведенных сочетаний раздражителей перед переделкой. Действительно, полученные результаты показали, что прочность образованных связей имеет отчетливое значение, однако для окончательного вывода требовалась проверка на других собаках.

Для этой цели мы и приступили к настоящим экспериментам.

Для опытов была взята собака по кличке Юла, у которой имелся прочный положительный рефлекс на метроном₁₂₀ (486 подкреплений).

ний) и мало упроченная дифференцировка на метроном₆₀ — которая применялась в периоде выработки условных рефлексов, а затем была оставлена на два года. В течение этого времени мы определяли подвижность нервных процессов Юлы, предъявляя ей трудную задачу — дифференцирование трех первых применений неподкрепляемого раздражителя от четвертого применения раздражителя, сопровождаемого подкреплением. Целью этих опытов было детальное исследование физиологического механизма этой трудной дифференцировки и достижение предела возможного совершенства ее; одновременно длительно тренировался тормозной процесс собаки. В самом конце этих опытов, выявивших значительную подвижность нервных процессов Юлы, была вновь введена дифференцировка на метроном₆₀ — которая от начала выработки к моменту переделки имела всего лишь 88 сочетаний.

Таким образом, приступая у Юлы к переделке той же пары раздражителей (метрономов), что и у Рябчика, мы имели обратные соотношения прочности их связей сравнительно с теми, которые были в первых опытах у Рябчика. Несмотря на такую, казалось бы, слабо упроченную связь дифференцировочного раздражителя и прочность связи положительного, при переделке их мы опять наблюдали остающуюся несовершенной переделку дифференцировки в положительный раздражитель и довольно быстрое (31-е сочетание) получение абсолютной дифференцировки из положительного раздражителя.

Приводим протокол опыта (см. стр. 46).

Особенно демонстративно это соотношение выступало после перерывов в работе, хотя до перерывов было произведено значительное количество сочетаний (70). После перерывов в работе оба метронома давали нулевой эффект при высоком уровне условных рефлексов на остальные раздражители системы.

Из приведенного протокола видно, что положительный метроном₁₀₀ переделался и остался отрицательным, а к метроному₆₀ после перерыва вернулось прежнее тормозное значение его, несмотря на то, что мы применили его первым, переставив на третье место системы, чтобы избежать влияния последовательного торможения от дифференцировки. Полученные данные показывают, что прочность связей, если судить о ней по количеству произведенных сочетаний до переделки, в этом случае не оказывала влияния на течение переделки.

Продолжая опыты, мы убедились, что ни нарастающее количество подкреплений метронома₆₀, ни перестановка этого раздражителя на другие места системы (кроме первого), ни отмена его пары, метронома₁₂₆, не изменяли создавшегося положения.

В дальнейшем, чтобы достигнуть полной переделки этого раздражителя, пришлось, как и при подобных экспериментах на Рябчике, прибегнуть к многократным переходам на совпадающие условные рефлексы.

Итак, только специальными мероприятиями удалось довести величину условного рефлекса на метроном₆₀ до высокого уровня.

Почти одновременно мы производили переделку значимости метрономов у другой нашей собаки по кличке Золотистый, относящейся к инертному типу нервной системы (флегматик). У этой собаки переделка обоих раздражителей протекала медленно, с большим трудом, и в то время как положительный раздражитель, наконец, переделался в тормозной, дифференцировочный полностью так и не переделался в положительный (Яковлева, 1936).

Повторяемость этого явления у наших собак с разными типами нервной системы указывала, что зависимости его от типологических особенностей животных нет. Какое же общее для всех трех наших собак условие могло способствовать возникновению инертности первичной тормозной фазы условного рефлекса при переделке дифференцировки в положительный раздражитель? Обращает на себя внимание

Опыт № 573

Начало опыта 13 час., 30.IV.1934

Юла

Интервал между раздражителями (в мин.)	Порядковый номер условного раздражителя		Условный раздражитель	Продолжительность применения условного раздражителя (в сек.)		Период запаздывания условного слюнного рефлекса (в сек.)	Величина условного слюнного рефлекса (в делениях шкалы)		Условная реакция	Величина безусловного слюнного рефлекса за каждую 15 сек. (в делениях шкалы)	Поведение в интервалах
	с подкреплением	без подкрепления		изолированно	совместно с безусловным раздражителем		за время действия условного раздражителя	за каждые 5 секунд			
5	534	—	Шум Свисток Метроном ₁₂₀ , дифференцировочный	30	15	1	92	15-10-10-10-22-25	+	80-53	Лежит лишь при подаче чашки
5	579	31		30	15	—	125	25-20-20-10-20-30	+	75-70	
5	31	—		30	15	4	32	2-4-5-3-0-9	—	115-75	
5	580	—	Метроном ₉₀ , положительный	30	15	1	115	20-20-15-18-25-17	+	70-70	Встала лишь при подаче чашки
5	535	—		30	15	2	87	13-9-15-10-13-27	+	73-75	

Примечания. 1 Знак + означает положительную двигательную реакцию.

2 Знак — означает отрицательную двигательную реакцию.

В промежутках собака ложится при действии всех положительных раздражителей, кроме метронома₉₀.

Юла

Опыт № 620

Начало опыта 11 час., 30.X.1934

Интервал между раздражителями (в мин.)	Порядковый номер условного раздражителя		Условный раздражитель	Продолжительность применения условного раздражителя (в сек.)		Период запаздывания условного слюнного рефлекса (в сек.)	Величина условного слюнного рефлекса (в делениях шкалы)		Условная реакция	Величина безусловного слюнного рефлекса за каждую 15 сек. (в делениях шкалы)	Поведение в интервалах
	с подкреплением	без подкрепления		изолированно	совместно с безусловным раздражителем		за время действия условного раздражителя	за каждые 5 секунд			
5	620	—	раздражитель	30	15	1	80	22-8-10-5-20-15	+	90-65	Встала при подаче чашки Лежит
5	673	—		30	15	—	108	23-15-12-14-16-28	+	67-95	
5	78	78		30	15	—	0	—	+	145-65	
5	674	—		30	15	1	85	25-2-18-12-19-9	+	95-70	
5	629	—		30	15	1	55	12-10-11-12-5-5	+	115-50	

Начало опыта 13 час., 15.I.1935

Опыт № 671

Юла

Интервал между раздражителями	Порядковый номер условного раздражителя		Условный раздражитель	Продолжительность применения условного раздражителя (в сек.)		Период запазывания условного рефлекса (в сек.)	Величина условного слюнного рефлекса (в делениях шкалы)		Условная реакция	Величина безусловного рефлекса за каждую ногу слюнного	Поведение в интервалах	
	с подкреплением	без подкрепления		изолированно	совместно с безусловным раздражителем		за время действия условного раздражителя	за каждые 5 секунд				
5	730	—	Шум Свисток Метроном ₁₂₀ , дифференцировочный. Свисток Метроном ₆₀ , положительный Шум	30	15	1	90	12-15-12-18-10-23	+	72-90	Величина безусловного рефлекса за каждую ногу слюнного	Поведение в интервалах
5	777	—		30	15	2	79	7-8-10-12-13-29	+	66-95		
5	778	129		30	15	2	0	13-6-20-19-15-17	+	75-100		
5	129	—		30	15	17	18	0-0-0-3-7-8	+	107-65		
5	731	—		30	15	2	67	13-2-4-8-13-27	+	78-90		

Начало опыта 13 час., 17.V.1935

Опыт № 760

Юла

Интервал между раздражителями	Порядковый номер условного раздражителя		Условный раздражитель	Продолжительность применения условного раздражителя (в сек.)		Период запазывания условного рефлекса (в сек.)	Величина условного слюнного рефлекса (в делениях шкалы)		Условная реакция	Величина безусловного рефлекса за каждую ногу слюнного	Поведение в интервалах	
	с подкреплением	без подкрепления		изолированно	совместно с безусловным раздражителем		за время действия условного раздражителя	за каждые 5 секунд				
5	72	—	Метроном ₁₂₀ + (положительный) Шум Свисток Метроном ₁₂₀ (положительный) Метроном ₆₀ (дифференцировочный) Свисток Шум Метроном ₁₂₀ (положительный)	30	15	28	6	0-0-0-0-0-6	++	114-70	Величина безусловного рефлекса за каждую ногу слюнного	Поведение в интервалах
5	908	—		30	15	12	99	30-9-10-11-14-25	++	75-65		
5	1025	—		30	15	—	44	0-0-3-13-9-19	++	91-60		
5	73	66		30	15	—	0	15-3-2-2-6-10	++	77-70		
5	1026	—		30	15	1	38	27-13-1-1-2-1	++	80-60		
5	909	—	30	15	—	45	2-6-4-0-1-4	++	63-70			
5	74	—	30	15	4	17						

производившаяся в предшествующий переделкам период работы длительная тренировка тормозного процесса этих животных: у Рябчика длительно и упорно тренировали дифференцировку — метроном₆₀, доведя продолжительность действия до 9 минут; у Юлы предшествующим заданием была труднейшая задача на дифференцировку, проводившаяся около двух лет; у Золотистого мы также долго тренировали тормозной процесс, применяя ритмически один и тот же раздражитель, то подкрепляя его, то не подкрепляя.

Повидимому, длительная тренировка тормозного процесса способствовала образованию прочных тормозных связей вне зависимости от количества произведенных сочетаний данных тормозных раздражителей. А потому у всех трех собак и создано при переделке раздражителей явление инертности (застойности) тормозного процесса.

Чтобы детальнее проследить за этим явлением и повторно проверить, оказывает ли влияние количество произведенных сочетаний до переделки на течение переделки, мы решили произвести обратную переделку метрономов у Юлы.

К моменту обратной переделки имелось одинаковое количество сочетаний (152) как с тем, так и с другим метрономом; следовательно, прочность связей их должна была быть, казалось, одинаковой.

Но и теперь, при этой переделке, снова и чрезвычайно демонстративно выступило прежнее явление инертности тормозного процесса. Положительный метроном₆₀ очень быстро вернул свое прежнее отрицательное значение — уже на 11-й опытный день получился нулевой эффект на этот раздражитель. Условный же рефлекс на снова переделываемый в положительный метроном₁₂₀ оставался незначительным, часто падая до нуля, причем и пищевая двигательная реакция собаки (обычно стремительная) также была заторможена: собака приближалась к кормушке лишь при подаче чашки, чего при действии других раздражителей не было.

По мере течения опытов никакой тенденции к нарастанию величины условного рефлекса на метроном₁₂₀ не отмечалось. Напротив, максимумы колебаний величины рефлексов становились все больше и часто не имелось рефлексов на этот раздражитель.

Особенно отчетливо трудность такой переделки и болезненное состояние собаки выступали при продолжении опытов после летнего перерыва в работе, когда оба метронома дали нулевой эффект и собака начала отказываться от пищи при действии всех раздражителей системы, кроме первого в опыте.

Ввиду такого состояния животного прибегли к помощи бромистого натрия, чтобы способствовать сбалансированию раздражительного и тормозного процессов. Бромистый натрий давали в молоке за час до опыта. Были испытаны в период с 10.X. по 28.X.1935 г. дозы брома, начиная от 0,1 г до 2 г. Однако невротическое состояние собаки не исчезло; она во время опытов скулила, с задержками подходила к подаваемой еде, а иногда и совсем отказывалась от пищи.

В дальнейшем, отменив бромирование, перешли к кофеину, пытаясь повлиять на раздражительный процесс. Были испытаны дозы 0,2, 0,4 и 0,6 г чистого кофеина, но при этих дозах состояние животного не изменилось.

В последующий период, видя, что невротическое состояние собаки не улучшается, решили облегчить задачу. С этой целью один из метрономов (дифференцировочный) был исключен из системы раздражителей. Собака успокоилась, перестала скулить, отказы от порции пищи, даваемой для подкармливания, прекратились, но в камеру шла неохотно. Условные рефлексы на положительный метроном₁₂₀ попрежнему были незначительны, иногда падали до нуля. Тогда отменили и применение положительного метронома₁₂₀, введя вместо него слабый раздра-

Опыт № 776

Начало опыта 11 час., 14.IX.1935

Юла

Интервал между раздра- жителями	Порядковый номер условного раздражи- теля		Условный раздражитель	Продолжитель- ность применения условного раздражителя (в сек.)		Период запаздывания условного реф- лекса (в сек.)	Величина условного слюнного рефлекса в делениях шкалы за время дей- ствия условного раздражителя за каждые 5 секунд		Условная двигательная реакция	Величина безусловного слюнного рефлекса за каждые 15 сек. (в деле- ниях шкалы)	Поведение в интервалах
	с подкреп- лением	без под- крепления		изолиро- ванно	совместно с безуслов- ным раздра- жителем		за время дей- ствия условного раздражителя	за каждые 5 секунд			
5	940	—	Шум Свисток	30	15	2	70.	18—10	+	67—48	Понюхала и отошла, не ест При подаче чашки сунула морду, отошла, облизывается, села вдвали, затем легла, не ест Лежит, не шевелится Лежит, не встала, не ест При подаче чашки отошла от кормушки Не ест
5	1057	—		30	15	—	0	0	—	—	
5	96	—	Метроном ₂₀ (положий- тельный)	30	15	—	0	0	—	—	Лежит, не шевелится Лежит, не встала, не ест При подаче чашки отошла от кормушки Не ест
5	—	82	Метроном ₆₀ (дифференци- ровочный) Свисток	30	15	—	0	0	—	—	
5	1058	—	Шум	30	15	—	22	15—5—2—0—0—0	—	—	После опыта рвется из камеры, хватает предлагаемую еду, но сейчас же бросает, стремясь соскочить со станка.
5	941	—		30	15	—	—	—	—	—	

Общие примечания. Живое вбегает в камеру, прыгает на станок. Жадно съедает поданную порцию еды. После опыта рвется из камеры, хватает предлагаемую еду, но сейчас же бросает, стремясь соскочить со станка.

Юла

Опыт № 803

Начало опыта 10 час., 28.X.1935

Интервал между раздражителями	Порядковый номер условного раздражителя		Условный раздражитель	Продолжительность применения условного раздражителя (в сек.)		Период запазывания условного рефлекса (в сек.)	Величина условного слюнного рефлекса в делениях шкалы за время действия условного раздражителя		Условная реакция	Поведение в интервалах
	с креплением	без крепления		совместно с условным раздражителем	изолированно		за время действия условного раздражителя	за каждые 5 секунд		
5	994	—	Шум	15	30	2	68	21—12—8—9—7—11	+	85—70
5	1111	—	Свисток	15	30	—	?	—	+	70—70
5	123	—	Метромом ^{1,30} (положительный)	—	—	—	0	—	—	—
5	—	109	Метромом ^{1,30} (дифференцировочный)	—	—	—	0	—	—	—
5	1112	—	Свисток	15	30	—	?	—	+	65—60
5	995	—	Шум	15	30	—	?	—	—	—

Общие примечания. Стремительно вбегает в камеру, до опыта жадно поедает порцию мясо-сахарного порошка.

Юла

Опыт № 848

Начало опыта 11 час., 19.I.1936

Интервал между раздражителями	Порядковый номер условного раздражителя		Условный раздражитель	Продолжительность применения условного раздражителя (в сек.)		Период запазывания условного рефлекса (в сек.)	Величина условного слюнного рефлекса в делениях шкалы за время действия условного раздражителя		Условная реакция	Поведение в интервалах
	с креплением	без крепления		совместно с условным раздражителем	изолированно		за время действия условного раздражителя	за каждые 5 секунд		
5	1084	—	Шум	15	30	2	90	20—13—13—9—13—20	+	100—70
5	1202	—	Свисток	15	30	17	33	0—0—0—2—6—25	+	80—85
5	436	—	Бульканье	15	30	2	57	20—8—0—5—6—25	+	89—65
5	1085	—	Шум	15	30	2	33	12—6—2—3—3—8	+	59—85
5	1203	—	Свисток	15	30	12	7	0—0—1—1—2—3	+	53—110
5	437	—	Бульканье	15	30	7	25	0—4—1—3—5—9	+	95—80

Общие примечания. Собака получает подпорции корма вне опыта.

житель — свет. Однако такое изменение системы привело к развитию гипнотического состояния животного. Юла, ложась во время пауз между раздражителями, стала подниматься лишь при подаче чашек с мясо-сахарным порошком, а иногда даже спустя 10-20 секунд после этого. Затем снова появились отказы от пищи, условные рефлексы резко колебались, часто падая до нуля.

Предполагая, что слабый раздражитель — свет — способствовал развитию гипнотического состояния, заменили его сильным и прерывистым раздражителем — бульканьем и, форсируя возврат собаки к норме, перевели Юлу на полпорции суточного количества корма вне опыта. Этими мероприятиями, способствующими повышению возбудимости, удалось достигнуть поднятия величины условных рефлексов на все раздражители и быстрой реакции собаки на подающуюся еду. Однако полного возврата к прежней картине условно-рефлекторной деятельно-

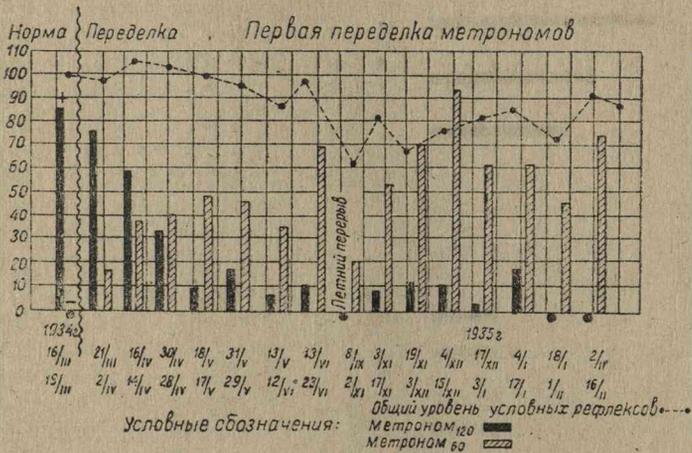


Рис. 1. Юла. Первая переделка метрономов.

сти не имелось, так как появилось и часто отмечалось удлинение периода запаздывания условного слюноотделения, чего раньше у этой собаки не наблюдалось.

На таком фоне были вновь испытаны оба метронома, сначала положительный метроном₁₂₀, а затем и тормозной метроном₆₀. Величина условного рефлекса на метроном₁₂₀ оставалась незначительной (14 делений) с резко удлиненным скрытым периодом слюноотделения (17 секунд). Дифференцировка на метроном₆₀ даже при двухминутной длительности раздражителя сохранилась абсолютной (0 делений). Ввиду того, что применение метрономов не вызвало никакого изменения в общем состоянии животного, решили вновь ввести их в систему раздражителей.

Проработав некоторый период с этими раздражителями и получая попрежнему очень слабое условное слюноотделение на метроном₁₂₀, прибегли к покрытию его. Но на этот раз такое мероприятие, неоднократно испытанное нами с успехом в прежних опытах, не достигло цели. Полной переделки, т. е. высокого уровня условных рефлексов на метроном₁₂₀, так и не получилось.

На рис. 1 приводим средние данные за каждые 10 опытных дней, как в отношении величины условных рефлексов на метрономы, так и общего уровня условных рефлексов (тонус коры) в течение первой и второй переделки.

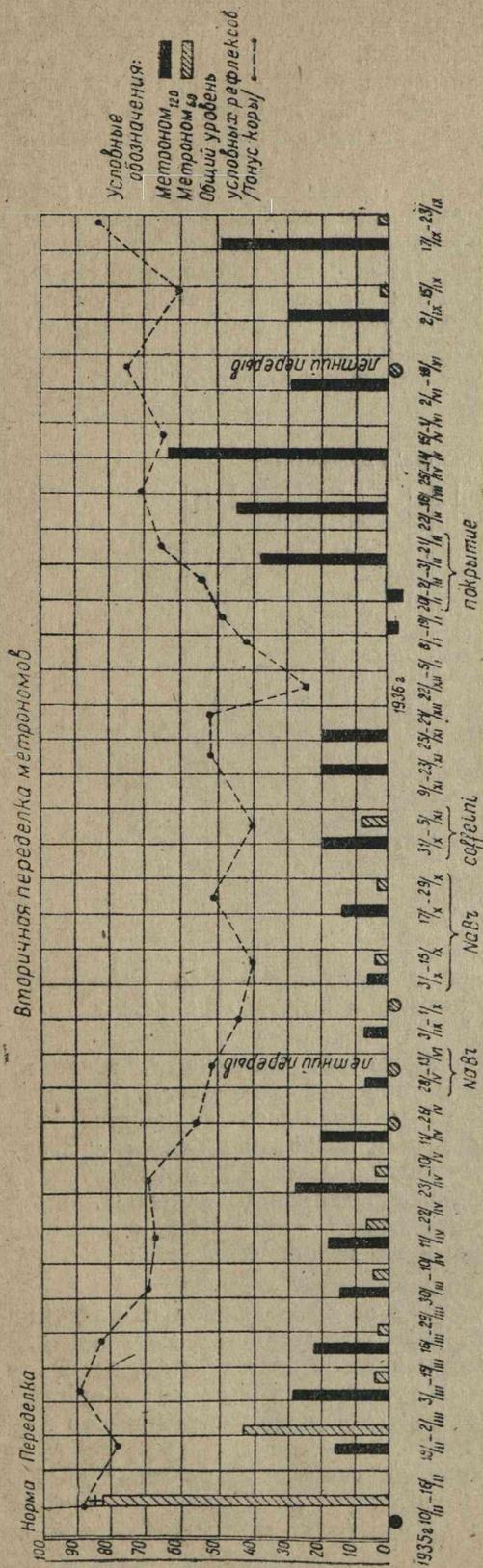


Рис. 2. Юла. Вторичная переделка метрономов.

Как видно из приведенных диаграмм, первая переделка метрономов произошла полностью, причем общий тонус коры больших полушарий собаки после снижения снова достиг своей первоначальной величины. При второй же переделке наблюдалось резкое и длительное падение общего уровня условных рефлексов, и переделка дифференцировочного метронома₁₂₀ в положительный раздражитель так и осталась неполной даже в последний период, когда общий тонус коры больших полушарий собаки вновь возрос. Величина условного рефлекса на метроном₁₂₀ в среднем достигала лишь половины своего первоначального уровня. Незначительность величины условного рефлекса на метроном₁₂₀ попрежнему обуславливалась длительностью скрытых периодов условного слюноотделения или крайне медленного, сопровождающегося задержками нарастания его по мере действия раздражителя. Такой же характер условного слюноотделения, как было отмечено выше, наблюдался нами и при действии других раздражителей системы. Инертность первичной тормозной фазы условного рефлекса, возникшая вначале только при действии одного раздражителя, стала обнаруживаться и на другие раздражители, не подвергавшиеся переделке. Характер условно-рефлекторной деятельности собаки изменился.

Ввиду этого решено было вновь произвести испытание подвижности нервных процессов Юлы пробой образования запаздывающего на 3 минуты условного рефлекса. Несмотря на то, что первое наиболее трудное испытание, поставленное в начале нашей работы с этой собакой, показало высокую подвижность ее нервных процессов, образовать

Опыт № 1069 Начало опыта 11 ч. 30 м., 20.IX.1937

Интервал между раздражителями	Порядковый номер условного раздражителя		Условный раздражитель	Продолжительность применения условного раздражителя (в сек.)		Период запаздывания условного рефлекса (в сек.)	Величина условного рефлекса в делениях шкалы за каждые 5 секунд		Условная реакция	Поведение в интервалах
	с подкреплением	без подкрепления		совместно изолированно	с безразражительно		за время действия условного рефлекса	за каждые 5 секунд		
1	1394	—	Шум	30	15	2	85	10-13-12-10-18-22	++	Величина безусловного рефлекса за каждые 15 сек. (в делениях шкалы)
2	699	—	Метроном ₂₀ (положительный)	30	15	—	0	—	++	80-100
3	299	—	Тон	30	15	22	31	0-0-0-0-13-18	+++	55-100
4	121	—	Метроном ₃₀ (дифференцировочный)	180	15	—	0	—	+++	72-105
5	266	—	Трещетка	30	15	—	0	—	+++	35-85
6	23	—	Свисток	30	15	3	44	4-8-5-7-10-10	++	70-100
7	1508	—	Свисток	30	15	12	3	0-0-1-0-1-1	++	50-95

Опыт № 1107 Начало опыта 13 час., 11.1.1938

Интервал между раздражителями	Порядковый номер условного раздражителя		Условный раздражитель	Продолжительность применения условного раздражителя (в сек.)		Период запаздывания условного рефлекса (в сек.)	Величина условного рефлекса в делениях шкалы за каждые 5 секунд		Условная реакция	Поведение в интервалах
	с подкреплением	без подкрепления		совместно с безразражительно	с безразражительно		за время действия условного рефлекса	за каждые 5 секунд		
5	1432	—	Шум	30	15	1	97	4-6-13-20-27-27	++	Величина безусловного рефлекса за каждые 15 сек. (в делениях шкалы)
5	735	—	Свет	30	15	—	0	—	++	108-100
5	337	—	Метроном ₂₀ (положительный)	30	15	7	22	0-3-2-2-3-12	++	75-120
5	159	—	Тон	180	15	—	0	—	+	88-130
5	294	—	Метроном ₃₀ (дифференцировочный)	30	15	2	7	2-2-0-3-0-0	+	68-120
5	62	—	Трещетка	30	15	12	16	0-0-4-2-0-10	++	Отходит от кормушки, опускается на передние лапы, так стоит до прекращения действия раздражителя
5	1546	—	Свисток	30	15	7	23	0-15-2-4-5-7	+	86-130

Юла

Юла

запаздывающий рефлекс даже при большом количестве сочетаний (180) не удалось. При выработке его сначала наблюдалось значительное условное слюноотделение (100—140 делений), падающее по мере действия раздражителя, затем стали довольно часто получаться нулевые эффекты на этот раздражитель; далее, условное слюноотделение на него стало уменьшаться (40—60 делений), сохраняя все тот же снижающийся характер, нулевые эффекты участились и, наконец, стали наблюдаться в систематическом ряде опытов.

В период выработки запаздывающего рефлекса отмеченные выше изменения характера условного слюноотделения на все раздражители системы, кроме первого в опыте, выступили еще резче, но невротическим состоянием собаки эти явления не сопровождалось. Оставаясь чрезвычайно подвижной вне опыта, стремительно вбегая в камеру, быстро прыгая на станок, собака во время опыта стояла совершенно неподвижно, положив морду на край кормушки, или ложилась, вытянувшись на полу станка, также положив на него морду, при этом обычно закрывала глаза. При действии раздражителей сохраняла ту же неподвижную позу и только на стук подающейся чашки тотчас же реагировала, жадно съедая пищу. Условные рефлексы, кроме первого в опыте, часто были незначительны, а иногда на отдельные раздражители и совсем исчезали.

Предполагая, что такая картина условно-рефлекторной деятельности собаки не могла зависеть от наступившей слабости раздражительного процесса, для проверки ввели максимальной силы раздражитель — трещотку. На трещотку получили высокие условные рефлексы (70—90 делений); следовательно, раздражительный процесс Юлы оказался сильным. Но по мере течения опытов величина условных рефлексов на трещотку также снизилась, и при этом раздражителе стало наблюдаться медленно нарастающее условное слюноотделение или удлиненные скрытые периоды его. Инертность первичной тормозной фазы раздражительного процесса, выступающая при действии других условных раздражителей, стала проявляться и при применении сильнейшего раздражителя — трещотки.

Общая картина условно-рефлекторной деятельности животного, оставаясь в течение длинного ряда опытов неизменной, как видно из приведенных протоколов, напоминала характер деятельности собак, относящихся к типу флегматика.

Основываясь на результатах наших экспериментов, мы позволяем себе обратить внимание на необходимость для правильности выводов применять форму опытов с переделкой раздражителей в первый период работы, при определении типа нервной системы животных.

В ы в о д ы

1. Опыты с переделкой значимости противоположных условных раздражителей в обратные могут вызвать возникновение инертности первичной тормозной фазы раздражительного процесса, а именно при переделке дифференцировочного раздражителя в положительный.

2. Возникновение этой инертности от типологических особенностей животных не зависит.

3. Отчетливо наблюдается зависимость этого явления от прочности образованной тормозной связи переделываемого раздражителя, следовательно влияние которой, повидимому, длительно сохраняется.

4. Предварительная усиленная тренировка тормозного процесса собаки при других опытах способствует получению прочных тормозных связей вне зависимости от количества произведенных сочетаний тормозных раздражителей.

5. После длительной тренировки тормозного процесса собаки двукратная переделка пары противоположных условных раздражителей может вызвать возникновение инертности и при действии остальных раздражителей применяющейся системы, не подвергавшихся переделке.

6. В этот период образовать запаздывающий условный рефлекс, являющийся опытом, определяющим подвижность нервных процессов, не удастся, он становится нулевым и общая картина условно-рефлекторной деятельности собаки напоминает характер деятельности собак, относящихся к типу флегматика.

7. Опыты с переделкой значимости противоположных условных раздражителей в обратные необходимо применять лишь в первый период работы при определении типа нервной системы животных.

Л и т е р а т у р а

- М а й о р о в Ф. П. Инертность тормозного процесса у собаки сильного типа. Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, VIII, 1938.
- Я к о в л е в а В. В. Исследование высшей нервной деятельности собаки типа флегматика. Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, VI, 2, 1936.
- Я к о в л е в а В. В. Определение подвижности нервных процессов собаки путем двукратной переделки условного раздражителя. Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, VIII, 1938.
- Я к о в л е в а В. В. Исследование подвижности нервных процессов собаки типа сангвиника. Тр. физиол. лабор. им. И. П. Павлова, XI, 1943.

A case of stable modification of the character of conditioned reflectory activity in dogs

By V. V. YAKOVLEVA

Leningrad Branch of Gorky All-Union Institute for Experimental Medicine,
(I. P. Pavlov Department of Physiology, Head P. S. Kupalov)

While studying the mobility of nervous processes on dogs by stimulus reversal experiments I encountered difficulties in obtaining complete reversal of a differential stimulus into a positive stimulus. Though a large number of reinforcements had been applied in an attempt to reverse the differential stimulus yet the conditioned reflex remained an insignificant magnitude and a variable one, often dropping to zero. The physiological mechanism of this phenomenon was explained by me in terms of the inactivity (stagnation) of the initial inhibitory phase of the stimulation process as a result of reversal. In order to find out the cause of this inactivity I started the experiments described in the present paper.

They continue the series of investigations made previously and have been planned to establish the relation of the above mentioned phenomenon to the stability of the inhibitory connection formed by the stimulus being reversed, or, in other words, to the number of combinations with inhibitory stimulus effected previous to the reversal.

The conclusion to be drawn from these experiments are as follows:

- 1) The relation looked for exists really but
- 2) A preliminary intensive training of the inhibitory process by some other form of experiment contributes to the formation of stable inhibitory connections even if the number of applications of the inhibitory stimulus was not great.

3) After a long training of the inhibitory process a two times repeated reversal of a pair of antithetic conditioned stimuli can lead to inertness though the remaining stimuli of the system applied, which have not been reversed, may continue in action.

During this period no attempt to form a delayed conditioned reflex, as an experimental means for determining the mobility of nervous processes, is successful. This reflex becomes zero and the general picture of the conditioned reflectory activity is the one characteristic of the phlegmatic type of dog.

Considering the possibility of such phenomena, the reversal of antithetic conditioned stimuli with the purpose of referring the nervous system of a given animal to its proper type should only be applied in the first stage of work.

Один из промежуточных типов высшей нервной деятельности

В. И. ПАВЛОВА

Физиологический отдел им. акад. И. П. Павлова Ленфилиала ВИЭМ им. М. Горького;
зав. отделом проф. П. С. Купалов

Классические резко выраженные типы высшей нервной деятельности собак встречаются относительно редко. Большинство животных, с которыми приходится иметь дело, представляют различного рода переходные формы от одного основного типа к другому. За последнее время было подробно исследовано несколько таких животных. К ним относятся Трезор В. П. Головиной, Сатир А. А. Линдберга, Нимфа Т. А. Тимофеевой. Все они представили ряд резких особенностей, затрудняющих их классификацию. При попытке отнесения нашей собаки Том к определенному типу мы также встретились с трудностями. Собака эта — кобель, из породы бульдогов поступила в лабораторию весной 1930 г. в возрасте около 3 лет. По своим физическим качествам, по поведению в станке во время опытов и по работе она была сначала отнесена к сильному типу животных. С течением времени при работе с ней стали обнаруживаться некоторые особенности, заставившие, в конце концов, прийти к противоположной характеристике типа животного.

Условные рефлексы у Тома образовались быстро, латентный период был коротким (1—2 секунды), слюноотделение очень стремительное и безусловный рефлекс очень большой. Животное отличалось жадностью. Промежуточное слюноотделение в начальный период работы было почти сплошным. С течением времени оно сильно уменьшилось. В станке и вне станка проявлений пассивно-оборонительного рефлекса обнаружено не было. Имелся сильный половой рефлекс. Во время сезона течки условное слюноотделение резко снижалось и собака уорно отказывалась от еды.

Паузы между раздражителями были пятиминутными, а отставление было равно сначала 10 секундам, а затем 15 секундам. Первое, что обратило внимание, — это последовательное падение повторяемых в опыте условных раздражителей. Оно наблюдалось как на сильные, так и на слабые раздражители. Для испытания силы раздражительного процесса был удлинен до 30 секунд период изолированного действия условных раздражителей с учетом слюноотделения за каждые 10 секунд. Ход слюноотделения, правильно нараставший в продолжение 20 секунд, регулярно падал за третий десятисекундный промежуток, как это видно из протокола опыта № 220. Когда затем отставление сократили до 20 секунд, то в течение длительного применения этого отставления нарушений в ходе слюноотделения не наступало, что видно из протокола опыта № 224. Дальше с той же целью испытать силу раздражительного процесса было применено действие особо сильного раздражителя — трещотки. Сильная трещотка была применена семь раз, на первом месте в опыте.

При первом применении этот раздражитель вызвал мимолетную ориентировочную реакцию. Никакого признака пассивно-оборонительной реакции отметить было нельзя. Ход слюноотделения на этот раз-

Время	Порядковый номер применения раздражителя	Раздражитель	Время изолированного действия (в сек.)	Латентный период	Величина условного слюноотделения (в делениях шкалы)	Примечание
2 ч. 26 м.	167	Метроном ₆₀	10	7—8 сек.	1 $\frac{1}{2}$	Не подкреплено По прекращении дифференцировки легкой поворот морды к кормушке Слюноотделение по 10 сек.: 9 $\frac{3}{4}$ —18—12 9 $\frac{1}{2}$ —12—5 $\frac{1}{2}$ 9 $\frac{1}{4}$ —17—13 $\frac{3}{4}$ 5 $\frac{3}{4}$ —13 $\frac{1}{4}$ —11 7—8 $\frac{1}{2}$ —13 $\frac{1}{2}$ 8 $\frac{1}{2}$ —10 $\frac{3}{4}$ —6 $\frac{1}{4}$
2 » 31 »	449	Метроном ₁₂₀	30	Сразу	39 $\frac{3}{4}$	
2 » 36 »	461	Свет	30	»	27	
2 » 41 »	168	Тон	30	»	40	
2 » 46 »	155	Колодка	30	»	30 $\frac{1}{4}$	
2 » 51 »	450	Метроном ₁₂₀	30	»	39	
2 » 56 »	462	Свет	30	»	25 $\frac{1}{2}$	

Время	Порядковый номер применения раздражителя	Раздражитель	Время изолированного действия (в сек.)	Латентный период	Величина условного слюноотделения (в делениях шкалы)	Примечание
2 ч. 51 м.	170	Метроном ₆₀	10	6 сек.	1 $\frac{1}{4}$	Не подкреплено 2—1 $\frac{1}{4}$ —11 8 $\frac{3}{4}$ —14 $\frac{3}{4}$ 11—16 $\frac{3}{4}$ 6 $\frac{1}{2}$ —14 5 $\frac{1}{4}$ —17 $\frac{1}{2}$ 9 $\frac{1}{4}$ —15 $\frac{1}{4}$
2 » 56 »	455	Метроном ₁₂₀	20	3 »	13 $\frac{1}{4}$	
3 » 01 »	466	Свет	20	3 »	23 $\frac{1}{2}$	
3 » 06 »	171	Тон	20	2 »	27 $\frac{3}{4}$	
3 » 11 »	158	Колодка	20	3 »	20 $\frac{1}{2}$	
3 » 16 »	456	Метроном ₁₂₀	20	2 »	22 $\frac{3}{4}$	
3 » 21 »	467	Свет	20	2 »	24 $\frac{1}{2}$	

Время	Порядковый номер применения раздражителя	Раздражитель	Время изолированного действия (в сек.)	Латентный период	Величина условного слюноотделения (в делениях шкалы)	Примечание
2 ч. 07 м.	2	Трещотка	15	3—4 сек.	107	Сначала смотрит в сторону раздражителя, потом в чашку. Ход слюноотделения по 10 сек.: 4—38—65 15—20—35 — 7—20—33
2 » 12 »	408	Шипенье	15	Сразу	70	
2 » 17 »	350	Бульканье	15	2 сек.	62	
2 » 22 »	277	Звонок	15	2 »	60	

дражитель, как и на все остальные, оставался правильным. По величине секреторный рефлекс на трещотку в первый раз оказался ниже рефлексов на другие сильные условные раздражители, но дальше он занял по величине первое место и сохранил его (опыт № 756). Средняя величина условного рефлекса на трещотку при ее употреблении один раз в опытный день равнялась 80,7 деления шкалы¹. Применяемые после нее другие условные раздражители постепенно падали. Когда же затем трещотку стали применять в опыте по четыре раза подряд, то средняя величина рефлексов упала до 36,3 деления. Как при единичном применении в опыте сильной трещотки, так и при четырехкратном ее повторении, ход слюноотделения сохранялся правильным. Ввиду недостаточности раздражительного процесса у этой собаки при его большом напряжении, выразившейся в падении скорости секреции за последние 30 секунд при удлинении отставления условных рефлексов до 30 секунд, мы решили испытать действие на него брома. В это время в опытах с собакой применялись только звуковые раздражители, причем довольно часто наблюдалась уравнивательная и парадоксальная фаза. Благоприятно действующей на работу животного оказалась доза, равная 2 г. Относящиеся сюда данные приведены в табл. 1. Средние величины условного слюноотделения при бrome выше, чем без него (за исключением цифры на бульканье), и в случае его применения эффект последних двух раздражителей держится на значительно более высоком уровне. Доза в 2 г является средней, так что на основании отношения к бромовому раздражительный процесс собаки нельзя признать безоговорочно слабым.

Таблица 1. Средняя величина условных рефлексов в делениях шкалы

	Шипенье сильное	Бульканье слабое	Звонок сильный	Шипенье слабое
До применения брома	36	28	22	19
В период дачи 2 г брома	49	23	32	24
После отмены брома	41	25	20	16

Дальше было испробовано влияние угасательного торможения. Благоприятное его действие, аналогично действию брома, отмечала М. К. Петрова при работе с кастрированными животными. Опыт велся таким образом, что непрерывно угасался до нуля первый условный раздражитель, а затем через обычную паузу на фоне этого угасательного торможения применялись, как всегда, все остальные условные раздражители. Получился результат, сходный с тем, который имелся при бrome. При комбинированном действии угасательного торможения и брома наступала парадоксальная и уравнивательная фазы на высоком уровне.

После ознакомления с раздражительным процессом собаки было приступлено к исследованию ее тормозной деятельности. За время работы с собакой у нас было выработано три дифференцировки. Первой была метрономная. Концентрирование торможения происходило медленно, положительный метроном после отрицательного часто был сильно задержан. Долгое отсутствие практики на дифференцировочный раздражитель вызывало его растормаживание. Для окончательного укрепления дифференцировки потребовалось большое число ее применений. Вторая дифференцировка образовалась быстрее, но она применялась недолго. Третья дифференцировка была на колодку по месту и вырабо-

¹ Одно деление шкалы равняется 0,01 см³.

талась еще скорее, чем первая и вторая. Для выяснения силы тормозного процесса было применено удлинение дифференцировки. Обычно она длилась 15 секунд. Ее стали постепенно по 5 секунд удлинять до 30 секунд. Первой в опыте шла положительная кололка, затем дифференцировочная и дальше все остальные раздражители. Удлинение дифференцировки до 30 секунд вызвало резкое падение всех условных эффектов, как это показано в табл. 2. В таблице дается «процент торможения» для всех раздражителей. Из цифр видно, что больше всех упал эффект на шипенье, затем на сильное шипение, идущее непосредственно за дифференцировкой, и меньше всех на положительную кололку. В течение 13 дней после отмены удлиненной дифференцировки работа собаки не налаживалась. Собака вела себя беспокойно, брала еду с за-

Таблица 2. Средняя величина условных рефлексов в делениях шкалы

	Касалка положи- тельная	Шипенье сильное	Бульканье слабое	Звонок сильный	Шипенье слабое
До удлинения дифференцировки	62	65	44	77	56
При удлинении дифференцировки до 30 сек. вместо 15 сек.	19	14	13	21	8
% торможения при удлинении дифференцировки	69,4	78,5	70,5	72,7	86,2

позданием или вовсе от нее отказывалась. После наступившего затем летнего перерыва небольшое улучшение оказалось кратковременным. Отмена обеих кололок уже через день дала положительный результат. Появилось порядочное условное слюноотделение, и все условные раздражители стали быстро расти.

В дальнейшем обе кололки были вновь введены и вредных воздействий они больше не производили, будучи помещены на последних местах в опыте. Положительная кололка вначале представила очень большие колебания, чего не обнаружил в тех же условиях контрольный свет. Дальше она стала давать постоянные величины и сильно повысила свой условный эффект. Дифференцировочная кололка после перерыва оказалась сильно расторможенной, тоже представила резкие колебания, а затем постепенно стала утверждаться в своем тормозном значении. Опыты с удлинением дифференцировки указывают на значительную слабость тормозного процесса собаки. Раздражительный процесс по силе относительно превосходит его, хотя тоже является слабым. Об этом говорит тенденция всех положительных условных рефлексов к значительному падению с течением времени. После четырехлетней работы с собакой нормальный период ее работы стал резко сокращаться.

Таким образом, первой особенностью собаки является при относительной ее слабости отсутствие пассивно-оборонительного рефлекса. Это было причиной первоначальной ошибки относительно типа ее нервной системы. Отсутствие пассивно-оборонительного рефлекса могло быть обусловлено благоприятными условиями развития животного, на что и указывает его некоторая изнеженность. В лабораторной практике имеются примеры сочетания сильного типа нервной системы и пассивно-оборонительного рефлекса. К ним относятся Гарсик Иванова-Смоленского, Август Сперанского, Дикарь М. К. Петровой. Описанное животное представляет сочетание слабой нервной системы с отсутствием пассивно-оборонительного рефлекса. Второй особенностью собаки является обратный ход слюноотделения при удлинении времени изолированного действия. Впервые извращенный ход слюноотделения без при-

менения каких-либо специальных воздействий наблюдался М. К. Петровой на ее собаке Мампус. У этой собаки падение условного слюноотделения наступало через 10 секунд изолированного действия и было сразу же констатировано. В нашем случае оно обнаружилось лишь после экстренного увеличения обычного отставления. Ввиду всего сказанного описанную собаку нельзя признать слабой, а нужно отнести к переходному типу, слабому и неуравновешенному. Нужно было думать, что, кроме четырех основных типов нервной системы, должны быть многочисленные переходные типы, и собака Том относится к одному из них.

Выводы

1. Проявление пассивно-оборонительной реакции не обязательно для слабого и неуравновешенного типа.

2. Наблюдение за ходом слюноотделения при удлинении времени изолированного действия может явиться критерием для суждения о силе раздражительного процесса.

On one of the intermediate types of higher neural activity

By V. I. PAVLOVA

Leningrad Branch of the Gorky All-Union Institute for Experimental Medicine
(I. P. Pavlov Department of Physiology, Head P. S. Kupalov)

Among dogs the classical, sharply expressed types of higher neural activity are comparatively rare. Most present intermediate forms from one fundamental type to another. Of late a series of such animals have been investigated in detail. Every one of them displayed some strikingly peculiar feature which made their classification a rather difficult job. To one of these intermediate types belonged also Tom, which is the name of the dog I am to describe here. It failed, when experimented upon, to show any sign of passive defence reflex. Its conditioned reflexes developed quickly and reached high figures with short latency periods. It was therefore referred to the strong type at first, but afterwards exhibited a number of peculiar features which compelled me to change this decision.

The first peculiarity that had invited my attention was that its conditioned reflexes, strong and weak, decreased considerably on repetition. Further, when the interval was lengthened from 20 to 30 seconds, the salivation curve was found to decline towards the end of the interval. This was not observed in the case of a 20 second interval. When a noisy rattle was used first, its effect was stronger than that of other stimuli, but repeated 4 times in the experiment it showed a very marked decrease.

The development of the first (metronome) differentiation was slow and attended by strong successive inhibition with frequent disinhibition. After the differentiation (tactile) was protracted from 15 to 30 seconds there was observed a sharp decrease of all reflexes until the differentiation was abolished. The optimal dose of bromine for this dog was two grams.

From these data the dog appears to belong to the weak unbalanced type though lacking any passive defence reflex, which might possibly be ascribed to the conditions under which it had been brought up.

Conclusions

1) The weak, unbalanced type of dog need not necessarily show a positive defence reaction.

2) The strength of excitatory process can be estimated from the run of the salivation curve in response to protracting the period of an isolated action.

Влияние режима на условно-рефлекторную деятельность

В. И. ПАВЛОВА

Физиологический отдел им. акад. И. П. Павлова Ленфилиала ВИЭМ им. М. Горького; зав. отделом проф. П. С. Купалов

В начале 1930 г. в наше распоряжение поступила собака из породы сеттеров в возрасте 5—6 лет.

На основании последующей с ней работы выяснилось, что она должна быть отнесена к слабому типу нервной системы. Начиная с рабочего сезона 1933/34 г., ее условно-рефлекторная деятельность стала последовательно ухудшаться и в 1936/37 г. стала очень плохой. Это произошло несмотря на то, что с 1935 г. все долго применявшиеся условные раздражители были заменены новыми.

В это же время было отмечено значительное похудание собаки вследствие неблагоприятных условий содержания в собачнике. Поэтому собака временно была переведена в клинику. Здесь она попала в значительно лучшую обстановку — в светлое, сухое и теплое помещение. К обычной еде прибавлялось сырое мясо, давался рыбий жир. Работа с собакой продолжалась попрежнему, но результаты ее юреным образом изменились. Уровень условных рефлексов поднялся и оставался высоким все время пребывания собаки в клинике, обнаруживая тенденцию даже к некоторому последовательному возрастанию. Положение снова резко изменилось, когда животное было возвращено в собачник. Наступило ухудшение, которое постепенно возрастало, как это наблюдалось и раньше, до помещения собаки в клинику. Летом 1938 г. два месяца собака провела в исключительно хороших условиях на Биостанции (с. Павлово), пользуясь хорошим питанием и пребыванием на свежем воздухе. Повидимому, это обусловило последующую хорошую условно-рефлекторную деятельность после летнего перерыва, а вторичное, на этот раз более краткое пребывание в клинике вызвало новый подъем этой деятельности. Перевод собаки в собачник снова сопровождался падением условных рефлексов, хотя на этот раз не таким резким, — возможно, в связи с основательной поправкой животного в течение лета. В дальнейшем собака все время содержалась в собачнике, и вплоть до ее гибели, последовавшей осенью 1939 г., подъемов в условно-рефлекторной деятельности животного больше не отмечалось.

Ниже приводятся цифры, характеризующие работу собаки. Они представляют средние величины из серии опытов за определенные периоды работы.

Таблица 1. Средние величины условного слюноотделения за различные периоды

Условный раздражитель	Величина условного секреторного рефлекса (в делениях шкалы ¹)	
	1933/34	1934/35
Шипенье (сильное)	33	22
Бульканье (слабое)	15	14
Звонок	15	8
Шипенье (слабое)	10	3

	1935/36	1936/37	1937/38
	содержится в собачнике	содержится в клинике	содержится в собачнике
Тон	9	81	6
Свет	4	19	8
Метроном	6	23	6
Касалка	1	10	3

	1938 г.	1938 г.	1939 г.
	содержится в клинике	содержится в собачнике	содержится в собачнике
Тон	20	12	5
Свет	17	7	2
Метроном	13	13	9
Касалка	9	8	11

¹ Одно деление шкалы равняется 0,01 см³.

The effect of regimen on the conditioned reflectory activity

By V. I. PAVLOVA

Leningrad Branch of Gorky All-Union Institute for Experimental Medicine
(Head Prof. P. S. Kupalov)

Влияние продолжения условного раздражителя во время действия безусловного на размер условного секреторного эффекта

В. И. ПАВЛОВА

Физиологический отдел им. акад. И. П. Павлова Ленинградского ВИАМ им. М. Горького;
зав. отделом проф. П. С. Купалов

Первая работа в этом направлении принадлежит Ф. П. Майорову (1927). Опыты ставились им на одной собаке. Наша работа является продолжением, на ту же тему. В работе Майорова совпадению с безусловным раздражителем подвергались только слабые условные раздражители и одновременно — всегда только один из них. В наших опытах продолжались одновременно с едой в течение 30 секунд два условных раздражителя — один сильный и один слабый, причем это совпадение с безусловным практиковалось с момента выработки этих условных раздражителей. Все остальные раздражители совпадали с едой 5 секунд. Майоров совпадение с безусловными продолжал до конца еды, а несовпадающие условные раздражители обрывал с началом безусловного рефлекса. Кроме того, в его опытах не было дифференцировки и отсутствовал стереотип в применении условных раздражителей, хотя продолженный раздражитель он старался применять всегда через одинаковые паузы после по возможности одних и тех же предшествующих раздражителей. В наших опытах, кроме самого периода, все условные раздражители применялись всегда в определенной последовательности и были выработаны дифференцировки к положительному метроному.

Работа проводилась в 1930—1932 гг. на четырех собаках с разными типами нервной системы. Специальных испытаний для определения типа, за исключением одного случая, произведено не было. На всех собаках из ряда опытов, большей частью за каждые 10 дней, брались средние величины условного слюноотделения на все раздражители и определялось отношение сильного раздражителя к слабому. Периодически производилось повторение только одного условного раздражителя в опыте и таким путем испытывались по очереди все условные раздражители. Из полученных данных опять определялись средние цифры и брались отношения, как указано выше. Ниже приводятся данные, полученные на собаке Том.

Собака эта представляла ряд особенностей в работе, почему и подверглась испытаниям для определения типа. Она оказалась слабым и неуравновешенным животным. В табл. 1 приведены средние величины слюноотделения при применении метронома и света одновременно с едой. Расчеты сделаны на основании данных, полученных за десятидневные периоды.

В табл. 2 дано отношение количества условного слюноотделения на метроном к таковому же на свет при отдельных испытаниях.

Из приведенных данных видно, что продолжаемый во время еды метроном превосходит по своему действию свет, но очень немного и не

Таблица 1. Средняя величина слюноотделения (в делениях шкалы)¹ за десятидневные промежутки

Метроном	Свет	Отношение М : Св.
11,0	8,8	1,2
10,5	8,5	
10,8	8,7	
10,1	10,1	
10,1	7,5	
(при понижении пищевой возбудимости (удвоена порция в собачнике)		
11,1	8,2	1,4
Раздражитель продолжается во время еды 30 секунд		

всегда. Более отчетливая разница между сильным и слабым раздражителем выступила только в случае понижения пищевой возбудимости.

Во второй паре раздражителей (тон — касалка) величина рефлекса на выключаемый во время еды тон значительно разнилась от своего парного слабого раздражителя, совпадавшего с едой, постоянно превосходя его. Однако цифры табл. 3 показывают, что с течением времени данные меняются в пользу касалки, продолжаемой с едой. Отношение тона к касалке, в первый период работы равнявшееся 1,8, впоследствии падает до 1,3. То же наблюдается и в случае отдельных испытаний этих двух раздражителей.

После длительной практики продолжение во время еды метронома и света прекращается и 9. I. 1932 г. вводится для всех раздражителей

Таблица 2. Отношение М : Св. на основании отдельных испытаний

Дата опыта	Отношение М : Св.
Декабрь 1930	0,8
Март 1931	0,7
Май 1931	1,3
Июль 1931	1,1
Январь 1932	1,1

Таблица 3. Отношение слюноотделения на тон к слюноотделению на касалку

Последовательные опыты	Дата	Однократные пробы
1,8	Март 1931 г.	2,2
1,6	Июнь 1931 г.	1,4
1,3	Июль 1931 г.	1,2

одинаковое пятисекундное совпадение. Одновременно отменяется дифференцировка, изменяется порядок раздражителей и уменьшается их число: вместо семи, применяется четыре. С 27. IV. 1932 г. во время еды продолжают тон и свет. Отношение между тоном и касалкой резко меняется в пользу тона и при этом очень сильно падает эффект метронома (табл. 4).

¹ Одно деление равняется 0,01 см³.

Таблица 4. Величина условного слюноотделения (в делениях шкалы)

Метроном	Свет	Тон	Касалка	Примечание
9,6	10,5	9,9	9,1	Все раздражители продолжают во время еды 5 сек. Отношение М:Св. = 0,09; отношение Т.:К. = 1,1
4,3	8,9	11,1	5,3	Тон и свет продолжают во время еды 30 сек. Величина метронома и касалки значительно понижена. Отношение М:Св. = 0,5; отношение Т.:К. = 2,1
9,4	9,8	10,2	10,1	Все раздражители продолжают во время еды 5 сек. Отношение М:Св. = 0,9; отношение Т.:К. = 1,0

После отмены совпадения с едой тона и света отношения возвратились к исходной величине. Таким образом, на данной собаке со слабой нервной системой мы видим, что если продолжение раздражителя во время еды в некоторых случаях и не повышает явно величину условных рефлексов (может быть, в силу низкого предела работоспособности корковых элементов, не выносящих повышения интенсивности реакции), то в других случаях оно оказывает несомненно благотворное влияние, укрепляя условно-рефлекторную деятельность (средний ряд цифр табл. 4).

Вторую собаку Юкку, повидимому, нужно отнести к животным не слабым и уравновешенным. Особых отклонений в ее работе не наблюдалось. Условные рефлексы у нее образовались быстро, выработка дифференцировки затруднений не представила. Первый нуль был получен на 47-м подкреплении. В дальнейшем дифференцировка оставалась почти абсолютной. Условия и порядок образования условных рефлексов были такие же, как и у первой собаки. Продолжаемый во время еды метроном всегда превосходил парный слабый выключаемый при еде свет. Образование дифференцировки на метроном не нарушило этого соотношения. Условные рефлексы на вторую пару раздражителей, тон и продолжаемую одновременно с едой касалку, образовались со второго сочетания. Однако дальше эффект тона постоянно оставался малым, а иногда падал до нуля. Нужно отметить, что положительный метроном к моменту начала выработки тона насчитывал около 250 применений. Впоследствии, особенно после повышения пищевой возбудимости, условное слюноотделение на тон повысилось, но всегда оставалось ниже, чем на метроном. Из табл. 5 видно, что в то время, как слюноотделение на продолжаемый во время еды метроном больше чем в полтора раза (1,7) выше слюноотделения на непродолжаемый свет, слюноотделение на непродолжаемый тон стоит ниже, чем на продолжаемую во время еды касалку (0,9). Это опять свидетельствует о благотворном влиянии совпадения условного раздражителя с едой. Характерно, что после отмены совпадения длительное время удерживалось прежнее отношение между раздражителями, лишь медленно изменяясь в сторону нормального соотношения, обусловленного законом зависимости величины эффекта условного раздражителя от его физической силы.

Третья собака Белый дала результаты, подобные результатам, полученным на первой собаке. Собака эта в начале работы с ней представила значительные затруднения. Условные рефлексы, хотя и быстро образовавшиеся, не увеличивались и колебались. Совпадающие реф-

Таблица 5. Средние величины слюноотделения за все время работы

Метроном	Свет	Тон	Касалка	Примечание
8,1	4,7	4,8	4,9	Метроном и касалка продолжают во время еды 30 сек. Отношение М:Св. = 1,7; отношение Т.:К. = 0,9 Все раздражители продолжают во время еды 5 сек. Отношение М:Св. = 1,6; отношение Т.:К. = 1,1
7,6	4,9	5,7	5,2	

лексы и повышение пищевой возбудимости не изменяли положения. Только когда время изолированного действия стали удлинять и довели до 30 секунд, условный эффект несколько повысился. Животное, повидимому, плохо переносило изолирование в звуконепроницаемой камере. Оставленная в ней одна, собака поворачивалась к двери и рвалась в ее сторону. В дальнейшем очень постепенно рефлекс этот был сначала ослаблен дачей всей суточной порции корма в станке, а затем и совсем исчез. Продолжаемыми во время еды раздражителями у этой собаки были тон и свет. Ввиду незначительной величины условных рефлексов и их неустойчивости долгое время применялся такой прием: все раздражители, кроме одного, в опыте давались совпадающими, а один отставлялся на 30 секунд. При таком методе работы условное слюноотделение держалось на довольно постоянном уровне.

Чтобы выяснить характер раздражительного процесса собаки, который, повидимому, был слабым, мы применили действие малых доз кофеина, вводимого подкожно за 20 минут до опыта. Кофеин в дозе 0,1 г повысил эффект всех раздражителей, кроме продолжаемого во время еды света. Особенно возросло условное слюноотделение на тон, совпадающий с безусловным. Кофеин вводился в течение 7 дней, и его отмена сопровождалась падением всех условных рефлексов.

В паузах при этом собака стала часто ложиться, что делала раньше редко.

В начале 1932 г. продолжение раздражителей во время еды было прекращено, и это вызвало увеличение эффектов этих раздражителей. Описанные особенности животного дают основание рассматривать его как слабое. Все же из табл. 6 видно, что в первой паре при совпадении с едой слабого раздражителя — света отношение эффектов сильного раздражителя к эффектам слабого значительно меньше, чем во второй паре, где продолжался во время еды сильный раздражитель.

Таблица 6. Средние величины условного слюноотделения за все время работы

Метроном	Свет	Тон	Касалка	Примечание
6,5	5,0	5,5	3,5	Тон и свет продолжают во время еды 30 сек. Отношение М:Св. = 1,3; отношение Т.:К. = 1,6 Все раздражители продолжают во время еды 5 сек. Отношение М:Св. = 1,2 отношение Т.:К. = 1,8
6,7	5,6	6,2	3,4	

Данные, полученные на последней собаке Мишке, совпадают с данными, полученными на второй собаке. На этой собаке начальный период работы осложнился благодаря сильному пассивно-оборонительному рефлексу. Лезть на станок животное отказывалось и ело из кормушки, поставив на станок только передние лапы. Долгое время опыт проходил при сильной одышке. Еду собака брала медленно, как будто боязливо, хотя ела всегда с жадностью. Безусловное слюноотделение, как у предыдущей собаки, начиналось не сразу и было небольшим. Поставленная в станок, собака стояла; начала садиться она только с 6-го опытного дня и стала сидеть постоянно. Сама прыгать на станок начала с 9-го дня работы. Одышка исчезла после 40—45 опытных дней. Вместе с тем отмечался рост безусловного слюноотделения и довольно частое его начало одновременно с едой. Первый условный рефлекс образовался на 45-м сочетании, второй на 10-м, но они были малы и изменчивы. Продолжаемым во время еды раздражителем в первой паре был свет. Условные рефлексы на вторую пару раздражителей образовались на третьем и четвертом сочетании. В начале работы, ввиду невысоких эффектов, применялся тот же прием, как и на собаке Белый, т. е. все раздражители, кроме одного, были коротко отставленными. В каждом опыте по очереди отставлялся один из них. Иногда применялось длительное отставление всех раздражителей. Применение совпадающих рефлексов с отставлением только одного из них привело к повышению условного слюноотделения, а отмена этого приема — к понижению эффектов. Кофеин, применяемый в продолжение 7 дней в дозе 0,1 г, вызвал повышение действия сильных раздражителей и несколько снизил эффект слабых. Отмена кофеина сопровождалась падением всего условного слюноотделения.

Из табл. 7 видно, что отношение эффектов сильного раздражителя к эффектам слабого в первой паре, при которой во время еды продолжался слабый раздражитель — свет, меньше, чем во второй паре, при которой во время еды продолжался сильный раздражитель — тон.

Таблица 7. Средние величины условного слюноотделения за все время работы

Метроном	Свет	Тон	Касалка	Примечание
3,4	2,6	3,4	2,2	Тон и свет продолжают во время еды 30 сек. Отношение М:Св. = 1,3; отношение Т.:К. = 1,5
3,2	3,1	3,0	2,3	Все раздражители продолжают во время еды 5 сек. Отношение М:Св. = 1,0 отношение Т.:К. = 1,3

Из сравнения эффектов раздражителей, применявшихся и не применявшихся во время еды, видно, что в последнем случае больше всего понизился эффект на тон и менее на другой сильный раздражитель. Слюноотделение на оба слабых раздражителя повысилось. Отношение метронома к свету, как показывают отдельные периодические испытания, постепенно падает, а после прекращения увеличивается, что говорит о полезном действии совпадения для слабого раздражителя (табл. 8).

Из полученных на четырех собаках данных в двух случаях у Юкки и у Мишки отмена совпадения вызвала падение величины условного рефлекса на сильные, продолжаемые с едой раздражители, а у двух

Таблица 8. Отношение М:Св. на основании отдельных испытаний

Дата опыта	Продолжение света во время еды	Равное продолжение М и Св. по 5 сек.
Ноябрь 1930	1,7	1,5
Декабрь 1930	1,3	
Январь 1931	0,9	

других — Тома и Белого — результат получился обратный; отмена совпадения сопровождалась повышением условного эффекта. Таким образом, влияние продолжения для сильных раздражителей оказалось различным у разных собак, что, как видно, стоит в зависимости от высоты предела работоспособности корковых клеток, не выдерживающих при слабой нервной системе слишком сильного возбуждения.

Исключая это обстоятельство, проявляющееся у слабых собак на наиболее сильные раздражители, мы видим в остальных случаях благоприятное действие совпадения условного раздражителя с едой в смысле повышения вызываемого им эффекта.

Выводы

1. Влияние продолжения условного раздражителя во время безусловного для сильных условных раздражителей, продолжаемых во время еды в течение 30 секунд с момента их выработки, повидимому, зависит от силы нервной системы животного.

2. В случае сильной нервной системы это ведет к повышению условного эффекта, в случае слабой — к его уменьшению.

3. Из сравнения относительной величины эффектов на сильный и слабый раздражители, из которых один продолжался во время еды, а другой прекращался вскоре после ее начала, можно сделать заключение, что совпадение с едой является положительным фактором, меняющим отношение в пользу продолжаемого раздражителя.

Magnitude of conditioned response as affected by extension of conditioned stimulus over the period of action of unconditioned stimulus

By V. I. PAVLOVA

Leningrad Branch of the Gorky All-Union Institute for Experimental Medicine;
I. P. Pavlov Department of Physiology, Head P. S. Kupalov)

The present work continues along the line taken by F. P. Maiorov who was, able to show that if a weak stimulus is protracted into the period of eating it acquires a greater efficiency in evoking the conditioned response. Four dogs were involved in the experiment. Each was made to develop two pairs of food conditioned responses to the strong and weak stimuli. One of the stimuli (the strong in one pair, the weak in another) was allowed to continue 5 seconds after food was presented to the animal; the other — 30 seconds, that is, all the time that the dog was devouring its food. The appraisal of the results were based on the average value of the conditioned response to each stimulus and the efficiency ratio of the strong stimulus to the weak was thus derived for each pair.

It has been found in this way that in two dogs of strong type the conditioned stimulus was rendered more efficient by not discontinuing it until eating was over. In the dogs of weak type this rule is overshadowed by the

low limit of working capacity of their cortical cells, and with them in some cases the inverse relation was observed, the conditioned stimulus decreasing in strength when prolonged throughout the eating period.

Conclusions

1. The effect of extending conditioned stimulation over the period during which unconditioned stimulus is in action appears, in the case of strong conditioned stimuli, allowed to last 30 minutes after food is presented, to vary according to the strength of the nervous system.

2. In the strong type of dog the conditioned response gains in strength, in the weak type it is diminished.

3. Comparing the relative magnitude of responses to strong and weak stimuli of which one was continued throughout the period of eating and the other stopped soon after the onset of this period, one is led to conclude that concurrence with eating works in favour of the prolonged stimulus.

Влияние противохоразочных медикаментов на условно-рефлекторную деятельность собак

Д. А. КАМЕНСКИЙ

Физиологический отдел им. акад. И. П. Павлова Ленфилиала ВИЭМ им. А. М. Горького; зав. отделом проф. П. С. Купалов

Представлялось интересным, пользуясь методом условных рефлексов, попытаться выяснить, действительно ли некоторые жаропонижающие можно рассматривать как «слабые наркотические для центров болевых ощущений коры больших полушарий» или, быть может, эти жаропонижающие при внутреннем употреблении, парализуя нервные образования на пути проведения болевого раздражения, притупляют, подобно местнодействующим анестетическим, болевую чувствительность без непосредственного влияния на соответствующие проекционные центры коры больших полушарий мозга.

Опыты произведены на двух собаках с разными типами нервной системы.

Черный, вес 22—24 кг, тип сангвиника; условные рефлексы средней величины и выше средних; тормозной метроном 120 ударов в минуту, с 11-го сочетания слюноотделения не вызывал.

Систематические наблюдения предприняты были после 80—85 предварительных опытов.

Цыган, вес между 24—27 кг, старый самец флегматичного типа; условные рефлексы большей частью малые; временами сильные раздражители давали меньший эффект, чем слабые. Систематические наблюдения с противоневралогическими медикаментами можно было начать после 28 предварительных опытов, когда рефлексы стали более повышенными и когда дифференцировочный метроном — 60 ударов в минуту, не подкрепляемый едой, начал давать более или менее близкие к нулю цифры.

Для обеих собак выработан был почти один и тот же стереотип с небольшой разницей в порядке распределения раздражителей, а именно:

- 1) лампа (60 ватт);
- 2) шипенье (шум воздушной струи из газометра);
- 3) метроном положительный;
- 4) метроном отрицательный (дифференцировочный);
- 5) лампа (60 ватт);
- 6) шипенье.

Величина условного слюноотделительного рефлекса определялась по градуированной шкале, одно деление которой равнялось 0,01 см³. Для сравнения величин условных рефлексов без приема медикаментов с числами, полученными в другие дни при приеме медикаментов, в протоколах опытов показана в том и другом случае сумма рефлекторного слюноотделения за дни опытов.

Исследованы: салицилово-натриевая соль, аспирин, антипирин, пиромидон и фенацетин.

Салицилово-натриевая соль давалась в растворе с молоком.

Аспирин предварительно растворялся в угленатриевой соли, затем

прибавлялся к молоку; при этом я убедился в том, что препарат не превращается в натриевую соль салициловой кислоты, так как при нейтрализации соляной кислотой выпадает не салициловая кислота, а аспирин, не дающий, как и чистый препарат, реакции на эту кислоту.

Антипирин, пирамидон и фенацетин собаки глотали в мясных облатках.

Чтобы убедиться в том, что принятые медикаменты действительно всосались, время от времени исследовали мочу на присутствие этих лекарств.

Дозы для собак — от 0,5 до 1,5 г. Аспирин давался в таких дозах, которые по содержанию салициловой кислоты соответствовали содержанию этой кислоты в дозах натриевой соли.

Как видно из табл. 1—10, все примененные нами противолихорадочные медикаменты не оказывают заметного угнетающего влияния на условнорефлекторную деятельность. Имеющиеся колебания в величине условных рефлексов при назначении этих медикаментов не выходят за пределы нормы.

Черный

Таблица 1

Время опыта	№ опыта	Рефлексы (в делениях шкалы)	Доза (в г)	Начало опыта после приема медикамента
Салициловый натрий				
23.XII.1936	93	289	1,0	Через 1 ч. 19 м.
27.XII	95	359	1,0	» 1 » 34 »
21.I.1937	105	295	0,5	» 1 » 40 »
3.II	110	428	0,5	» 2 » —
Без медикамента				
13.I.1936	100	274		
15.I	102	347		
17.X.	65	437		

Черный

Таблица 2

Время опыта	№ опыта	Рефлексы (в делениях шкалы)	Доза (в г)	Начало опыта после приема медикамента
Аспирин				
20.II.1937	118	310	0,5	Через 1 ч. 30 м.
21.III	126	289	1,0	» 1 » 40 »
10.IV	131	325	1,14	» 1 » 24 »
26.V	143	257	1,7	» 1 » 22 »
16.V	141	376	1,14	» 1 » 07 »
Без медикамента				
15.IV	133	318		
19.IV	134	277		
4.VI	146	320		
25.VI	135	377		

Черный

Таблица 3

Время опыта	№ опыта	Рефлексы в делениях шкалы	Доза (в г)	Начало опыта после приема медикамента
Антипирин				
10.X.1937	154	255	0,5	Через 1 ч. 30 м.
13.X	155	304	0,5	» 1 » 10 »
25.X	157	242	1,0	» 1 » 20 »
11.XI	159	246	1,0	» 1 » 17 »
Без медикамента				
23.III	127	245		
28.IX	151	232		
2.XI	158	249		
14.II.1938	176	275		

Черный

Таблица 4

Время опыта	№ опыта	Рефлексы в делениях шкалы	Доза (в г)	Начало опыта после приема медикамента
Пирамидон				
19.XI.1937	160	232	0,5	Через 1 ч.
4.I.1938	166	327	1,0	» 28 м.
14.I	168	281	1,0	» 58 »
24.I	171	334	1,0	» 48 »
3.II	173	360	1,0	» 1 ч.24 »
Без медикамента				
14.XI.1937	159	246		
29.XI	162	315		
11.I.1938	167	294		
16.I	169	350		
10.II	174	372		

Черный

Таблица 5

Время опыта	№ опыта	Рефлексы (в делениях шкалы)	Доза (в г)	Начало опыта после приема медикамента
Фенацетин				
28.II.1938	178	356	1	Через 1 ч. 25 м.
16.II	177	256	1	» 45 »
Без медикамента				
9.III	179	352		
1.II	172	260		

Цыган

Таблица 6

Время опыта	№ опыта	Рефлексы (в делениях шкалы)	Доза (в г)	Начало опыта после приема медикамента
Салицилово-натриевая соль				
25. IV. 1937	53	236	1	Через 50 м.
21. IV	51	187	1	» 56 »
23. V	65	241	1,5	» 1 ч. 25 »
Без медикамента				
19. III	39	243		
20. III	43	194		
17. IV	48	220		

Цыган

Таблица 7

Время опыта	№ опыта	Рефлексы (в делениях шкалы)	Доза (в г)	Начало опыта после приема медикамента
25. V. 1937	66	Аспирин 263	1,7	Через 1 ч. 35 м.
11. XI.	80	Без медикамента 264		

Цыган

Таблица 8

Время опыта	№ опыта	Рефлексы (в делениях шкалы)	Доза (в г)	Начало опыта после приема медикамента
Антипирин				
16. X. 1937	75	177	0,5	Через 1 ч.
20. X	77	178	0,75	» 1 »
4. XI	79	171	1,0	
13. XI	81	312	1,0	» 1 » 10 м.
Без медикамента				
4. II	24	182		
3. III	33	182		
17. X	76	186		
2. II 1938	91	325		

Цыган

Таблица 9

Время опыта	№ опыта	Рефлексы (в делениях шкалы)	Доза (в г)	Начало опыта после приема медикамента
20. XII. 1937	82	Пирамидон 180	0,5	Через 20 м.
4. II. 1938	92	175	1,0	» 1 ч. 5 »
Без медикамента				
28. IV. 1937	56	180		
28. XII.	87	160		

Цыган

Таблица 10

Время опыта	№ опыта	Рефлексы (в делениях шкалы)	Доза (в г)	Начало опыта после приема медикамента
19.11. 1938	96	Фенацетин 230	1,0	Через 53 м.
14.11	95	236		

Выводы

1. Исследованные жаропонижающие медикаменты в терапевтических дозах не оказывают угнетающего влияния на кору больших полушарий мозга.

2. Притупление болевой чувствительности приходится приписать действию названных медикаментов на полосатые тела и на центры промежуточного мозга, которые, таким образом, нарушают проведение болевых ощущений к соответствующим проекционным центрам коры больших полушарий мозга.

Effect of febrifuges on conditioned response in dogs

By **D. A. KAMENSKY**

Leningrad Branch of the Gorky All-Union Institute for Experimental Medicine
(I. P. Pavlov Department of Physiology, Head P. S. Kupalov)

Febrifugal drugs, such as sodium salicylate, aspirin, antipyrine, pyramidon and phenacetin have no depressing influence, when applied in therapeutic doses, upon the cortex of cerebral hemispheres. Neither do they affect the value of conditioned responses in dogs or disturb the inhibitory process. The assuaging of pain by these medicaments should be ascribed to their action on striated bodies and on the centres of the intermediate brain with the result that painful excitation is not easily allowed to reach the corresponding projective centres of the cerebral cortex.

Зависимость величины кислотных условных рефлексов от количества раствора соляной кислоты

В. К. ФЕДОРОВ

Физиологический отдел им. акад. И. П. Павлова Ленфилиала ВИЭМ им. М. Горького; зав. отделом проф. П. С. Купалов

Клещов (1936) и независимо от него Гант (Gantt) заметили, что величина пищевых условных рефлексов зависит от величины порции еды, которой подкрепляются условные раздражители: увеличение порции влечет за собой повышение условных рефлексов, а уменьшение понижает условные рефлексы. Акад. И. П. Павлов считал, что это зависит от восстанавливающего влияния отрицательной индукции из безусловного центра на условный. Обычно мы применяем условные раздражители в течение 20—30 секунд перед едой и затем продолжаем их во время еды еще 15—20 секунд. Во время еды сильно возбуждается подкорковый центр и одновременно тормозится деятельность коры больших полушарий, как это показали опыты Крепса (1933), М. К. Петровой (1933), В. И. Павловой (1933), Биноградова (1933) и Р. Я. Райт (1928). Майоров (1928) установил, что чем дольше условный раздражитель продолжается во время еды, тем больше это способствует повышению условного рефлекса.

Вполне понятно, что отрицательная индукция из подкоркового центра будет тем сильнее, чем сильнее он раздражается, т. е. при больших порциях еды. Следовательно, при них корковый пункт условного рефлекса должен восстанавливаться больше и условный рефлекс должен увеличиваться. При малых же порциях еды вместе с уменьшением возбуждения подкоркового центра и уменьшением отрицательной индукции на кору меньше восстанавливается корковый пункт условного рефлекса и условный рефлекс должен уменьшаться.

Рикман (1928), Купалов и Гант (1928) окончательно установили правило зависимости величины условного рефлекса от силы условного раздражителя. Но оказывается, что величина условного рефлекса еще в большей степени зависит от силы безусловного раздражения: Клещов, уменьшая количество еды после сильного условного раздражителя, получал на него значительно меньший условный рефлекс, чем на слабый раздражитель, подкреплявшийся большей порцией еды.

Одна из моих собак, лишенная обоняния и слуха, постоянно находилась во время опытов в легком гипнотическом состоянии, которое выражалось в наличии уравнивающей фазы при применении двух раздражителей разной силы: лампы в 200 ватт и лампы в 25 ватт. На основании опытов Сперанского, Галкина и Абуладзе (1935) мы знаем, что ограничение доступа внешних раздражителей в большие полушария при разрушении рецепторов ведет к разным степеням гипнотического состояния. Это гипнотическое состояние в экспериментальной обстановке у моей собаки удавалось устранять при помощи небольшой дозы бро-

мистого натрия (от 1 до 1,5 г), причем зависимость эффекта от силы раздражителя восстанавливалась. Но когда порция еды после сильной лампы была увеличена в четыре раза по сравнению с обычной порцией, которой продолжали подкрепляться все остальные условные рефлексы, рефлекс на сильную лампу и без дачи брома сделался самым большим и самым стойким: он теперь всегда противостоял гипнотизации, как бы ни падали все остальные условные рефлексы (табл. 1).

Уже давно было замечено, что при кислотных рефlekсах в противоположность пищевым обычно отсутствует зависимость эффекта от физической силы условных раздражителей. Исследуя эту особенность кислотных рефlekсов, я установил, что закон силы для них существует так же, как и для пищевых рефlekсов, но он постоянно маскируется слишком быстрым переходом «кислотного центра» от очень низкой возбудимости к очень высокой. При низкой возбудимости наблюдаются гипнотические фазы с уравнием рефlekсов на низких цифрах, а при высокой возбудимости рефlekсы достигают предела работоспособности корковых клеток и уравниваются на высоких цифрах. Оказалось очень трудным сохранить состояние средней возбудимости «кислотного центра» со средней величиной условных рефlekсов, когда существует их зависимость от силы условных раздражителей (Петрова, 1935).

В настоящей работе сделана попытка выяснить, не находится ли величина условных рефlekсов на кислоту в большей зависимости от интенсивности безусловного раздражителя, нежели от силы условного. С этой целью на одной из собак (слабого типа) были поставлены опыты, в которых разные звуковые раздражители (приблизительно одинаковой физической силы) подкреплялись разными порциями слабого раствора (0,25%) соляной кислоты в количестве 3—10—30 и 60 см³.

При этом вначале наблюдался период, когда величины условных рефlekсов определялись количеством предыдущего подкрепления (табл. 2), но постепенно они начали соответствовать тому количеству соляной кислоты, которым каждый из них подкреплялся. Эта зависимость величины условных кислотных рефlekсов от интенсивности подкрепляющего их безусловного раздражителя сделалась постоянной и прочной. Таким образом, этот факт еще раз показывает, что кислотные условные рефlekсы подчиняются тем же законам, что и пищевые, а также и то, что условные рефlekсы находятся в гораздо большей зависимости от силы безусловных раздражителей, которыми они подкрепляются, нежели от силы вызывающих их условных раздражителей (табл. 3).

После работ Клешова понимание наших фактов не встречает затруднений. Вначале колебание количества вливаемого раствора соляной кислоты в течение опыта влияло лишь на общую возбудимость больших полушарий: после большого количества раствора возбудимость повышалась и следующий условный рефлекс возрастал; после малого количества раствора возбудимость понижалась и следующий условный рефлекс уменьшался. Но постепенно работоспособность тех корковых пунктов, работа которых совпадала с введением больших количеств соляной кислоты, начала повышаться и соответствующие условные рефlekсы выросли. В основе этого лежит (мы признаем) восстанавливающее влияние отрицательной индукции из подкоркового центра на корковые клетки условного рефlekса, на которые только что действовал или еще продолжает действовать условный раздражитель.

На основании данных, полученных в нашей лаборатории за последнее время, этим фактам можно дать и другое объяснение. Возбуждение, вызываемое условным раздражителем, связывается в цельный динамический структурный комплекс с корковым пищевым или кислотным возбуждением, интенсивность которого определяется интенсивностью безусловного возбуждения. Благодаря этому условный раздражитель

Таблица 1

Промежуток времени между условными раздражителями (в мин.)	Условный раздражитель	Время изолированного действия условного раздражителя (в сек.)	Все условные раздражители подкреплены одинаковой порцией сухарного порошка (в сек.)	Величина условного слюноотделения в делениях шкалы (средние цифры из 10 опытов)					перед опытом дано 3,0 хлорогидрата
				порция порошка после лампы в 200 ватт увеличена в 4 раза					
				первые 10 опытов	вторые 10 опытов	третьи 10 опытов	четвертые 10 опытов	пониженная пищевая возбудимость	
6	Белый круг	20	52	43	32	36	20	0	0
6	Касалка на плече (+)	20	22	37	28	27	18	6	0
6	Лампа 50 ватт	20	32	37	35	33	20	0	0
6	» 200 »	20	33	34	34	43	31	10	6
6	Касалка на бедре (-)	20	3	5	1	2	2	0	0

Таблица 2

Опыт № 6, 4.1

Смирный

Промежуток времени между условными раздражителями (в мин.)	Условный раздражитель	Время изолированного действия условного раздражителя (в сек.)	Период запаздывания условного раздражителя (в сек.)	Величина условного слюноотделения (в делениях шкалы)	Количество 0,025% раствора соляной кислоты (безусловный раздражитель) (в см ³)
6	Метроном 120	20	2	26	10
6	Лампа 50 ватт	20	7	6	10
6	Свисток	20	15	4	60
6	Бульканье	20	2	26	3
6	Триск	20	2	13	30
6	Звонок	20	2	18	30

получает возможность воспроизводить то состояние и ту деятельность нервной системы, которые вызываются соответствующими безусловными раздражителями, а тогда естественно, что условный раздражитель, связанный с большим количеством еды или кислоты, вызовет более сильное возбуждение и даст более высокий секреторный эффект.

В дальнейшей работе возник следующий вопрос. До сих пор неизвестно, что имеет большее значение: суммарная ли величина безусловного раздражения, независимо от того, как это раздражение будет распределено во времени, или же интенсивность этого раздражения в те его моменты, которые совпадают с продолжающимся условным раздражителем.

На двух парах условных раздражителей, из которых первые два подкреплялись 3 см³, а вторые два 30 см³ раствора соляной кислоты, было прослежено следующее: после первого из этих раздражителей 3 см³ раствора вливались в рот собаки сразу, а после второго 3 см³ раствора вливались медленно, в течение 1 мин. 30 сек.; после третьего раздражителя 30 см³ раствора вливались медленно (за 1 мин. 30 сек.), а после четвертого 30 см³ раствора вливались сразу. Следя за ходом безусловного слюноотделения в течение 3 минут при этих вливаниях разной длительности, мы констатировали, что при медленных вливаниях за первые 15 секунд слюны выделяется меньше, чем при соответствующих по количеству быстрых вливаниях. За первые 30 секунд количество слюноотделения при медленных и быстрых вливаниях уже уравнивается. А за все 3 минуты слюноотделение на медленные вливания оказывается значительно (в полтора раза) большим, чем на быстрые вливания. Эта разница, зависящая от быстроты вливания, настолько значительна, что количество слюны на медленное вливание 3 см³ раствора приближается к количеству слюны на быстрое вливание 10 см³ раствора; а количество слюны на медленное вливание 30 см³ раствора больше, чем на быстрое вливание 60 см³ раствора.

Если предположить, что для величины условного рефлекса имеет преимущественное значение интенсивность безусловного раздражения в первые 15 секунд, то должны оказаться большими условные рефлексы, подкрепляемые быстрыми вливаниями. Если же предположить, что имеет значение все суммарное безусловное раздражение, то тогда окажутся большими условные рефлексы, подкрепляемые медленными вливаниями.

Факты показали, что величина условных рефлексов строго соответствует величине безусловных за первые 15 секунд действия безусловного раздражителя, независимо от суммарной величины безусловных рефлексов в течение всего периода действия безусловного раздражителя (табл. 3).

Таким образом, величина условного рефлекса определяется прежде всего интенсивностью безусловного раздражителя. Это совпадает с тем, что наблюдали Купалов и Луков относительно зависимости между силой условного раздражителя и получаемым эффектом. Основным фактором и здесь является не суммарное количество энергии, действующей на организм, а интенсивность воздействия, т. е. количество энергии в единицу времени.

Чтобы удостовериться в постоянстве этого явления, мы взяли два условных раздражителя, подкрепляемые медленным и быстрым вливанием 30 см³ раствора соляной кислоты, и повторяли их, чередуя между собой, по три раза за опыт в течение 12 дней. За это время разница между ними по величине секреторного эффекта не только не сгладилась, но значительно увеличилась; условный раздражитель, подкрепляемый быстрым вливанием, сохранил величину вызываемого им рефлекса, а раздражитель, подкрепляемый медленным вливанием, стал давать еще меньшие цифры (табл. 4).

Таблица 3

Промежуток времени между условными раздражителями (в мин.)	Условный раздражитель	Время изолированного действия условного раздражителя (в сек.)	Величина условного слюноотделения (в делениях шкалы)				Количество 0,025% раствора соляной кислоты (безусловный раздражитель) (в см ³)	№ 7-28		5.1-8.11	
			№ 7-11 5.1-13.1		№ 12-16 14.1-21.1			№ 17-22 24.1-31.1		№ 23-28 1.11-8.11	
			за первые 15 сек.	за первые 30 сек.	за первые 15 сек.	за первые 30 сек.		за первые 15 сек.	за первые 30 сек.	за первые 15 сек.	за первые 30 сек.
6	Метромом	20	14	16	7	19	10	39	78	178	
6	Бульканье	20	9	9	5	10	3	23	56	78	
6	Шум	20	3	3	2	9	3	19	51	130	
6	Треск	20	12	11	11	19	30	39	86	238	
6	Звонок	20	17	12	11	21	30	45	83	199	
6	Свисток	20	14	13	16	25	60	54	85	242	

Примечание. При подкреплении шума и треска раствор соляной кислоты вливается в рот собаке постепенно в течение 1½ мин., а после остальных условных раздражителей раствор соляной кислоты вливается сразу, в течение 1-2 сек.

Таблица 4

Промежуток времени между условными раздражителями (в мин.)	Условный раздражитель	Время изолированного действия условного раздражителя (в сек.)	Величина условного слюноотделения (в делениях шкалы)		Количество 0,025% раствора соляной кислоты (безусловный раздражитель) (в см ³)	Величина безусловного слюноотделения (в делениях шкалы)	
			№ 129-34 9.11-16.11			№ 35-40 17.11-25.11	
			за первые 15 сек.	за первые 30 сек.		за первые 15 сек.	за первые 30 сек.
6	Треск	20	10	11	30	39	96
6	Звонок	20	13	21	30	45	106
6	Треск	20	18	15	30	38	106
6	Звонок	20	18	19	30	47	106
6	Треск	20	24	19	30	43	105
6	Звонок	20	28	21	30	46	103
	Треск	20	17	15		40	102
	Звонок	20	19	20		46	105

Примечание. При подкреплении треска раствор соляной кислоты вливается в рот собаке постепенно в течение 1½ мин., а после звонка вливается сразу.

Выводы

1. На кислотных условных рефлексах (при которых зависимость эффекта от силы условного раздражителя постоянно маскируется) зависимость их величины от силы безусловного раздражителя выражена так же отчетливо, как и на пищевых условных рефлексах.

2. Величина условных рефлексов преимущественно зависит лишь от интенсивности первых моментов безусловного раздражителя, совпадающих с продолжающимся условным раздражителем и его ближайшим последствием.

3. Продолжительность действия безусловного раздражителя, как бы она ни повышала суммарную величину безусловного рефлекса, не влияет на величину условного рефлекса.

Литература

- Абуладзе К. С. Деятельность коры больших полушарий головного мозга у собак, лишенных трех дистантных рецепторов: зрительного, слухового и обонятельного. Тезисы сообщений XV Междунар. физиолог. конгр., 1935.
- Виноградов П. В. Возникновение новых связей в заторможенных участках коры головного мозга. Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1933.
- Клещов С. В. О зависимости величины условных рефлексов от количества безусловного подкрепления. Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, VI, в. 2, 1936.
- Крепс Е. М. К вопросу о возможности образования условного рефлекса при предшествовании безусловного раздражителя индифферентному раздражителю. Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, V, 1933.
- Купалов П. С. и W. Horsley Gantt. О зависимости между силой условного раздражителя и величиной условного рефлекса. Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, II, в. 2, 1928.
- Купалов П. С. и Луков Б. Н. Действие короткого применения условного раздражителя. Арх. биол. наук, 33, стр. 665, 1933.
- Майоров Ф. П. О влиянии продолжительности совпадения условного рефлекса с безусловным на величину условного рефлекса. Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, III, в. 1, 1928.
- Павлова В. И. Образуется ли условный рефлекс при предшествовании безусловного раздражителя индифферентному? Тр. физиол. лабор. акад. им. И. П. Павлова, V, 1933.
- Петрова М. К. Преобладание тормозного действия безусловного раздражителя при предшествовании ему условного. Тр. физиол. лабор. акад. им. И. П. Павлова, V, 1933.
- Петрова М. К. Новейшие данные о механизации действия солей брома на высшую нервную деятельность и о терапевтическом применении их на экспериментальном основании, изд. ВИЭМ, 1935.
- Райт Р. Я. Влияние безусловного рефлекса на условный рефлекс. Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, II, в. 2, 1928.
- Федоров В. К. Зависимость эффекта от силы условных раздражителей при кислотных условных рефлексах (рукопись).

Magnitude of acid conditioned responses as influenced by the quantity of hydrochloric acid solution

By V. K. FEDOROV

Leningrad Branch of the Gorky All-Union Institute for Experimental Medicine
(I. P. Pavlov Department of Physiology, Head P. S. Kupalov)

W. H. Gantt and S. V. Kleschov have found the value of food conditioned reflexes to be controlled, besides other factors, by the strength of reinforcement. A corroborative evidence of this has been obtained by the author in the following way. One of the dogs involved in his conditioning experiment had been deprived peripherally of smell and hearing and was permanently in a state of feeble hypnosis owing to which paradoxical phase had established itself; the conditioned response was stronger to a lamp fo

25 W than to one of 200 W. The hypnotic state would be temporarily broken by moderate doses of sodium bromide (1.0—1.5 natri bromati). However when the portion of food presented with the 200 W stimulus was increased 4 times the response to this stimulus became much the most strong and constant in the whole system. It now always overcame the hypnotic state however low did the rest of conditioned responses drop.

Further the author has investigated the relation between the magnitude of the acid conditioned response and the strength of reinforcement. Because of the unstable tonicité of the acid unconditioned centre which rapidly passes all stages of excitability from a low up to a very high one, it is no easy matter with acid conditioned responses to bring out their dependence in magnitude upon the strength of assimilation. It turned out however that they furnished a very representative case of a definite quantitative relation between conditioned response and reinforcement.

While reinforcing the conditioned stimuli by 3, 10, 30 and 60 cm³ of a 25% solution of hydrochloric acid the author observed a perfect correspondence between the magnitude of conditioned responses and the amount of reinforcement. Before this correspondence was fully established there was a period when the value of conditioned responses varied with the quantity of reinforcement presented not with the given but with its preceding stimulus.

The next step taken by the author was to clear up the question whether the magnitude of the conditioned response is determined by the total amount of acid poured in the mouth or by the rate of pouring. For that purpose a constant quantity of hydrochloric acid was administered at once, during 3 seconds, and gradually, during one and a half minutes. The result was that while the total value of the unconditioned response increased with the interval during which the acid was taken in, the value of the conditioned response was largely determined by the initial rate of salivation which was higher when the acid was introduced with greater speed.

The observed quantitative correspondence of conditioned response to reinforcement can be accounted for in two different ways. On the one hand, the increase of the conditioned reflex with increasing amount of reinforcement might be connected with a more intense and long action of negative induction from unconditioned centre which fact has been reported by Kreps, Petrova, Pavlova, Vinogradov, Soloveichik and Right. The favourable effect of this process on the centre of conditioned stimulus has been demonstrated by Maiorov. If so, it may be taken for granted that the intense induction due to strong excitation of the unconditioned centre by rapid pouring in of the acid is more favourable than the weak though protracted induction consequent upon slow pouring.

On the other hand, it may be supposed that the conditioned stimulus is linked with that sum of excitation which develops in the unconditioned centre during the early period of the action of the unconditioned stimulus (tantamount to the quantity and intensity of work done by the cortical representatives of the unconditioned centre). Then it will not be difficult to understand why a rapid pouring in of a great amount of acid brings about a stronger effect than does a slow gradual pouring of the same amount.

Иррадиация очень сильного раздражения в больших полушариях головного мозга

В. К. ФЕДОРОВ

Физиологический отдел им. акад. И. П. Павлова Ленфилиала ЕИЭМ им. Горького;
зав. отделом проф. П. С. Купалов

Ценность исследования высшей нервной деятельности животных по методу условных рефлексов заключается в том, что она раскрывает перед нами самые элементарные правила работы больших полушарий. К числу таких элементарных правил относится зависимость иррадиации и концентрации обоих нервных процессов (раздражительного и тормозного) в больших полушариях от их интенсивности. Акад. И. П. Павлов установил, что слабый раздражительный процесс (также и тормозной) иррадирует из того пункта больших полушарий, где он возникает. Иррадирующая волна возбуждения может суммироваться с подпороговыми возбуждениями других пунктов, переводя их в деятельное состояние или растормаживая тормозные пункты. Раздражительный процесс средней силы концентрируется в своем пункте, причем на остальное пространство больших полушарий распространяется отрицательная индукция, но, доведенный до крайней интенсивности, раздражительный процесс снова иррадирует по большим полушариям.

Рикман (неопубликовано) наблюдал влияние полового возбуждения на условные пищевые рефлексы. Оказалось, что в начале периода течки у самок пищевые рефлексы у самцов повышаются, но в дальнейшем падают до нуля. Это же наблюдал и Майоров (неопубликовано), различно дозируя половые раздражители перед опытом. Слабое половое возбуждение иррадиовало, повышая тонус пищевого центра, сильное — концентрировалось, распространяя отрицательную индукцию на пищевой центр.

Линдберт (неопубликовано) всегда в определенное время ставил опыты со своей собакой, имеющей условные пищевые кислотные рефлексы. Когда он поставил опыты на 1 и на 2 часа позже обычного, то кислотные рефлексы повысились. Известно, что пищевой центр переходит в разные степени тонуса между двумя периодами кормления; при позднее поставленных опытах тонус его, конечно, больший. Но раздражение не концентрировалось, а распространялось на «кислотный центр». Повидимому, это была слабая степень раздражения, так как при опыте, поставленном на 2 часа позже, кислотные рефлексы повысились меньше, чем при опыте, поставленном позже на 1 час. Усилившееся пищевое возбуждение уже начинало концентрироваться.

Аналогичные факты выступили и в исследовании Рикмана о влиянии посторонних раздражителей на запаздывающий рефлекс.

Завадский (1908) применял посторонний раздражитель все три минуты во время запаздывающего рефлекса. При очень слабых посторонних раздражителях у него растормаживалась вся недеятельная фаза запаздывающего рефлекса; при более сильных, наряду с растормажива-

ванием недействительной фазы, тормозилась положительная; а при еще более сильных посторонних раздражителях оказывались нулевыми и тормозная и положительная фаза.

Рикман выгодно изменил постановку опытов тем, что применял посторонний раздражитель лишь в течение 10 секунд. Таким образом, он мог действовать на запаздывающий рефлекс отдельно в разные фазы. Каждая проба постороннего раздражителя делалась одна в течение опыта и производились они очень редко, чтобы ориентировочная реакция на применение раздражителя не угасала. Посторонний раздражитель (гудение телефона) средней силы был применен в начале первой минуты на 10 секунд. Во время его действия слюноотделение отсутствовало, но тотчас же после его прекращения появился слюнный рефлекс, достигший во вторую минуту 13 делений (вместо обычных двух). Следовательно, во время действия телефона раздражение концентрировалось в «ориентировочном центре» (была умеренная ориентировочная реакция), после же прекращения оно иррадиировало оттуда, уничтожив запаздывающее торможение. Положительный эффект третьей минуты не изменился. Через 26 дней гудение телефона было испытано в начале второй минуты запаздывающего рефлекса. Конечно, это не отразилось ничем на первой минуте, на второй минуте за 10 секунд гудения телефона слюноотделения не было, а в следующие 50 секунд — 14 делений (вместо 2—4 делений); эффект третьей минуты снизился. Через большой промежуток времени тот же посторонний раздражитель был испытан в начале третьей минуты. Во время действия его в течение 10 секунд слюноотделение прекратилось вследствие отрицательной индукции. Потом слюноотделение началось с большой задержкой и за все 50 секунд оказалось ничтожным. Возникает вопрос: почему в предыдущих опытах иррадиация раздражения из «ориентировочного центра» начиналась сразу после прекращения постороннего раздражителя, а теперь — не сразу? И. П. Павлов предположил, что произошла суммация постороннего раздражителя с условным. Суммарное раздражение превысило работоспособность корковых клеток, причем задержка пищевого рефлекса объясняется вмешательством запредельного торможения.

Таким же способом испытывались посторонние раздражения большой силы (слишком сильных Рикман не пробовал). При этом наблюдались те же явления, лишь со следующей разницей: концентрация раздражения в «ориентировочном центре» продолжалась и после прекращения постороннего раздражителя. Растворимания на обеих первых минутах запаздывающего рефлекса не наблюдалось, а на третьей минуте, как только концентрация кончалась, положительный рефлекс резко падал вследствие суммации с иррадирующим возбуждением из «ориентировочного центра».

В следующих опытах применялся слабый посторонний раздражитель — заглушенное бульканье, также на 10 секунд. При присоединении его к первой минуте запаздывающего рефлекса сразу обнаружился положительный (пищевой) эффект за 10 секунд его действия, и в следующие 50 секунд слюноотделение продолжалось. Следовательно, здесь иррадиация возбуждения начиналась сразу во время действия раздражителя и не было концентрации возбуждения в «ориентировочном центре», как это отмечено при раздражителе средней силы. Волна иррадирующего раздражения распространилась на третью минуту и снизила положительный эффект вследствие суммации и превышения предела.

Эти опыты были повторены, но вместо постороннего раздражителя применялся по 10 секунд другой условный пищевой раздражитель (слабый и сильный) в разные фазы запаздывающего рефлекса. Результаты точно совпали с только что описанными.

Эти опыты ясно показывают, что при слабом постороннем раздражителе иррадиация раздражительного процесса начинается сразу во время действия раздражителя, а при раздражителях средней силы раздражительный процесс на время их действия концентрируется в пищевом центре, распространяя отрицательную индукцию на запаздывающий рефлекс. Но после прекращения раздражителя, когда возбуждение «ориентировочного центра» ослабляется, оно начинает иррадиировать.

Иррадиация слабого раздражения была использована Подкопаевым (неопубликовано) для повышения общего тонуса больших полушарий у собаки, склонной к гипнотизации. Ее рефлексы стояли на низком уровне, а после дифференцировки с середины опыта еще более понижались. Экспериментатор заметил, что если собаку, обычно стоящую на столе свободно, вдруг поставить в ляжки, то рефлексы немного повышаются. Когда же он применил в камере во время опыта легкой шум, на который у собаки лишь в начале была ориентировочная реакция, а потом она исчезла, то рефлексы значительно повысились и надежные их после дифференцировки прекратилось. Следовательно, индифферентные раздражители способны повышать общую возбудимость больших полушарий благодаря иррадиации раздражительного процесса из слабо раздражаемого пункта. Аналогичные результаты с теми же основными выводами были получены Купаловым (1933).

Все эти примеры показывают, что иррадиация слабого раздражения и концентрация раздражения средней интенсивности являются частым фактом. Что же касается иррадиации слишком сильного раздражения, то оно наблюдалось только в опытах Безбокой (1913). Ее собака отличалась агрессивностью, специально приуроченной к экспериментальной обстановке. Присутствуя на опытах и вызывая на себя агрессивность собаки, И. П. Павлов наблюдал, что когда он держал себя вольно, этим особенно раздражая собаку и приводя ее в крайнюю ярость, условные рефлексы резко увеличивались и она жадно хватала подаваемую еду. Когда же он сидел неподвижно и собака лишь фиксировала его глазами, тогда ее пищевые рефлексы тормозились. Здесь агрессивный рефлекс средней интенсивности оказался концентрированным, причем на пищевой центр распространилась отрицательная индукция. Когда же агрессивный рефлекс доводился до крайней степени, тогда его раздражение иррадиировало, а иррадиационная волна суммировалась с пищевым возбуждением в пищевом центре.

И. П. Павлов постоянно с большим интересом искал факты, подтверждающие это единственное наблюдение Безбокой, на основании которого было сделано заключение об иррадиации раздражения при его крайнем усилении.

За последнее время мне удалось повторить опыт Безбокой на чрезвычайно агрессивной собаке (Арей). Эта собака признавала хозяином лишь своего экспериментатора и ему вполне покорялась. Только экспериментатор мог брать ее из клетки, чтобы привести на опыт. На всех остальных она яростно набрасывалась, не пропуская спокойно ни одного проходящего мимо человека.

Опыты с этой собакой ставились таким образом: в то время как я давал обычные условные раздражители, сам будучи, как обычно, изолированным от собаки, кто-либо из сотрудников лаборатории находился около собаки, вызывая на себя большую или меньшую степень ее агрессивности. В первый раз дразнил собаку Ганике. При его входе в камеру был резкий взрыв ярости, но вскоре собака стала несколько спокойнее. Она фиксировала глазами врага, оставшегося вместе с нею, и лишь от времени до времени на него лаяла, особенно сразу после еды. При вольных и угрожающих движениях Ганике лай усиливался и собака рвалась к нему. Однако во все время опыта ее агрессивная

реакция оставалась концентрированной и пищевые рефлексы резко затормозились, причем на фоне отрицательной индукции выступила парадоксальная фаза и тенденция к ультрапарадоксальной фазе.

Во второй раз в опыте принял участие Абуладзе, причем опыт был поставлен несколько иначе. Абуладзе не оставался с собакой в камере на все время опыта, а в первую половину опыта входил в камеру каждый раз за 5 секунд до начала условного раздражителя. Следовательно, раздражитель совпадал с самым сильным взрывом ярости животного. При этом условные пищевые рефлексы значительно повысились вследствие иррадиации раздражительного процесса из сильно возбуждаемого агрессивного центра, т. е. произошло то самое, что было в опытах Безбокой.

Во вторую половину опыта Абуладзе оставался вместе с собакой, что сопровождалось торможением пищевых условных рефлексов (опыт 245—248).

В дальнейшем мы наблюдали еще несколько случаев иррадиации слишком сильного раздражения.

Одна из наших собак (Дракон) всякий раз перед снаряжением ее к опыту на экспериментальном столе получала порцию мясо-сухарного порошка, которую поедала с большой жадностью. В то время когда она ела, в числе прочих приготовлений к опыту ей нередко подстригалась шерсть на плече, на определенном участке кожи, к которому потом прикреплялась касалка. В начале работы с этой собакой, вследствие ее подвижности, при подстригании шерсти иногда причинялись болевые раздражения. Повидимому, в результате этого у нее выработалась следующая реакция: как только брались ножницы, она тотчас же застывала неподвижно над чашкой с едой, всегда прекращая еду, как бы жадно перед тем ни ела. Она оставалась неподвижной до тех пор, пока стрижка не заканчивалась, после чего снова набрасывалась на недоеденную порцию с прежней жадностью. Интересно, что если при подстригании случался порез кожи, собака моментально выходила из неподвижности, жадно захватывала еду, что продолжалось 1—2 секунды, после чего снова застывала неподвижно. Повторяя это наблюдение, мы неоднократно нарочно причиняли легкие кожные порезы, обычно наблюдая при этом прорыв заторможенной пищевой реакции.

И в этом случае оборонительная реакция, вызванная соответствующими условными раздражителями, концентрировалась в «оборонительном центре», откуда распространялась отрицательная индукция на пищевой центр. Но при новом сильном залпе импульсов, направленном

Обыкновенный опыт № 245

Арей

Начало опыта 23. I. 1936

Промежуток между применением условных раздражителей (в мин.)	Условный раздражитель	Время изолированного действия условного раздражителя (в сек.)	Скрытый период условной реакции (в сек.)	Величина условного деления (в делениях шкалы)
5	Метроном +	30	3	76
5	Метроном —	30	—	5
5	Сильный треск	30	3	111
5	Лампа	30	4	37
5	Метроном +	30	—	91
	Лампа	30	3	74

Опыт на фоне агрессивной реакции № 246

Аррей

Начало опыта 24.I. 1936

Промежуток между применением условных раздражителей (в мин.)	Условный раздражитель	Время изолированного действия условного раздражителя (в сек.)	Скрытый период условной реакции (в сек.)	Величина условного слюноотделения (в делениях шкалы)	Примечание
5	Метроном +	30	5	26	Рядом с собакой находится и поддразнивает ее Ганике. Собака обнаруживает умеренную агрессивную реакцию
5	Метроном —	30	3	32	
5	Лампа	30	12	7	
5	Метроном +	30	10	2	
5	Лампа	30	13	20	
	Метроном +	30	3	49	

Обыкновенный опыт № 247

Аррей

Начало опыта 28.I. 1936

Промежуток между применением условных раздражителей (в мин.)	Условный раздражитель	Время изолированного действия условного раздражителя (в сек.)	Скрытый период условной реакции (в сек.)	Величина условного слюноотделения (в делениях шкалы)
5	Метроном +	30	—	57
5	Метроном —	30	—	0
5	Сильный треск	30	2	93
5	Лампа	30	—	47
5	Метроном +	30	2	49
	Лампа	30	4	36

Опыт на фоне агрессивной реакции № 248

Аррей

Начало опыта 29 I. 1936

Промежуток между применением условных раздражителей (в мин.)	Условный раздражитель	Время изолированного действия условного раздражителя (в сек.)	Скрытый период условной реакции (в сек.)	Величина условного слюноотделения (в делениях шкалы)	Примечание
5	Метроном +	30	1	80	За 5 сек. перед каждым раздражителем входит к собаке К. С. Абуладзе, вызывая взрыв крайней ярости. К. С. Абуладзе остается вместе с собакой, причем ее агрессивная реакция уменьшается
5	Метроном —	30	2	16	
5	Сильный треск	30	1	121	
5	Лампа	30	1	75	
5	Метроном +	30	2	41	
	Лампа	30	2	36	

в «оборонительный центр», усилившийся в нем раздражительный процесс на короткое время иррадиировал, распространяясь на пищевой центр.

Аналогичное наблюдение было сделано еще на одной собаке (Юла). У нее среди условных раздражителей, подкрепляемых едой, применялось по разу за опыт интенсивное раздражение кожи электрическим током. Вся экспериментальная обстановка и особенно процедура прикрепления к коже электрода в тех опытах, в которых элек-

Юла

Промежуток между применением условных раздражителей (в мин.)	Условный раздражитель	Время изолированного действия условного раздражителя	Величина условных рефлексов						
			№ 44-46 4.IV-8.IV (средние цифры)	№ 47 10.IV	№ 48 11.IV	№ 49 13.IV	№ 67 16.V	№ 94 25.X	№ 96 1.XI
5	Шум	30 сек.	31	20	16	20	2	—	0
5	Сильный треск	30 »	8	4	2	5	0	0	1
5	Лампа	30 »	7	1	0	3	0	0	10
5	Электрическое раздражение кожи	15 »	—	—	—	—	—	—	—
5	Метроном +	30 »	27	35	3	6	19	32	33
5	Тон ля	3 мин.	5-6-7	0	—	8-0-0	13-1-2	1-0-0	21-7-5
5	Метроном —	30 сек.	2	0	—	0	0	3	0
5	Свист	30 »	11	14	—	19	1	0	0

Примечания. — обозначает неприменение во время опыта электрического раздражения (и других раздражителей); + обозначает применение электрического раздражения.

Юла

Утренние опыты в камере В. В. Яковлевой

1938-1939

Промежуток между применением условных раздражителей (в мин.)	Условный раздражитель	Время изолированного действия условного раздражителя	Величина условных рефлексов									
			№ 1221 22.XI	№ 1224 26.XI	№ 1225 28.XI	№ 1226 29.XI	№ 1227 1.XII	2.XII	№ 1249 16.F	№ 1251 19.I	№ 1252 20.I	№ 1253 24.I
5	Шум	30 сек.	127	90	100	95	77	60	110	97	45	91
5	Сильный треск	30 »	130	76	42	98	58	75	84	62	61	28
5	Метроном +	30 »	24	5	60	55	22	19	0	20	0	0
5	Лампа	30 »	95	56	38	53	7	23	33	54	0	0
5	Тон	3 мин.	11	3	14	23	4	12	3	0	24	5
5	Метроном —	30 сек.	3	4	4	13	0	0	1	0	0	3
5	Свисток	30 »	57	42	37	23	0	61	52	36	5	8

Интенсивная оборота в камеру не идет, от для отказывается
 При последних двух опытах в камеру инет неохотно

трическое раздражение применялось, сделались для собаки условными оборонительными сигналами, тормозившими пищевые рефлексы. Однако нередко наблюдалось, что после применения разрушительного раздражителя следующий пищевой рефлекс вдруг повышался до прежнего нормального уровня, а после него пищевые рефлексы опять падали. Следовательно, концентрированная с самого начала оборонительная реакция при своем максимальном усилении после раздражения кожи животного электрическим током на короткое время утрачивала свою концентрированность. Раздражительный процесс из «оборонительного центра» irradiровал на пищевую, причем обнаруживалась пищевая реакция, в остальное время подавляемая отрицательной индукцией из «оборонительного центра».

Эта собака ставилась для опытов в двух камерах двумя разными экспериментаторами: утром — в камере Яковлевой, а вечером — в моей камере. Применением электрического раздражения кожи собаки в моей камере я поддерживал у нее оборонительную реакцию разной интенсивности, то в большей, то в меньшей степени влиявшей на пищевые рефлексы. Пока оборонительная реакция обнаруживалась в средних степенях, она выступала только в моей камере, нисколько не распространяясь на камеру Яковлевой. Когда же оборонительная реакция в моей камере была доведена до крайней степени, она вдруг распространилась и на опыты в камере Яковлевой. Это наблюдение было нами сделано дважды: в первый раз у собаки имелось заболевание поносом, благодаря чему оборонительная реакция преобладала над пищевой, но во второй раз то же самое, хотя в менее резкой степени, повторилось без всякого заболевания органов пищеварения (опыт на стр. 88—89).

Еще у одной собаки (Сухарь) мы ставили продолжительное время следующие опыты. Система условных раздражителей состояла всего лишь из двух раздражителей, подкрепляемых едой. В течение многих дней перед опытом наклеивался на кожу животного электрод, а после второго пищевого рефлекса (через 2 минуты) применялось интенсивное раздражение кожи электрическим током. Наклейка электрода сделалась условным сигналом оборонительной реакции и после нее условные пищевые рефлексы тормозились. Однако после применения электрического раздражения собака нередко сразу же захватывала остатки пищи, от которой отказывалась до него.

Тогда мы удлиннили наш опыт, причем после наклейки электрода, применения двух затормозившихся пищевых условных рефлексов и после электрического раздражения мы снова повторяли те же два пищевые рефлекса. При этом оказалось, что следующий после электрического раздражения пищевой рефлекс, особенно если он применялся сразу после электрического раздражения (в гораздо меньшей степени, если через 6 минут), повышался до небывалой величины. При дальнейших пищевых рефлексах начиналось постепенное их понижение, оборонительная реакция снова подавляла их до ничтожных величин. Если же опыт удлинялся, но электрическое раздражение не применялось, то пищевые рефлексы оставались пониженными (опыт на стр. 89).

Этот факт соответствует следующим наблюдениям, сделанным еще ранее другим автором.

Розенталь (неопубликовано) ввел в систему условных пищевых рефлексов у своей собаки удар палкой по спине среди опыта. Это не внесло резких нарушений в работу собаки. Когда же он однажды отменил разрушительный раздражитель, то после того места в системе раздражителей, на котором этот раздражитель применялся, следующие пищевые рефлексы затормозились.

Теперь мы можем высказать некоторые предположения о физиологическом механизме ожидания неприятности, которое сказывается тяжелее самой неприятности. Условные сигналы разрушительного раз-

дражителя посылают в «оборонительный центр» достаточно сильные импульсы, чтобы раздражительный процесс концентрировался в «оборонительном центре», отрицательной индукцией из которого подавляется остальная деятельность больших полушарий. Когда же в «оборонительный центр» направляется новый залп импульсов от самого разрушительного раздражителя, то раздражение «оборонительного центра» переходит в самую высокую степень и иррадирующий из него раздражительный процесс вызывает к деятельности другие пункты больших полушарий. Это лежит в основе быстрой смены пассивно-оборонительного поведения нашей собаки на пищевую реакцию.

Изложенные нами данные подтверждают сформулированное И. П. Павловым основное правило об иррадиации и концентрации раздражительного процесса в зависимости от его интенсивности: слабое раздражение иррадирует, сильное — концентрируется, а слишком сильное — снова иррадирует.

Л и т е р а т у р а

- Безбокая М. Я. Материалы к физиологии условных рефлексов. Дисс., СПб., 1913.
Завадский И. В. Материалы к вопросу о торможении и расторможении условных рефлексов. Дисс., СПб., 1908.
Купалов П. С. и др. Величина условных рефлексов собаки в освещенной и затемненной камерах Арх. биол. наук, 33. стр. 689, 1933.

Irradiation of very strong excitation in cerebral hemispheres

By V. K. FEDOROV

Leningrad Branch of the Gorky All-Union Institute for Experimental Medicine;
(I. P. Pavlov Department of Physiology, Head P. S. Kupalov)

The data referred to by the author bear out the main rule formulated by Pavlov concerning the irradiation or concentration of an excitatory process according to its intensity: weak excitation irradiates, strong excitation concentrates and a too strong excitation irradiates again.

Последовательность функциональных нарушений высшей нервной деятельности

В. К. ФЕДОРОВ

Физиологический отдел им. акад. И. П. Павлова Ленфилиала ВИЭМ им. М. Горького, зав. отделом проф. П. С. Купалов

В течение последних 15 лет акад. И. П. Павлов уделял большое внимание функциональным нарушениям высшей нервной деятельности у экспериментальных животных. Для получения этих нарушений было найдено много экспериментальных приемов. Их действие сводится к перенапряжению раздражительного или тормозного процесса либо к перенапряжению подвижности нервных процессов. В частности, к этим приемам относится применение слишком сильных раздражителей, чрезмерное удлинение действия тормозных раздражителей, выработка слишком тонкой дифференцировки, переделка положительных и тормозных рефлексов в рефлексы противоположного значения и разнообразные столкновения процессов возбуждения и торможения. Нередко к нарушению высшей нервной деятельности ведет резкое возобновление сложной работы после перерыва и предъявление сразу больших трудностей для нервной системы без постепенной подготовки к ним.

Чаще всего неврозы наблюдались у животных слабого типа и у сильных неуравновешенных, с относительной недостаточностью тормозных функций, а также при условиях, ослабляющих нервную систему, как, например, кастрация и старость. Однако не только слабая и неуравновешенная нервная система может быть приведена в болезненное состояние: применяя достаточно сильные функциональные воздействия можно и у сильных уравновешенных типов получить тяжелые длительные неврозы; но это удавалось не часто. Обычно же у таких животных наблюдаются лишь мимолетные нарушения высшей нервной деятельности.

Эти мимолетные нарушения мы рассмотрим в настоящей работе. Быстрое развитие глубоких расстройств высшей нервной деятельности обычно лишает возможности проследить, с чего они начинаются, какие нервные функции оказываются наиболее податливыми. Исследуя же те случаи, где имеются лишь начальные симптомы невроза, которыми дело и ограничивается, мы можем ответить на этот важный и интересный вопрос.

Молодая собака Дракон, самец 1½ лет. Агрессивная по отношению к посторонним и в высшей степени преданная своему экспериментатору, оживленная на свободе и неподвижная во время опытов в промежутках между условными раздражителями, при всех обычных испытаниях обнаружила большую силу раздражительных и тормозных процессов, значительную подвижность их. Среди короткоотставленных рефлексов (на 20 секунд) имелась дифференцировка и запаздывающий рефлекс с отставлением на 3 минуты. Они отличались постоянством в величине. При определении типа нервной системы собаки среди других испытаний было испробовано экстремное удлинение тормоз-

ного раздражителя с обычных 20 секунд до 5 минут. Во время этого удлинения дифференцировка не растормозилась. В следующие пять дней наблюдалась лишь самая легкая степень нарушения работы больших полушарий: положительные рефлекс сохраняли свою прежнюю величину, торможение при дифференцировке оставалось почти точным, запаздывающий же рефлекс пострадал. На 6-й день все вернулось к прежней норме (табл. 1).

Опыт с удлинением дифференцировки был повторен, но на этот раз нарушение запаздывающего рефлекса продолжалось всего один день. Наряду с его нарушением в этом случае снизился и рефлекс на сверхсильный раздражитель, который недавно был введен в опыты (табл. 2).

Впоследствии удлинение дифференцировки уже не вызывало больше никаких нарушений, вероятно, благодаря тренировке при повторных испытаниях.

Эти наблюдения показывают, что пятиминутное действие тормозного раздражителя вызывало у нашей собаки самую легкую степень перенапряжения тормозного процесса в больших полушариях, причем торможение нарушалось лишь там, где нервные процессы были в наиболее трудных условиях: мы знаем, что при запаздывающих рефлексах предъявляются требования не только к торможению, но и к подвижности нервных процессов, так как должно иметь место различие отдельных моментов действующего раздражителя и своевременная смена торможения на возбуждение в одном и том же корковом пункте. Интересно, что перенапряжение торможения, вызванное в пункте дифференцировки менее затрудненным, проявилось в пункте запаздывающего рефлекса, т. е. на более сложной функции. Наряду с этим пострадал и рефлекс на сверхсильный раздражитель (снизился в величине и начал вызывать отказ животного от еды при подкреплении его), самый недавний среди остальных, при котором равновесие между обоими нервными процессами лишь недавно и со значительными затруднениями было достигнуто. Таким образом, перенапряжение торможения нарушило раздражительный процесс в том пункте, в котором он находился в наиболее трудных условиях.

Аналогичное наблюдение было сделано и на другой собаке Смирный. Это — самец 6—7 лет. Очень робкий, с преобладающей пассивно-оборонительной реакцией. Среди нескольких положительных условных рефлексов он имел не всегда точную дифференцировку и отставленный на 3 минуты запаздывающий рефлекс, выработавшийся с большим трудом и часто нарушавшийся. В период, когда запаздывание было постоянным, дифференцировку продлили на 3 минуты, вместо обычных 20 секунд. При этом дифференцировочное торможение оставалось в пределах прежних колебаний, в то время как запаздывание на несколько дней совершенно прекратилось (табл. 3).

Трехлетний самец Эзоп, в высшей степени ласковый по отношению ко всем даже незнакомым людям и слегка трусливый, при испытании типа обнаружил большую подвижность нервных процессов, но наряду с этим первые применения очень сильной трещетки и удлинения дифференцировки влекли за собой кратковременные нарушения высшей нервной деятельности. В постоянных условиях работы его положительные условные рефлексы (отставленные на 30 секунд) несколько колебались в величине, но запаздывающий рефлекс и тормозная дифференцировка отличались относительной точностью. После 3½-месячного перерыва в работе при возобновлении опытов были сразу применены короткоотставленные, и запаздывающий, и тормозной, раздражители. Хотя система их была несколько упрощена исключением чрезмерно сильного раздражителя — очень громкой трещотки, но в то же время работа собаки осложнилась заменой употреблявшегося прежде

Таблица 1. Опыты ставились от

Интервал между раздражителями (в мин.)	Порядковый номер применения условного раздражителя		Условный раздражитель	Продолжительность изолированного действия условного раздражителя	Величина условного слюнного рефлекса (в делениях шкалы)			
	с подкреплением	без подкрепления			№ 81	№ 82	№ 83	№ 84
6	81—93		Бульканье	2) сек.	51	57	50	44
6	81—93		Касалка	2) »	33	36	30	27
6	81—93		Свисток	3 мин.	13-4-23	13-5-39	10-1-33	9-9-36
6	22—34		Метроном + (12) в 1 мин.)	2) сек.	40	40	27	30
6	11—23		Метроном — (60 в 1 мин.)	2) »	5	2	1	2

Примечания. ¹ Слюноотделение по минутам.
² Слюноотделение по 20 секунд. Дифференцировка экстренно удли
 Все положительные условные раздражители подкрепляются дачей мясо-сахарного

свистка свистком иной частоты колебаний и более сильным. Несмотря на то, что этот новый свисток вскоре был отменен, положительные условные рефлексы значительно понизились, дифференцировка растормозилась и запаздывание нарушилось. После специального лечения¹ положительные (короткоотставленные) условные рефлексы и тормозная дифференцировка вполне восстановились, но запаздывающий рефлекс оставался нарушенным. Лишь после повторного курса лечения запаздывание восстановилось.

Таким образом, и в этом случае общее нарушение высшей нервной деятельности больше всего сказалось на самом трудном рефлексе — на запаздывании, восстановление которого дольше всего затянулось (табл. 4).

Однако в тех случаях, когда имеется свежая дифференцировка, она может оказаться менее устойчивой, чем запаздывающий рефлекс.

Через год после приведенных опытов у этой же собаки были выработаны одновременно два рефлекса на тактильный раздражитель: положительный с кожи бедра и тормозной с кожи плеча. После 20-дневной тренировки, в течение которой оба рефлекса сделались вполне постоянными и точными, была предпринята переделка старых метрономных рефлексов — положительного в тормозной, а тормозного в положительный. При этом запаздывающий рефлекс несколько не пострадал, а кожная дифференцировка слегка нарушилась. Чтобы еще более перенапрячь подвижность нервных процессов, промежутки между применениями условных раздражителей в одном из опытов были укорочены с обычных 6 до 3 минут. Тогда, наряду со значительным растормаживанием кожной дифференцировки, нарушился и запаздывающий рефлекс. Однако запаздывание на следующий день восста-

¹ Малыми дозами алкоголя.

16 ч. 30 м. до 17 ч., 24.X—14.XI.1935

ного слюнного рефлекса (в делениях шкалы)								
№ 85	№ 86	№ 87	№ 88	№ 89	№ 90	№ 91	№ 92	№ 93
31.X	2.XI	4.XI	5.XI	9.XI	10.XI	11.XI	14.XI	15.XI
34	47	41	46	56	37	52	53	65
24	2)	18	27	31	2)	34	23	32
1-7-22	9-0-20	4-0-1	6-2-5	9-0-10	21-30-23	9-3-1	7-4-2)	8-10-38
32	35	2)	33	29	41	43	42	37
4	2-2-1 4-0-4 0-1-0 2-1-1 ² 4-1-1	0	0	3	1	4	1	2

нена до 5 минут.
 порошка. Порядок их применения во всех опытах одинаков.

новилося, дифференцировка же оставалась резко нарушенной и восстановилась лишь на четвертый день (табл. 5).

Переделка метрономных рефлексов и укорочение промежутков между раздражителями предъявили требование к подвижности нервных процессов. Казалось бы, что запаздывающий рефлекс, зависящий не только от тормозной функции, но и от подвижности, должен пострадать больше всего. Однако он пострадал лишь при максимальных затруднениях, в то время как новая дифференцировка значительно и на больший срок оказалась нарушенной.

Таким образом, и в этом случае общее нарушение высшей нервной деятельности больше всего сказалось на самом трудном рефлексе — на запаздывании, восстановление которого дольше всего затянулось.

Той — самец, лет 8, при испытании типа обнаружил значительную силу раздражительного и тормозного процессов, хорошую уравновешенность между ними и большую их подвижность. Его положительные условные рефлексы подкреплялись раствором соляной кислоты, среди них была дифференцировка на большую частоту метрономных ударов. Дифференцировку эту мы переделали в положительный пищевой рефлекс, что удалось достигнуть после значительных затруднений: в течение двух месяцев пищевая двигательная реакция часто осложнялась кислотной, а иногда и вовсе ею заменялась. Лишь после летнего отдыха различие пищевого и кислотного метрономных раздражителей сделалось полным, после чего 4 месяца реакция собаки была исключительно точной.¹ Тогда с целью вызвать сшибки в кожном анализаторе к имевшемуся кислотному рефлексу на касалку была выработана дифференцировка на меньшую частоту прикосновений

¹ Подробное изложение этих фактов в моей работе «Решение трудной задачи». Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, V, 1933.

Таблица 2. Опыты ставились от 16 ч. 30 м. до 17 ч. 20 м. 3.IV-16.IV. 1936

Дракон

Интервал между раздражителями (в мин.)	Порядковый номер применения условного раздражителя		Условный раздражитель	Продолжительность неопределенно действующего раздражителя	Величина условного слюнного рефлекса (в делениях шкалы)							
	с подкреплением	без подкрепления			№ 172 3.IV	№ 173 4.IV	№ 174 5.IV	№ 175 10.IV	№ 176 11.IV	№ 177 14.IV	№ 178 15.IV	№ 179 16.IV
6	79-86		Сильный треск + (780 ударов в 1 мин.)	20 сек.	72	65	85	70	—	70	47	56
6	172-179	61-68	Сильный треск + (468 ударов в 1 мин.)	20 »	3	3	4	7	—	11	33	53
6	172-179		Бульканье	20 »	51	53	70	54	53	60	60	56
6	172-179		Касалка	20 »	23	34	32	31	34	37	32	36
6	40-47		Свисток	3 мин.	12-2-43 ¹	11-4-36	9-2-52	21-2)-63	9-3-26	11-12-57	11-0-0	17-0-23
6	40-47		Шум	20 сек.	19	16	14	?	6	13	16	12
6	40-47		Белый круг	20 »	2	20	6	3	?	1	4	10
6	113-120		Метроном + (120 ударов в 1 мин.)	20 »	62	64	58	62	60	68	57	57
6	101-108		Метроном — (60 ударов в 1 мин.)	20 »	5	5	4	3	2	1-8-1	5	2

Примечания. 1 Слюноотделение по минутам.

2 Дифференцировка экстренно удлинена на 5 минут.

3 Отказывается от еды при подкреплении рефлекса.

Условные раздражители постоянно применяются в обозначенном порядке, за исключением опыта № 176, в котором стереотипный порядок был нарушен. Шум и белый круг подкрепляются слабым раствором соляной кислоты, остальные положительные условные раздражители — едой. В этот период работы собака ежедневно после опытов выпивает по 10 см³ алкоголя с молоком.

Таблица 3

23.IX—7.X.1935

Смирный

Интервал между раздражителями (в мин.)	Условный раздражитель	Продолжительность изолированного действия условных раздражителей	Величина условного слюнного рефлекса (в делениях шкалы)									
			№ 121 23.IX	№ 122 25.IX	№ 124 29.IX	№ 125 30.IX	№ 126 1.X	№ 127 3.X	№ 128 4.X	№ 129 5.X	№ 130 6.X	№ 131 7.X
6	Звонок	2) сек.	45	37	41	41	63	25	58	53	55	63
6	Лампа	20 »	20	24	16	24	35	2	14	34	23	9
6	Метроном ₁₂₀ +	20 »	21	52	30	34	43	22	29	27	39	36
6	Метроном ₆₀ -	20 »	0	8	6	1	1-0-1 0-0-1 1-0-0	1	8	9	2	2
6	Бульканье	3 мин.	0-3-11	0-1-11	4-23-37	0-1-17	2-24-22	3-0-2	1-0-0	0-0-20	3-7-17	3-2-11

Примечание. Словоотделение по минутам.

Раздражители применяются каждый день в стереотипном порядке.

27.IX ставился опыт после суточного голодания (исключен из таблицы). Рефлексы на бульканье после 59 подкреплений, остальные рефлексы применялись в течение нескольких лет.

Таблица 4

27. V—16. XI. 1937

Эзоп

Интервал между раздражителями (в мин.)	Порядковый номер применения условного раздражителя		Условный раздражитель	Продолжительность изолированного действия условного раздражителя	Величина условного слюнного рефлекса (в долях шкалы)						
	с подкреплением	без подкрепления			№ 278 27. V	№ 279 1. VI	№ 280 2. VI	№ 281 4. VI	№ 282 7. VI	№ 283 22. IX	№ 284 25. IX
6	278—284		Свисток	30 сек.	54	61	50	51	43	0	5
6	14—18		Сильный треск	30 »	16	9	18	6	36	—	—
6	278—284		Лампы	30 »	53	10	15	17	33	25	27
6	278—284		Метроном+	30 »	65	55	40	39	62	—	13
6	235—271		Метроном-	30 »	3	0	3	2	7	52	12
	173—179		Треск (слабый)	3 мин.	5—34—148	10—19—75	23—7—90	5—3—40	9—9—94	45—58—49	45—19—41
Порядок применения раздражителей изменен											
	285—315		Метроном+	30 сек.	№ 285		№ 298	№ 299	№ 313		№ 315
6	285—315		Лампы	30 »	27. IX	17. X	17. X	19. X	14. XI	15. XI	16. XI
6	272—302		Метроном-	30 »	20	I период лечения	90	74	107	133	108
6	180—210		Треск (слабый)	3 мин.	8—50—40		35	44	95	48	48
							0	1	2	8	2
							10—3—0	30—79—66	39—41—122	45—74—114	43—37—98

Примечание. 4. VI перед опытом собака приняла 10 г алкоголя с молоком. Трехминутное слюноотделение на треск записано по минутам.

Таблица 5

19. X—1. XI. 1938

Эзоп

Интервал между раздражителями (в мин.)	Порядковый номер применения условного раздражителя		Условный раздражитель	Продолжительность действия условного раздражителя	Величина условного слюнного рефлекса (в делениях шкалы)									
	с подкреплением	без подкрепления			№ 429 19. X	№ 430 20. X	№ 431 23. X	№ 432 25. X	№ 433 26. X	№ 434 28. X	№ 435 31. X	№ 436 1. XI		
6	420—427		Лампа	30 сек.	73	106	83	99	125	155	134	115		
6	420—422	1—5	Метроном ₁₂₀	30 »	97	137	135	109	76	170	69	101		
6	1—5	307—309	Метроном ₆₀	30 »	0	4	0	1	25	70	2	43		
6	28—35		Касалка +	30 »	78	67	78	85	61	72	39	78		
6	166—173	23—30	Касалка -	30 »	0	2	4	6	22	38	10	0		
6			Сильный треск	30 »	99	57	147	74	52	129	56	120		
6	315—322		Треск	3 мин.	5—1—80	11—9—106	3—29—128	10—2—123	61—23—46	9—0—33	13—0—47	19—28—133		

Примечания. С опыта № 431 метроном₁₂₀, бывший положительным, больше не подкреплялся едой, а метроном₆₀, бывший тормозным, подкреплялся едой.

В опытах № 433 и 435 раздражители давались с трехминутными промежутками.

Рефлексы, количество применений которых не обозначено, имеют давность 6—7 лет.

Метроном₆₀ подкреплялся едой и вызывал постоянно пищевую реакцию. Все остальные раздражители подкреплялись раствором соляной кислоты и постоянно вызывали пищевую реакцию.

Все эти применения относятся к следующему трем таблицам.

Таблица 6

26. XII. 1930 — 2. I. 1931

Интервал между раздражителями (в мин.)	Порядковый номер применения условного раздражителя		Условный раздражитель	Продолжительность изолированного действия условного раздражителя (в сек.)	Величина условного слюнного рефлекса (в делениях шкалы)						Безусловный раздражитель
	с подкреплением	без подкрепления			№ 175 26. XII	№ 176 28. XII	№ 177 29. XII	№ 178 30. XII	№ 179 I. I	180 2. I	
6			Метроном _{1,00}	30	39	54	60	54	47	Кислота	
6	46—51		Касалка ₆₀₊	30	23	18	52	35	32	»	
6			Касалка ₁₂₋	30	0	0	0	0	0	—	
6			Звонок	30	33	21	28	45	39	Кислота	
6			Лампа	30	47	39	44	50	42	»	
6	104—109		Метроном _{1,92}	30	35	27	36	44	35	Еда мясо-сахарного порошка	

Примечание. Порядок раздражителей во всех опытах одинаков.

к коже. Она быстро выработалась и в течение двух месяцев эффект на тормозной раздражитель был нулевым (табл. 6).

Было произведено 13 сшибок между тормозным и положительным кожным раздражителем; при этих раздражителях частота прикосновений к коже непосредственно сменялась положительной частотой, которая подкреплялась кислотой. Обычно тормозная реакция довольно быстро сменялась на пищевую. После первой сшибки слегка растормозилась дифференцировка и распространила последовательное торможение на следующий после нее положительный тактильный рефлекс. Вторая сшибка не вызвала никаких нарушений. После третьей сшибки собака перестала сразу брать еду из подаваемой ей чашки при подкреплении пищевого метрономного раздражителя: в течение нескольких секунд она стояла над чашкой неподвижно и лишь потом набрасывалась на еду с жадностью. Так продолжалось 4 дня. А после пятой сшибки в течение 2 дней к пищевой отчетливо примешивалась оборонительная кислотная реакция, которая мешала собаке есть в течение 10—20 секунд после подачи еды. Таким образом, снова выступила та путаница, которая наблюдалась при переделке тормозного метрономного рефлекса в положительной пищевой около 7 месяцев назад. Затем после седьмой сшибки неуместная оборонительная реакция исчезла и на протяжении следующих 4 дней лишь иногда выступала короткая задержка с захватыванием еды. После одиннадцатой сшибки никаких нарушений в высшей нервной деятельности животного больше не отмечалось (табл. 7).

После этого мы испробовали столкновение двух положительных рефлексов, связанных с разными подкорковыми центрами. Имея у собаки кислотный рефлекс на 100 ударов метронома в минуту и пищевой рефлекс на 192 удара, мы поставили 16 опытов, в которых вслед за «пищевым» метрономом (без подкрепления едой) сразу же при-

Таблица 7. Опыты с шибками

3. I—27. I. 1931

Интервал между раздражителями (в мин.)	Условный раздражитель	Продолжительность изолированного действия условных раздражителей (в сек.)	Величина условного слюнного рефлекса (в делениях шкалы)										Безусловный раздражитель		
			№ 181 3. I	№ 183 5. I	№ 184 6. I	№ 186 9. I	№ 187 10. I	№ 189 12. I	№ 190 13. I	№ 191 14. I	№ 193 16. I	№ 196 22. I		№ 197 24. I	№ 199 27. I
6	Метроном ¹⁰⁰	30	62	65	42	65	62	42	54	53	94	44	50	61	Кислота — Кислота » » Еда
0	Касалка	30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
6	Касалка +	30	45	19	30	49	35	35	66	16	35	40	30	45	
6	Звонок	30	31	30	15	23	40	37	36	23	12	23	29	50	
6	Лампа	30	49	31	27	35	23	36	11	31	31	33	39	52	
		30	53	56	32	40	52	25	40	28	34	45	58		
			182	Опыты без шибков											
6	Метроном ¹⁰⁰	30	63		35	№ 185 8. I		№ 188 11. I		№ 192 15. I	№ 194 19. I	№ 195 21. I	№ 198 23. I	№ 198 23. I	Кислота — Кислота » » Еда
6	Касалка	30	4	0	0	0	73	0	0	67	51	65	65		
6	Касалка +	30	5	36	23	30	23	26	13	4	24	39	0		
6	Звонок	30	33	15	33	30	30	19	18	13	30	35	39		
6	Лампа	30	22	42	42	32	32	44	30	30	23	33	33		
		30	35	32	32	24	27	20	27	35	20	54	54		

Примечание. В опытах № 181, 182 и 183 метроном¹⁰² вызывал пищевую реакцию, поданную еду собаке сразу. В опытах № 184, 185, 186 и 187 метроном¹⁰² вызывал пищевую реакцию, но поданную еду собака брала не сразу. В опытах № 188 и 189 пищевая двигательная реакция на метроном¹⁰² осложнялась оборонительной кислотной реакцией, и собака брала еду только через 10 и 20 сек. после ее подачи. В опытах № 190, 193 и 196 на метроном¹⁰² — пищевая реакция, задержка еды на 1—3 сек. В опытах № 191, 192, 194, 195, 197, 198, 199 на метроном¹⁰² пищевая реакция, еда без задержки.

Таб

Интервал между раздражителями (в мин.)	Условный раздражитель	Продолжительность изолированного действия условного раздражителя (в сек.)	Величина								
			№ 202 31. I	№ 203 1. II	№ 204 2. II	№ 205 3. II (сшиб- ка № 1)	№ 206 4. II (сшиб- ка № 2)	№ 207 5. II (сшиб- ка № 3)	№ 208 6. II	№ 209 7. II (сшиб- ка № 4)	№ 210 8. II (сшиб- ка № 5)
6	Метроном ₁₀₀	30	64	59	65	79	72	65	72	61	50
6	Касалка ₁₂₋	30	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	Касалка ₆₀₊	30	26	57	58	48	26	35	15	29	8
6	Звонок	30	20	53	46	47	71	30	22	40	30
6	Лампа	30	48	25	58	58	45	14	48	75	40
6	Метроном ₁₉₂	30	48	65	46	72	57	37	45	40	?
сшибки	Метроном ₁₀₀	30				81	88	67		67	?
	Касалка ₁₂₋	30				12					
	Касалка ₆₀₊	30				48					
	Звонок	30				46					
	Лампа	30				44					
	Метроном ₁₉₂	30				80					

Примечание. В опыте № 209 при кислотном метроном₁₀₀ на последнем месте первые кислотная. В опытах № 212, 215, 217, 218 и 220 при тормозной касалке₁₂ была резко выраженных первых 20 секунд была живая пищевая реакция, затем к ней примешивалась кислотная, съела. В опытах № 220 и 224 при последнем метрономном рефлексе пищевая двигательная

менялся «кислотный» метроном (с его кислотным подкреплением). При этом пищевая реакция обычно быстро сменялась оборонительной, лишь при седьмой сшибке после смены пищевого рефлекса оборонительным в течение 15 секунд была смешанная пищевая и кислотная реакция, затем сменившаяся на чистую кислотную. После первой сшибки (в тот же день) тормозная дифференцировка на касалку значительно растормозилась и точность различения пищевого метрономного раздражителя от оборонительного утратилась; пищевая реакция резко осложнилась оборонительной. В дальнейшем мы следили за более стойкими нарушениями, выступающими на следующий день после сшибок. После третьей сшибки началось заметное ослабление торможения: дифференцировка на касалку оставалась нулевой, но торможение плохо концентрировалось и следующий после нее положительный тактильный рефлекс тормозился. После шестой сшибки тормозная дифференцировка во многих опытах значительно нарушалась; при ней появлялось слюноотделение и резко выраженная положительная двигательная кислотная реакция. Наряду с этим наблюдалось и легкое нарушение пищевого метрономного рефлекса, который в нескольких опытах понижался в величине, и двигательная пищевая реакция при нем значительно уменьшалась. К концу этих опытов собака вполне приспособилась к созданным трудным условиям и все перечисленные нарушения исчезли (табл. 8).

Тогда мы создали для нее новое затруднение, вырабатывая пищевой условный рефлекс на чрезмерно сильный звуковой раздражитель — трещотку. При первом применении этот раздражитель, конечно, вызвал резкую оборонительную реакцию, но после 9 подкреплений едой на него образовался постоянный пищевой рефлекс, по своей величине во многих опытах превосходящий другие условные рефлексы. Пока нервная система животного боролась с новым затруднением, наблюдались те же нарушения, что и при прежних трудных обстоятельствах: значительно растормаживалась тормозная дифференцировка на касалку, затормаживая после своего применения следующий поло-

лица 8

31. I—27. II. 1931

условного слюнного рефлекса (в делениях шкалы)														
№ 211 11. II (сшиб- ка № 6)	№ 212 13. II	№ 213 14. II (сшиб- ка № 7)	№ 214 15. II (сшиб- ка № 8)	№ 215 16. II (сшиб- ка № 9)	№ 216 17. II	№ 217 19. II (сшиб- ка № 10)	№ 218 20. II (сшиб- ка № 11)	№ 219 21. II (сшиб- ка № 12)	№ 220 22. II	№ 221 23. II (сшиб- ка № 13)	№ 222 24. II (сшиб- ка № 14)	№ 223 25. II (сшиб- ка № 15)	№ 224 26. II	№ 225 27. II (сшиб- ка № 16)
29	40	61	53	55	68	68	43	54	?	42	53	68	50	64
0	8	0	0	0	0	8	4	0	19	0	0	4	0	0
12	25	30	27	1	14	31	18	45	20	26	12	32	17	22
17	25	23	24	18	10	47	44	53	19	70	25	37	46	18
36	39	18	39	22	33	45	44	52	36	43	26	49	44	51
26	38	24	24	17	40	45	38	?	10	10	12	30	4	22
62		35	40	48		45	49	?		33	38	55		34

15 секунд была смешанная пищевая и кислотная реакция, во вторые 15 секунд — только женная кислотная реакция. В опыте № 205 при последнем метрономном рефлексе в течение которая продолжалась и после подачи еды в течение 50 секунд, после чего собака еду реакция была значительно ослаблена.

жительный рефлекс, и пищевой метроном осложнился кислотной двигательной реакцией. При этом остальные положительные рефлексы несколько не пострадали (не считая последовательного торможения после первого применения трещотки). Когда условный рефлекс на слишком сильный раздражитель выработался и установился, все эти нарушения прекратились (табл. 9).

Таким образом, и перенапряжение раздражительного процесса больше всего сказалось не на положительных условных рефлексах, а на наиболее неустойчивых нервных процессах: на тормозном рефлексе, недавно выработанном и еще не окрепшем, и на различении двух разнородных рефлексов, осложненных прежними особенностями опытов.

Конечно, при быстро развивающихся глубоких нарушениях высшей нервной деятельности мы не можем проследить все детали нервных нарушений в их последовательности. Обычно при этом не удается даже заметить, что раньше нарушилось — возбуждение или торможение, так как перед нами сразу появляется картина полного расстройства высшей нервной деятельности. Это, однако, не может служить возражением против устанавливаемой нами последовательности в нарушении нервных функций, так как ее следует предполагать и здесь, но происходит оно слишком быстро. Привожу один из случаев тяжелого невроза, при развитии которого стадию предварительного нарушения торможения удалось заметить.

Работа одной из наших собак (Пострел) безудержного типа была очень затруднена тем, что на многочисленные ее рефлексы (на слабый, средней силы и чрезмерно сильный раздражитель) было выработано трехминутное запаздывание; кроме метрономной дифференцировки, имелась дифференцировка и к чрезмерному по силе раздражителю, на нем же был выработан и условный тормоз (сильный треск — касалка). При этих условиях мы ввели в опыты значительное электрическое раздражение кожи, вызывающее оборонительный рефлекс, подкрепляя его едой. Через некоторое время у собаки быстро развился тяжелый

Таблица 9

28. II — 16. III. 1931

Той

Интервал между раздражителями (в мин.)	Условный раздражитель	Продуктивность изолированного действия условного раздражителя (в сек.)	Величина условного слюнного рефлекса (в делениях шкалы)													Без-условный раздра-житель			
			№ 226 28. II	№ 227 1. III	№ 228 2. III	№ 229 3. III	№ 230 4. III	№ 232 6. III	№ 233 7. III	№ 234 8. III	№ 235 9. III	№ 236 10. III	№ 237 11. III	№ 238 12. III	№ 239 13. III		№ 240 15. III	№ 241 16. III	№ 242 17. III
6	Метроном ₁₀₀	30	85	62	50	50	53	60	48	35	54	45	47	45	46	26	54	67	Кислота
6	Касалка ₁₂ -	30	0	11	0	8	3	15	5	5	2	0	6	0	0	0	0	0	—
6	Касалка ₆₀₊	20	68	44	13	44	4	20	38	17	29	10	52	36	30	20	46	34	Кислота
6	Сильный треск	5-30	0	0	0	6	0	8	17	22	34	62	40	47	50	30	49	40	Еда
6	Звонок	30	13	41	24	33	38	35	?	44	43	30	37	?	22	?	44	25	Кислота
6	Лампа	30	28	35	27	13	25	33	32	34	—	37	27	7	44	32	41	26	»
6	Метроном ₁₀₂	30	26	42	21	31	11	25	37	27	—	27	?	19	26	23	27	20	Еда

Примечание. В опыте № 226 при применении сильного треска (в первый раз) значительная оборотительная реакция. Ел из рук. В опыте № 227 при сильном треске оборотительная реакция меньше, еду взял из кормушки. При тормозной касалке₁₂ — кислотная двигательная реакция. В опыте № 229 при сильном треске — кислотная реакция. Еду взял. В опыте № 230 при сильном треске — пищевая реакция, еду взял сразу. При метроном₆₀₊ пищевая реакция осложнилась кислотной. В следующих опытах на сильный треск — постоянно пищевая реакция, при всех остальных раздражителях — двигательная реакция тоже соответствует безусловным раздражителям.

и длительный срыв высшей нервной деятельности с падением всех рефлексов. Однако перед этим наблюдался короткий (однодневный) период, в течение которого нарушились лишь тормозные рефлексы, в то время как положительные еще не пострадали. Это доказывает, что и в данном случае нарушение началось с тормозных рефлексов, перейдя затем на положительные (табл. 10).

Двухлетний самец Сухарь, лишенный слуха и обоняния в возрасте около года, при испытаниях обнаружил значительную силу раздражительного и тормозного процессов, а также весьма удовлетворительную их подвижность. Оказалось, что он способен очень быстро тренировать угасательное торможение: за четыре пробы угашения одного из рефлексов оно укоротилось в 6 раз, причем суммарное слюноотделение, постепенно сокращаясь, уменьшилось в столько же раз (табл. 11).

Таблица 10

Пострел

1930—1931

Интервал между раздражителями (в сек.)	Условный раздражитель	Продолжительность изолированного действия условного раздражителя	Величина условного слюнного рефлекса (в делениях шкалы)							
			№ 352	№ 377	№ 378	№ 381	№ 382	№ 383	№ 394	№ 395
			23.XI	26.XII	28.XII	1.1	2.1	3.1	15.1	16.1
6	Бульканье	3 мин.	145	148	135	208	91	20	17	10
6	Шум	3 »	121	185	163	178	23	108	9	21
6	Лампа	3 »	62	47	82	100	38	19	3	2
6	Электрическое раздражение	5—30 сек.	8	33	36	33	14	33	3	13
6	Метроном +	3 мин.	46	59	94	57	23	76	5	23
6	Тон	3 »	63	74	100	70	23	31	4	1
6	Сильный треск +	3 »	118	114	110	158	88	98	5	20
6	Касалка + сильный треск ¹	3 »	18	15	17	51	78	78	3	13
6	Сильный треск —	3 »	16	8	10	95	70	47	10	18
6	Электрическое раздражение	5—30 сек.	6	20	20	10	10	27	7	5
6	Метроном	3 мин.	12	40	37	65	41	34	17	12

¹ Условный тормоз.

Таблица 11

Сухарь

24.XI—27.XI.1933

Дата и дата	Условный раздражитель	Продолжительность изолированного действия условного раздражителя (в мин.)	Слюноотделение по минутам	Суммарное слюноотделение
24.XI № 249	Лампа	13	99—101—52—23—12—17—19— —22—12—10—8—10—0	388
25.XI № 250	»	5	88—23—9—19—0	139
26.XI № 251	»	5	78—16—23—4—0	124
27.XI № 252	»	3	45—17—0	62

При такой постановке опытов отчетливо выступала борьба между тормозным и раздражительным процессом. Возобновив опыты с угашением этого же рефлекса через год, мы ввели еще сшибку с целью проследить, повредит ли она больше раздражительному процессу, чем тормозному, сократив при этом период укорочения угашения, или она больше повредит тормозному процессу, удлинив срок его тренировки. Доводя угашение до полного отсутствия слюноотделения в течение минуты, давали собаке еду, создавая, таким образом, столкновение тормозного процесса с раздражительным. Как и следовало ожидать, и при этих условиях торможение оказалось податливее, чем раздражительный процесс: достигавшаяся тренировка угашения нарушалась, при срывах повышался освобождавшийся от торможения раздражительный процесс. Теперь понадобилось не 4, а 12 повторений угашения, чтобы торможение окончательно одержало победу (табл. 12).

Таблица 12

19.X—20.X.1934

Сухарь

Дата и № опыта	Интервал между раздражителями (в мин.)	Условный раздражитель	Продолжительность изолированного действия условного раздражителя (в мин.)	Слюноотделение по минутам	Суммарное слюноотделение
19.X № 382		Лампа	6	84—25—27—9—9—0	154
	6	»	5	61—8—15—10—0	94
	6	»	5	35—21—9—8—0	73
	6	»	3	46—15—0	61
	6	»	4	27—10—7—0	44
	6	»	5	30—17—9—2—0	67
	6	»	6	37—16—19—14—7—0	91
20.X № 383	6	»	7	77—30—31—18—10—8—3	177
		»	12	43—19—17—14—34—7—19— 3—4—11—3—0	174
	6	»	4	39—7—1—0	47
	6	»	5	17—6—8—6—0	37
	6	»	3	4—2—0	6
	6	»	4	14—9—4—0	27
	6	»	3	18—8—0	26
		»	3	8—4—0	12

Несомненно, что здесь ускорение угашения достигнуто за счет победы внутреннего торможения, а не за счет падения раздражительного процесса, так как, следя в параллельных опытах (до и после опытов с угашением), за дифференцировочным торможением, мы убедились, что оно не только не пострадало, но даже уточнилось (табл. 13).

В приведенных опытах мы применяли разнообразные приемы, напрягающие и тормозной процесс (удлинение дифференцировки), и раздражительный процесс (сверхсильный раздражитель), и подвижность нервных процессов (сшибки и резкое вступление в сложную работу после длительного перерыва). Все эти испытания влияли не только на те пункты в больших полушариях, к которым они направлялись, но на всю высшую нервную деятельность в целом. Независимо от характера болезнетворного приема порядок нарушения нервных функций в общих чертах остался одним и тем же.

Таблица 13

Сухарь

1934

Интервал между раздражителями (в мин.)	Условный раздражитель	Продолжительность изолированного действия условного раздражителя (в сек.)	Величина условного слюнного рефлекса (в делениях шкалы)	
			№ 381, 11.X (до опытов с угашением)	№ 384, 21.X (после опытов с угашением)
6	Белый круг	2)	48	43
6	Сильный треск	2)	35	31
6	Лампа	20	26	10
6	»	20	2)	25
6	Касалка +	2)	28	33
6	Касалка —	2)	3	0

Выводы

1. Внутреннее торможение, оказываясь менее устойчивым, чем раздражительный процесс, страдает в первую очередь.

2. Более сложные рефлексы, требующие не только напряжения торможения, но и напряжения подвижности, страдают ранее более простых тормозных рефлексов.

3. Наряду с ними страдают и наиболее поздние, недавно сложившиеся нервные связи, в особенности если их выработка была сопряжена с большими трудностями.

Следовательно, все наши болезнетворные приемы, независимо от того, к каким нервным функциям они относятся и на какие пункты в больших полушариях действуют, могут наносить удары всей высшей нервной деятельности в целом, причем их силой, а также типом нервной системы определяется распространение повреждений нервных функций в порядке их устойчивости.

Это заключение объясняет обширный ряд фактов: такой же порядок нарушения нервных процессов мы встречаем при оперативных вмешательствах на больших полушариях и при действии наркотиков. Следовательно, все случаи ослабления высших отделов нервной системы проходят через одни и те же ступени нарушения нервных функций. Разнообразие картин общих нервных нарушений, повидимому, сводится лишь к скорости их развития, причем многие этапы ослабления больших полушарий проходят слишком стремительно и остаются незамеченными, что зависит от интенсивности болезнетворного воздействия и типа животного.

Вполне вероятно, что для разнообразных неврозов и психозов человека также существует этот принцип общей последовательности нарушения нервных функций. Это — вопрос, заслуживающий серьезной и упорной разработки.

Sequence of functional disturbances of higher neural activity

By V. K. FEDOROV

Leningrad Branch of the Gorky All-Union Institute for Experimental Medicine
(I. P. Pavlov Department of Physiology, Head P. S. Kupilov)

Neuroses are much the most often observed in animals of the weak type or else in strong unbalanced animals with comparatively deficient inhibitory functions. They also arise under conditions that reduce the strength of a nervous system, such as castration and old age. However, not merely

weak and unbalanced systems can be brought into a disorderly state. By applying functional influences of sufficient weight one may sometimes cause strong and well balanced systems to develop serious and long-lasting neuroses. But such attempts are not usually a success; and the disturbances of higher nervous activity in the thus upset animals are of transient character.

The rapid development of deep disorders in the higher neural activity makes it usually impossible to trace them back to their origin and to find out which neural functions are the most liable to affection. This question can be answered however by examining such cases where there are only initial symptoms of neurosis which have no serious consequences.

6 dogs affected by initial forms of neurosis have been investigated by the author. Irrespective of the procedure by which they were brought into neurotic state the order of disturbance of their neural function is about as follows:

1) Internal inhibition proves less stable than the stimulating process and is first to be affected.

2) More complex reflexes which require not only intense inhibition but also intense mobility are affected earlier than simpler inhibitory processes.

3) As liable to affection are the newly formed neural connections, especially if their elaboration was attended with great difficulties.

Hence, any upsetting procedure, irrespective of which neural function it directly affects and which point of cerebral cortex is under its immediate influence, can and does strike upon the entire higher neural activity, the spread of the disturbance being determined by the strength and type of the nervous system concerned while it involves its different functions in the order of their stability.

О суммации коротких условных раздражителей

Б. Н. ЛУКОВ

Физиологический отдел им. акад. И. П. Павлова Ленинградского ВИЭМ им. М. Горького;
зав. отделом проф. П. С. Купалов

В нашей, совместной с П. С. Купаловым работе «О действии короткого применения условного раздражителя» был поднят вопрос о необходимости представлять корковую часть дуги условного рефлекса состоящей из нескольких, отличающихся по своим функциям отделов.

Несомненно, что говорить о таких отделах мы можем, понимая их чисто функционально.

Первый отдел, к которому непосредственно притекают афферентные импульсы из нижележащих частей головного мозга, есть воспринимающее звено дуги условного рефлекса. Другой отдел, получающий импульсы из первого отдела, является корковым представителем пищевого центра, осуществляющем секреторную и двигательную пищевую реакцию. С целью дальнейшего изучения деятельности этих отделов мы остановились на явлении суммации условных раздражителей. Как показал впервые Рикман, при одновременном применении двух выработанных условных раздражителей наблюдается суммирование их действия, причем при слабой физической интенсивности суммируемых раздражителей суммарный эффект равен арифметической сумме одиночных эффектов, при увеличении же интенсивности суммируемых раздражителей эффект понижается в силу вмешательства запредельного торможения.

Нас интересовал вопрос, будет ли наблюдаться это явление суммации при укороченных раздражениях. Мы считали, что при таком методе можно пойти дальше в понимании механизма суммации, так как при нем имеется возможность суммировать раздражители не только при их одновременном применении, но и при последовательном применении одного раздражителя вслед за другим через разные промежутки времени. Опыты с суммированием условных раздражителей, кроме того, дают материал к изучению синтетической деятельности коры больших полушарий, которая до сих пор является еще мало изученной.

Опыты с суммацией были поставлены нами на собаках Фауст и Пинчер. По типу нервной системы Фауст относится к возбудимому типу, Пинчер — к уравновешенному с отклонением в сторону возбудимого типа.

У Фауста мы испытали суммирование двух условных раздражителей: света и кожно-механического раздражения (касалка на левом плече). Были испробованы три комбинации опытов. В одной мы применяли оба раздражителя в течение 3 секунд одновременно. В другой — мы применяли эти раздражители по 3 секунды, но так, что один раздражитель следовал непосредственно за другим после его прекращения. В третьей — между коротким применением одного и другого раздражителя мы делали паузу в 5—15 секунд. Во всех случаях еда давалась через 30 секунд от начала действия первого раздражителя, т. е. так же, как это делалось и в отношении других, не подвергавшихся суммации условных раздражителей. В начале этих

опытов мы испытали суммацию и в том виде, как она применялась Рикманом и др., т. е. брали одновременно оба раздражителя в продолжение 30 секунд, не прерывая их до подкрепления безусловным раздражителем.

Как видно из приведенных протоколов опытов, при одновременном применении света и кожно-механического раздражения в продолжение 30 секунд эффект был в среднем больше средней величины отдельных раздражителей на 24%. Таким образом, в наших опытах мы имели суммацию, возможно, с некоторым вмешательством запредельного торможения.

При одновременном применении в течение 3 секунд света и кожно-механического раздражения с последующей паузой в 27 секунд мы точно так же получили в 2 случаях увеличенный эффект по сравнению с величиной рефлекса на эти же раздражители, взятые в отдельности; в одном случае мы получили значительное понижение эффекта, что указывает на более интенсивное вмешательство запредельного торможения при этом способе суммации. В этом случае мы сравнивали величину рефлекса на суммированный короткий раздражитель с величиной на обычное сплошное применение компонентов в течение 30 секунд.

При последовательном применении сначала одного, а затем другого раздражителя, причем каждый из них брался в течение 3 секунд и второй применялся тотчас по прекращении первого, запредельное торможение вмешивается еще более интенсивно, то немного снижая кривую слюноотделения к концу периода отставления (опыт 25.VI), то только начало ее (опыт 26.VII), то всю кривую в целом (опыт 5.VII). При этом запредельное торможение не ограничивается действием суммарного раздражителя, но иногда распространяется и на отдельные компоненты его (опыт 28.VII).

При последовательном коротком применении раздражителей с паузой в 5 и 15 секунд имеется та же картина снижения слюноотделения в первую половину периода отставления.

Аналогичные результаты были получены и на другой собаке Пинчер с той только разницей, что у этой собаки вмешательство запредельного торможения проявилось еще более резко. Уже при совместном применении обоих раздражителей в течение 30 секунд кривая слюноотделения дала к концу снижение. Примененная затем одна касалка оказалась резко заторможенной (опыт 25.VI). Применение обоих раздражителей одновременно в течение 5 секунд дало такую же картину (опыты 26.VII и 29.VII). То же самое получилось и при применении раздражителей последовательно через различные интервалы (1, 5 и 15 секунд), причем нужно отметить, что с увеличением интервала вмешательство запредельного торможения делалось менее энергичным.

На Пинчере была проведена и другая вариация опытов. Один из раздражителей действовал непрерывно все 30 секунд, другой же присоединялся к нему на короткое время в различные моменты периода отставления. При присоединении на первой и третьей секунде короткого света к непрерывно действующей касалке повысился начальный эффект, но кривая слюноотделения значительно снизилась к концу периода отставления и в одном случае торможение распространилось на примененные отдельно касалку и свет (опыты 27.VI и 4.VII). При присоединении света к непрерывно действующей касалке на 10-й секунде данное явление значительно сгладилось, а при присоединении света на 15-й секунде, вмешательство запредельного торможения совершенно не имело места.

Прибавление к непрерывно действующему свету на 5-й секунде касалки вызвало повышение эффекта без вмешательства запредельного торможения. Прибавление касалки к свету на 15-й секунде существенно не изменило течения реакции.

Понимание полученных данных не представляет затруднения, если учесть, что раздражитель оказывает наиболее интенсивное действие при своем возникновении и прекращении (Орбели, Купалов, Пророков)

Протоколы опытов

Фауст

21.VI.1930

Время опытов	№ согетанного условного раздражителя	Условный раздражитель	Время действия условного раздражителя (в сек.)	Скрытый период условной секреторной реакции (в сек.)	Условное слюноотделение (в деленных шкалах) за каждые 15 сек. действия условного раздражителя	Безусловное слюноотделение (в деленных шкалах) за 1 мин.
25.VI.1930						
12 ч. 50 м.	197	Метроном ₁₂₀	30	3	20+34=54	220
12 » 56 »	139	Звон	30	2	30+43=73	240
1 » 01 »	111	Свет	30	2	20+31=51	230
1 » 17 »		Свет + касалка (последовательно)	3+3		37+35=72	240
1 » 23 »	198	Метроном ₁₂₀	30	2	41+33=74	220
1 » 28 »	24	Касалка	30	2	13+17=30	220
1 » 33 »	140	Звон	30	2	40+33=73	210
1 » 39 »	112	Свет	30	2	25+33=59	220
5.VII.1930						
1 ч. 40 м.	217	Метроном ₁₂₀	30	2	29+50=79	220
1 » 46 »	157	Звон	30	2	38+56=94	240
1 » 51 »	35	Касалка	30	2	25+51=76	245
1 » 57 »	218	Метроном ₁₂₀	30	2	30+52=82	230
2 » 03 »		Касалка + свет (последовательно)	3+3		20+30=50	220
2 » 08 »	158	Звон	30	2	39+39=78	240
2 » 14 »	125	Свет	30	2	34+42=76	240
26.VII.1930						
12 ч. 50 м.	247	Метроном ₁₂₀	30	7	10+32=42	220
12 » 56 »	187	Звон	30	2	37+52=89	210
1 » 01 »	56	Касалка	30	5	6+27=33	210
1 » 07 »	248	Метроном ₁₂₀	30	2	40+55=95	200
1 » 13 »		Свет + касалка (последовательно)	5	5	12+36=48	190
1 » 18 »	188	Звон	30	2	36+50=86	200
1 » 24 »	143	Свет	30	2	30+30=60	205
28.VII.1930						
12 ч. 50 м.	251	Метроном ₁₂₀	30	5	12+41=53	220
12 » 56 »	191	Звон	30	2	46+56=102	220
1 » 01 »		Касалка + свет (последовательно)	5+3	2	22+47=69	210
1 » 12 »	252	Метроном ₁₂₀	30	2	33+47=80	220
1 » 17 »	58	Касалка	30	12	4+13=17	200
1 » 23 »	192	Звон	30	2	34+44=78	210
1 » 23 »	141	Свет	30	2	9+10=19	210

Пинчер

Время опыта	№ сочетанного условного раздражителя	Условный раздражитель	Время действия условного раздражителя (в сек.)	Скрытый период условной секреторной реакции (в сек.)	Условное слюноотделение (в деленных шкалах) за каждые 15 сек. действия условного раздражителя	Безусловное слюноотделение (в деленных шкалах) за 1 мин.
25.VI.1930						
2 ч. 10 м.	2 11	Метроном ₁₂₀	30	2	34+21=63	190
2 » 16 »	140	Бульканье	30	2	23+31=60	180
2 » 21 »	100	Свет	30	2	20+10=30	180
2 » 26 »	2 2	Метроном ₁₂₀	30	2	27+33=60	195
2 » 32 »	1	Свет + касалка (одновременно)	30	2	27+23=50	180
2 » 37 »	141	Бульканье	30	2	31+29=60	190
2 » 43 »	9	Касалка	30	2	9+3=12	190
27.VI.1930						
2 ч. 50 м.	205	Метроном ₁₂₀	30	2	32+38=70	180
2 » 56 »	144	Бульканье	30	2	45+42=87	190
3 » 02 »		Касалка + свет (на 1-й сек.)	30+5		31+20=51	180
3 » 07 »	206	Метроном ₁₂₀	30	2	30+31=61	185
3 » 13 »	12	Касалка	30	3	7+6=13	190
3 » 18 »	145	Бульканье	30	2	29+36=65	180
3 » 23 »	102	Свет	30	2	14+15=29	170
4.VII 1930						
2 ч. 00 м.	216	Метроном ₁₂₀	30	2	38+38=76	200
2 » 06 »	155	Бульканье	30	2	38+42=80	190
2 » 11 »	20	Касалка	30	2	19+21=40	190
2 » 17 »	217	Метроном ₁₂₀	30	2	34+39=73	180
2 » 22 »		Касалка + свет (на 3-й сек.)	30+5	2	31+29=60	200
2 » 23 »	156	Бульканье	30	2	30+34=64	180
2 » 33 »	107	Свет	30	2	26+31=57	170
26.VII.1930						
2 ч. 00 м.	248	Метроном ₁₂₀	30	2	36+43=79	190
2 » 06 »	189	Бульканье	30	2	40+40=80	180
2 » 11 »	40	Касалка	30	2	30+30=60	170
2 » 17 »	249	Метроном	30	2	34+35=69	170
2 » 23 »		Свет + касалка (одновременно)	5		27+20=47	160
2 » 28 »	190	Бульканье	30	2	30+30=60	170
2 » 33 »	128	Свет	30	2	15+19=34	170
29.VII.1930						
1 ч. 40 м.	254	Метроном ₁₂₀	30	2	30+36=66	180
1 » 46 »	195	Бульканье	30	2	35+38=73	170
1 » 51 »	43	Касалка	30	2	25+24=49	200
1 » 57 »	255	Метроном ₁₂₀	30	2	30+41=71	180
2 » 02 »		Касалка + свет (одновременно)	5	2	26+16=42	185
2 » 08 »	196	Бульканье	30	2	31+30=61	190
2 » 13 »	132	Свет	30	2	18+22=40	190

и др.). Поэтому действие суммированных раздражителей, при обычном способе суммирования переходящее (незначительно) предел работоспособности клеток коры больших полушарий, еще более усиливается, когда вносится момент прекращения их действия. Суммация является

наиболее эффективной при последовательном применении раздражителей с малым интервалом между ними. В этом случае сближены во времени моменты начала действия раздражителей и их концы. С увеличением паузы между суммируемыми раздражителями возбуждающие моменты их действия более равномерно распределяются во времени, устраняя тем условие вмешательства запредельного торможения.

Полученные данные подтверждают высказанное акад. И. П. Павловым на основании опытов Рикмана предположение, что суммация действия условных раздражителей происходит в корковом представительстве пищевого центра, так как если бы суммация происходила в рецепторном отделе путем объединения суммируемых раздражителей в сложный более интенсивно действующий комплекс, трудно было бы себе представить суммацию их при последовательном применении.

Опыты с суммацией двух коротких раздражителей были нами поставлены в 1930 г. В дальнейшем с Фаустом мы проводили работу по выработке запаздывающего рефлекса на короткий раздражитель. Рефлексы эти были отставлены на 3 минуты, и в это время мы несколько раз пробовали присоединить короткий раздражитель на различных промежутках трехминутного периода отставления. Результаты получились весьма показательные. Поскольку эти опыты имеют прямое отношение к опытам с суммацией, мы приводим их здесь. В этих опытах мы пробовали присоединить (в разное время: на 1-й, 2-й и 3-й минуте) другой короткий раздражитель (звонок и метроном — 120 ударов в минуту в продолжение 5—10 секунд). Результаты этих опытов представлены на рис. 1—7. Как видим, присоединение второго раздражителя к следам первого дало во всех случаях отчетливую суммацию в виде значительного подъема кривой.

Такие же опыты были нами поставлены и в то время, когда мы вырабатывали запаздывающий рефлекс на бульканье с трехминутным отставлением (бульканье применялось сплошь в течение 3 минут).

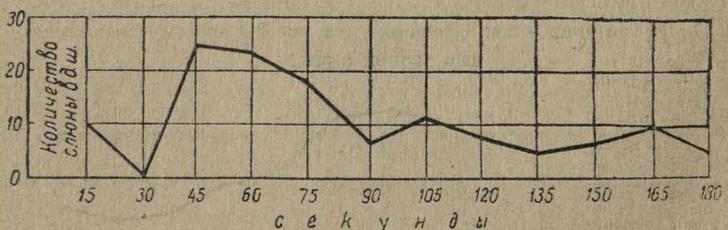


Рис. 1. Бульканье 5 сек. + звонок 5 сек. на 30-й сек.

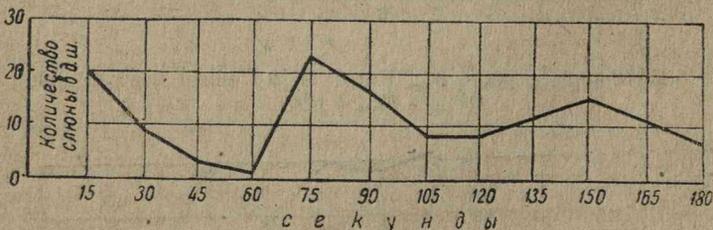


Рис. 2. Бульканье 5 сек. + звонок 5 сек. на 2-й минуте

Мы пробовали на фоне бульканья присоединить другой раздражитель — звонок в течение 10 секунд на каждой минуте отставления. Результаты этих опытов представлены на рис. 8, 9 и 10. Все эти пробы с присоединением второго раздражителя производились с промежутками в несколько дней, в течение которых велись обычные для этого периода работы опыты.

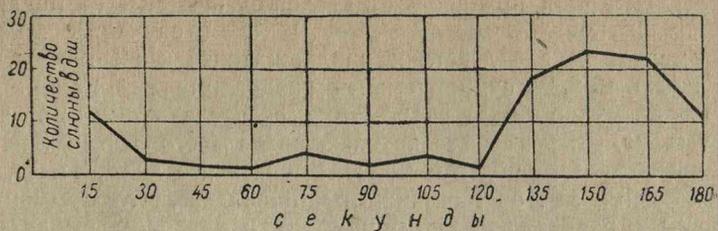


Рис. 3. Бульканье 5 сек. + звонок 5 сек. на 3-й минуте

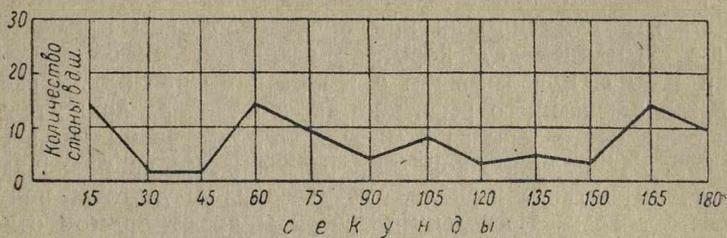


Рис. 4. Бульканье 5 сек. + бульканье 5 сек. на 45-й сек.

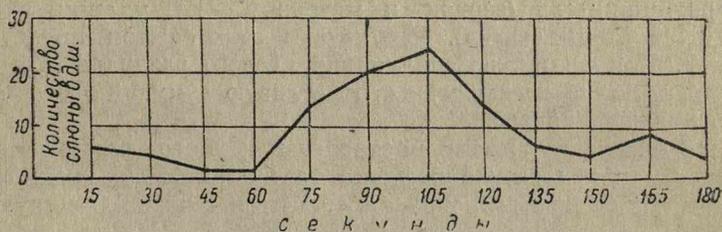
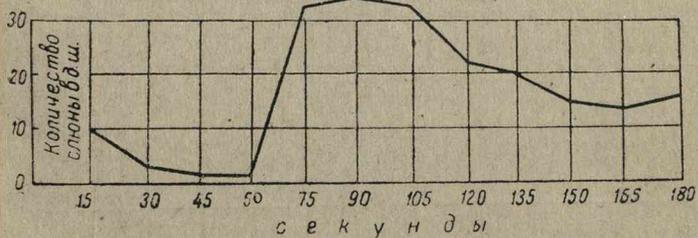
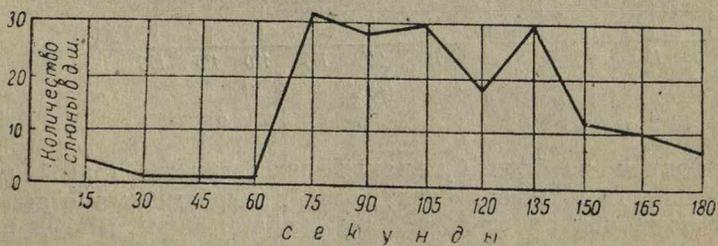


Рис. 5. Бульканье 5 сек. + звонок 5 сек. на 2-й мин. и через 15 сек. еще звонок 5 сек.

Рис. 6. Бульканье 5 сек. + M_{120} 5 сек. на 2-й мин. и через 15 сек. еще раз M_{120} 5 сек.Рис. 7. Бульканье 5 сек. + M_{120} 5 сек. на 2-й мин. и через 15 сек. звонок 5 сек.

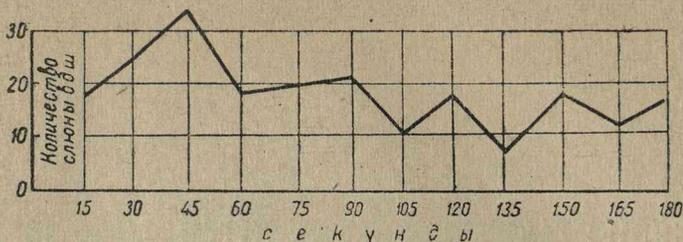


Рис. 8. Бульканье 3 мин., на 15-й сек. 1-й мин. Дан звонок 10 сек.

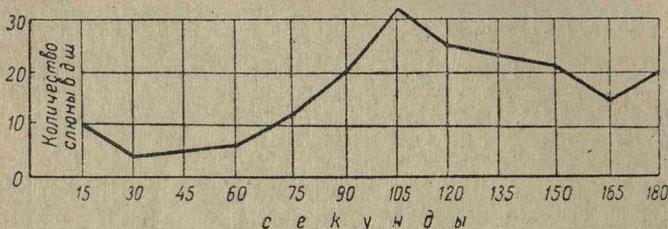


Рис. 9. Бульканье 3 мин., на 15-й сек. 2-й мин. Дан звонок 10 сек.

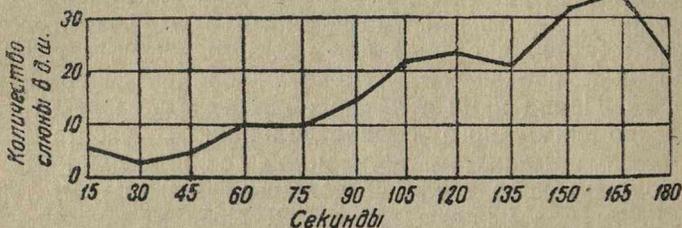


Рис. 10. Бульканье 3 мин., на 15-й сек. 3-й мин. Дан звонок 10 сек.

Как видно из приведенных кривых, во всех случаях присоединения второго раздражителя к следам ли первого или же к начальному раздражителю мы наблюдали выраженное явление суммации одного раздражителя (или его следов) с другим.

On summation of short conditioned stimuli

By B. N. LUKOV

Leningrad Branch of the Gorky All-Union Institute for Experimental medicine
(I. P. Pavlov Department of Physiology, Head P. S. Kupalov)

It has been demonstrated by V. V. Rickman that on summation of conditioned stimuli the cumulative effect is determined by the degree of interference of external inhibition, which depends upon the physical intensity of combined stimuli. The present author, by trying different combinations of curtailed stimuli, has furnished confirmation to the assumption of I. P. Pavlov that summation takes place in the cortical representative of the food centre, and external inhibition is more or less active according to the length of the interval between the onset and cessation of combined stimuli. By summing up the curtailed action of short-trace stimuli with different moments of the action of long-trace and delayed responses the author was able to show that summation is possible in all phases of their action.

Влияние длительности интервалов между применением условных раздражителей на состояние пищевого возбуждения

Б. Н. ЛУКОВ

Физиологический отдел им. акад. И. П. Павлова Ленфилиала ВИЭМ им. М. Горького; зав. отделом проф. П. С. Купалов

В течение ряда лет мы вели работу по условным рефлексам на собаке Фауст. Эта собака возмутимого типа, с сильной нервной системой, была прекрасным объектом для изучения различных вопросов. Фауст преодолевал весьма трудные положения, справляясь с предложенной ему задачей. За все время работы Фауста ни разу не наблюдалось срывов его нервной деятельности. Единственным недостатком собаки было большое промежуточное слюноотделение. Это весьма затрудняло изучение следовых и запаздывающих рефлексов при действии коротких раздражителей. Перед нами встала необходимость провести опыты при отсутствии промежуточного слюноотделения. В работе с Фаустом условные раздражители мы применяли с промежутками в 5—8 минут. Промежуточное слюноотделение в среднем равнялось 12—15 делениям¹ за каждые 15 секунд. Средняя величина дифференцировки (M_{60}) за 30 секунд равнялась 16 делениям. С целью борьбы с пищевой возбудимостью мы решили удлинить промежутки между отдельными раздражителями. Так как прежние наши пробы у Фауста с промежутками в 1—12 минут не оказали влияния на пищевую возбудимость, мы удлинили промежутки до 17—20 минут, а чтобы не удлинять слишком времени опыта, ограничились тремя раздражителями. Этот прием оказался действительным, и через 6 таких опытов у Фауста полностью прекратилось промежуточное слюноотделение (опыт № 247). В остальном этот прием не вызвал никаких изменений. Величина рефлексов при этом не изменилась.

Опыты (№ 257, 258) показали, что при таких условиях, т. е. когда промежуточное слюноотделение было устранено, дифференцировка оказалась полной. Чтобы проверить влияние длинных промежутков между раздражителями на возбудимость пищевого центра, через некоторое время перешли снова к более коротким промежуткам (7 минут). Такой прием поднял возбудимость пищевого центра, и промежуточное слюноотделение снова возобновилось (опыт № 259). Тогда применили дифференцировку и увидели, что она растормозилась (опыт № 263). Установление длинных промежутков снова вернуло Фауста к прежнему состоянию — промежуточное слюноотделение прекратилось, дифференцировка стала хорошей (опыт № 264, 265).

Отсутствие промежуточного слюноотделения создает, конечно, наиболее благоприятные условия для изучения нервных процессов, протекающих в коре больших полушарий, т. е. тогда каждое деление, каждая капля слюны может иметь значение в оценке наблюдающихся явлений. Полученные нами данные показывают, что установлением определенных

¹ Одно деление шкалы равняется 0,01 см³.

27.XI.1935

Опыт № 247

Фауст

Время опыта	№ сочетанного условного раздражителя	Условный раздражитель	Время действия условного раздражителя (в сек.)	крытый период условной секреторной реакции (в сек.)	Условное слюноотделение (в делениях шкалы)			Безусловное слюноотделение (в делениях шкалы) и последующее слюноотделение за каждую минуту
					за первые 15 сек.	за вторые 15 сек.	всего за 30 сек.	
3 ч. 30 м.	1302	Метроном ₁₂₀	30	4	16	42	58	280, 90, 20, 6, 3, 0, 4, 0, 5, 4, 0, 0, 0, 2, 3, 0, 0, 0, 0
3 » 50 »	1258	Звоп	30	4	23	50	73	280, 65, 17, 8, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 3, 0, 0, 2, 2, 0
4 » 10 »	1303	Метроном ₁₂₀	30	4	20	53	73	280

13.IV.1936 г.

Опыт № 257

Фауст

3 ч. 10 м.	1426	Метроном ₁₂₀	30	3	17	52	69	240, 48, 14, 4, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0
3 » 27 »	1332	Звоп	30	5	20	54	74	250, 44, 10, 5, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0
4 » 14 »	286	Булькаше	5 сек. 6 раз		14-4-4- -12+23+ +6+16+23 -16-27+ +14+22 0	184		240, 44, 10, 4, 0, 2, 1, 0, 0
4 » 25 »	597	Метроном ₆₀	30		2	2	2	10, 5, 0, 0, 0, 0, 0
4 » 31 »	1427	Метроном ₁₂₀	30		30	52	82	250

15.IV.1936

Опыт № 258

Фауст

Время опыта	№ сочетанного условного раздражителя	Условный раздражитель	Время действия условного раздражителя (в сек.)	Скрытый период условной секреторной реакции (в сек.)	Условное слюноотделение (в делениях шкалы)			Безусловное слюноотделение (в делениях шкалы) и последующее слюноотделение за каждую минуту
					за первые 15 сек.	за вторые 15 сек.	всего за 30 сек.	
4 ч. 00 м.	1430	Метроном ₁₂₀	30	3	22	48	70	230, 38, 16, 6, 0, 6, 0, 0, 0
4 » 17 »	1334	Звон	30	5	19	55	74	0, 0, 0, 0, 2, 0, 0, 0
4 » 34 »	288	Бульканье	5 (6 раз)	5	14, 4, 8, 12, 5, 12, 16, 12, 21, 20, 29	0	153	260, 32, 14, 3, 1, 2, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0
4 » 45 »	599	Метроном ₆₀	30	3	20	45	65	250, 28, 6, 2, 0, 0, 0
4 » 51 »	1431	Метроном ₁₂₀	30	3	20	45	65	8, 0, 0, 0, 0, 0, 0
								260

15.X.1936

Опыт № 259

Фауст

3 ч. 20 м.	1514	Метроном ₁₂₀	30	2	20	26	46	250, 88, 36, 20, 8, 0, 9, 14, 14, 3, 0, 10, 2, 4
3 » 37 »	1378	Звон	30	2	28	34	62	240, 66, 42, 2, 1, 18, 2)
3 » 43 »		Свет	30	3	24	16	40	250, 74, 40, 26, 20, 40
3 » 50 »	332	Бульканье	5 (6 раз)		14, 8, 12, 6, 18, 24, 16, 10, 20, 15, 22, 16, 34		191	
4 » 07 »	1515	Метроном ₁₂₀	30			40	74	250

Время опыта	№ сочетанного условного раздражителя	Условный раздражитель	Время действия условного раздражителя (в сек.)	Скрытый период условной секреторной реакции (в сек.)	Условное слюноотделение (в делениях шкалы)			Безусловное слюноотделение (в делениях шкалы) и последующее слюноотделение за каждую минуту
					за первые 15 сек.	за вторые 15 сек.	всего за 30 сек.	
2 ч. 40 м.	1540	Метроном ₁₂₀	30	4	16	42	58	260, 52, 20, 5, 0, 0, 0, 0, 1, 0, 0, 0, 0, 0
2 » 57 »	1391	Звон	30	2	24	51	75	270, 36, 13, 0, 0, 0, 0, 4, 0, 0, 0, 0, 0, 0
3 » 14 »	345	Бульканье	5 (6 раз)	3	10, 2, 7, 2, 16, 9, 10, 13, 7, 27, 14, 25	7, 2,	142	260, 62, 24, 25, 0, 0, 0
3 » 22 »	639	Метроном ₆₀	30	1	3	0	3	9, 8, 2, 0, 0, 0
3 » 31 »	1541	Метроном ₁₂₀	30	2	32	52	84	260

(для каждой собаки, очевидно различных) промежутков между раздражителями можно создать условия, при которых промежуточное слюноотделение будет отсутствовать, т. е. такие условия, когда возбудимость пищевого центра в промежутках между раздражителями будет подавлена даже у животных возбудимого типа. Имеются основания предполагать, что длительность промежутков между раздражителями, при которой промежуточная секреция будет равна нулю, может быть использована в качестве признака для характеристики типа нервной системы.

Периферическая хронаксия в связи с условно-рефлекторной деятельностью после экстирпации участков коры полушарий у собак

Е. А. ЯКОВЛЕВА

Физиологический отдел им. акад. И. П. Павлова Ленфилиала ВИЭМ им. М. Горького; зав. отделом проф. П. С. Купалов

Целью настоящей работы было изучение вопроса о локализации процессов, вызывающих изменения периферической хронаксии под влиянием пищевых условных рефлексов. Мы установили, что периферическая хронаксия подвергается определенным, закономерным изменениям под влиянием пищевых условных раздражителей. Следовательно, первоначальной причиной этих изменений должны быть кортикальные процессы, причем на основании наших работ и работ французских авторов (Chauchard et Drabovitch, 1934, 1935; Drabovitch, 1937; Drabovitch et Bahnalt, 1934, 1938) есть все основания считать, что изменения хронаксии во время пищевых условных рефлексов обусловлены отрицательной индукцией.

Так как высшее регулирование двигательной деятельности происходит при участии моторной зоны мозговой коры, то естественно было считать, что изменения периферической двигательной хронаксии в связи с пищевой условно-рефлекторной деятельностью совершаются под влиянием индукции, возникающей в двигательной области коры. Поэтому было законно поставить вопрос будет ли изменяться периферическая двигательная хронаксия в связи с условно-рефлекторной деятельностью после удаления двигательной области коры больших полушарий у собак.

Для этой цели нами была произведена операция удаления моторной зоны коры у двух собак: Спот и Марсик.

У собаки Спот 2.XII. 1938 г. была удалена моторная область правого полушария, причем была захвачена и часть премоторной зоны.

После операции наблюдались резкие расстройства двигательных функций, собака с трудом вставала, при ходьбе часто падала и т. д. 20.XII собака впервые после операции была приведена на опыт. Собака не могла сама вспрыгнуть на станок и сойти с него, была суетлива, беспокойна. Секреторные условные пищевые рефлексы отсутствовали. С 27.XII по 3.I наблюдался небольшой условный рефлекс на первые 2—3 условных раздражителя, на остальные условные раздражители получался нулевой эффект. 7.I собака сама, хотя и с большим трудом, вспрыгнула на станок. К этому времени резких двигательных расстройств у нее уже не было, но при ходьбе по гладкому полу она иногда падала. С 4.I приблизительно в течение полутора месяцев наблюдались нарушения условно-рефлекторной деятельности. В некоторые дни наблюдалось полное отсутствие условных рефлексов, в некоторые дни были небольшие условные рефлексы, преимущественно на первые условные раздражители, к концу опыта они становились нулевыми. Кроме описанных явлений, у этой собаки долгое время наблюдалась резкая тормозимость условных рефлексов: какой-нибудь небольшой посторонний звук вызывал внезапное прекращение условного

слиюотделения. Это наблюдалось приблизительно в течение полугода после операции. Незначительные расстройства в указанном смысле наблюдались и спустя год после операции.

У другой собаки Марсик таких ясно выраженных расстройств как в двигательных функциях, так и в условно-рефлекторной деятельности не наблюдалось. У нее 15.1 1939 г. была удалена моторная зона левого полушария; удаленная поверхность была несколько меньше, чем у собаки Спот.

27.1 собака приведена в станок, куда она вспрыгнула сама, хотя с трудом, несколько раз падала. Условные рефлексы были сохранены, но в течение почти трех месяцев после операции у этой собаки наблюдалась резкая тормозимость условных рефлексов. Различные отдаленные звуки и в первое время процедура определения хронаксии вызывали у нее затормаживание рефлексов. В течение этого времени наблюдались вообще пониженные условные рефлексы. Примерно через 4 месяца после операции величина условных рефлексов чрезвычайно возросла, совершенно исчезла тормозимость условных рефлексов под влиянием отдаленных звуков.

Следовательно, у собаки Спот произошли более резкие нарушения в функциях нервной системы, чем у собаки Марсик. Объясняется ли это специальной функцией премоторной зоны, которая у собаки Спот была повреждена, или тем, что у нее была удалена большая часть коры полушарий, — сказать трудно.

Определялась хронаксия *m. tibialis anticus* в двигательной ее точке конденсаторным хронаксиметром типа Бургиньона. Хронаксия определялась как в интервалах между раздражителями, так и в период действия условного раздражителя. В период определения хронаксии собаки лежали в станке.

В прежних наших работах мы установили следующие основные закономерности в изменении периферической хронаксии в связи с условно-рефлекторной деятельностью:

1. При беспорядочном применении условных раздражителей во время положительных пищевых рефлексов хронаксия почти всегда увеличивается, во время отрицательных чаще уменьшается, однако наблюдаются при этом и другие изменения хронаксии.

2. При беспорядочном применении условных раздражителей хронаксия в интервалах всегда увеличивается к концу эксперимента, т. е. хронаксия, определяемая в последних интервалах, всегда больше, чем определяемая в первых интервалах.

3. При применении системы условных пищевых раздражителей прекращаются закономерные изменения хронаксии во время отдельных условных раздражителей, прекращается также и увеличение ее к концу опыта, но при этом величина хронаксии стоит на более высоком уровне с самого начала и до конца эксперимента, подвергаясь изменениям в интервалах.

Все эти закономерности были получены также и у собаки Спот до операции. Собака Марсик до операции была приучена к определению хронаксии и у нее был выработан условный пищевой рефлекс. Исследование хронаксии во время условных рефлексов до операции у нее не производилось. Оказалось, что после удаления двигательной зоны коры у обеих собак не имелось наблюдаемых у нормальных животных закономерностей в изменении хронаксии под влиянием условно-рефлекторной деятельности, причем эти закономерные изменения хронаксии пропали как на лапе, иннервируемой со стороны оперированного, так совершенно одинаково и со стороны неоперированного полушария. Так, хронаксия уже не увеличивалась к концу опыта при применении беспорядочных условных раздражителей и изменения ее под влиянием отдельных условных раздражителей утратили всякую правильность; не

имелось повышения величины хронаксии и при применении системы условных раздражителей. Вместо указанных закономерностей наблюдались неправильные, разнообразные изменения хронаксии как при беспорядочном применении раздражителей, так и при применении системы их.

Таблица 1. Изменения периферической хронаксии под влиянием условных рефлексов у собаки Спот до операции и после удаления двигательной области коры

До операции
Опыт № 52
Беспорядочное применение условных раздражителей 28. I. 1938

№ условного раздражителя	Условный раздражитель	Запаздывание условного рефлекса (в сек.)	Величина условного рефлекса (в делениях шкалы)	Интервал (в мин.)	Исследование хронаксии
370	Метроном ₁₂₀	12	20	6	До рефлекса реобаза 33, хронаксия 0,029, во время рефлекса реобаза 33, хронаксия 0,032 До дифференцировки реобаза 30, хронаксия 0,042, во время дифференцировки реобаза 30, хронаксия 0,042 До рефлекса реобаза 29, хронаксия 0,042, во время рефлекса реобаза 29, хронаксия 0,046
371	»	12	32	5	
372	»	10	24	5	
38	Метроном ₆₀	10	8		
373					
	Метроном ₁₂₀	15	24	5,5	

Опыт № 140 27. VI. 1938
Применение системы условных раздражителей

898	Метроном ₁₂₀	12	23	5	До рефлекса реобаза 60, хронаксия 0,056, во время рефлекса реобаза 60, хронаксия 0,056
899	»		52	5	
900				5	До рефлекса реобаза 50, хронаксия 0,056, во время рефлекса реобаза 52, хронаксия 0,57
119	Бульканье		68	5	
901	Метроном ₁₂₀			5	До рефлекса реобаза 50, хронаксия 0,059, во время бульканья реобаза 50, хронаксия 0,059 До рефлекса реобаза 58, хронаксия 0,058, во время рефлекса реобаза 58, хронаксия 0,058
902	»			5	
120	Бульканье	10	36	5	До бульканья реобаза 50, хронаксия 0,055
903	Метроном ₁₂₀		0		

После операции

Опыт № 274

13. IX. 1938 г.

Беспорядочное применение условных раздражителей. Исследование хронаксии правой лапы

№ условного раздражителя	Условный раздражитель	Запаздывание условного рефлекса (в сек.)	Величина условного рефлекса (в делениях шкалы)	Интервал (в мин.)	Исследование хронаксии
125	Свисток	7	29	8,5	До рефлекса реобазы 30, хронаксия 0,045, во время рефлекса реобазы 30, хронаксия 0,041
126	»		18	6	
127	»		13	9	
1461	Метроном ₁₂₀	10	22		До рефлекса реобазы 22, хронаксия 0,033, во время рефлекса реобазы 22, хронаксия 0,030
216	Бульканье		6	5	До рефлекса реобазы 18, хронаксия 0,043, во время рефлекса реобазы 18, хронаксия 0,043
123	Свисток		15	5	До рефлекса реобазы 17, хронаксия 0,048, во время рефлекса реобазы 17, хронаксия больше чем 0,050

Опыт № 292

17. X. 1938

Применение системы условных раздражителей. Дина еда. Исследование хронаксии правой лапы.

1494	Метроном ₁₂₀	3	42	7	До рефлекса реобазы 40, хронаксия 0,037, во время рефлекса хронаксию не определить, собака движется. В интервале реобазы 25, хронаксия 0,039
171	Свисток		45	7	
234	Бульканье	1	22	7	
172	Свисток			7	В интервале реобазы 40, хронаксия 0,056
1495	Метроном ₁₂₀	5	55		До рефлекса реобазы 34, хронаксия 0,056, во время рефлекса хронаксию не определить, собака движется. В интервале реобазы 32, хронаксия 0,045
					До рефлекса реобазы 30, хронаксия 0,050, во время рефлекса реобазы 34, хронаксия 0,045

Примечания. 1. Одно деление шкалы равняется 0,01 см².
2. Во всех таблицах реобазы выражены в вольтах, хронаксия — в микрофарадах.

Таблица 2. Изменение периферической хронаксии под влиянием условных рефлексов у собаки Марсик после удаления двигательной области коры левого полушария

Опыт № 91

17. IX. 1939

Беспорядочное применение условных раздражителей

№ условного раздражителя	Условный раздражитель	Запаздывание условного рефлекса (в сек.)	Величина условного рефлекса (в делениях шкалы)	Интервал (в мин.)	Исследование хронаксии
134	Свисток	1	68	7	До рефлекса реобаза 45, хронаксия 0,036, во время рефлекса реобаза 45, хронаксия 0,036
135	»		60	8	
42	Метроном ₆₀		3	4	До рефлекса реобаза 30, хронаксия 0,034, во время рефлекса хронаксию не определить, собака движется
315	Метроном ₁₂₀	1	95	6	До рефлекса реобаза 30, хронаксия 0,032, во время рефлекса реобаза 30, хронаксия 0,030
136	Свисток		80	9	До рефлекса реобаза 28, хронаксия 0,032, во время рефлекса реобаза 28, хронаксия 0,029
316	Метроном ₁₂₀	1	70		До рефлекса реобаза 35, хронаксия 0,029

Опыт № 113

16. X. 1939

Применение системы условных раздражителей. Исследование хронаксии левой лапы. Дана еда

356	Метроном ₁₂₀	3	110	8	В интервале реобаза 50, хронаксия 0,038
190	Свисток		?	8	
63	Метроном ₆₀	1	22	8	До рефлекса реобаза 44, хронаксия 0,038. Во время рефлекса реобаза 44, хронаксия 0,038. В интервале реобаза 46, хронаксия 0,033
191	Свисток	3	90	8	До дифференцировки реобаза 42, хронаксия 0,033, во время дифференцировки реобаза 42, хронаксия 0,033
357	Метроном ₁₂₀	1	113		В интервале реобаза 58, хронаксия 0,025

В табл. 1 и 2 даны примеры изменения хронаксии у собак Спот и Марсик. Необходимо отметить, что в первое время после операции, помимо отсутствия указанных закономерностей в изменении хронаксии в связи с условно-рефлекторной деятельностью, у собаки Спот наблюдались иногда резкие колебания хронаксии в течение опыта, чего никогда не отмечалось у нормальных собак; однако через 3—4 месяца после операции они прекратились.

Пример таких резких сдвигов хронаксии дан в табл. 3. Характерно, что условные рефлексы в подобных опытах все нулевые. У собаки Марсик таких резких сдвигов хронаксии не наблюдалось.

Из этих опытов вытекало, что при удалении двигательной зоны коры одного полушария происходит нарушение в протекании нервных процессов как в одном, так и в другом полушарии. На основании исследования хронаксии надо считать, что у этих собак нервные процессы протекают одинаково как при беспорядочном применении условных раздражителей, так и при применении их в строго определенном порядке.

В связи с этим возникло два вопроса: первый — как отразится удаление какого-нибудь другого участка коры на изменении периферической хронаксии в связи с условно-рефлекторной деятельностью? не являются ли эти закономерные изменения хронаксии функцией целостной деятельности коры, которая будет нарушена при удалении любого участка коры полушария и нарушение этой целостности поведет к уничтожению закономерных изменений хронаксии?

Таблица 3

Опыт № 216

13. II. 1939

Исследование хронаксии левой лапы

Спот

№ условного раздражителя	Условный раздражитель	Величина условного раздражителя (в делениях шкалы)	Интервал (в мин.)	Исследование хронаксии
1281	Метроном ₁₂₀	0	6	До рефлекса реобазы 46, хронаксия 0,043, во время рефлекса реобазы 52, хронаксия 0,048
1282	»	0		До рефлекса реобазы 28, хронаксия 0,090, во время рефлекса реобазы 28, хронаксия 0,090
1283	»	0	4	До рефлекса реобазы 25, хронаксия 0,150, во время рефлекса хронаксию не определить
1284	»	0	5	До рефлекса реобазы 27, хронаксия 0,110
1235	»	0	5	

Опыт № 229

2. III. 1939

Исследование хронаксии левой лапы

1351	Метроном ₁₂₀	0	5	До рефлекса реобазы 70, хронаксия 0,016
1352	»	0	5	До рефлекса реобазы 48, хронаксия 0,012, во время рефлекса реобазы 48, хронаксия 0,010
353	»	0	7	До рефлекса реобазы 46, хронаксия 0,043
10	Свисток	0	6	До рефлекса реобазы 45, хронаксия 0,025, во время рефлекса реобазы 45, хронаксия 0,025
354	Метроном ₁₂₀	0	4,5	До рефлекса реобазы 66, хронаксия 0,020, во время рефлекса реобазы 66, хронаксия 0,020
11	Свисток	0		

Второй вопрос: может ли собака с удаленной частью коры фиксировать следы раздражителей, постоянно повторяющихся в определенном порядке, образует ли она динамический стереотип? Для раз-

решения первого вопроса у собаки Фукс определялась хронаксия во время беспорядочных применений условных раздражителей и применяемых в системе, затем у этой собаки была удалена часть коры диаметром около 2 см в теменной области. После операции производилось снова исследование хронаксии при тех же условиях.

Для разрешения второго вопроса у всех трех оперированных собак многократно повторялась определенная система раздражителей и затем время от времени, вместо обычного ряда раздражителей, применялся один положительный раздражитель как на месте положительных, так и на месте отрицательного и на основании этих результатов составлялось представление о том, образует ли она динамический стереотип.

У собаки Фукс 22.IX. 1939 г. было произведено удаление участка теменной области правой стороны. 25.IX с собакой уже начата обычная работа. Отклонений от нормы как в поведении животного, так и в величине условных рефлексов не отмечено.

Однако наблюдалось такое же отсутствие основных закономерностей в изменении хронаксии, которое было констатировано нами у собак с удаленной двигательной областью, т. е. не наблюдалось больше увеличения хронаксии к концу эксперимента при беспорядочном применении условных раздражителей и не наблюдалось позышения величины хронаксии при переходе к системе условных раздражителей.

Нарушение этих закономерностей хронаксии произошло совершенно одинаково как на правой, так и на левой лапе.

Следовательно, для возможности возникновения закономерных изменений хронаксии в связи с условно-рефлекторной деятельностью необходимо целостное функционирование коры полушарий. Нарушение анатомической целостности коры, все равно в какой зоне, ведет к нарушению ее деятельности, что и отражается на величине периферической хронаксии (табл. 4).

Таблица 4. Изменение хронаксии у собаки Фукс при беспорядочном применении условных раздражителей и при применении системы условных раздражителей до операции и после нее

До операции
Опыт № 23
Беспорядочное применение условных раздражителей

4. IV. 1939

№ условного раздражителя	Условный раздражитель	Запаздывание условного рефлекса (в сек.)	Величина условного рефлекса (в делениях шкалы)	Интервал (в мин.)	Исследование хронаксии
101	Метроном ₁₂₀	1	90	6	До рефлекса реобаза 70, хронаксия 0,032, во время рефлекса реобаза 69, хронаксия 0,035
25	Свисток		33		
26	»	7	25	5	До рефлекса реобаза 38, хронаксия 0,035, во время рефлекса реобаза 40, хронаксия 0,040
102	Метроном ₁₂₀	4	58	7	До рефлекса реобаза 33, хронаксия 0,039, во время рефлекса хронаксию не определить, собака движется
7	Метроном ₆₀		6	6	До дифференцировки варирование реобаза, хронаксию не определить. В интервале реобаза 31, хронаксия 0,048
27	Свисток			5,5	

Система условных раздражителей применяется 16-й раз. Исследование хронаксии левой лапы

№ условного раздражителя	Условный раздражитель	Запаздывание условного рефлекса	Величина условного рефлекса (в делениях шкалы)	Интервал (в мин.)	Исследование хронаксии
144	Метроном ₁₂₀	2	40	7	В интервале реобазы 22, хронаксия 0,085
76	Свисток	0	55	7	
29	Метроном ₆₀		6		В интервале реобазы 30, хронаксия 0,100
					До дифференцировки реобазы 28, хронаксия 0,090, во время дифференцировки реобазы 23, хронаксия 0,090
77	Свисток	3	43	7	В интервале реобазы 29, хронаксия 0,090
145	Метроном ₁₂₀	7	30	7	В интервале реобазы 28, хронаксия 0,095
					До рефлекса реобазы 28, хронаксия 0,095, во время рефлекса реобазы 28, хронаксия 0,095

После операции

Опыт № 87

23. X. 1939

Беспорядочное применение условных раздражителей. Исследование хронаксии левой лапы

188	Свисток	0	93	6	До рефлекса реобазы 55, хронаксия 0,040, во время рефлекса хронаксию не определить, собака движется
214	Метроном ₁₂₀	?	75		
189	Свисток		80	5	До рефлекса реобазы 44, хронаксия 0,035, во время рефлекса реобазы 52, хронаксия 0,035
63	Метроном ₆₀	4	20	6	До дифференцировки реобазы 38, хронаксия 0,045, во время дифференцировки хронаксию не определить, собака движется
215	Метроном ₁₂₀			7	До рефлекса реобазы 48, хронаксия 0,043, во время рефлекса реобазы 50, хронаксия 0,039

Из таблицы видно, что у собаки Фукс до операции при работе без стереотипа хронаксия увеличивалась на 50% к концу эксперимента и больше чем вдвое она возросла при переходе к стереотипу раздражителей. Ни того, ни другого не наблюдалось после операции.

Переходим теперь ко второму вопросу. Из табл. 2 видно, какая система условных раздражителей применялась у собаки Марсик. После 23 применений этой системы в 24-м опыте был применен, вместо всех этих раздражителей, один раздражитель — свисток, то же самое было повторено еще два раза через различные промежутки времени.

Применение системы условных раздражителей. Исследование хронаксии правой лапы

Дана еда

187	Метроном ₁₂₀	9	42	7	В интервале реобазы 32, хронаксия 0,038 До рефлекса реобазы 30, хронаксия 0,033, во время рефлекса реобазы 42, хронаксия? В интервале реобазы 22, хронаксия 0,044. До дифференцировки реобазы 20, хронаксия 0,040, во время дифференцировки реобазы 20, хронаксия 0,044. В интервале реобазы 18, хронаксия 0,057. До рефлекса реобазы 20, хронаксия 0,057, во время рефлекса реобазы 20, хронаксия 0,057. В интервале реобазы 22, хронаксия 0,042
142	Свисток	4	64	7	
49	Метроном ₆₀		12	7	
143	Свисток	3	50	7	
188	Метроном ₁₂₀	?	63	7	

Марсик

Таблица 5

Средние (из 3 опытов) величины условных рефлексов при применении системы условных раздражителей

Средние (из 3 опытов) величины условных рефлексов при замене системы условных раздражителей одним раздражителем — свистком

После операции
Опыты 22. IV, 10. X, 15. X

Условный раздражитель	Запаздывание условного раздражителя (в сек.)	Величина условного рефлекса (в делениях шкалы)
Метроном ₁₂₀	3	97
Свисток	4	75
Метроном ₆₀		9
Свисток	2	86
Метроном ₁₂₀	4	87

После операции
Опыты 23. IV, 19. X, 25. X

Условный раздражитель	Запаздывание условного раздражителя (в сек.)	Величина условного рефлекса (в делениях шкалы)
Свисток	4	70
»	2	84
»	4	71
»	4	67
»	6	71

В табл. 5 даны средние величины условных рефлексов трех нормальных опытов с применением системы условных раздражителей и средние величины условных рефлексов трех опытов с применением одного условного раздражителя (свистка), вместо обычных раздражителей системы.

В этих экспериментах главным индикатором образования динамического стереотипа в нервной системе собаки должно было служить место дифференцировки, где должно было быть уменьшение величины условного рефлекса. Однако этого не наблюдалось, величина рефлекса в общем ничем не отличалась от других.

Такие же результаты мы получили у другой собаки Спот без двигательной области, что и показано в табл. 6.

Таблица 6

Спот

Средние (из 3 опытов) величины условных рефлексов при применении системы условных раздражителей

После операции

Условный раздражитель	Запаздывание условного раздражителя (в сек.)	Величина условного рефлекса (в делениях шкалы)
Метроном ₁₂₀	3	70
Свисток	2	70
Бульканье		11
Свисток	4	50
Метроном ₁₂₀	4	49

Средние (из 3 опытов) величины условных рефлексов при замене системы условных раздражителей одним раздражителем — свистком

После операции

Условный раздражитель	Запаздывание условного раздражителя (в сек.)	Величина условного рефлекса (в делениях шкалы)
Свисток	3	68
»	3	60
»	3	59
»	4	64
»	4	55

Из табл. 6 видно, что различия в величине условного рефлекса, применяемого на месте отрицательного условного рефлекса в системе, и величиной других условных рефлексов в общем не наблюдается.

Следовательно, собаки Спот и Марсик после удаления двигательной области коры не воспроизводят системы условных раздражителей.

Имея в виду эти данные, мы у собаки Фукс до операции выработали систему условных раздражителей, которая показана в табл. 4, и три раза провели опыты с заменой раздражителей системы одним раздражителем — свистком. Все три эксперимента дали результаты, которые описаны Драбович (Drabovitch, 1937; Drabovitch et Bahnalt, 1934, 1938). На месте дифференцировки наблюдалось резкое уменьшение

Таблица 7

Фукс

Средние (из 3 опытов) величины условных рефлексов при применении системы условных раздражителей.

До операции

Опыты 15. V, 19. VI и 17. IX

Условный раздражитель	Запаздывание условного раздражителя (в сек.)	Величина условного рефлекса (в делениях шкалы)
Метроном ₁₂₀	1	84
Свисток	3	57
Метроном ₆₀	—	10
Свисток	2	64
Метроном ₁₂₀	4	57
После операции		
Опыты 7. X, 14. X и 19. X		
Метроном ₁₂₀	2	92
Свисток	3	94
Метроном ₆₀	3	10
Свисток	4	71
Метроном ₁₂₀	2	87

Средние (из 3 опытов) величины условных рефлексов при замене системы условных раздражителей свистком

До операции

Опыты 17. V, 21. V и 19. IX

Условный раздражитель	Запаздывание условного раздражителя (в сек.)	Величина условного рефлекса (в делениях шкалы)
Свисток	3	64
»	1	51
»	6	27
»	4	46
»	6	42
После операции		
Опыты 8. X, 15. X и 20. X		
Свисток	53	73
»	70	62
»	60	75
»	52	80
»	35	71

107
71
98
76
82

величины условного рефлекса. Такие же опыты мы провели с собакой Фуке после удаления участка теменной области коры и при этом на месте дифференцировки в системе не получили уменьшения величины условного рефлекса (табл. 7), как это было до операции.

На основании этих экспериментов можно сделать вывод, что способность коры полушарий связывать опыт в одно целое и образовывать динамический стереотип испытывает нарушения после экстирпации даже небольшой массы коры полушарий в области двигательной или теменной доли.

Однако все эти нарушения в течении корковых процессов под влиянием экстирпаций участков коры есть явление временное. Для восстановления нормальных отношений потребовалось довольно длительное время у всех исследованных нами собак (16—18 месяцев). К этому времени постепенно появляются закономерные изменения хронаксии при условно-рефлекторной деятельности, т. е. увеличение хронаксии к концу опыта при беспорядочном применении условных раздражителей и увеличение ее при переходе к динамическому стереотипу.

Обсуждение результатов. Описанные эксперименты показали, что экстирпация даже незначительных участков коры полушарий у собак вызывает нарушения всей условно-рефлекторной деятельности на определенный период времени. Это нарушение сказывается в появлении раздражительной слабости (первые условные рефлексы в опыте большие, последние нулевые), резкой тормозимости положительных условных рефлексов под влиянием посторонних внешних раздражений, а также в нарушении способности к образованию динамического стереотипа.

Исследование периферической хронаксии отчетливо выявляет нарушение динамики корковых процессов: основных закономерностей в изменении хронаксии, полученных у нормальных собак, после экстирпаций не наблюдается, вместо них происходят неправильные, разнообразные изменения хронаксии при условно-рефлекторной деятельности.

С течением времени нормальная функция коры восстанавливается, но для ее восстановления требуется длительный период времени — 16—18 месяцев.

Можно думать, что закономерные изменения хронаксии в связи с пищевыми условными рефлексами основаны на правильных индуктивных взаимоотношениях в коре, и возможно, что правильный прежний ход этих индуктивных процессов нарушается при нарушении анатомической целостности коры.

Из описанных экспериментов можно сделать вывод, что пирамидный путь не принимает участия в изменениях субординационной хронаксии под влиянием корковых процессов, так как периферическая двигательная хронаксия и после удаления моторной области коры соответствующей стороны изменяется под влиянием условных рефлексов, однако эти изменения утрачивают теперь свою закономерность.

В работе¹, посвященной изучению изменений периферической хронаксии у больных шизофренией под влиянием двигательных условных реакций, образованных как с помощью речевой, так и оборонительной методики, мной обнаружены ярко выраженные отклонения от нормы, а именно: изменения хронаксии оказались разнообразными, неправильными, варьирующими от одного опыта к другому, т. е. обнаружилось такое же отсутствие основных закономерностей в изменении хронаксии, которое наблюдали мы и у собак с удаленной частью коры.

¹ Работа выполнена в клинике проф. А. Г. Иванова-Смоленского.

Выводы

1. У двух собак после удаления двигательной зоны коры наблюдались расстройства двигательных функций и нарушение высшей нервной деятельности в виде резкой тормозимости пищевых условных рефлексов в течение 3—4 месяцев после операции. У собаки Спот незначительные нарушения как двигательных функций, так и условно-рефлекторной деятельности наблюдались и спустя 11 месяцев после операции, у собаки Марсик они совершенно прекратились уже через 5—6 месяцев после операции.

2. После удаления двигательной области у оперированных собак не наблюдалось закономерных изменений хронаксии под влиянием условных рефлексов, которые отмечались у нормальных собак. Это означает, что при беспорядочном применении условных раздражителей не наблюдалось увеличения хронаксии во время положительных пищевых условных рефлексов и увеличения ее к концу эксперимента. При переходе к работе с системой условных раздражителей не наблюдалось повышенной величины хронаксии, но под влиянием условных рефлексов как при беспорядочном их применении, так и при применении системы отмечались неправильные, разнообразные изменения реобазы и хронаксии.

Отсутствие закономерностей в изменении хронаксии наблюдалось совершенно одинаково как на лапе, иннервируемой из оперированного полушария, так и на противоположной.

4. У собаки Фукс после удаления участка теменной области нарушения условно-рефлекторной деятельности в виде тормозимости не наблюдалось. Изменения же хронаксии дали совершенно такую же картину, как и при удалении двигательной зоны коры, т. е. закономерные изменения хронаксии под влиянием условно-рефлекторной деятельности превратились в неправильные, разнообразные как на стороне оперированной, так и на противоположной.

5. Указанные эксперименты дают основание считать, что закономерные изменения хронаксии под влиянием условных рефлексов есть результат определенных, закономерных индукционных взаимоотношений между областями коры, которые меняются при нарушении анатомической целостности ее, и что эти изменения хронаксии совершаются не при участии пирамидного пути, а возможно (Orbely, Brücke, Achelis), через симпатическую нервную систему.

6. У всех трех собак с удаленным участком коры в послеоперационный период около года образование динамического стереотипа испытывало резкие нарушения, и, следовательно, надо думать, что способность к образованию динамического стереотипа есть функция целостной деятельности коры полушарий.

7. Все эти нарушения нормальной функции коры есть явление преходящее, с течением времени у всех собак восстанавливалась нормальная деятельность коры больших полушарий как при определении методом хронаксии, так и при определении секреторной реакции, но для этого восстановления требовался длительный срок (16—18 месяцев).

Литература

- Chauchard et Drabovitch. C. r. Soc. biol. 116, 95, 1934; 119, 76, 1935.
C. r. Acad. Sci., 198, 1718, 1934.
Drabovitch. L'encephale, № 2, 93, 1937.
Drabovitch et Vahnaït. C. r. Soc. biol., 125, 264 и 67, 1934; 127, 407, 1938.
Яковлева Бюлл. эксп. биол. и мед. (печатается).
Яковлева. Физиол. журн. СССР, 28, 431, 1940.

Peripheral chronaxy in relation to conditioned responses in partially decorticated dogs

By E. A. YAKOVLEVA

Leningrad Branch of the Gorky All-Union Institute for Experimental Medicine
(I. P. Pavlov Department of Physiology, Head P. S. Kupalov)

In dogs after removal of motor area of the cortex of their cerebral hemispheres no regular modifications of the chronaxy of *m. tibialis antici* under the influence of food conditioned responses were observed in the post-operation period for nearly a year. In other words the decorticated dogs, unlike normal dogs, did not show any increase of chronaxy either during their positive responses to haphazard presentation of conditioned stimuli, or towards the end of the experiment, or when I turned to work with a system of conditioned stimuli. The chronaxy under the influence of conditioned responses underwent in them irregular diverse modifications both on the side innervated from the cerebral hemisphere subjected to operation and on the opposite side.

Quite a similar picture was observed after removal of a cortical area from the parietal region. Just as in the case of motor area the regular changes of chronaxy due to conditioning became irregular, diversified both on the operated and on the opposite side.

From all this it may be inferred that the regular modifications of chronaxy spring from the existence of definite inductive correlations between different cortical regions, which are disturbed when the anatomical integrity of the cortex is injured. In the post-operation period the formation of a dynamic stereotype in dogs suffers strong disturbances and appears therefore to be a function of the integral activity of the cerebral cortex.

О соотношении между величиной периферической хронаксии и состоянием возбудимости пищевого центра при условно-рефлекторной деятельности

Е. А. ЯКОВЛЕВА

Физиологический отдел им. акад. И. П. Павлова Ленфилиала ВИЭМ им. М. Горького;
зав. отделом проф. П. С. Купалов

В предыдущих работах нами было установлено, что величина периферической хронаксии двигательной точки мышцы разгибателя пальцев на задней конечности у собак при применении условных раздражителей в определенной системе (стереотип) в общем значительно больше, чем при применении условных раздражителей в беспорядке. Кроме того, в первом случае хронаксия подвергается более резким колебаниям от одного опыта к другому, чем во втором случае.

У одной из собак (Янг) обычно наблюдалась очень высокая величина хронаксии при системе условных раздражителей, подвергавшаяся при этом резким колебаниям. К концу декабря 1938 г. величина хронаксии у этой собаки сделалась значительно меньше и устойчивее. Это совпало с увеличением собаки в весе (28 кг, раньше от 24 до 25 кг).

Возник вопрос, не связано ли уменьшение величины хронаксии с увеличением веса животного и связанного с этим понижением пищевой возбудимости.

Надо заметить, что мы пробовали в прежних опытах усиленно кормить животное перед опытом или, наоборот, не кормить его накануне опыта. Это не влияло заметным образом на величину хронаксии при условно-рефлекторной деятельности.

Следовательно, здесь мог стоять вопрос о наличии голодания тканей или об отложении в них запасных питательных веществ.

Для ответа на этот вопрос собаку перевели на питание половинной порцией пищи на период с 13 января по 10 февраля 1939 г. В течение этого времени вес собаки упал до 24,8 кг, после чего собаку снова перевели сначала на полную порцию, затем на полупорцию и даже на двойную. Собака эта чрезвычайно жадная, могла съесть большое количество пищи.

Величина хронаксии, измерявшаяся в интервале после первого условного раздражителя, дана на рис. 1.

Из рисунка видно, что при переходе от сытого к голодному состоянию величина хронаксии повышалась и держалась все время голодания на более высоком уровне. Необходимо отметить, что и величина условных рефлексов одновременно, хотя и с довольно резкими колебаниями, тоже стояла на более высоком уровне.

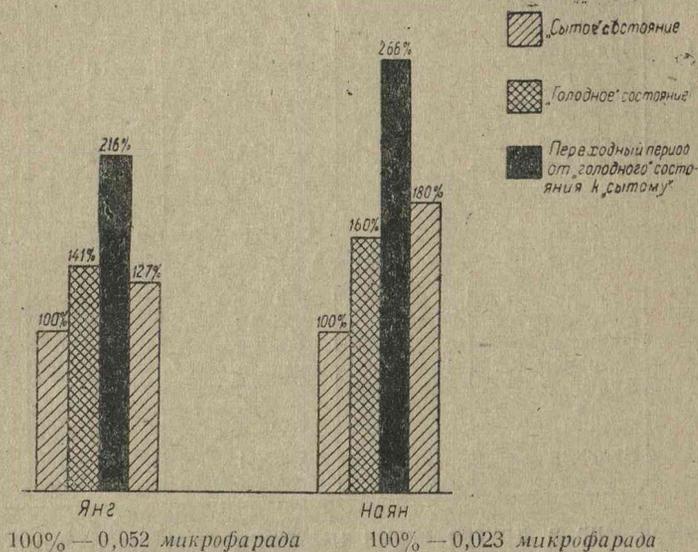
При переходе снова к усиленному питанию наблюдался сначала резкий подъем величины хронаксии, что наступало после 5 суток усиленного кормления и держалось в течение 5 суток. После этого началось уменьшение хронаксии.

Во время указанного подъема хронаксии величина условных рефлексов стояла также на более высоком уровне, при дальнейшем усиленном питании она резко падала, почти до нуля. Затем собака сдела-

лась очень беспокойной, скулила, рвалась со станка, повисала на лямках; следовательно, у нее наблюдалось нечто вроде срыва, хотя порошок она съедала. Определение хронаксии в таких условиях проводить невозможно, и работу с этой собакой пришлось временно прекратить. Повидимому, работа с системой условных раздражителей при резком нарушении пищевой возбудимости явилась для собаки затруднительной.

Эти эксперименты показали, что величина хронаксии в динамическом стереотипе зависит от изменений веса тела данного животного и, следовательно, связана с состоянием его питания.

Такой же эксперимент мы провели с другой собакой — Наян (рис. 1). Необходимо отметить, что у собаки Наян наблюдалась в



Средние величины хронаксии у собаки Янг и у собаки Наян при различных пищевых режимах в процентах. Исходное «сытое» состояние равно 100%.

противоположность собаке Янг довольно низкая и постоянная величина хронаксии, причем эта собака имела довольно постоянный и большой вес (28—29 кг).

С 11 февраля по 15 марта 1939 г. Наян получал половинную порцию пищи. Вес ее падал очень медленно, иногда наблюдалось даже незначительное увеличение его. Из рисунка видно, что при голодном состоянии величина хронаксии, определяемая через день, становилась выше, но, так же как и у Янга, наибольшей величины, никогда не наблюдавшейся у этой собаки, хронаксия достигла при переходе от кормления половинной порцией пищи к усиленному питанию.

Наибольший подъем у этой собаки наблюдался на 11-й день усиленного кормления, а затем начиналось постепенное падение хронаксии.

Величина условных рефлексов, обычно небольшая у этой собаки, увеличивалась при голодании, но наибольшего подъема достигала, так же как и хронаксия, при переходе от половинной порции пищи к усиленному питанию.

Дальше проводить эксперименты не удалось, так как собака погибла от воспаления легких. Возможно, что голодание ослабило ее организм.

Таким образом, и эти эксперименты показали, что величина хронаксии в стереотипе связана с весом тела данного животного, с пищевым режимом тканей.

При помощи голодания мы у собаки Наяя достигли такого небольшого веса ее тела, которого она никогда в течение нашей работы с ней не имела. При этом мы получили также такую большую величину хронаксии в динамическом стереотипе, которую мы у нее не наблюдали во все время экспериментов с ней.

Опыт № 376

Начало опыта в 11 час., 3.VI. 1940

Янг Условные раздражители применяются в беспорядке

№ условного раздражителя	Условный раздражитель	Запаздывание (в сек.)	Величина условного слюноотделения (в делениях шкалы)	Величина	
				реобазы (в %)	хронаксии (в μ F)
93	Бульканье	15	23	38	0,053
94	»	15	9	28	0,063
1197	Метроном ₄₂₀	7	28	23	0,086
266	Метроном ₆₀	0	0	25	0,093
1197	Метроном ₄₂₀	7	14	22	0,093
95	Бульканье	6	31		

Начало опыта в 4 час., 5.VI. 1940

Опыт № 373

1201	Метроном ₄₂₀	24	17	27	0,075
97	Бульканье	7	22	22	0,089
268	Метроном ₆₀	8	8	22	0,108
98	Бульканье	12	10	19	0,110
99	»	15	17	15	0,123
1202	Метроном ₄₂₀	3	40	17	0,130
100	Бульканье	5	34		

С собакой Янг в другое время мы произвели следующий эксперимент.

Обычно опыт с ней производился в 11 часов утра. Мы однократно поставили его в 4 часа дня, т. е. близко к часу кормления животных (5 часов), и увидели, что в этом случае хронаксия резко возросла; возросло также и условное слюноотделение (см. протоколы опытов).

С тремя собаками мы поставили такой опыт: один день им совсем не дали есть, на другой день опыт ставили в обычное время дня; оказалось, что это обстоятельство совершенно не отражалось на величине хронаксии.

Известно, что к моменту кормления животных в собачнике пищевая возбудимость их резко повышается. Однодневное же голодание не вызывает такого сильного повышения пищевой возбудимости; для этого необходимо длительное голодание тканей.

Обсуждение результатов. Мы считаем, что увеличение периферической хронаксии в связи с пищевыми условными рефлексами вызвано отрицательной индукцией, возникающей в тех областях коры, которые оказывают воздействие на периферическую хронаксию.

Более резкое увеличение хронаксии в динамическом стереотипе, чем при беспорядочном применении условных раздражителей, мы объясняем повышением концентрации пищевого возбуждения при применении системы деловых раздражителей, благодаря чему возникает более сильная отрицательная индукция, которая и вызывает более резкое увеличение хронаксии.

На основании описанных в этой работе экспериментов мы должны считать, что отрицательная индукция от возбужденного пищевого цент-

ра наиболее сильна тогда, когда собака подвергалась длительному голоданию, или тогда, когда эксперимент переносился с утренних часов ближе к моменту кормления животных в собачнике.

Следовательно, благодаря существующей тонкой связи всех тканей животного с корой головного мозга, от пищевого режима тканей зависит та или иная степень возбудимости пищевого центра, которая в свою очередь определяет состояние периферической нервной системы, устанавливаемое методом хронаксии. Таким образом, при условно-рефлекторно-пищевой деятельности существует сложное взаимодействие между центральной и периферической нервной системой собаки: пищевой режим тканей определяет состояние центральной нервной системы и, в частности, состояние пищевого центра, а центральная нервная система в свою очередь определяет при посредстве индукционных отношений между пищевым центром и двигательной сферой состояние периферической нервно-мышечной системы.

Надо заметить, что при переходе от голодного состояния к усиленному питанию хронаксия может достигать очень большой величины; она бывает в 6 раз выше, чем наименьшая величина, найденная у этого животного.

Как же объяснить то обстоятельство, что хронаксия увеличивается наиболее резко не в период наименьшего веса животных, следовательно, не в период наибольшего голодания, а через несколько дней после перехода от плохого питания к усиленному.

В школе И. П. Павлова установлено, что голодание ослабляет кору головного мозга. Поэтому возможно, что в самый период голодания в корковом пищевом центре не могло возникнуть возбуждение большой интенсивности. Такое возбуждение возникало в нем лишь после нескольких дней усиленного питания, когда ослабление корковых процессов уже исчезало, а голодание тканей было еще налицо.

В последнее время Шошар прямыми опытами на лягушках показал, что при центральном торможении периферическая хронаксия достигает очень большой величины.

При воздействии наркотизирующих веществ на центральную нервную систему лягушки в стадии невозбудимости центров хронаксия периферической нервной системы оказалась конституциональной, так как соотношение между хронаксией антагонистов в это время равно единице при увеличении хронаксии разгибателей. Когда затем появилась едва заметная способность центров к возбуждению, периферическая хронаксия оказалась резко увеличенной. Автор рассматривает это увеличение хронаксии как результат воздействия центров, в которых разыгрываются интенсивные процессы торможения. Он рассматривает это воздействие центров как субординационное, но обратное по отношению к нормальной субординации, при которой хронаксия уменьшена. Этот факт подтверждает наши теоретические объяснения, так как и мы рассматриваем увеличение хронаксии в связи с условными рефлексамии как результат коркового торможения.

Надо отметить здесь, что у собак при определении хронаксии в станке, при кормлении отдельными порциями пищи с интервалами без применения условных раздражителей, величина хронаксии оказалась довольно постоянной при исследовании ее в течение полутора месяцев, несмотря на то, что вес животных в это время значительно колебался. После выработки условных связей при обычной работе с этими же собаками по методу условных рефлексов величина хронаксии в интервалах оказывалась выше и вариировала изо дня в день. При применении системы условных раздражителей величина хронаксии возрастала еще больше.

Эти данные говорят о том, что изменение хронаксии вызвано применением условных раздражителей и что едва ли на величину субордина-

ционной хронаксии заметным образом могло оказать непосредственное влияние сытое или голодное состояние собаки без применения условных раздражителей.

В ы в о д ы

1. Резкое изменение хронаксии в динамическом стереотипе от одних опытных дней к другим обуславливается различным состоянием питания животного, о котором мы судили на основании колебаний веса собак.

2. Если вес тела падает (например, при голодных рационах), хронаксия увеличивается и условное слюноотделение увеличивается также.

Следовательно, благодаря повышению возбудимости пищевого центра усиливается отрицательная индукция на те области коры, которые оказывают воздействие на периферическую хронаксию, и она увеличивается.

При помощи изменения веса тела собак величина хронаксии, так же как и условное слюноотделение, понижается, что обуславливается снижением возбудимости пищевого центра.

3. При однодневном голодании никаких изменений в величине хронаксии не происходит.

4. При переносе эксперимента с животными с утренних обычных часов на время, близкое к часу кормления в собачнике, величина хронаксии резко возрастает, что объясняется повышением возбудимости пищевого центра перед кормлением в собачнике.

Л и т е р а т у р а

Яковлева Е. А. Арх. биол. наук, 28, стр. 431, 1940.
Schauchard. C. r. soc. biol., 137, p. 1042, 1939.

Relation between the magnitude of peripheral chronaxy and the excitability of the brain's alimentary centre in conditioning experiments

By E. A. YAKOVLEVA

Leningrad Branch of the Gorky All-Union Institute for Experimental Medicine
(I. P. Pavlov Department of Physiology, Head P. S. Kupalov)

When a dog is long kept on starvation diet, its normal portion of food being reduced to a half, the value of chronaxy in the system of food conditioned stimuli grows and so does conditioned salivation.

In the case of a liberal diet, when the food portions are above normal, the effect is reverse, both chronaxy and conditioned salivation showing a sharp decrease.

When the hours of the conditioning experiment are transferred from early in the morning toward the time when the dogs use to receive their food in the nursery, say to 4 hours later, the chronaxy increases abruptly.

When the dog has been kept on reduced diet for one day only and is subjected to experiment at the usual hours, there is no considerable change either in chronaxy or conditioned salivation.

It will be obvious that the value of chronaxy in the alimentary dynamic stereotype is affected by the state of excitability of the food centre, which provokes a negative induction in those regions of the cortex which influence peripheral chronaxy. The more excitable the food centre the stronger is the negative induction, and peripheral chronaxy grows accordingly. On the other hand, with decreasing excitability both negative induction and chronaxy are diminished.

Сравнительная характеристика различных тактильных дифференцировок

Л. В. ВАСИЛЬЕВА и И. С. РОЗЕНТАЛЬ

Гисто-физиологическая лаборатория Физиологического отдела им. акад. И. П. Павлова
Ленфилиала ВИЭМ им. М. Горького

I

Имеется ряд работ по сравнению различных видов внутреннего торможения [Архангельский (1924), Петрова (1924), Потехин (1911) и др.], и нет ни одной специальной работы по сравнительной характеристике различных степеней одного какого-либо вида внутреннего торможения в одном анализаторе. А между тем сравнение различных, например, тактильных, дифференцировок по скорости и совершенству образования, по прочности их в дальнейшем, по легкости или трудности их установления у собак разных нервных типов представляет интерес и методический — для уверенного применения той или другой дифференцировки в подходящих случаях, и теоретический — для представления о взаимоотношениях между процессами возбуждения и торможения, и практический — для суждения о нервных типах собак.

II

Мы знаем три вида тактильных дифференцировок: 1) по месту, когда положительный и отрицательный условные раздражители прикладываются к разным местам кожи на одной стороне тела; 2) по частоте, когда касалка находится на одном месте кожи, но пускается в ход с одним ритмом для положительного раздражения и с другим ритмом для отрицательного; 3) по симметричности, когда положительная и отрицательная касалки (с одним и тем же ритмом) расположены симметрично друг против друга на обеих сторонах тела. Последний вид дифференцировки не получил применения в работах по условным рефлексам, так как, согласно опытам Быкова (1924), симметричная дифференцировка у собак не вырабатывается. Подкопаев и Григорович (1924) на одной собаке также не могли ее выработать, а на другой собаке дифференцировка образовалась, но была неустойчивой.

Нами симметричная дифференцировка была выработана у нескольких собак разных нервных типов без особых затруднений. О ней мы скажем ниже подробнее. Дифференцировка по частоте (Розенталь, 1925) и дифференцировка по месту, считающаяся одним из наиболее легких видов дифференцирования, вошли уже прочно в лабораторную практику и являются достаточно известными. У разных наших собак имелась или одна тактильная дифференцировка, или две, или (у одной собаки) все три. Для сравнения с тактильными дифференцировками взята еще метрономная (80 ударов метронома в минуту против 136 ударов метронома положительного), а у одной собаки — условный тормоз. У одной собаки испытана была асимметричная тактильная дифференцировка.

III

Тактильные условные раздражители — касалки (К) — применялись в системе других, звуковых и световых, условных раздражителей, следовавших от опыта к опыту в одном и том же порядке через одинаковые интервалы (5½ минут). Подкреплением положительных условных рефлексов служил слегка смоченный водой мясо-сухарный порошок по 60 см³ для каждого подкармливания. Одной собаке — Эдипу давали по 75 см³ пог³шка. Положительные условные раздражители продолжались при безусловном раздражении (еде) еще 10 секунд. Величина условных рефлексов учитывалась за 30 секунд изолированного действия условных раздражителей и выражалась в делениях измерительной шкалы, одно деление которой соответствует 0,01 см³. В тех случаях, когда величина условных рефлексов учитывалась в каплях слюны, сделан пересчет на деления шкалы. При быстром истечении слюны капли уменьшаются в объеме, что изменяет, хотя и на немного, истинное отношение между величинами условного рефлекса на положительный и отрицательный раздражители. Результаты наших опытов у собак получились весьма сходными при учете слюноотделения разными приемами, что, однако, может иметь место не всегда. Поэтому мы, когда только было возможно, отказывались от учета условных рефлексов в каплях слюны.

Для опытов были взяты собаки всех четырех нервных типов. Тактильные, положительный и отрицательный, симметричный и отличающиеся по месту раздражители пускались в ритме — одно прикосновение к коже за каждые 2½ секунды, а отрицательный на частоту — в ритме — одно прикосновение к коже за каждые 10 секунд.

Метрономов в нашем пользовании было два: один для положительных раздражений, а другой — для отрицательных. И хотя оба метронома были подобраны и по силе, и по тембру очень близкими, однако для собачьего слуха они могли отличаться, что должно было облегчать образование метрономной дифференцировки.

Так как использование полностью всего экспериментального материала, касающегося данной темы, слишком перегрузило бы наше сообщение, мы остановимся на сравнении различных тактильных дифференцировок за период их образования. Для симметричной же дифференцировки ввиду ее новизны мы приводим, кроме того, и период ее полного установления у наших собак.

IV

Костромич. Собака неуравновешенного, возбудимого, сильно нервного типа (холерик). Первой дифференцировкой у него была метрономная, затем симметричная и затем по месту на правом боку. В приводимых ниже кривых все дифференцировки вырабатывались обычным способом с применением отрицательного условного раздражителя один раз в опыт (рис. 1, 2 и 3). В дальнейшем отрицательная касалка на правом боку не применялась. Симметричная дифференцировка, как и асимметричная на левом боку, применялась и в дальнейших опытах и подвергалась троекратному в опыт чередованию с положительной касалкой. С таким чередованием Костромич не справился, но по окончании опытов на чередование симметричная дифференцировка не только не расстроилась, а стала даже лучше: иногда была абсолютной (нулевой), а иногда если и вызывала, то небольшой слюнный эффект. На таком вполне удовлетворительном для холерика уровне эта дифференцировка и осталась (рис. 25).

Асимметричная дифференцировка после чередования применялась короткое время и оказалась на лучшем уровне, чем симметричная дифференцировка, что указывает на сравнительную легкость ее образо-

вания. Метрономная дифференцировка в дальнейшем еще улучшилась и была или нулевой, или вызвала небольшой слюнный эффект в 5—10 делений против 30—40 делений на положительный метроном. Симметричная дифференцировка заметно наметилась с 28-го применения, а первый ноль наблюдался при 32-м применении. Для дифференцировки по месту на боку первый ноль наблюдался при 29-м примене-

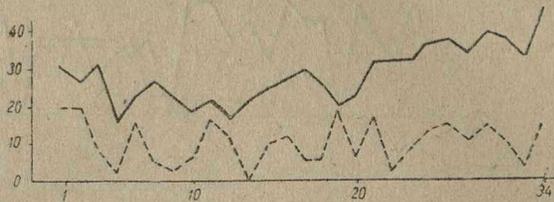


Рис. 1. Костромич. Метрономная (первая по порядку) дифференцировка
 M_{13a} (—).
 M_{10} (---).

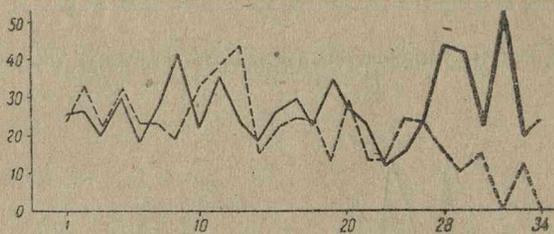


Рис. 2. Костромич. Тактильная симметричная (вторая по порядку) дифференцировка.
 Кас. + (—) на правом бедре.
 Кас. - (---) на левом бедре.

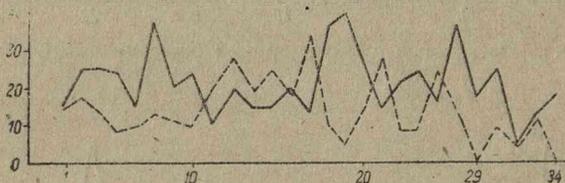


Рис. 3. Костромич. Тактильная дифференцировка (третья по порядку) по месту.
 Кас. + (—) на правом бедре.
 Кас. - (---) на правом боку.

нии. Метрономная дифференцировка наметилась с 3-го применения, а первый ноль наблюдался при 13-м раздражении. Ультрапарадоксальных фаз было при дифференцировке по месту 7 и при симметричной — 6.

Дифференцировки по месту могут быть разной трудности в зависимости от расстояния между положительной и отрицательной касалкой. Наш случай занимает среднее положение. Очень тонкой и поэтому очень трудной дифференцировкой ее нельзя было бы назвать. И тем не менее образование дифференцировки по месту на боку по сравнению с симметричной и особенно с метрономной дифференцировкой далось Костромичу нелегко.

Цыганка. Собака слабого, тормозимого нервного типа (меланхолик). Величина слюнного условного рефлекса на положительный и отрицательной метрономы получена за 10 секунд изолированного действия этих раздражителей, почему не может быть строго сравниваема с величиной условных рефлексов на тактильные раздражители. Однако

ход выработки метрономной дифференцировки — первой по очереди — от этого не затухался.

Касалка, симметричная на правом бедре в предыдущих опытах, применялась как положительная и была подкреплена едой 26 раз.

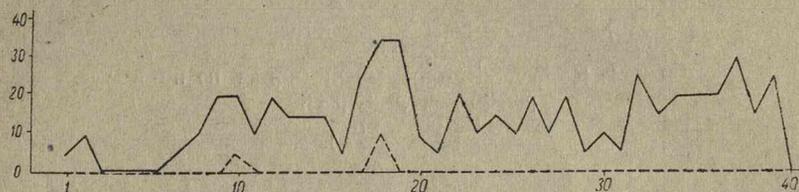
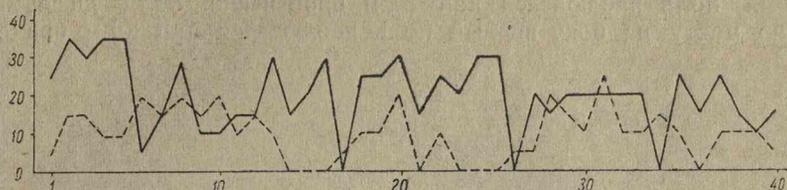


Рис. 4. Цыганка. Метрономная (первая по порядку) дифференцировка.

$M_{100}+$ (—).
 $M_{50}-$ (---).

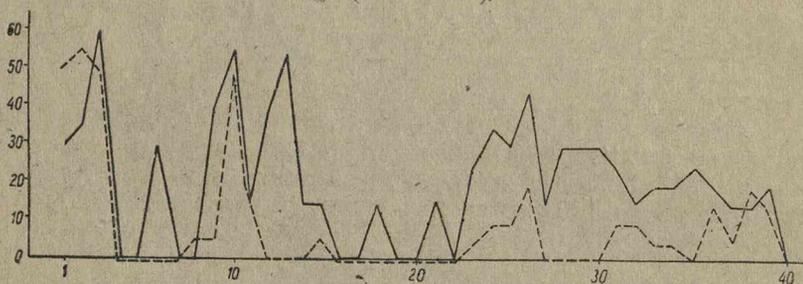


Рис. 5. Цыганка. Тактильная дифференцировка (вторая по порядку по месту).

Кас. + (—) на левом бедре.
Кас. - (---) на левом боку.

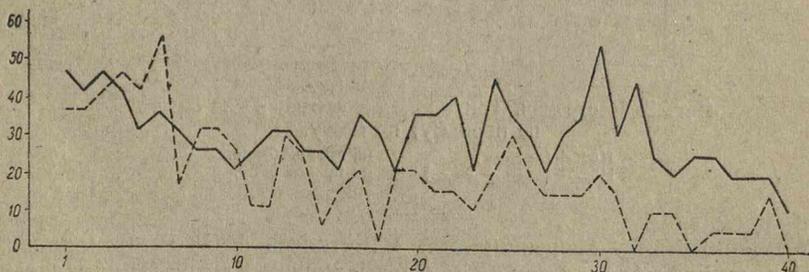


Рис. 6. Цыганка. Тактильная симметричная (третья по порядку) дифференцировка.

Кас. + (—) на левом бедре.
Кас. - (---) на правом бедре.

что должно было затруднить образование дифференцировки. Но, с другой стороны, она введена после дифференцировки по месту на боку, что должно было способствовать развитию натренированного уже тормозного процесса (рис. 4, 5 и 6).

Симметричная дифференцировка наметилась с 15-го применения, а первый ноль был при 18-м раздражении. Дифференцировка по месту наметилась с 12-го раздражения, при котором получился и первый ноль. Метрономная дифференцировка наметилась с 7-го раздражения с нулевым эффектом с первого же раза. Ультрапарадоксальная фаза

выявилась 6 раз при симметричной дифференцировке, 5 раз при дифференцировке по месту и ни разу при метрономной дифференцировке.

В дальнейших опытах симметричная дифференцировка подвергалась троекратному в опыт чередованию с положительной касалкой в течение 10 дней, каковую задачу собака не решила. После такого чередования симметричная дифференцировка нарушилась, но затем восстановилась (рис. 26) и установилась на вполне удовлетворительном уровне.

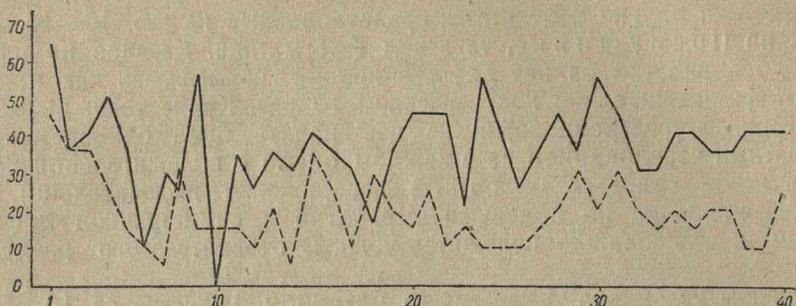


Рис. 7. Эдип. Тактильная дифференцировка (первая по порядку) по месту.
Кас. + (—) на левом бедре.
Кас. - (---) на левом боку.

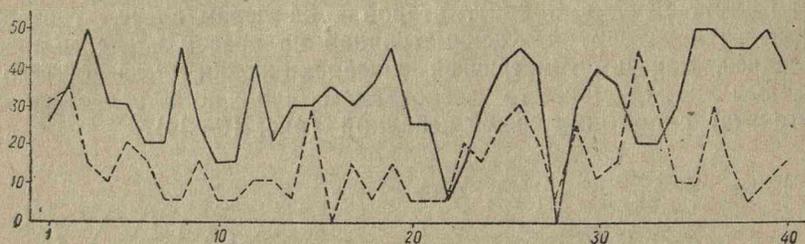


Рис. 8. Эдип. Тактильная дифференцировка (вторая по порядку) на частоту.
Кас. + (—) на левом бедре. Ритм 1-го раздражения за 2 1/2 сек.
Кас. - (---) на левом бедре. Ритм 1-го раздражения за 10 сек.

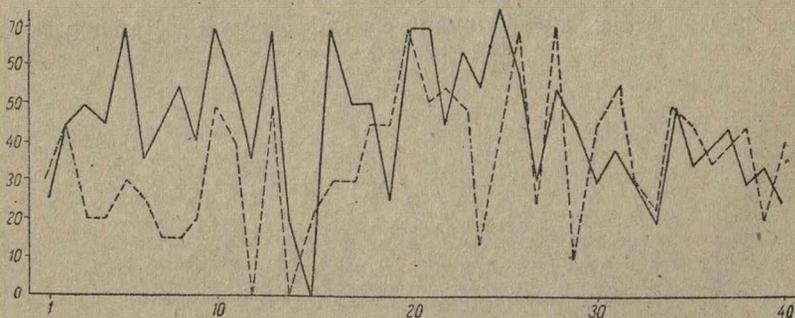


Рис. 9. Эдип. Тактильная симметричная (третья по порядку) дифференцировка.
Кас. + (—) на левом бедре.
Кас. - (---) на правом бедре.

Эдип. Собака сильного, уравновешенного, подвижного нервного типа (сангвиник), но сангвиник с переходом или близко стоящий к холерику.

Первый из тактильных дифференцировок вырабатывалась дифференцировка по месту на боку, второй — по частоте и третьей — симметричная, что облегчало выработку последней дифференцировки. Но испытание ее (с 11-го применения) длительное время по три раза в день при чередовании с положительным рефлексом являлось осложняющим обстоятельством (рис. 7, 8 и 9).

Симметричная дифференцировка наметилась с 3-го раздражения, а первый ноль получился при 12-м применении. Дифференцировка по месту наметилась с 4-го применения, не показав за 46 раздражений нулевого эффекта. Дифференцировка по частоте наметилась с 3-го раздражения с первым нулем на 16-м раздражении. Ультрапарадоксальных фаз за это время было при симметричной дифференцировке 11, при дифференцировке по месту — 3 и при дифференцировке на частоту — 5.

Несколько другие результаты, представленные на рис. 10—14, получились на Послушнике, типичном флегматике. Касалка на правом бедре до выработки на нее дифференцировки применялась как положительный раздражитель с подкреплением 10 раз. Кроме того, выработка симметричной дифференцировки на нее начата была одновременно с трехкратным чередованием ее в каждом опыте с положительной касалкой на левом бедре (с 1-е по 37-е раздражение включительно). Оба эти обстоятельства не помешали выработке и симметричной дифференцировки и чередованию положительного и отрицательного раздражителей.

Величина условного рефлекса на метроном получена за 10 секунд изолированного раздражения. Метрономная дифференцировка была первой.

Из тактильных дифференцировок первой вырабатывалась дифференцировка по месту на левом боку, второй — на левом плече, третьей — симметричная и четвертой — асимметричная на правом плече. Выработка последней, как и симметричной дифференцировки, была осложнена трехкратным в каждом опыте чередованием (с 8-е по 40-е раздражение включительно) с положительной касалкой (рис. 10—14).

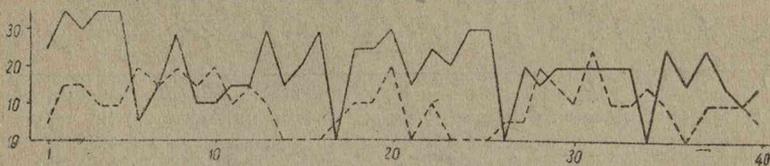


Рис. 10. Послушник. Метрономная (первая по порядку) дифференцировка.

$M_{136}+$ (—).
 $M_{130}-$ (---).

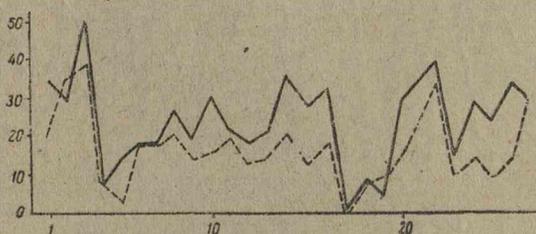


Рис. 11. Послушник. Тактильная дифференцировка (вторая по порядку) по месту.

Кас. + на левом бедре.
Кас. - на левом боку.

Асимметричная дифференцировка установилась сразу, что надо отнести и за счет легкого вида этой дифференцировки, и за счет предварительной выработки дифференцировки на правом плече.

Симметричная дифференцировка наметилась с 4-го раза с первым нулем на 12-м применении. Дифференцировка по месту на левом плече наметилась со 2-го раза, а нулевой эффект получился на 11-м применении. Дифференцировка по месту на левом боку наметилась с 14-го раза, не дав ни разу нулевых эффектов за 28 применений. Ультрапарадокс-

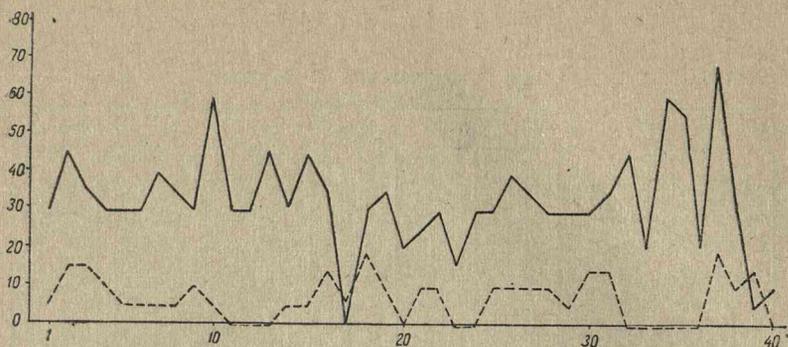


Рис. 12. Послушник. Тактильная дифференцировка (третья по порядку) по месту.
Кас. + на левом бедре.
Кас. - на левом плече.

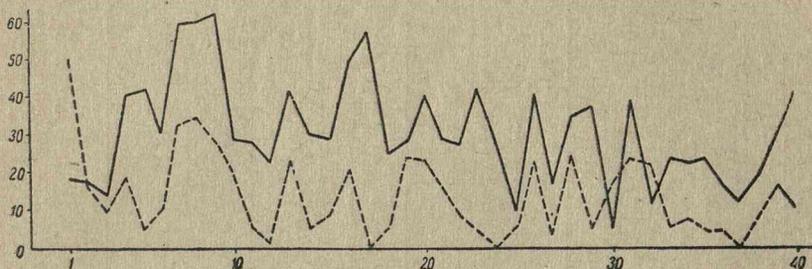


Рис. 13. Послушник. Тактильная симметричная (четвертая по порядку) дифференцировка (— — — — —).
Кас. + на левом бедре.
Кас. - на правом бедре.

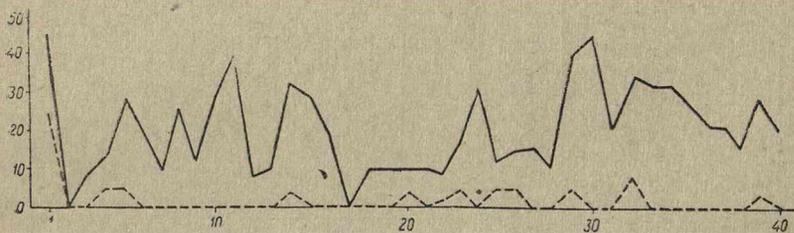


Рис. 14. Послушник. Тактильная асимметричная (пятая по порядку) дифференцировка (— — — — —).
Кас. + на левом бедре.
Кас. - на правом плече.

сальных фаз было при симметричной дифференцировке 3, при дифференцировке по месту на левом плече и левом боку по 2 и при метрономной дифференцировке — 10. Метрономная дифференцировка и по проценту торможения (табл. 4) оказалась у Послушника на одном из последних мест. Наметилась она со 2-го раза, первый ноль пришелся на 14-е раздражение, а торможение при этом развивалось сравнительно вяло.

Ввиду хороших тактильных дифференцировок на Послушнике было поставлено несколько дополнительных опытов с испытанием раздражений (без подкрепления) других мест кожи, наряду с применением выработанных дифференцировок. Эти испытания производились в различном порядке на протяжении 1½ месяцев. Результат приведен в табл. 1.

Если суммировать величины положительного (с левого бедра) и отрицательных рефлексов при раздражениях каждого места кожи, то можно получить в процентах эффект на отрицательные раздражители по отношению к положительному, а отсюда и «процент торможения», вызванного отрицательными раздражителями.

Т а б л и ц а 1

Послушник

Результаты применения положительной и отрицательной касалок¹

порядковый № примечания	название	Условный рефлекс		порядковый № применения	название	Условный рефлекс	
		запазывание (в сек.)	величина (в делениях шкалы)			запазывание (в сек.)	величина (в делениях шкалы)
396	+К левое бедро	3	32	3	-К правый бок		0
43	-К правое бедро	18	8	394	+К левое бедро	8	18
406	+К левое бедро	8	29	1	-К правый крестец	4	18
44	-К правое бедро	14	7	404	+К левое бедро	5	37
425	+К левое бедро	4	33	2	-К правый крестец	8	9
45	-К правое бедро	8	9	421	+К левое бедро	13	18
386	+К левое бедро	3	32	3	-К правый крестец	6	13
45	-К правое плечо		0	410	+К левое бедро	4	37
398	+К левое бедро	4	34	65	-К левое плечо		0
46	-К правое плечо		0	427	+К левое бедро	5	27
408	+К левое бедро	4	25	66	-К левое плечо		5
47	-К правое плечо		0	414	+К левое бедро	5	29
390	+К левое бедро	3	21	1	-К левая лопатка		0
1	-К правая лопатка		0	429	+К левое бедро	4	43
400	+К левое бедро	5	38	2	-К левая лопатка	20	5
2	-К правая лопатка		0	419	+К левое бедро	3	47
412	+К левое плечо	3	32	29	-К левый бок	5	19
3	-К правая лопатка		0	431	+К левое бедро	4	43
392	+К левое бедро	8	27	30	-К левый бок	7	11
1	-К правый бок		4	423	+К левое бедро	4	39
402	+К левое бедро	13	10	1	-К левый крестец	6	31
2	-К правый бок	5	9	433	+К левое бедро	5	43
416	+К левое бедро	5	40	2	-К левый крестец	3	19

¹ +К — положительная касалка; -К — отрицательная касалка.

Так, например, сумма всего слюнного эффекта за три опыта на раздражения кожи правого бедра равна (8 + 7 + 9) 24 делениям шкалы, а сумма слюнного эффекта за те же опыты на раздражениях кожи левого бедра равна (32 + 29 + 33) 94 делениям шкалы. Следовательно, в процентах эффект на отрицательный раздражитель по отношению к положительному равен 25,5. Отсюда торможение в процентах, вызванное раздражителями кожи правого бедра, равно (100 - 25,5) 74,5.

Торможение в процентах дает более наглядное представление о степени дифференцирования собакой раздражений различных мест кожи от раздражений левого бедра. Тогда результат опытов, приведенных в табл. 1, представится в нижеследующем виде (табл. 2). Дифференцировка на правом бедре в период этих опытов еще не достигла максимума своего совершенства.

Таблица 2. Торможение в процентах

Справа	Плечо — 14 см, 100 %	Лопатка — 14 см, 100 %	Бок — 16 см, 83 %	Крестец — 11 см, 45 %	Бедро 75 %
Слева	Плечо — 14 см, 92 %	Лопатка — 14 см, 93 %	Бок — 16 см, 67 %	Крестец — 11 см, 39 %	Бедро +

Расстояния по прямой линии между соседними раздражаемыми местами кожи отмечены в таблице в сантиметрах. Расстояния же между не соседними местами кожи следующие: бедро — бок 21 см, бедро — лопатка 33 см, бедро — плечо 35 см.

Основными пунктами являются: положительный (+) на левом бедре и отрицательный (—) на правом бедре.

Из этих двух рядов с закономерно убывающим торможением видно, что функциональная связь наиболее выражена между симметричными корковыми пунктами, меньше она между пунктами одного полушария и еще слабее между асимметричными пунктами. Иначе не понять, почему торможение при раздражении правого крестца равно 45%, в то время когда оно должно бы быть не меньше 75%, так как по соседству имеется торможение в 83 и в 75%. Очевидно, что корковый пункт для правого крестца находится под сильнейшим влиянием со стороны симметричного пункта для левого крестца, где торможение равно всего лишь 39% вследствие влияния со стороны сильного очага возбуждения в пункте для положительного левого бедра.

Меньший процент торможения (75%) в корковом пункте для правого бедра по сравнению с процентом торможения в пунктах для правого плеча и лопатки (100%) указывает также на более тесную функциональную связь между симметричными корковыми пунктами, так как пункт для правого бедра все еще находится под возбуждающим влиянием со стороны симметричного пункта, чего нет уже для корковых пунктов плеча и лопатки.

Что функциональная связь между соседними пунктами одного полушария сильнее выражена, чем между асимметричными пунктами, видно из меньшего процента торможения для всех пунктов левой стороны тела, где расположен положительный раздражитель. Особенно убедительно за это говорит процент торможения при раздражениях правого бока (новое место) и левого бока. Раздражение левого бока, хотя на нем отрицательная касалка применялась и раньше, вызывает отчетливо меньшее торможение, находясь под влиянием со стороны соседнего левого бедра в большей степени, чем асимметричный левому бедру правый бок. Критическим пунктом является корковое представительство кожи крестца. Этот пункт находится под наибольшим двойным воздействием: под торможением от выработанной дифференцировки на правом бедре и под возбуждением от положительного рефлекса на левом бедре. Здесь особенно интимно и сильно переплетаются взаимоотношения между пунктами симметричными (левый и правый крестец), асимметричными (левое бедро и правый крестец), и соседними в одном полушарии (левое бедро и левый крестец, правое бедро и правый крестец), что и дает в результате тот окончательный эффект, который представлен в табл. 2. Любопытно, что одинаковый процент торможения получился при раздражениях кожи плеча и лопатки.

Таким образом, эти дополнительные опыты на Послушнике вскрывают некоторые качественные стороны и динамику функциональной структуры сложной условно-рефлекторной деятельности, в которой процессы возбуждения и торможения с их иррадиацией и концентрацией выявляются в своем интимном поведении.

Вывод из этих опытов о различной степени функциональной связи между различными корковыми пунктами согласуется с результатами опытов на других наших собаках.

Рыжик. Нервный тип этой собаки с уверенностью мы не смогли установить. Во всяком случае принадлежность к слабому нервному типу исключается. Первой выработывалась тактильная дифференцировка по месту на плече. Может быть, как первая она и далась собаке нелегко. Вскоре введен был условный тормоз бульканье (звук от прогоняемого через воду воздуха к электролампе в 25 ватт) (— БЛ), затем

метрономная дифференцировка и последний — симметричная дифференцировка. Последняя введена после того, как отрицательный метроном применялся 30 раз, отрицательная касалка на левом плече — 51 раз и условный тормоз — 22 раза. На рис. 15—18 представлен ход выработки всех отрицательных рефлексов.

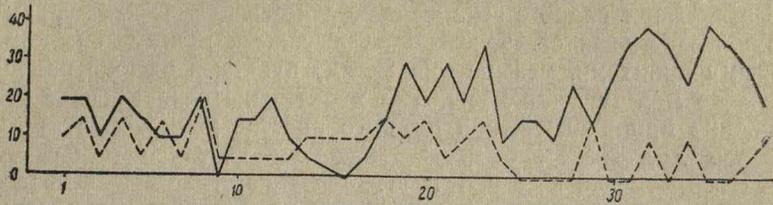


Рис. 15. Рыжик. Тактильная дифференцировка (первая по порядку) по месту.
Кас. + (————) на левом бедре.
Кас. - (-----) на левом плече.

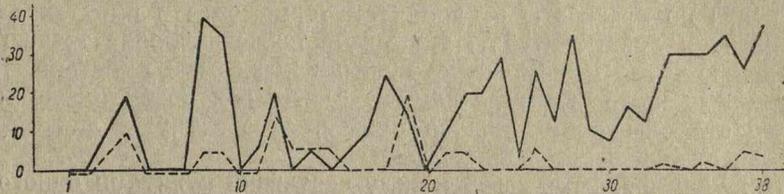


Рис. 16. Рыжик. Условный тормоз (второй по порядку условный отрицательный рефлекс)

Л₂₅ положительный условный раздражитель (————).
Бульканье + Л₂₅ отрицательный условный раздражитель (-----).

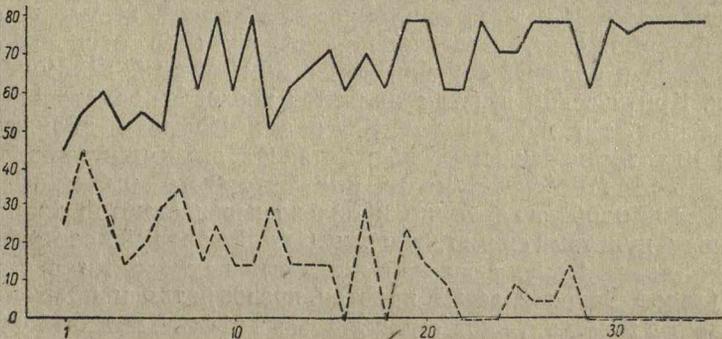


Рис. 17. Рыжик. Метрономная (третья по порядку) дифференцировка.

M₁₃₅ + (————).
M₃₀ - (-----).

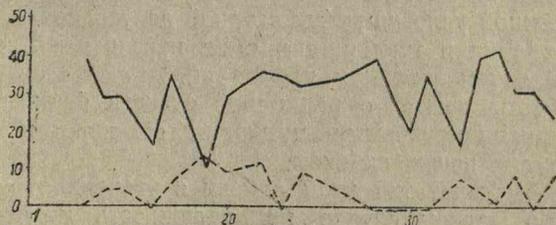


Рис. 18. Тактильная симметричная (четвертая по порядку) дифференцировка.

Кас. + (————) на левом бедре.
Кас. - (-----) на правом бедре.

Дифференцировка по месту наметилась сразу, но первый ноль пришелся только на 25-е раздражение. Кроме того, выработка шла с большими колебаниями и ультрапарадоксальными фазами, которых за приведенный период было 5. Условный тормоз наметился с 8-го раза, а установился с 21-го раздражения. Ультрапарадоксальных фаз было 3. Метрономная дифференцировка наметилась с 3-го применения с первым нолем на 16-м раздражении. Ультрапарадоксальных фаз не было. Симметричная дифференцировка наметилась сразу с первым нолем на 3-м раздражении. Ультрапарадоксальная фаза была один раз. Из четырех отрицательных рефлексов три (условный тормоз, метрономная и симметричная дифференцировки) у Рыжика вырабатывались почти с одинаковым развитием тормозного процесса (табл. 4), что выделяет эту собаку среди других, здесь разбираемых.

На Рыжике выявился и еще один интересный факт. После 38-го применения отрицательная касалка на левом плече стала применяться как положительный условный раздражитель для двигательного условного рефлекса подачи левой лапы и была подкреплена в этой ситуации 81 раз. Со 2-го сочетания при отсутствии двигательного условного рефлекса слюнной условный рефлекс всегда имелся налицо. Эти опыты были закончены 29.IX.1936 г. Дальше шли опыты с подачей одной правой лапы на раздражение с подкреплением касалкой правого плеча, которые закончились 13.XI.1936 г., после чего снова применялась система условных слюнных раздражителей. И в этой системе, и в старой ситуации наряду с положительной касалкой на левом бедре снова была испытана касалка на левом плече без подкрепления. К нашему удивлению, эффект оказался нулевым и в этот раз, и в следующий при условном рефлексе в 45 и 50 делений на положительную касалку на левом бедре. Какой разительный пример значения ситуации, в которой применяется раздражитель! Механизм этого явления, вероятно, более сложен, чем только реципрокные индукционные отношения между корковыми пунктами для положительного левого бедра и отрицательного левого плеча. Но и эти отношения, конечно, играют не последнюю роль. И тогда мы имеем пример чрезвычайно сильных и прочных взаимноиндукционных отношений между процессами возбуждения и торможения.

Шальной. Собака сильно выраженного возбудимого нервного типа (холерик). Имел две дифференцировки: тактильную симметричную и метрономную, которая вырабатывалась первой.

Кудряш. Собака умеренно выраженного возбудимого нервного типа (холерик). Также имел две дифференцировки: тактильную по месту на плече и метрономную, которая вырабатывалась второй.

Шарик. Собака уравновешенного нервного типа, но с малой подвижностью нервных процессов (флегматик). Имел следующие три дифференцировки в порядке их выработки: тактильную по месту на плече, тактильную на частоту и метрономную. Дифференцировка на частоту не приводится вследствие небольшого числа (9) ее применения.

Ход образования отрицательных условных рефлексов у этих трех собак представлен на рис. 19—24.

У Шального симметричная дифференцировка наметилась с 5-го раздражения с первым нолем на 12-м применении. Ультрапарадоксальная фаза наблюдалась 2 раза. Метрономная дифференцировка наметилась сразу с первым нолем на 4-м применении. Ультрапарадоксальных фаз не было.

У Кудряша дифференцировка по месту наметилась с 4-го раздражения с первым нолем на 12-м применении. Ультрапарадоксальная фаза наблюдалась 3 раза. Метрономная дифференцировка наметилась сразу, но первый ноль пришелся только на 32-е раздражение. Ультрапарадоксальных фаз не было. Торможение при метрономной дифференцировке все же достигло большого развития, как это видно из табл. 4.

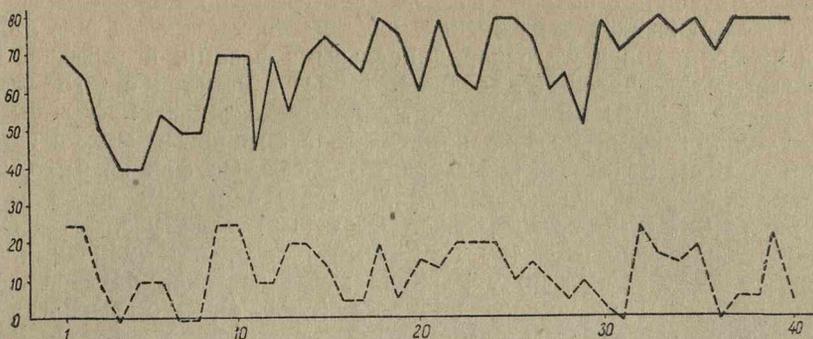


Рис. 19. Шальной. Метрономная (первая по порядку) дифференцировка.

$M_{116} +$ (———).
 $M_{30} -$ (-----).

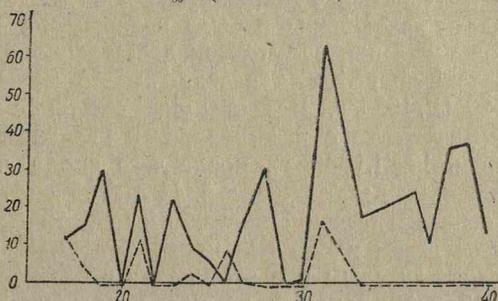


Рис. 20. Шальной. Тактильная симметричная (вторая по порядку) дифференцировка.

Кас. + (———). на левом бедре.
 Кас. - (-----). на правом бедре.

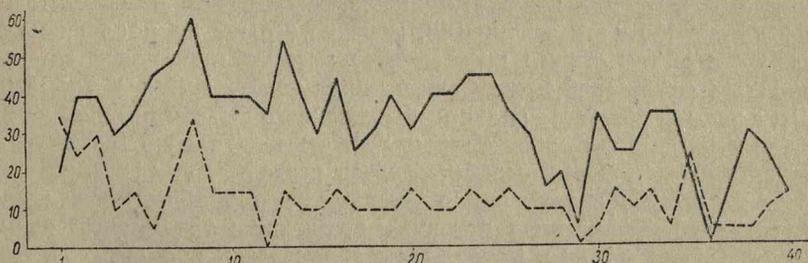


Рис. 21. Кудряш. Тактильная дифференцировка (первая по порядку) по месту.

Кас. + (———). на левом бедре.
 Кас. - (-----). на левом плече.

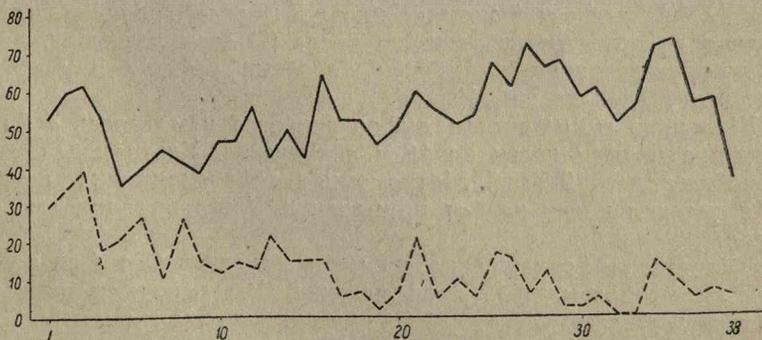


Рис. 22. Кудряш. Метрономная (вторая по порядку) дифференцировка.

$M_{120} +$ (———).
 $M_{30} -$ (-----).

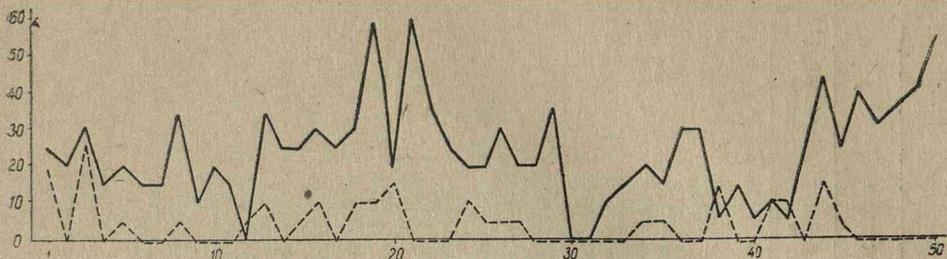


Рис. 23. Шарик. Тактильная дифференцировка (первая по порядку) по месту.
 Кас. + (————) на левом бедре.
 Кас. - (-----) на левом плече.

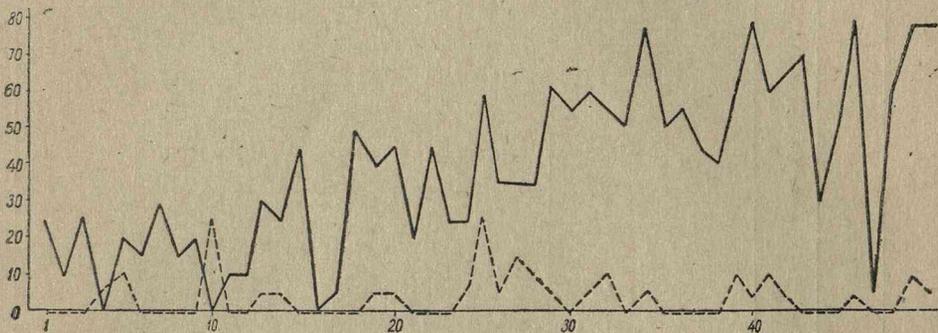


Рис. 24. Шарик. Метрономная (третья по порядку) дифференцировка.
 $M_{130} +$ (————).
 $M_{30} -$ (-----).

У Шарика тактильная дифференцировка по месту наметилась со 2-го раза с первым пометом с этого же раза. Ультрапарадоксальная фаза наблюдалась 3 раза. Метрономная дифференцировка наметилась сразу. Ультрапарадоксальных фаз — 2.

V

Имея у разных собак различные тактильные дифференцировки, мы, естественно, испытали по несколько раз передачу дифференцировок по месту на боку и на плече с одной стороны тела на симметричные места другой половины тела. Эти опыты в сокращенном виде приведены на табл. 3, в которую для сравнения включена собака без коры правого полушария (Шварц).

Передача дифференцировок испытывалась у Кудряча после 94 применений отрицательной касалки на левом плече, у Рыжика — после 30 применений отрицательной касалки на левом плече, у Костромича — после 34 применений отрицательной касалки на правом боку и у Шарика — после 23 применений отрицательной касалки на правом плече.

Как видим, «задолбленная» тактильная дифференцировка передается на симметричное место другой стороны тела, а «молодые» дифференцировки не передаются. А между тем положительный тактильный рефлекс всегда передается на симметричное место и на любое другое. Здесь, следовательно, выступает разница в поведении процессов возбуждения и торможения. Кроме того, как будто бы имеется и противоречие нашему заключению о наиболее тесной функциональной связи между симметричными корковыми пунктами. Однако в такого рода опыты вмешивается растормаживающее влияние ориентировочного рефлекса на новизну раздражителя, и оно тем больше, чем меньшая концентрированность тормозного процесса имеется в данное время. Все это говорит лишний раз за сложность и тонкость корковых процессов, за их чрез-

Таблица 3. Результаты применения положительной и отрицательной касалок¹

Рыжик		Костромич		Шварц		Кудряш	
Условный раздражитель	Условный рефлекс	Условный раздражитель	Условный рефлекс	Условный раздражитель	Условный рефлекс	Условный раздражитель	Условный рефлекс
	запамятование (в сек.)		величина (в делениях шкалы)		запамятование (в сек.)		величина (в делениях шкалы)
название	название	название	название	название	название	название	название
105	+ К левое бедро	+ К правое бедро	+ К правое бедро	+ К правое бедро	+ К правое бедро	+ К левое бедро	+ К левое бедро
30	- К левое плечо	- К правый бок	-	-	- К правое плечо	- К левое плечо	- К левое плечо
1	- К правое плечо	- К левый бок	3	14	- К левое плечо	- К правое плечо	- К правое плечо
2	- К правое плечо	- К левый бок	5	4	- К левое плечо	- К правое плечо	- К правое плечо
3	- К правое плечо	- К левый бок	10	10	- К левое плечо	- К правое плечо	- К правое плечо
			7	25			
			369	7			
			34	18			
			1	0			
			2	3			
			3	7			
			103	13			
			23	20			
			1	5			
			2	6			
			3	14			
			134	16			
			94	2			
			1	24			
			2	10			
			3	5			
				5			
				29			
				20			
				23			
				35			

¹ + К — положительная касалка, - К — отрицательная касалка.

вычайную лабильность и динамичность, что наблюдал и Андреев (1936) в виде фазовых изменений при пробах — раздражениях мест кожи, симметричных положительному и отрицательному пунктам. Наши опыты отличаются от опытов Андреева тем, что и положительный, и отрицательный условные рефлексы вырабатывались на раздражении мест кожи одной стороны тела. Поэтому и результат наших опытов несколько другой, не осложненный влиянием асимметричной дифференцировки, как в опытах Андреева.

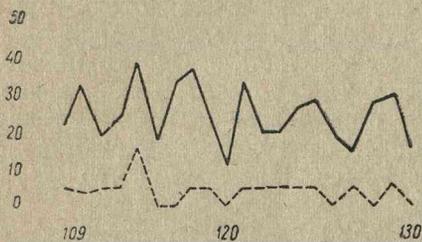


Рис. 25. Костромич. Тактильная симметричная дифференцировка (— — — — —).

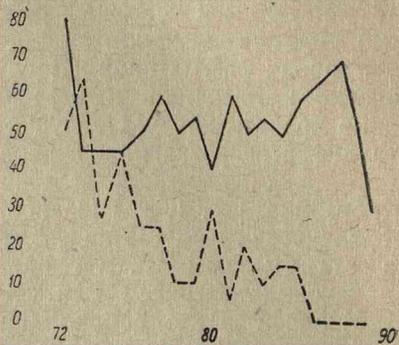


Рис. 26. Цыганка. Тактильная симметричная дифференцировка (— — — — —).

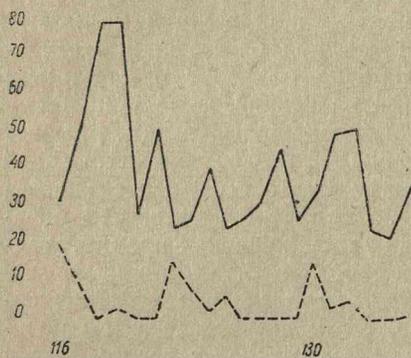


Рис. 27. Эдип. Тактильная симметричная дифференцировка (— — — — —).

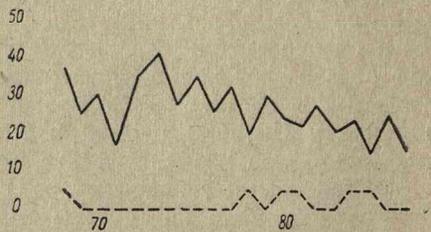


Рис. 28. Послушник. Тактильная симметричная дифференцировка (— — — — —).

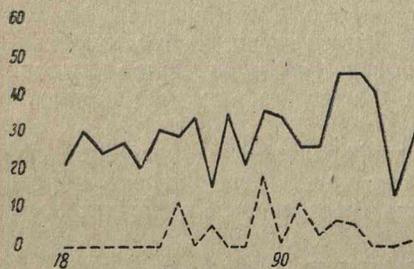


Рис. 29. Рыжик. Тактильная симметричная дифференцировка (— — — — —).

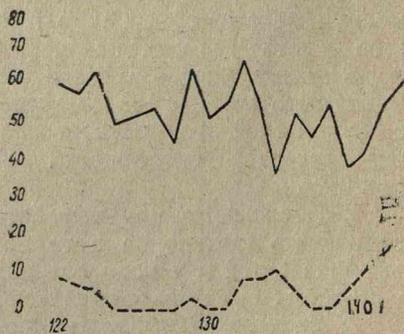


Рис. 30. Шальной. Тактильная симметричная дифференцировка (— — — — —).

Так как симметричная дифференцировка является новой и так как на предыдущих кривых показан только период образования ее, то на следующих рисунках мы приводим по 20 последних применений у разных собак этой дифференцировки для иллюстрации степени и прочности ее образования (рис. 25—30).

VII

Если проанализировать и сравнить изображенный на рисунках в виде кривых ход образования различных дифференцировок у всех наших собак, то результат такого сравнения представится в следующем виде.

1. Метрономная дифференцировка (рис. 1, 4, 10, 17, 19, 22, 24). Характерным для нее является весьма быстро наступающее (за исключением Послушника, рис. 10) расхождение кривых для положительного и отрицательного условных рефлексов, что говорит за легкий вид этой грубой дифференцировки.

У обоих флегматиков (Послушник, рис. 10, и Шарик, рис. 24) образование метрономной дифференцировки резко различалось: очень медленно происходило у Послушника и быстро у Шарика. У Послушника эта дифференцировка шла первой, а у Шарика — третьей. Однако не это обстоятельство сыграло главную роль, так как у двух холериков (Костромич, рис. 1, и Шальной, рис. 19) образование метрономной дифференцировки шло также различно, хотя у обеих собак дифференцировка эта была первой. Отсюда напрашивается заключение, что двух одинаковых холериков или флегматиков не бывает.

У одной только собаки (Цыганка, рис. 4) слабого нервного типа метрономная дифференцировка сразу установилась на нулевом уровне, как и у собаки Фурсикова (Умницы), также слабого нервного типа. Фурсиков (1922) объяснял такое явление непосредственным переходом внешнего торможения (от сильной ориентировочной реакции на новый раздражитель) во внутреннее, развивающееся при образовании отрицательных условных рефлексов. Это объяснение подходит и к нашему случаю, так как, действительно, у Цыганки на всякий, даже и не сильный, но новый раздражитель ориентировочная двигательная реакция была сильно выражена и держалась много дней без ослабления. Такой ход образования первой дифференцировки как будто бы является характерным для собак слабого нервного типа. Следует отметить, что образование у Цыганки второй и третьей дифференцировок — правда, тактильных — шло иначе, как это видно на рис. 5 и 6.

2. Тактильная дифференцировка по месту на плече при положительном раздражителе на бедре (рис. 12, 15, 21 и 23) только у Послушника выработалась легко и быстро. Для остальных собак легкой такую дифференцировку считать не приходится. Она, конечно, не особенно трудная, но и не такая уж легкая, как принято думать. А между тем места раздражений — бедро и плечо — удалены друг от друга на большое расстояние, что, казалось бы, должно было вести к быстрому и легкому различению одного места от другого. Если принять во внимание, что метрономная дифференцировка для наших собак оказалась самой легкой, то, естественно, рождается мысль о более высокой аналитической способности слухового аппарата по сравнению с кожным.

У Послушника при выработке этой дифференцировки, наверное, дала себя знать тренировка в торможении, так как у него дифференцировка эта шла пятой и у него она образовалась быстрее, чем у других собак, у которых она выработывалась первой.

3. Тактильная дифференцировка по месту на боку (рис. 3, 5, 7, 11) для всех собак оказалась трудной. Однако сангвинику Эдипу она далась заметно легче, чем остальным собакам.

4. Тактильная симметричная дифференцировка (рис. 2, 6, 9, 13, 18 и 20) оказалась наиболее трудной из всех. Особенно трудной она оказалась для Эдипа, у которого она выработывалась к тому же и в трудных условиях: с 11-го применения отрицательный раздражитель вводился трижды в опыт в очередь с положительной касалкой в течение 34 дней. За время опытов на такое чередование раздражителей имелась

иррадиация процесса возбуждения, что и задержало образование дифференцировки.

У флегматика Послушника образование симметричной дифференцировки шло несколько лучше, чем у обоих холериков — Костромича и Шальной. У последнего лучше, чем у Костромича. У Костромича и Цыганки — почти одинаково, но в период окончательной выработки этой дифференцировки Цыганка явно отстала от Костромича в развитии торможения.

Кроме того, можно отметить еще и следующие особенности в ходе образования различных дифференцировок у разных собак. На Рыжке особенно подчеркивается тот факт, что дифференцировка по месту на плече при положительном раздражителе на бедре для некоторых собак является весьма трудной. С другой стороны, на этой же собаке видно, что симметричная дифференцировка для некоторых собак является весьма легкой.

Образование той или другой дифференцировки сначала идет хорошо, расхождение кривых для положительного и отрицательного условных рефлексов не оставляет желать ничего лучшего. А затем кривые начинают сходиться или пересекаться, дифференцировка смазывается и лишь значительно позднее устанавливается окончательно. Такая особенность видна на рис. 12, 13 и 21. У некоторых собак при некоторых дифференцировках расхождения, схождения и перекрест кривых происходят циклически по несколько раз. На рис. 3, 10 и 23 видно по четыре таких цикла. Выступала эта цикличность как раз при трудных дифференцировках. Поэтому ее можно понять как результат или следствие трудно-дающегося собаке сбалансирования процессов возбуждения и торможения при выработке отрицательных условных рефлексов. И, следовательно, такую цикличность можно принять за индикатор трудных дифференцировок.

Для более наглядного представления о свойствах различных дифференцировок и для более легкого сравнения их в табл. 4 приводится степень дифференцированности различных отрицательных раздражителей у наших собак в процентах торможения, вычисленных так же, как и у Послушника.

Таблица 4. Степень дифференцирования в процентах торможения

Кличка собаки	Нервный тип	Дифференцировка						
		симметричная	по месту на боку	по месту на плече	по частоте	асимметричная	метрономная	условный тормоз
Шальной	Холерик	43	—	—	—	—	82	—
Костромич	»	22	32	—	—	—	64	—
Кудряш	»	—	—	59	—	—	77	—
Цыганка	Меланхолик	38	55	—	—	—	97	—
Эдип	Сангвиник	23	51	—	60	—	—	—
Послушник	Флегматик	64	30	77	—	95	57	—
Рыжик	?	80	—	63	—	—	82	81
Шарик	Флегматик	—	—	82	—	—	90	—

К табл. 4 можно добавить и процент торможения для симметричной дифференцировки у разных собак в период ее полного образования. Здесь мы имеем две группы собак, для каждой из которых число применений симметричной дифференцировки почти одинаково (табл. 5).

Таблица 5

	Кличка собаки	Число применений симметричной дифференцировки	Процент торможения
1-я группа	Послушник	87	94
	Цыганка	89	60
	Рыжик	99	89
2-я группа	Костромич	133	84
	Эдип	136	88
	Шальной	143	94

Несмотря на разный учет условных рефлексов (то более точный — в делениях шкалы, то менее точный — в каплях слюны) и не везде точно одинаковые условия опытов при выработке различных дифференцировок, как это отмечено выше, перед нами выступают все-таки некоторые закономерности. Например, в период образования все дифференцировки происходили лучше у слабой по нервному типу Цыганки, чем у сильного Костромича. Но у Цыганки примешивалось внешнее торможение, как это ясно видно по метрономной дифференцировке. Дальше же в период полного образования симметричная дифференцировка у Цыганки достигала лишь 60% торможения, тогда как у сильного по нервному типу Костромича развитие торможения при этой дифференцировке дошло до 84%.

Закономерность для большинства собак заключается так же и в том, что самой трудной дифференцировкой оказывается симметричная, затем в убывающем по трудности порядке идут дифференцировки по месту на боку, по месту на плече, асимметричная и метрономная. В нашем случае метрономная дифференцировка грубая. Значит, грубая метрономная дифференцировка оказывается часто более легким видом дифференцирования, чем грубая тактильная по месту на плече. Недаром грубая метрономная дифференцировка является излюбленной и с нее обычно начинают почти все работающие в области условных рефлексов.

Указанная закономерность имеет, однако, относительный характер. Две собаки нарушают ее: Послушник в отношении метрономной и симметричной дифференцировок и Рыжик в отношении симметричной дифференцировки. У последнего любопытно то, что три дифференцировки — симметричная, метрономная и условный тормоз — развили в период образования торможение одного уровня — единственный случай у 8 собак. В отношении метрономной дифференцировки у Послушника можно думать о притуплении слуха как у собаки, которой более 10 лет. Все остальные собаки много моложе Послушника. Но сравнительная легкость образования им симметричной дифференцировки остается налицо. И у Послушника легче всего образовалась асимметричная дифференцировка и труднее всего по месту на боку, так что здесь некоторая закономерность имеется. Рыжик же подтверждает закономерность в одном направлении: грубая метрономная дифференцировка и грубый условный тормоз даются легче, чем грубая тактильная. У Эдипа оказалась наиболее легкой дифференцировка на частоту. Нельзя не отметить того уже известного факта, что собаки возбудимого нервного типа могут далеко продвигаться вперед и в отношении тормозного процесса. Оба холерика — Шальной и Костромич, имевшие симметричную дифференцировку, дали в период образования ее 43 и 22% торможения, а в период полной выработки дифференцировки развили торможение в 94 и

84% — факт, на который следовало бы обратить внимание педагогам и воспитателям.

Симметричная дифференцировка отчетливо отстала в развитии торможения в период окончательной выработки только у одной собаки Цыганки, принадлежащей к хорошей вариации слабого нервного типа. Поэтому эта дифференцировка пригодна для определения нервного типа собак, но только на первом этапе, когда определяется принадлежность собаки к сильному или слабому нервному типу. При этом нельзя пользоваться периодом образования дифференцировки, а надо довести по крайней мере до 100 применений.

У флегматика Послушника и холерика Костромича выработка тактильных дифференцировок производилась при одинаковых условиях. И действительно, дифференцировки по месту на боку у обеих собак дали одинаковое торможение в 30 и 32%. А при симметричной дифференцировке в период ее образования у Костромича развилось торможение втрое слабее, чем у Послушника. Может быть, при симметричной дифференцировке чрезмерная подвижность нервных процессов при очень интимной функциональной связи между корковыми симметричными пунктами мешает быстрой расстановке процессов возбуждения и торможения по своим местам.

Могут возникнуть сомнения, насколько вычисленное нами в процентах торможение для различных дифференцировок отражает истинное состояние тормозного процесса. С этой целью мы внимательно просмотрели каждый опыт. Нам кажется, что имеется вполне удовлетворительное соответствие между отдельными опытами и общим результатом в виде процентного торможения.

VIII

Для формирования и установления новых реципрокных отношений между возбуждением и торможением при выработке отрицательных условных рефлексов характерным должен был бы быть период запаздывания (латентный период) условных рефлексов.

Если судить по отдельным опытам, то не только у разных собак, но и у одной и той же собаки периоды запаздывания во время образования дифференцировок идут с колебаниями в разные стороны. Возможно, что такая неурядица с запаздыванием и характерна для периода формирования новых взаимных отношений между возбуждением и торможением при выработке дифференцировок.

Мы привыкли при образовании отрицательных условных рефлексов к правилу обратной пропорциональности между величиной условного рефлекса и латентным периодом. Однако это правило даже при окончательной выработке условных рефлексов нередко нарушается. Еще чаще оно нарушается в момент образования отрицательных условных рефлексов. Отсюда напрашивается заключение, что выработка отрицательных условных рефлексов идет отдельно в отношении величины условных рефлексов и в отношении периода запаздывания. Лишь ко времени окончательной выработки отрицательных условных рефлексов между этими двумя показателями устанавливается более или менее правильная обратная пропорциональность.

Если взять суммарный результат периодов запаздывания, то некоторая закономерность или соответствие между запаздыванием и величиной рефлексов намечается, т. е. упомянутое правило в общем имеет место. Для симметричной дифференцировки в период образования и в период окончательной выработки ее мы взяли у каждой собаки сумму всех запаздывающих периодов в отдельности при положительной и отрицательной касалках и вывели отношения, приняв сумму периодов запаздывания для положительной касалки за единицу (табл. 6).

Таблица 6

Кличка собаки	Период образования дифференцировки	Период окончательной выработки дифференцировки
Шальной	1:1,3	1:3,2
Костромич	1:1	1:2,6
Цыганка	1:1,3	1:1,5
Эдип	1:1,1	1:1
Послушник	1:1,4	1:1,9
Рыжик	1:3	1:1,8

Во-первых, имеется хорошее соответствие с процентом торможения в табл. 4. Самый большой период запаздывания (в первом столбце) показал Рыжик. Он же дал и самый большой процент торможения в период образования симметричной дифференцировки. Следующим идет и здесь и там Послушник, затем Цыганка и Шальной. На последнем месте здесь и там Эдип и Костромич.

Во-вторых, резко подчеркиваются периодами запаздывания при окончательной выработке симметричной дифференцировки прогресс в торможении у обоих холериков — Костромича и Шального. При окончательной выработке симметричной дифференцировки улучшили, т. е. увеличили, период запаздывания Цыганка и Послушник в соответствии с повышением процента торможения. На одном уровне остался Эдип и странным образом ухудшил, т. е. уменьшил, период запаздывания Рыжик. Надо сказать, что на протяжении нескольких лет работы с Рыжиком он нередко нас подводил своими «странностями». Поэтому до сих пор мы не можем отнести его с уверенностью к какому-либо нервному типу.

Кроме Рыжика, нет соответствия между периодом запаздывания и процентом торможения при окончательной выработке дифференцировки у Эдипа. Период запаздывания остался на одном уровне, а процент торможения поднялся с 23 до 88. Эти исключения подтверждают впечатление о нарушениях правила обратной пропорциональности, которое случается при просмотре каждого опыта в отдельности у каждой собаки.

Ясно, конечно, что и торможение, и возбуждение развиваются и взаимодействуют во времени. Единственный наш критерий времени — период запаздывания. Однако и его мы не всегда в состоянии использовать как следует для проникновения в интимную сущность взаимоотношений нервных процессов. Осложнения вносят колебания и в величину условных рефлексов, и в запаздывающие периоды. Приведем несколько примеров из наших опытов. Запаздывающий период и при положительном метрономе, и при отрицательном — 5 секунд, величина условного рефлекса положительного равна 27 делениям, а отрицательного — 6. Или величина положительного и отрицательного условных рефлексов на симметричные касалки равна 28 и 28 делениям, а запаздывающие периоды — 6 и 3 секундам. Или величина обоих рефлексов по 5 делений, а запаздывающие периоды 20 секунд при положительной касалке и 8 секунд при отрицательной на боку. Одно время нам казалось, что собаки-холерики не могут пустить в ход торможение сразу и потому через 2—3 секунды от начала отрицательного раздражения у них появляется слюнный рефлекс, который затем быстро затормаживается и в общем за 30 секунд раздражения получается небольшой эффект. Собаки других нервных типов, наоборот, давали небольшой

эффект через 20—25 секунд от начала отрицательного раздражения. Однако со временем, исследовав большое число собак, мы не смогли подтвердить это правило.

IX

Посмотрим теперь, дает ли первый ноль у разных собак при различных дифференцировках что-нибудь определенное для характеристики торможения и нервных типов собак. В следующей таблице приведены порядковые номера раздражений, при которых получился первый ноль.

Таблица 7

Кличка собаки	Нервный тип	Дифференцировка						
		симметричная	по месту на боку	по месту на плече	по частоте	асимметричная	метрономная	условный тормоз
Шальной	Холерик	12	—	—	—	—	4	—
Костромич	»	32	29	—	—	—	13	—
Кудряш	»	—	—	12	—	—	32	—
Цыганка	Меланхолик	18	12	—	—	—	1	—
Эдип	Сангвиник	12	>46	—	16	—	—	—
Послушник	Флегматик	12	>28	11	—	1	14	—
Рыжик	?	3	—	25	—	—	16	17
Шарик	Флегматик	—	—	2	—	—	1	—

Снова мы видим, что в одних случаях имеется соответствие в появлении при отрицательных раздражениях первого ноля с предыдущими результатами опытов, а в других случаях никакого соответствия нет. У Рыжика первый ноль на симметричную дифференцировку появился очень рано. У него же на эту дифференцировку в период ее образования был и самый высокий процент торможения.

У Шального первый ноль на отрицательный метроном появился на много раньше, чем на симметричную дифференцировку. И процент торможения при образовании метрономной дифференцировки был значительно выше, чем при симметричной дифференцировке. Подобное же соответствие имеется у Костромича, Цыганки, Послушника. Нет соответствия у Кудряша и Эдипа.

В отношении характеристики нервных типов первый ноль при дифференцировке по этим опытам ничего определенного не дает. В отношении же предсказания развития торможения при отрицательных рефлексах первый ноль может дать в большинстве случаев (а не во всех) правильную ориентировку: раннее появление его указывает на хорошо идущее развитие тормозного процесса.

Коснемся ультрапарадоксальной фазы. В табл. 8 приведено число ультрапарадоксальных фаз у разных собак за период образования различных дифференцировок.

Как видно из этой таблицы, ультрапарадоксальная фаза не такая уж редкость и может иметь место при самых обычных условиях опытов. В случае Петровой (1922) хроническая ультрапарадоксальная фаза явилась следствием появления болезненно заторможенного коркового участка для положительного метронома, откуда все время имелась положительная индукция на корковый пункт для отрицательного метронома, который поэтому давал больший условный рефлекс по сравнению с положительным метрономом. Последний часто не давал никакого эффекта. В нашем случае ультрапарадоксальная фаза была летучей

Таблица 8

Кличка собаки	Нервный тип	Дифференцировка						
		симмет- ричная	по месту на боку	по месту на плече	по часто- те	асиммет- ричная	метроном- ная	условный тормоз
Шальной	Холерик	2	—	—	—	—	0	—
Костромич	»	6	7	—	—	—	0	—
Кудряш	»	—	—	3	—	—	0	—
Цыганка	Меланхолик	6	5	—	—	—	0	—
Эдип	Сангвиник	11	3	—	5	—	—	—
Послушник	Флегматик	3	2	2	—	0	10	—
Рыжик	?	0	—	5	—	—	0	3
Шарик	Флегматик	—	—	3	—	—	2	—

только в период образования дифференцировок, когда особенно неустойчивы оба процесса и когда нервной системе предъявляется задача не легкого дифференцирования. Если физиологический механизм ультрапарадоксальной фазы рассматривать как положительную индукцию с заторможенного положительного коркового пункта на отрицательный, то тогда надо принять, что в наших опытах вызываемое отрицательным раздражителем торможение в силу иррадиации захватывало разные корковые пункты, в том числе и пункты для положительных раздражителей. В момент формирования новых реципрокных отношений между возбуждением и торможением неумеренное, не точно отмеренное и не к месту «пригнанное» торможение весьма вероятно. Это подтверждает тот факт, что в период окончательной выработки симметричной дифференцировки, в период отрегулированных и устоявшихся отношений между возбуждением и торможением ультрапарадоксальная фаза была только один раз у одной собаки — Цыганки, и как раз у собаки слабого нервного типа. Такой же физиологический механизм обуславливает и парадоксальную фазу, почему между ней и ультрапарадоксальной фазой нет принципиальной разницы. Причины, вызывающие появление этих фаз, несмотря на один и тот же механизм, могут быть различные: патологические состояния нервной системы, трудность нервной задачи, обычные виды внутреннего торможения. Все эти причины вызывают и уравнительную фазу.

В наших опытах ультрапарадоксальная фаза, так же как и первый ноль при дифференцировках, то соответствует упомянутой закономерности, то нет.

Из всех собак только Послушнику всего труднее далась метрономная дифференцировка. И только у Послушника при метрономной дифференцировке за 64 ее применения было 10 случаев ультрапарадоксальной фазы. Это не случайность. Из всех собак только Рыжику далась легко симметричная дифференцировка. И только у него при этой дифференцировке не было ни одной ультрапарадоксальной фазы. При особенно трудных условиях (трократное применение в течение длительного периода в каждом опыте отрицательной симметричной касалки) происходила выработка симметричной дифференцировки у Эдипа. И у него число ультрапарадоксальных фаз при этой дифференцировке самое большое. Нет соответствия между числом ультрапарадоксальных фаз и напряжением тормозного процесса у Послушника при дифференцировках по месту на боку и на плече, у Костромича — при дифференцировках симметричной и по месту, у Эдипа — при дифференцировках по месту и по частоте. И снова имеется закономерность в появлении ультрапарадоксальных фаз при симметричной дифференцировке, если сравнить Шальной и Костромича, Послушника и Шальной с остальными соба-

ками. Поэтому и ультрапародская фаза, как и первый ноль, может служить если не абсолютным, то относительным показателем взаимоотношений между возбуждением и торможением при выработке различных дифференцировок, указывая на трудность для собак выработки того или другого отрицательного условного рефлекса.

XI

Образование симметричной дифференцировки в наших опытах не подлежит сомнению. Зрительный компонент при раздражении касалками нами исключался, как и в опытах Быкова. Звуковой компонент при действии касалок абсолютным образом не исключался ни в наших опытах, ни в опытах Быкова, Подкопаева и Григорович.

Мы склонны приписывать удачу наших опытов и неудачу других авторов количеству мясо-сухарного порошка, даваемого каждый раз для подкрепления условных рефлексов. После опытов Клецова (1936), Ганта (Gantt 1938), Петровой (1937) и наших (в печати) ясно, что этот фактор, определяющий силу безусловного раздражителя и зависящий от него эффект условного раздражителя, играет первостепенную роль.

При решении собаками различных нервных задач требуемое условиями опытов соотношение между возбуждением и торможением может установиться при определенной, хотя и колеблющейся в известных пределах физиологической силе условных раздражителей, как мы это видели при выработке попеременной подачи то правой, то левой передней лапы (в печати). Мы помним о динамичности и подвижности условных рефлексов, подвергающихся легко всевозможным влияниям внутренней среды организма и внешней обстановки. Мы должны также постоянно помнить, что имеющийся фон величин условных рефлексов — это фон только при данной порции подкрепления и что при одном таком фоне далеко не все задачи могут решаться собакой. Отсюда возникает новое требование: проводить опыты с предъявлением собакам нервных задач серийно на разных порциях подкрепления.

В опытах Быкова, Подкопаева и Григорович, возможно, были и еще другие, затрудняющие выработку симметричной дифференцировки обстоятельства, но главным, нам кажется, была неподходящая порция подкрепления, что авторы не могли учесть, так как установление большой роли меняющихся порций подкрепления есть достижение позднейшего времени.

Часть последних опытов на Эдипе, Рыжике и Шальном предоставлена нам сотрудником лаборатории Л. П. Розановым, которому и приносим товарищескую благодарность.

Выводы

1. Различные тактильные и метрономная дифференцировки у большинства исследованных нами собак располагаются в следующий, убывающий по трудности их образования ряд: симметричная, по месту на боку, по месту на плече, на другую частоту ритма раздражения, асимметричная и грубая метрономная.

2. Дифференцировка по месту на плече при положительном раздражителе на бедре для многих собак не является легкой.

3. Передача различных дифференцировок на разные места кожи обеих сторон тела (Послушник) происходит для каждого пункта своеобразно на основании правила, излагаемого в следующем пункте.

4. Наиболее тесно функционально связанными оказываются симметричные корковые пункты, меньше — соседние пункты одной стороны

и всего меньше — асимметричные. Из этого правила для некоторых собак имеются исключения.

5. В деятельности симметричных корковых пунктов особенно подчеркивается существование наряду с анатомической также функциональной структуры.

6. Опытами с передачей дифференцировок на разные места кожи дается возможность изучения интимной динамики нервных процессов и функциональных структур (организаций) сложной и трудной условно-рефлекторной деятельности.

7. Выработанная тактильная дифференцировка по месту передается легко и точно на симметричное место другой стороны тела лишь при «задолбленной» дифференцировке, т. е. при дифференцировке с хорошо концентрированным торможением.

8. Хотя симметричная дифференцировка для большинства собак и является самой трудной, однако выработка ее возможна у собак всех нервных типов, но только при подходящей физиологической силе условного положительного раздражителя.

Такая дифференцировка дает возможность изучать физиологию симметричных корковых пунктов.

9. Неоднократная цикличность, смена периодов с хорошим дифференцированием периодами полного отсутствия дифференцирования при выработке какой-либо дифференцировки указывает на трудный вид этой дифференцировки.

10. При образовании различных дифференцировок ясно выступают индивидуальные различия собак даже в пределах одного какого-либо нервного типа.

11. Собаки слабого нервного типа отстают от собак сильного нервного типа в развитии тормозного процесса при трудных дифференцировках в период их окончательного установления.

12. Огромное значение тренировки в тормозном процессе выступило у всех собак, но особенно ярко — у собак сильного возбуждимого нервного типа (холериков), которые достигают с временем высокого совершенства в образовании тонких и потому трудных дифференцировок.

13. Нулевой эффект на отрицательный условный раздражитель с первого его применения может служить показателем слабого нервного типа. Появление же первого ноля после нескольких применений не является характерным индикатором нервного типа, хотя раннее его появление и указывает иногда на хорошо идущее развитие тормозного процесса. Обратного заключения сделать нельзя: и при запоздалом нулевом эффекте дифференцировка может в дальнейшем дойти до высокого совершенства.

14. Число ультрапарадоксальных фаз при выработке дифференцировки, не являясь показателем нервных типов, определенно указывает на трудный вид дифференцирования. Ультрапарадоксальная фаза — не редкое явление при выработке сколько-нибудь трудных дифференцировок.

15. Периоды запаздывания отрицательных условных рефлексов за время их образования и особенно во время их полной выработки характеризуют развитие тормозного процесса, но индикатором нервных типов служить не могут.

Ко времени окончательной выработки дифференцировок имеется правило обратной пропорциональности между периодом запаздывания (в секундах) условных рефлексов и их величиной (в делениях измерительной шкалы).

16. Первый ноль при дифференцировках, число ультрапарадоксальных фаз и характер периодов запаздывания условных рефлексов у большинства собак соответствуют напряженности тормозного процесса (в процентах торможения) при различных дифференцировках, подтверждая

тот убывающий ряд по трудности образования дифференцировок, который приведен в первом выводе.

17. Ход образования симметричной дифференцировки и особенно окончательный результат могут служить характеристикой слабого или сильного нервного типа, не давая указаний на принадлежность к определенному (одному из трех) сильному нервному типу.

18. Зафиксированное и натренированное взаимоотношение между процессами возбуждения и торможения в одной ситуации опытов (при выработке дифференцировки) может сохраниться полностью в течение нескольких месяцев, несмотря на основательно произведенную переделку отрицательного рефлекса в положительный, но при другой ситуации опытов (при выработке условного рефлекса в виде подачи лапы). Отсюда ясно, что экспериментальная обстановка и ситуация отдельных групп опытов имеют чрезвычайно большое значение в высшей нервной деятельности собак.

19. Опыты на решение животными различных нервных задач необходимо проводить серийно, меняя в каждой серии порции подкрепления, так как решение задачи при одной порции подкрепления может получиться, а при другой порции — нет. Отсюда отрицательный результат решения различных нервных задач при одной только порции подкрепления не может быть убедительным.

Л и т е р а т у р а

Андреев Л. А. Бюлл. ВИЭМ, № 3—4, 1936.

Архангельский В. М. Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, I, в. 1, 1924.

Быков К. М. Арх. биол. наук, юбилейный том в честь акад. И. П. Павлова, 1924.

G a n t t W. Horsley Физиол. журн. СССР, XXIV, в. 1—2, 1938.

К л е ш о в С. В. Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, VI, в. 2, 1936.

Петрова М. К. Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, I, в. 1, 1924.

Петров М. К. Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, VII, стр. 179, 1937.

Петрова М. К. Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, VII, стр. 535, 1937.

Подкопаев Н. А. и Григорович Л. С., Врач. дело, № 1—4, 1924

Потехин С. И., Тр. О-ва русских врачей, 78, 1911.

Розенталь И. С. Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, I, в. 2—3, 1925.

Фурсиков Д. С. Русск. физиол. журн. IV, 1922.

Comparative characteristics of different tactile discriminations

By L. V. VASSILIEVA AND I. S. ROSENTAL

Leningrad Branch of the Gorky All-Union Institute for Experimental Medicine
(I. P. Pavlov Department of Physiology. Histophysiological Laboratory)

Eight dogs, representatives of all types of nervous systems, were made to elaborate various tactile differentiations against a tactile positive stimulus applied to the skin of the thigh. The negative stimulus was applied at the side or shoulder, or symmetrically, or, again, at the same place as the positive stimulus, but with a rhythm of lower frequency.

The differential conditioned responses to touch were compared with those to a metronome of 80 beats per minute as against 130 beats for the positive stimulus.

The comparison of differential responses was made while they were in progress of formation and, partly, after they were established in full strength. As indices of comparison were used — 1) the intensity of the inhibitory process expressed in terms of the inhibition ratio die to negative conditioned reflexes; 2) the retardation periods of conditioned reflexes; 3) the appearance of the first zero response to negative stimuli; and 4) the number of ultra-paradoxical phases for the period of formation of the differential response.

From the observations made in these experiments the authors have arrived at the following conclusions.

1) With most of the dogs investigated their differential conditioned responses, tactile and to a metronome, are decreasingly difficult to develop in the following order: symmetric, side, shoulder, different stimulation frequency, asymmetric, and sharp change of the frequency of metronome beats.

2) When the negative stimulus is applied to the shoulder and the positive to the thigh, discrimination is no easy matter for many dogs.

3) In applying the conditioned stimuli at various places on either side of the body we found the differential response for every point to be in accordance with the following rule.

4) Functional correlation is most between symmetrical cortical points, somewhat less between neighbouring points of the same side and the least between asymmetric point. Some exceptions to this rule however were noticed with some of the dogs.

5) In the activity of symmetric cortical points is peculiarly reflected the existence of functional structure along with anatomical structure.

6) Discrimination experiments extended over various parts of the skin offer the possibility of studying the inner dynamics of neural processes and functional structures (organizations) involved in the conditioned reflexory activity, which is a very complex and difficult subject.

7) A tactile discrimination developed in respect to a certain place is not easily and accurately transmitted to the symmetrical place on the other side of the body unless it is firmly established which implies the existence of a well concentrated inhibition.

8) Although for the majority of the dogs the symmetric discrimination presents the greatest difficulties yet it can be developed by all neural types provided that the positive conditioned stimulus has a suitable physiological strength. By means of this discrimination it is possible to study the physiology of symmetric cortical points.

9) Repeated cyclicity or the alternation of periods of good discrimination with periods of completely effaced discrimination is evidence that the given kind of discrimination cannot be developed easily by the dog.

10) As various discriminations are developed there come clearly out individual differences in dogs even within one and the same type of nervous system.

11) Dogs of the weak type are behind those of the strong type in developing the inhibitory process in the case of a difficult discrimination and at the time when it is fully established.

12) The powerful factor of training in the inhibitory process was manifested in all dogs, but it stood out with especial clearness in dogs of the strongly excitable type (choleric). These dogs had attained a very high standard of perfection in developing fine and thereby difficult discriminations.

13) A zero effect to a negative conditioned stimulus presented for the first time may serve to indicate a weak type of nervous system. After several trials the first zero effect is no longer indicative of type though its earlier appearance is sometimes a sign of a good development of the inhibitory process. The inverse is not true, and discrimination can reach a very high level though the zero effect may have been late to appear.

14) The number of ultra-paradoxical phases when a discrimination is being elaborated tells nothing about the type of nervous system but is definitely a measure of the difficulty involved in establishing the discrimination concerned. The paradoxical phase is not seldom encountered on the way toward establishment of not altogether easy discriminations.

15) The retardation periods of negative conditioned reflexes, when the latter are in progress of formation and especially after they are fully established, characterize the development of inhibitory process but give no indication as to what is the neural type of the animal experimented upon.

By the time when a discrimination is completely developed the retardation period (as measured in seconds) and the value of the conditioned reflex (measured in divisions of a graduated scale) are governed by the inverse proportionality law.

16) In most of the dogs tested for discrimination development, the first zero response, the number of paradoxical phases and the character of the retardation periods were definitely related to the intensity of the inhibitory process (% of inhibition), and different discriminations could again be arranged according to decreasing difficulty of their development in the order referred under 1).

17) The development of a symmetric discrimination, its course and especially its ultimate result, may serve to distinguish the weak neural type from the strong but gives no further detail which might assist one in referring the dog tested to one of the three subtypes within the strong type.

18) Once a relationship between the excitatory and inhibitory process is fixed by training in some experimental situation (in course of the development of a differential response) it can continue undiminished for several months but in another situation (when the dog is being taught to hold out its paw) in spite of the fact that the negative reflex has been thoroughly reversed into the positive reflex. It will be obvious that experimental situation, both at large and in separate groups of tests has a powerful influence on the higher neural activity of dogs.

19) Animals should be trained to accomplish neural tasks in serial experiments, each series differing from the next in the amount of reinforcement; because what can be achieved with one portion of reinforcement is not achieved with another portion. Little reliance can therefore be placed on negative results obtained in such conditioning experiments in which only one portion of reinforcement was used.

К физиологии корковых симметричных пунктов Сообщение I. Взаимоотношение процессов возбуждения и торможения при двигательных условных рефлексах у собак

Л. В. ВАСИЛЬЕВА и И. С. РОЗЕНТАЛЬ

Гисто-физиологическая лаборатория Физиологического отдела им. акад. И. П. Павлова
Ленфилиала ВИЭМ им. М. Горького

Исследованиями Шеррингтона подробно изучены реципрокные отношения между центрами спинного мозга. Следствием такого рода отношений между центрами является сложная и тонкая координация двигательных актов. На реципрокные отношения между центрами головного мозга обращал внимание еще в 1896 г. Введенский (1897), из лаборатории которого затем вышла специальная экспериментальная работа Ухтомского (1911), посвященная зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний. В этой работе также имеется определенное указание на угнетающее влияние возбужденных центров на центры, по функции противоположные первым.

В лабораториях И. П. Павлова изучение реципрокных отношений между корковыми центрами занимает одно из центральных мест в учении об условных рефлексах. Методом условных рефлексов исследуется взаимозависимость между процессами возбуждения и торможения не только в разных пунктах коры, но и в одном и том же пункте. Особенный интерес с точки зрения реципрокных отношений вызывают корковые пункты, симметрично расположенные в обоих больших полушариях мозга. Однако относящийся сюда экспериментальный материал невелик и противоречив. Протопопов (1925) пытался выработать у собак оборонительный условный рефлекс отдергивания одной передней ноги на тон до фисгармонии, а отдергивание другой передней ноги — на тон ля, сопровождая эти условные сигналы раздражением электрическим током кожи то первой, то второй лапы. Результат получился отрицательный, и автор заключает: «во всяком случае приведенные опыты показывают, что доминантные рефлекторные пути у собак обладают чрезвычайной козностью и высокой степенью напряжения, что, повидимому, исключает возможность образовать одновременно в обоих полушариях два симметричных фокуса возбуждения».

Афанасьев выработал у собак, хотя и с большим трудом, оборонительный электрокожный условный рефлекс поднятия одной лапы на звонок, а противоположной лапы — на тактильное раздражение. Ильинский (1929) выработал у собак же, и также с большими затруднениями, условный оборонительный рефлекс поднятия левой лапы на звонок, правой — на свет, а затем и на колокольчик. Из работ авторов нет возможности понять противоречивый результат опытов. Отметим еще, что у человека подобные рефлексы вырабатывались Чмыховым без особых затруднений.

Мы столкнулись с работой симметричных корковых пунктов при выработке у собак условного пищевого двигательного рефлекса в виде попеременной подачи то правой, то левой передней лапы в одном и том же опыте на однородные для обеих лап раздражители — или на звуковые, или на зрительные, или на тактильные. Первоначальный результат

этих опытов (1936) был отрицательным. Собаки, в конце концов, подавали одну только лапу или рефлекс отсутствовал совсем. Но стоило нам к условному раздражителю присоединить движение рукой по направлению к соответствующей лапе, как быстро наступало правильное во всех случаях решение задачи, т. е. комплексный условный раздражитель, как более сильный, безотказно вызывал требуемый условный рефлекс. Отсюда легко было притти к физиологическому усилению наших условных раздражителей, чего можно достичь посредством увеличения порции пищевого подкрепления, так как опытами Клещова (1935) и Ганта (Gantt, 1938) было показано повышение условных рефлексов от увеличения подкормки при остающейся без изменений физической силе условных раздражителей.

Таким образом, наметилась серия опытов на собаках разных нервных типов, с одной стороны, для выяснения указанных выше противоречий, а с другой — для выявления характера реципрокной связи между процессами возбуждения и торможения, когда процесс торможения возникает в одном из симметричных корковых пунктов в силу отрицательной индукции от более сильного очага возбуждения в другом из симметричных пунктов.

Методика

У разных собак к выработке попеременной подачи то левой, то правой передней лапы мы приступали по-разному. Или сначала вырабатывали условный двигательный рефлекс подачи одной лапы, затем в другой серии опытов вырабатывали рефлекс подачи второй лапы и затем уже в новой серии опытов требовали от собаки строго попеременно через шестиминутные интервалы подачу левой и правой лапы. У других собак начинали чередование с места, т. е. с первого же опытного дня вырабатывали рефлекс попеременной подачи то левой, то правой лапы без предварительной выработки рефлекса подачи одной которой-нибудь лапы. К последнему приему мы стали прибегать потому, что при первом приеме чередование оканчивалось преимущественным поднятием той лапы, подача которой вырабатывалась последней, как это видно на рис. 1. Более того, оказалось необходимым один опыт начинать с подачи левой лапы, а другой опыт — с подачи правой, так как если чередование начинать в каждом опыте с одной и той же лапы, то чередование может решиться преимущественной подачей именно этой лапы, как это видно на рис. 4. Во всех опытах и у всех собак условный раздражитель пускался на 15 секунд до еды и продолжался еще 5 секунд во время еды. Если в течение 10 секунд не было активного поднятия лапы, то соответствующая лапа бралась (пассивное поднятие лапы) экспериментатором и держалась в руке 5 секунд до еды и 5 секунд во время еды. Если правильная подача лапы произошла через 2—3 секунды от начала условного раздражения, то лапа быстро бралась и держалась в руке до 15-й секунды, когда давалось подкрепление в виде смоченного водой мясо-сухарного порошка. В некоторых случаях, когда активного поднятия лапы не было в течение 10 секунд и когда желательно было проверить образование условного двигательного рефлекса, мы продолжали отставление условного раздражителя от еды на более длительное время — до $\frac{1}{2}$ —1—2 минут.

Кроме того, учитывался слюнный условный рефлекс, величина которого измерялась за 15 секунд условного раздражения количеством капель слюны, стекавшей с носика металлической вороночки, приклеенной к щеке собак на месте выхода слюнного протока. Собаки во время опыта находились на полу, были свободны и сидели, как правило, вблизи экспериментатора.

У некоторых собак в некоторые периоды и система условных слюнных рефлексов и чередование подачи лап применялись в один опыт: или сначала собака ставилась в станок и испытывались слюнные условные рефлексы, а затем собака спускалась на пол и испытывались двигательные условные рефлексы, или в другом опыте — наоборот. На такого рода опытах нам хотелось сравнить течение произвольных и произвольных реакций.

Однако сравнить латентные периоды слюнного и двигательного условных рефлексов было нельзя, так как стекание слюны по вороночке требует времени и потому истинный латентный период маскируется, чего нет при двигательном рефлексе. Точно так же мы не имели возможности сравнить скорость образования слюнного и двигательного рефлексов, так как слюнный рефлекс имелся, как правило, с первого же раза вследствие предварительной выработки системы условных слюнных рефлексов. При такой методике исследования рефлекс попеременной подачи передних лап является по своей функциональной структуре весьма осложненным очагами возбуждения и равной и разной силы в различных корковых зонах обоих полушарий. Однако на последнем этапе этот рефлекс осуществляется, несомненно, при участии корковых симметричных пунктов двигательной области.

Экспериментальная часть

Костромич. Холерик, с сильным преобладанием процесса возбуждения над торможением. Агрессивен. Систему условных слюнных пищевых рефлексов держал день за днем на хорошем уровне с зависимостью эффекта от физической силы раздражителей. Условный положительный рефлекс на сверхсильный раздражитель — трещотку

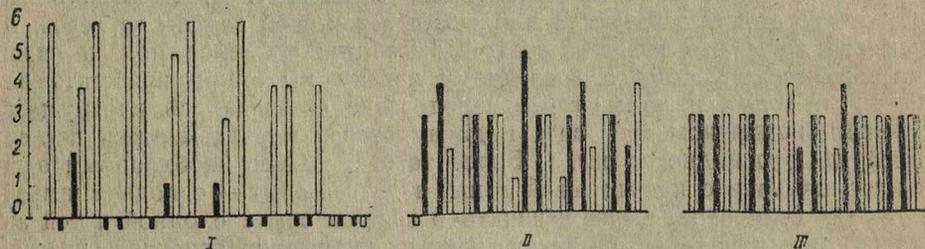


Рис. 1. Костромич. Ход образования условного двигательного рефлекса в виде попеременной подачи левой (светлые столбики) и правой (черные столбики) передних лап. I — при подкреплении 10 г сырого мяса; II — при подкреплении 30 см² мясо-сахарного порошка; III — при подкреплении 60 см² мясо-сахарного порошка.

(стук молотками по пустому ящику) превышал по своей величине все остальные рефлексы, что указывает на силу корковых клеток. Дифференцировки были или абсолютными, или с незначительным эффектом. В системе условных слюнных раздражителей, кроме трещотки, были еще звуковые раздражители — электрический звонок и удары метронома, что не помешало на звуковые же раздражители (тон ля, бульканье и шипенье) выработать при подходящей порции подкрепления чередование условных двигательных рефлексов подачи правой и левой лапы. Рефлекс поднятия правой и левой лапы был выработан раздельно. Условными раздражителями для подачи левой лапы служили сначала тон ля от гармонного духового язычкового камертона, а впоследствии шипенье выходящего из грамфонной трубы воздуха. Для подачи правой лапы условным раздражителем был избран звук бульканья от воздуха, прогоняемого через воду в колбе.

Ход образования чередования рефлексов у Костромича представлен на рис. 1.

При подкреплении 10 г. сырого мяса чередование рефлексов закончилось преимущественным поднятием левой лапы, а затем и полным отказом от подачи лап. При подкреплении 30 см³ смоченного водой мясо-сухарного порошка попеременная подача то левой, то правой лапы выработалась удовлетворительно. И, наконец, при еще большей порции подкрепления — 60 см³ порошка — задача эта решена собакой полностью. В начале условный слюнный рефлекс, как правило, имелся налицо всегда. Ко времени же окончательного образования чередования двигательных рефлексов слюнный рефлекс или отсутствовал, или был понижен.

Понижение, а иногда и отсутствие слюнных условных рефлексов при подкреплении их 60 см³ порошка как будто бы противоречит указанным выше опытам Клецовца и Ганта. На самом же деле здесь имеют место антагонистические отношения между слюнными и двигательными условными рефлексами, и именно тогда, когда условный двигательный рефлекс образовался прочно. А образовался он и получил свою настоящую силу при большой порции подкрепления. Подобное торможение вследствие отрицательной индукции от двигательного рефлекса на слюнные условные рефлексы чрезвычайно ярко сказалось у собаки Тунгус с резко выраженным пищевым двигательным условным рефлексом в виде напряженной «стойки» над кормушкой за все 30 секунд изолированного действия каждого условного раздражителя. При этом слюнный условный рефлекс или был очень мал, или полностью отсутствовал.

Кудряш, холерик с небольшим преобладанием процесса возбуждения над торможением.

Выработка рефлексов начата сразу с чередования. Для условных тактильных раздражителей служили, как и у всех остальных собак, касалки на левом плече для подачи левой лапы и на правом плече для подачи правой лапы. Раздражение наносилось в ритме — одно прикосновение к коже за каждые 2½ секунды.

Обе эти касалки раньше в системе условных слюнных рефлексов служили отрицательными условными раздражителями и были применены (без подкрепления) на правом плече 10 раз, а на левом плече — 101 раз. Раздражение касалкой левого бедра было положительным, т. е. подкреплялось едой. Положительные условные рефлексы у Кудряша образовывались очень быстро и величина их соответствовала физической силе условных раздражителей. Дифференцировка касалки на левом плече наметилась со второго раза и скоро выработалась окончательно, однако с небольшим эффектом, что является характерным для собаки-холерика. Запаздывающего на 3 минуты условного пищевого рефлекса за 62 сочетания не выработалось. Выработка попеременной подачи то правой, то левой лапы при подкреплении 15 см³ порошка проводилась в течение 36 опытов с отрицательным результатом (на рис. 2 приведено 16 опытов). Слюнный условный рефлекс при этом был налицо постоянно, начиная со второго дня опытов, в размере 3—4 капли слюны. Таким образом, отрицательный слюнный условный рефлекс на касалки на плечах быстро переделался в положительный, несмотря на то, что касалка на левом плече была применена как отрицательный раздражитель (без подкрепления) 101 раз. И условный двигательный рефлекс при чередовании подачи лап бывал также всегда, если к раздражению касалками присоединялось протягивание к соответствующей лапе руки экспериментатора. Затем было проведено 10 опытов (рис. 2) на подачу одной правой лапы по 6 сочетаний в опыт раздражений касалкой правого плеча с пассивным поднятием лапы и с последующим подкреплением едой. Результат — отрицательный. Тогда протягивание руки присоединялось к раздражению правой касалкой систематически (этих опытов на рис. 2 нет). Через 6 опытных дней Кудряш стал пода-

вать правую лапу на одно только раздражение касалкой (рис. 2). Эта серия опытов была закончена 13. XI. 1936 г. Затем проводились опыты на выработанную у Кудряша систему слюнных условных рефлексов, которая оказалась вполне сохранившейся. Далее (25. XII. 1936 г.) вновь было введено чередование подачи лап сначала при подкреплении 15 см³ порошка с отрицательным результатом, а затем при увеличенной до 30 см³ порции подкрепления с положительным результатом при сохранности и условного слюнного рефлекса. Эти опыты, показанные на рис. 2, закончились 5. I. 1937 г.

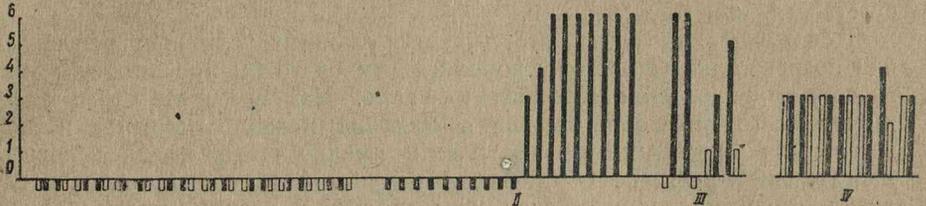


Рис. 2. Кудряш. Ход образования условного двигательного рефлекса в виде подачи то левой (светлые столбики), то правой (черные столбики) передних лап. I, II, III — при подкреплении 15 см³ мясо-сахарного порошка; IV — при подкреплении 30 см³ мясо-сахарного порошка.

Из опытов на Кудряше можно сделать несколько замечаний. Во-первых, оказывается, что легче нарушить существующие отношения между возбуждением и торможением, чем перестроить их на новый лад. Во-вторых, новое взаимоотношение между этими процессами в несимметричных корковых пунктах устанавливается легче (см. выше скорость выработки дифференцировки у Кудряша из касалки на плече), чем в симметричных пунктах при подаче лап в случае реципрокного торможения. В-третьих, подчеркивается трудность для организма не столько торможения самого по себе, сколько формирования требуемых для решения задачи отношений между возбуждением и торможением, устанавливающихся только при подходящей физиологической силе условных раздражителей.

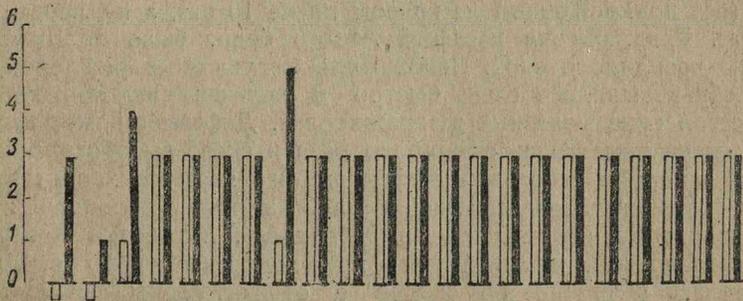


Рис. 3. Кудряш. Опыты на попеременную подачу левой (светлые столбики) и правой (черные столбики) передних лап после перерыва в 4 месяца 10 дней при подкреплении 30 см³ мясо-сахарного порошка.

У Кудряша представилось возможным испытать попеременную подачу то левой, то правой лапы еще раз (с 16. V. 1937 г.) после перерыва в 4 месяца и 10 дней. За время перерыва производились опыты с системой слюнных условных рефлексов без применения касалок на плечах, но с применением касалок на левом и правом бедре в качестве положительных условных раздражителей и касалок на левом и правом боку (середина туловища) в качестве условных отрицательных раздражителей. Обе дифференцировки на боках абсолютными не были.

Результат чередования двигательных рефлексов после перерыва виден на рис. 3.

В первые три опыта перерес берет подача правой лапы. Как выше отмечено, 13. XI. 1936 г. была закончена выработка условного двигательного рефлекса подачи одной только правой лапы и приступлено было к чередованию двигательных рефлексов при подкреплении 15 см³ порошка. Резкий перерес взяла подача правой лапы. И лишь при подкреплении 30 см³ порошка задача сразу была решена. Теперь, после четырехмесячного перерыва опытов с чередованием рефлексов и спустя 6 месяцев после окончания опытов с подачей одной правой лапы, снова дают себя знать следы рефлекса подачи одной правой лапы. Без сомнения, это прекрасная иллюстрация сохранности в коре мозга бывшей деятельности и всплывание ее после перерывов, в течение которых теми же пунктами коры выполнялась уже другая работа, в данном случае более тонкая и трудная — поднятие не одной лапы, а попеременная подача то одной, то другой лапы. Как указывал не раз И. П. Павлов, в коре больших полушарий получается как бы наслоение одних новых впечатлений на старые без уничтожение последних, что и дает им возможность время от времени, при подходящих условиях, проявляться в реакциях животного. В нашем случае таким подходящим условием явился перерыв в попеременной подаче левой и правой лапы, за время которого рефлекс чередования лап также обратился в следы. Произошло что-то вроде уравнивания этих следов от обоих рефлексов: И тогда перерес взяла подача правой лапы или потому, что она была выработана первой, или потому, что это было более легким видом работы.

Эдип. Сангвиник. До выработки чередования и во время чередования практиковалась система из условных слюнных пищевых рефлек-

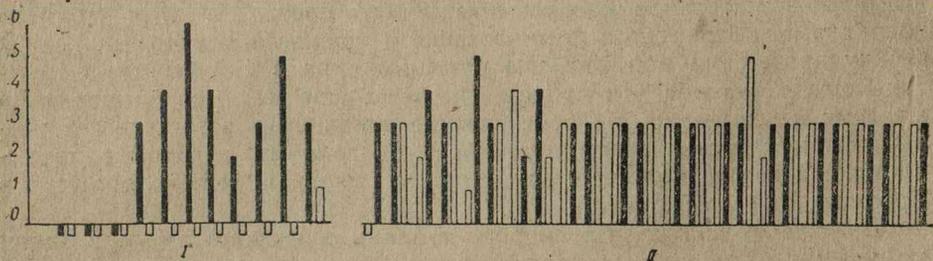


Рис. 4. Эдип. Ход образования условного двигательного рефлекса в виде попеременной подачи левой (светлые столбики) и правой (черные столбики) передних лап.

I.—опыты начинались с раздражения касалкой правого плеча; II — опыты начинались с раздражения касалкой то правого, то левого плеча.

сов с хорошо выраженным законом зависимости эффекта от физической силы условных раздражителей. Однако имелись колебания день ото дня в величине слюнных рефлексов вследствие легкой гипнотизации собаки при однообразной комнатной обстановке опытов. Эти колебания закона зависимости не нарушали. В числе условных слюнных раздражителей были и тактильные: положительный на левом бедре и отрицательные на правом бедре, на левом боку, на левом же бедре, но с другим (более редким) ритмом раздражения. Такая натренированная сложность отношений между возбуждением и торможением не только не помешала, а, вероятно, облегчила выработку у Эдипа на тактильные раздражения то левого, то правого плеча рефлекса попеременной подачи то левой, то правой лапы, как это видно из рис. 4.

Попеременная подача то левой, то правой лапы была начата сразу, но опыты начинались с раздражения касалкой правого плеча. В результате собака подавала правую лапу и на раздражение правого плеча и на раздражение левого плеча, хотя в последнем случае в руку бралась и поднималась левая лапа. Тогда мы стали один опыт начинать с раз-

дражения левого плеча, а следующий опыт — с раздражения правого плеча и, конечно, брали в руку и поднимали соответствующую лапу. Чередование быстро выработалось и при небольшой — 20 см³ порция — порции подкрепления.

Заслуживают внимания некоторые детали опытов на Эдипе. Так, период запаздывания (латентный период) в начале образования условных двигательных рефлексов доходил в среднем до 8 секунд, а затем сократился в среднем до 2—3 секунд. Величина условного слюнного рефлекса за 15 секунд с одной капли возросла со временем до 8 капель. Следовательно, у Эдипа имело место подкрепление (корроборация по Введенскому), усиление одного рефлекса другим: слюнного — двигательным.

Раздражение левого плеча впервые на первом месте 12-го опыта повело к ошибочной подаче правой лапы, а затем к полному торможению слюнного и двигательного условных рефлексов, из которых последний восстановился раньше.

В 13-м опыте Эдип все 6 раз дал правильно соответствующую лапу (как видно на рис. 4), но при подаче левой лапы периоды запаздывания были в 116, 95 и 35 секунд, а при подаче правой лапы — в 8, 2 и 1 секунду. Это значит, что за время 11 опытов, в течение которых раздражение начиналось с правого плеча и собака подавала только одну правую лапу, в соответствующих корковых элементах левого полушария развилось и утвердилось такой напряженности возбуждение, индуцировавшее столь сильное торможение в симметричных корковых элементах правого полушария, что для преодоления такого торможения и для получения рефлекса подачи левой лапы потребовалось очень длительное тактильное раздражение левого плеча. На этом примере наглядно иллюстрируется формирование и трудность реципрокной связи между процессами возбуждения и торможения в симметричных пунктах коры, когда оба эти процесса должны еще меняться попеременно местами и испытывать на себе влияние тактильных и зрительных раздражений от руки экспериментатора. С 24-го опыта периоды запаздывания при подаче правой и левой лапы сравниваются и колеблются в пределах от 1 до 5 секунд.

Вначале мы получили реципрокную связь, зафиксированную в одном порядке: в одних пунктах двигательной области коры возбуждение, а в других, симметричных, торможение. И эту зафиксированность за 11

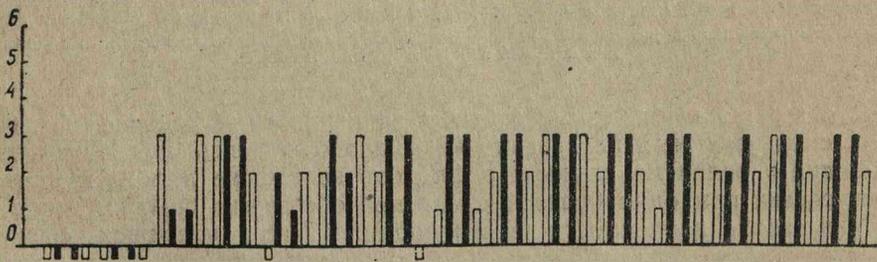


Рис. 5. Хорек. Ход образования условного двигательного рефлекса в виде попеременной подачи левой (светлые столбики) и правой (черные столбики) передних лап при подкреплении 20 г белого хлеба.

опытов невозможно было сбить, несмотря на то, что левое плечо раздражалось и левая лапа поднималась нами столько же раз, сколько правое плечо и правая лапа. В дальнейшем такой зафиксированности уже нет. Теперь возбуждение и торможение меняются местами строго соответственно условному раздражению и от такого пустяка, как попеременное начало опыта с раздражения то левого, то правого плеча. Однако такой пустяк много значит, если в течение 11 опытов собака

подавала одну правую лапу; это подчеркивает значение целостности всей ситуации опыта. «Задолбленное» начало может иногда определять все дальнейшее течение реакций животного на определенный, заданный началом ход.

Хорек. Меланхолик, собака слабого нервного типа, но хорошей вариации этого типа. Условные раздражители — касалки на левом и правом плече. Выработка чередования начата сразу с попеременной подачи то левой, то правой лапы. Ход образования таких рефлексов представлен на рис. 5, но первые 30 опытов с отрицательным результатом опущены. При подкреплении 20 г измельченного белого хлеба, который Хорек ел жадно, попеременная подача лап, хотя и медленно, образовалась удовлетворительно.

До выработки чередования подачи лап у Хорька в течение 9 месяцев практиковалась система условных слюнных пищевых рефлексов, в которой положительные раздражители — и среди них тактильный на левом бедре — безотказно вызывали за 30 секунд раздражения рефлекс в размере от 1 до 6 капель слюны в зависимости от физической силы раздражителей. За 34 дня при чередовании рефлексов поднятия то правой, то левой лапы условный слюнный рефлекс был налицо только 13 раз и выражался в 1—2 каплях слюны за 15 секунд раздражения. К моменту выработки чередования и дальше слюнный рефлекс исчез совершенно. Здесь мы имеем, следовательно, резко выраженный анатагонизм, задержку произвольной слюнной реакции, как и у Костромича произвольной, двигательной реакции.

На рис. 5 бросается в глаза перевес в подаче правой лапы. Это объясняется тем, что Хорек сидел вплотную к экспериментатору и как раз правым боком, так что, протягивая правую лапу, он скорее касался хозяина, чем как бы скорее достигал цели. Дело сводится к разной силе раздражителя для левой и правой лапы в пользу последней. Однажды мы пустили одновременно в действие обе касалки на плечах, и Хорек дал правую лапу.

Представляют интерес в некоторых отношениях следующие четыре собаки, у которых чередования подачи лап при небольшой порции подкрепления (15—20 см³ мясо-сухарного порошка) не выработались и у которых мы на чередовании в дальнейшем не настаивали вследствие ясного результата и обнаружения условий выработки чередования у других собак.

Рыжик. Собака неустановленного нами нервного типа. Система из условных слюнных пищевых рефлексов держалась день за днем на вполне удовлетворительном уровне. Тактильное раздражение левого бедра являлось положительным условным раздражителем, а такое же раздражение левого и правого плеча — отрицательным. Раздражение левого плеча было применено 38 раз, а правого — 7 раз, конечно, без подкреплений. Чередование подачи левой лапы на касалку на левом плече, а правой — на касалку на правом плече проведено в течение 27 дней с отрицательным результатом. Собака ни разу не подала ни левой, ни правой лапы. Слюнный же условный рефлекс на раздражения как левого, так и правого плеча появился с 3-го сочетания и оставался постоянным в размере 3—4 капель слюны за 15 секунд раздражения, т. е. переделка отрицательного слюнного условного рефлекса в положительный произошла стремительно, а рефлекса подачи лап не образовалось. Тогда мы перешли к выработке рефлекса подачи одной только правой лапы и проделали 180 сочетаний раздражений касалкой правого плеча с пассивным поднятием правой лапы и с последующим подкреплением мясо-сухарным порошком. Ни одного раза подачи правой лапы мы не получили, слюнный же условный рефлекс неизменно был налицо. Такой результат, во-первых, объясняет заключение Бехтерева (1886—1887) и других авторов о невозможности выработать рефлекс подачи

лапы у собак после удаления двигательной области коры или всего полушария, так как, по нашим данным, могут быть созданы неблагоприятные условия опыта для образования этого рефлекса даже у нормальных собак; во-вторых, показывает, что отрицательный результат опытов менее надежен, чем положительный; в-третьих, еще раз касается характеристики произвольной и непроизвольной реакции и на этот раз обратно тому, что мы видели у Хорька.

Ш а л ь н о й. Холерик. Система условных слюнных рефлексов состояла только из положительных условных раздражителей, в том числе касалки на левом бедре. Условные слюнные пищевые рефлексы образовывались очень быстро и закон зависимости эффекта от физической силы раздражителей был хорошо выражен. Чередование рефлексов подачи лап на касалки на плечах было проведено в течение 35 дней. Без протягивания руки раздражение только касалкой, так же как и у Рыжика, ни разу поднятия ни правой, ни левой лапы не вызвало. Слюнный же условный рефлекс в размере 3—5 капель слюны за 15 секунд раздражения неизменно появлялся. Система условных слюнных рефлексов по прекращении чередования ни у Шального, ни у Рыжика не пострадала.

Ш а р и к. Типичный крайний в отношении малой подвижности нервных процессов флегматик. В системе условных слюнных пищевых рефлексов был отрицательный рефлекс на раздражение касалкой (применена 55 раз) левого плеча и положительный — на раздражение касалкой левого бедра. Выработка чередования подачи лап начата сразу на касалки на плечах. Слюнный эффект был уже при первом раздражении как следствие растормаживания дифференцировки от новых условий опыта (не в лямках, не на станке, а на полу), а дальше слюнный эффект был уже как переделавшийся отрицательный рефлекс в положительный; эффект в размере 3—4 капли слюны за 15 секунд раздражения имелся в первые 11 опытов с чередованием подачи лап, после чего исчез совершенно. Чередование проводилось в течение 32 дней с отрицательным результатом.

Цыганка. Собака хорошей вариации слабого нервного типа. Система пищевых условных слюнных рефлексов, хотя установилась медленно и с трудом, но в дальнейшем держалась хорошо. Закон зависимости эффекта от физической силы раздражителей выражен всегда был отчетливо. Отрицательные условные рефлексы, как правило, не были нулевыми, но дифференцирование имелось вполне удовлетворительное. Чередование рефлексов подачи то правой, то левой лапы на касалки на правом и левом плече начато было без предварительной выработки поднятия одной лапы и проводилось с отрицательным результатом в течение 54 дней при подкреплении 20 см³ мясо-сахарного порошка. Слюнный условный рефлекс большей частью имелся налицо; выделялось 2—4 капли слюны за 15 секунд раздражения. Опыты на двигательные рефлексы ставились или до, или сразу после опытов на условные слюнные рефлексы, в подкрепление которых собака съедала за 5 сочетаний 300 см³ порошка.

Показательно, что и опыты на чередование слюнных условных рефлексов у Цыганки (на положительную касалку на левом бедре и на отрицательную касалку на правом бедре) окончились сплошными нолями. Система условных слюнных рефлексов по прекращении опытов на чередование сохранилась на своем обычном уровне. Присоединение к раздражениям касалками на плечах протягивания руки всегда вызывало подачу лапы, чаще правой. Таким образом, в противоположность Хорьку, собаке также слабого нервного типа, у Цыганки имелся слюнный условный рефлекс на тактильное раздражение правого и левого плеча и не выработалось двигательного условного рефлекса попеременной подачи лап.

На основании опытов на первых четырех собаках мы склонны отрицательный результат опытов над последними четырьмя собаками приписывать неподходящей порции подкрепления. Однако нельзя категорически игнорировать и индивидуальные свойства нервной системы, и влияние воспитания, и значение выработанных нами ранее условных слюнных положительных и отрицательных условных рефлексов. Определением нервных типов собак, несомненно, сделан крупный шаг вперед, но двух одинаковых холериков или сангвиников все-таки не существует. И поэтому возможен разный результат опытов на двух меланхоликах (Хорек и Цыганка) при решении одной и той же нервной задачи. Для иллюстрации сказанного мы включили последних четырех собак в наше сообщение. На приводимой таблице представлена сводка результатов опытов соответственно нервным типам собак.

Нервный тип	Кличка собаки	Максимальное подкрепление порошком в см ³	Слюнной условный рефлекс	Двигательный условный рефлекс	Примечание
Сильный, неуравновешенный (холерик)	{ Костромич Кудряш Шальной	60	+ и 0	+	+ означает наличие рефлексов, 0 — отсутствие их В дальнейшем на образовании условного двигательного рефлекса мы не настаивали
		30	+	+	
		15	+	0	
Сильный, уравновешенный, подвижной (сангвиник)	Эдип	20	+	+	К моменту образования чередования двигательных рефлексов только у Эдипа поднялся в величине слюнной условный рефлекс
Сильный, уравновешенный, инертный (флегматик)	Шарик	15	0	0	В дальнейшем на образовании условного двигательного рефлекса мы не настаивали
Слабый (меланхолик)	{ Хорек Цыганка	20 г. белого хлеба	0	+	Мясо-сахарного порошка Хорек не ел Подчеркивается значение нервного типа для решения трудной задачи, так как количество подкормки у Цыганки было такое же, как и у Эдипа
		20	+	0	
Не определён	Рыжик	15	+	0	У Рыжика в дальнейшем на образовании условного двигательного рефлекса мы не настаивали

Заключение

Для понимания положительных результатов опытов мы имели в руках наиболее существенные данные. Так, обычным лабораторным фактом является то, что положительная фаза индукции получается далеко не всегда. Нет её тогда, когда отрицательный условный рефлекс или слишком молод, или слишком «задолблен». Это значит, что положительная индукция появляется при некоторой определенной силе, а следовательно, и концентрации тормозного процесса. Для проявления отрицательной фазы индукции также требуется известная сила и концентрированность процесса возбуждения, который мы вызываем положительными условными раздражителями. Следовательно, и для установ-

ления новых реципрокных отношений между этими двумя процессами при координированных двигательных актах необходимо иметь условные раздражители подходящей физиологической силы. А физиологическую силу условных раздражителей мы можем менять и подбирать посредством изменения количества подкормки, изменяя тем самым величину безусловного рефлекса, от которого зависит и величина условного рефлекса. Когда мы заметили значение протягивания руки к соответствующей лапе собаки, для нас стало ясно, каким путем получить от собаки попеременное активное поднятие то одной, то другой лапы. Отсюда становятся понятными и отрицательные результаты наших первых опытов и опытов Протопопова, и трудность такой задачи для собак. Напасть на соответствующее количество пищи для подкармливания или на подходящую силу электрокожного раздражения не так легко.

Кроме того, оказывается далеко не легким делом чередующаяся в одном опыте по нескольку раз перемена местами процессов возбуждения и торможения в обоих полушариях. Выработка и слюнных условных рефлексов, и рефлекса подачи одной лапы, где такой перемены местами возбуждения и торможения не требуется, совершается у большинства собак довольно быстро и при весьма слабых по силе условных раздражителях, подкрепляемых 10 г сырого мяса или 5 см³ мясосухарного порошка. Образование же рефлекса попеременной подачи лап, как показано выше, произошло у наших собак только при определенной и значительной физиологической силе раздражителей. Отсюда выступает и биологическое значение силы и концентрации процесса возбуждения для вызова реципрокного торможения при осуществлении координированных двигательных актов высокого порядка для решения разного рода задач в разнообразной и весьма колеблющейся обстановке внешней среды.

Затрудняло решение задачи и отмеченное выше влияние тактильных и зрительных раздражений от руки экспериментатора. Так, например, от зрительных раздражений возникали в обоих полушариях очаг и возбуждения большой и равной силы, которые посылали поток импульсов в оба симметричные пункта двигательной области коры также равной силы, подкрепляя очаг возбуждения в одном из них и ослабляя очаг реципрокного торможения в другом; это могло повести, особенно в случае слабой силы условного раздражителя, к ошибочной подаче лапы, что и бывало в наших опытах. Отсюда следует, что замыкание условной связи — это одно, оно происходит сравнительно легко, условный рефлекс образуется и собака подает лапу, но не ту, которая требуется условным раздражителем. Правильное же решение задачи — это нечто другое, требующее строго соответственной и меняющейся расстановки по своим местам возбуждения и торможения.

В некоторых случаях, когда условный слюнный рефлекс уже образовался или даже переделался из отрицательного в положительный, условный двигательный рефлекс подачи одной лапы на тот же самый раздражитель не образовывался. Опыты на Кудряше и других собаках указывают ясно на недостаточную силу условного раздражителя в этих случаях. Значит, здесь выступает разница в образовании слюнных и двигательных условных рефлексов, которая зависит от разницы в функциональной структуре этих двух видов рефлексов, более сложной для условного двигательного рефлекса. Условный раздражитель для двигательного рефлекса должен быть более сильно выражен и для утверждения себя в роли ведущего и определяющего ход реакции звена, и для поддержки, усиления очага возбуждения в одном из симметричных пунктов двигательной области коры, возникающего от проприоцептивного раздражения при поднятии лапы, что в конечном счете дает

нужной степени реципрокное торможение в противоположном симметричном пункте и ведет к осуществлению правильного ответа на раздражение.

При пищевом подкреплении в состав функциональной структуры нашего условного двигательного рефлекса входили и пищевые очаги возбуждения, создавая фон пищевой возбудимости различной степени в зависимости от количества еды для подкармливания, чем определялось, как упомянуто, физиологическое действие условного и других (тактильных, зрительных, проприоцептивных) раздражителей. Этим мы объясняем образование рефлекса попеременной подачи лап не при любой порции подкрепления, а при определенной и подобранной. Но у Эдипа произошло образование этого рефлекса, в отличие от других собак, при небольшой порции мясо-сухарного порошка (20 см³), что можно объяснить различной степенью жадности, аппетита у разных собак. Эдип, действительно, принадлежит к жадным собакам. При сильном аппетите и небольшая порция еды может давать достаточно сильный безусловный рефлекс, а от него и сильный условный. Имело значение и то, что, принадлежа к сангвиникам, Эдип обладал сильными и уравновешенными процессами возбуждения и торможения. Как видно из таблицы, принадлежность наших собак к тому или другому нервному типу находится в удовлетворительном соответствии с решением задачи образования рефлекса попеременной подачи передних лап. Но из таблицы видно также, что из двух собак слабого нервного типа одна (Хорек) при подкреплении условных раздражений белым хлебом задачу решила, а другая (Цыганка) при подкреплении мясо-сухарным порошком с задачей не справилась.

Что же касается взаимоотношений между слюнным и двигательными условными рефлексами, то в наших опытах оказались все возможные случаи: антагонизм, усиление одного рефлекса другим и параллельное существование без всякого влияния друг на друга. Все эти случаи, несомненно, суть выражение различной силы обоих этих рефлексов. Но отчего такое различие происходит при одном и том же условном раздражителе и при одной и той же порции подкрепления и что определяет непосредственно или в конечном результате антагонизм или усиление одного рефлекса другим, сказать определенно невозможно. Судя по опытам на Костромиче, следовало бы заключить, что повышение силы условного двигательного рефлекса с увеличением порции подкрепления идет дальше, чем условного слюнного рефлекса. И тогда в силу отрицательной индукции двигательный рефлекс тормозит слюнный. На это же указывают опыты на Хорьке. У Кудряша при средней в наших опытах порции подкрепления оба рефлекса, будучи достаточно сильными, сохранили каждый свой характер, т. е. не было значительного в силе преобладания одного рефлекса над другим. У Эдипа при небольшой порции подкрепления, оказавшейся достаточной для образования двигательного рефлекса, оба рефлекса, вероятно, были относительно слабыми и потому могли усиливать, подкреплять друг друга. Так все это или нет, — ясно одно, что в этих взаимных отношениях между слюнным и двигательным рефлексом сказывается чрезвычайная подвижность корковых процессов и дифференцированность их в разных звеньях одной и той же функциональной структуры.

Из рис. 1 ясно видно, что у Костромича возникает доминанта возбуждения в правом полушарии при подкреплении условных рефлексов 10 г сырого мяса. Существование этой доминанты понятно из того, что раньше шла серия опытов на подачу собакой одной левой лапы. Теперь, при выработке рефлекса в виде попеременной подачи обеих лап при небольшой порции подкрепления, силы условного раздражителя недостаточно для создания такой напряженности очага возбуждения в левом полушарии, которая могла бы успешно конкурировать с домини-

нантой, что оказалось возможным лишь при подкреплении 30 и 60 см³ мясо-сахарного порошка.

Здесь мы имеем яркий пример того, как волна слабого возбуждения шла на подкрепление доминанты, а волна сильного возбуждения пошла уже на свое место, в левое полушарие, иначе имелось бы дальнейшее усиление доминанты и собака и при большой порции подкрепления продолжала бы подавать одну левую лапу, чего не случилось.

В опытах на рис. 4 у Эдипа мы снова встречаемся с доминантой в левом полушарии и на этот раз оттого, что каждый опыт постоянно начинался с поднятия правой лапы. Эту доминанту удалось легко сбить тем, что в один день мы начинали опыт с поднятия правой лапы, а в другой день с поднятия левой. Отсюда вытекает, что и доминанта по силе и прочности является образованием колеблющимся, так как такая же по форме доминанта у Костромича не поддавалась устранению от попеременного начала опыта поднятием то правой, то левой лапы.

В ы в о д ы

1. Образование у собак условного двигательного рефлекса в виде попеременной подачи то правой, то левой передней лапы возможно.

2. Образование такого рефлекса и даже рефлекса подачи одной лапы есть задача более трудная, чем образование простого условно-слюнного рефлекса вследствие более сложной функциональной структуры для двигательного рефлекса.

3. При образовании более сложных условных рефлексов выступает решающее значение физиологической силы условных раздражителей, особенно в случаях деятельности симметричных корковых пунктов.

4. При меняющихся очагах возбуждения и торможения в симметричных корковых пунктах, в формировании и установлении здесь реципрокной зависимости между процессами возбуждения и торможения, выступает высокого порядка функция коры для осуществления тонких и сложных координированных двигательных актов, выражающих поведение животного.

5. Задача образования условного двигательного рефлекса в виде попеременной подачи то правой, то левой передней лапы трудна еще и потому, что размежевание и перемена местами процессов возбуждения и торможения на последнем этапе происходят в симметричных пунктах коры, анатомически и функционально особенно тесно связанных между собой.

6. Весьма вероятно, что трудность выработки двигательного рефлекса увеличивал антагонизм между слюнным и двигательным условным рефлексом, который отчетливо выступал в некоторых опытах.

7. При выработке условного двигательного рефлекса попеременной подачи лап легко может возникнуть доминантный очаг возбуждения в одном из симметричных пунктов коры, что также затрудняет образование этого рефлекса.

8. Выработку условного двигательного рефлекса в виде попеременной подачи передних лап выгоднее начинать сразу, чередуя начало опытов с поднятия то правой, то левой лапы.

9. Исследование деятельности коры посредством описанного условного двигательного рефлекса дает возможность изучения реакций при активном выборе их собаками.

10. Скорость и степень образования условного двигательного рефлекса попеременной подачи лап находятся в удовлетворительном соответствии с нервным типом собак.

Литература

- Афанасьев, цит. по В. М. Бехтереву. «Общие основы рефлексологии».
 Бехтерев В. М. Арх. психиатрии, 1886—1887.
 Введенский Н. Е. Журн. русск. о-ва охраны народного здравия, январь 1897.
 Gantt, W. Horsley. Физиол. журн. СССР, XXIV, в. 1—2, 1938.
 Ильинский П. Н. Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, сборник № 3, 1929.
 Клешов С. В. Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, VI, в. 2, 1935.
 Протопопов В. П. Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, сб. № 1, 1925.
 Розенталь И. С. Физиол. журн. СССР, XXI, в. 2, 1936.
 Ухтомский А. А. О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний, Юрьев, 1911.
 Чмыхов, цит. по В. М. Бехтереву, «Общие основы рефлексологии».

On the physiology of symmetric points in cerebral cortex

I. Relationship between excitatory and inhibitory processes in dogs in the case of conditioned motor response

By L. V. VASSILIEVA AND I. S. ROSENAL

Leningrad Branch of the Gorky All-Union Institute for Experimental Medicine
(I. P. Pavlov Department of Physiology. Hystophysiological Laboratory)

Eight dogs of different neural type were involved in an experiment in which they were intended to elaborate a food conditioned motor reflex which consisted in their giving their left and right paw alternately in response to auditory and tactile stimuli.

This is a difficult problem for a dog and yet it can be solved satisfactorily if the portions of reinforcement in the form of a meat and rusk powder are suitably chosen. In this way the conditioned stimulus too acquires the requisite physiological strength. It sets up a sufficiently strong and concentrated focus of excitation in one cerebral hemisphere, and, by way of negative induction, an equally strong symmetrically located focus of inhibition arises in the other hemisphere. This secures a strictly coordinated motor act — and an active one on the part of the dog, which lifts its paw, the right or the left one correspondingly. From these experiments and their physiological analysis may be explained the failure of several authors to develop in dogs a similar reflex. Further, one may point out the formation and persistence of very delicate and intimate reciprocal relations between the excitatory and inhibitory process in a pair of symmetrical points of the cerebral cortex. And finally it is possible by more complicated experiments to investigate the complex inner sides of cortical processes.

The conclusions to be drawn from the observations made are as follows:

1) A dog can be taught to hold out its right and left paws alternately in response to conditioned stimuli.

2) The development of this motor reflex in dogs even if it be restricted to one paw only is a more difficult problem than that of formation of a conditioned salivary reflex, because motor reflex is a more complex functional structure.

3) When more complicated conditioned reflexes are to be formed the decisive role of the physiological strength of conditioned stimuli comes into foreground, the more so if the activity of the symmetric cortical points is involved.

4) With changing foci of excitation and inhibition in symmetric cortical points the development and establishment here of a reciprocal relation between the excitatory and inhibitory processes is a cortical function of

higher order by means of which delicate and complicated coordination motor acts are brought about, which express animal behaviour.

5) Another difficulty with the elaboration of the conditioned motor reflex whereby now the right now the left paw is held out by the dog is that the delimitation and transposition of the excitatory and inhibitory processes occurs in two symmetrical points of cerebral cortex and such points are remarkable for their particular close connection to each other, anatomical and functional.

6) It is highly probable that the difficulty in developing the motor reflex was increased by the antagonism between the salivary and the motor conditioned reflexes, which circumstance stood out conspicuously in some of the experiments.

7) The formation of the right-and-left paw-giving reflex is also impeded by the fact that a dominant focus of excitation can easily arise in one of the symmetrical points of the cortex, in the course of its development.

8) The better practice is to start its elaboration at once alternating the stimuli for the right and the left paw at the beginning of each trial.

9) Investigation of cortical activity by means of the conditioned motor reflex described opens the possibility of studying such reactions in which active choice is made by the dog (instrumental conditioning).

10) The rate and extent of development of the right-and-left paw-giving reflex have been found to conform satisfactorily to the neural type of the tested dogs.

К физиологии корковых симметричных пунктов

Сообщение II. Взаимоотношение процессов возбуждения и торможения при чередовании слюнных тактильных положительного и отрицательного условных рефлексов с симметричных мест кожи собак

Л. В. ВАСИЛЬЕВА и И. С. РОЗЕНТАЛЬ

Гисто-физиологическая лаборатория Физиологического отдела им. И. Павлова
Ленфильма ВИЭМ им. М. Горького

При выработке нами у собак условного пищевого двигательного рефлекса в виде попеременной подачи то правой, то левой передней лапы на звуковые и тактильные условные раздражители в одних пунктах двигательной области коры одного полушария имелся очаг возбуждения с одновременным возникновением, в силу отрицательной индукции, в симметричных пунктах коры другого полушария очага торможения. В течение каждого опыта возбуждение и торможение менялись местами в этих симметричных пунктах коры шесть раз. Ход образования такого условного двигательного рефлекса, формирование при этом реципрокной связи между возбуждением и торможением и некоторый физиологический анализ полученных результатов изложены в первом нашем сообщении.

Представлялось необходимым исследовать взаимоотношения между процессами возбуждения и торможения в тех случаях, когда оба эти процесса являются соответствующей выработкой зафиксированными (хотя бы и относительно) — один процесс в одном пункте коры одного полушария, а другой процесс — в симметричном пункте коры другого полушария. Такое исследование возможно провести на тактильных условных слюнных рефлексах, когда положительный условный раздражитель прикладывается к коже одной стороны тела животного, а отрицательный — к симметрично расположенному месту кожи другой половины тела.

Работа проведена на четырех собаках всех нервных типов.

Положительный и отрицательный тактильные условные раздражители обычно применялись в системе других (звуковых и зрительных) условных пищевых раздражителей. В специальных опытах тактильные раздражители испытывались одни по три раза в опыт, каждый из них в строго очередном порядке.

Подкреплением условных рефлексов служил смоченный водой мясосухарный порошок в количестве 60 см^3 для каждого подкармливания у трех собак и в количестве 75 см^3 — у одной собаки (Эдип). Интервалы между раздражениями были равны $5\frac{1}{2}$ минутам.

Экспериментальная часть

Костромич. Принадлежит к сильному неуравновешенному нервному типу (холерик). Задачу попеременной подачи то левой, то правой передней лапы при подкреплении условных двигательных рефлексов 60 см^3 порошка решил отлично.

Положительный условный слюнный рефлекс был выработан на раздражение касалкой кожи правого бедра, а отрицательный условный рефлекс — на раздражение касалкой кожи левого бедра. Оба места раздражения кожи расположены симметрично одно против другого, как и у остальных собак. Ритм раздражения один и тот же. До чередования положительного и отрицательного тактильных раздражителей была выработана еще тактильная дифференцировка «по месту» на коже правого бока, примененная ко времени чередования 34 раза и впервые не давшая эффекта на 29-м применении. Тактильная дифференцировка на левом бедре достигла первого ноля на 32-м применении, но затем снова давала небольшой эффект — в 5—10 делений против 20—35 делений на положительный раздражитель. Чередование тактильных раздражителей начато после 374 сочетаний для положительного и 46 для отрицательного раздражителя. Таким образом, чередование начато при «молодой, незадолбленной» дифференцировке, что, как увидим ниже, имело существенное значение. Хотя чередование подачи лап требовалось от большинства собак с «места», т. е. с первого же раза, решение этой задачи все же наступало. Имея дело при чередовании слюнных раздражителей с молодыми, но достаточно выработанными дифференцировками, мы ограничились у большинства собак десятью опытами для сравнительной оценки взаимоотношений между процессами возбуждения и торможения в случае относительной зафиксированности их в симметричных пунктах. Применение 2—3 дифференцировок в опыте у большинства собак ведет к разлитому (сонному) торможению, а отсюда к торможению и положительных условных рефлексов, что имело место и у наших собак и что вынудило нас ограничить число опытов с чередованием раздражителей.

Результат применения первого чередования положительной касалки с отрицательной у Костромича представлен на рис. 1.

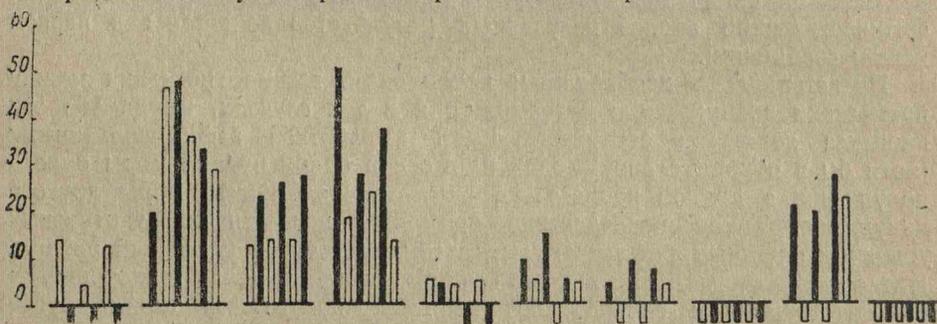


рис. 1. Костромич. Чередование положительной касалки (черные столбики) на правом бедре с отрицательной касалкой (светлые столбики) на левом бедре.

Чередование это окончилось почти полной победой торможения.

Тогда мы испытали чередование положительной касалки на правом бедре с асимметрично расположенной отрицательной касалкой на левом боку, которая до чередования применялась всего три раза, но должна была бы быть тормозной, так как симметрично ей на правом боку имелась дифференцировка. Однако за три испытания отрицательной касалки на левом боку получился эффект, почти равный для положительной касалки. Нам и казалось, что чередование теперь не должно бы окончиться победой торможения. Опыт показал обратное, как это видно из рис. 2.

И в этом случае торможение взяло решительный перевес над возбуждением.

Пред нами, таким образом, факт иррадиации торможения. Иррадиация же торможения всегда имеет место при «молодой» дифференци-

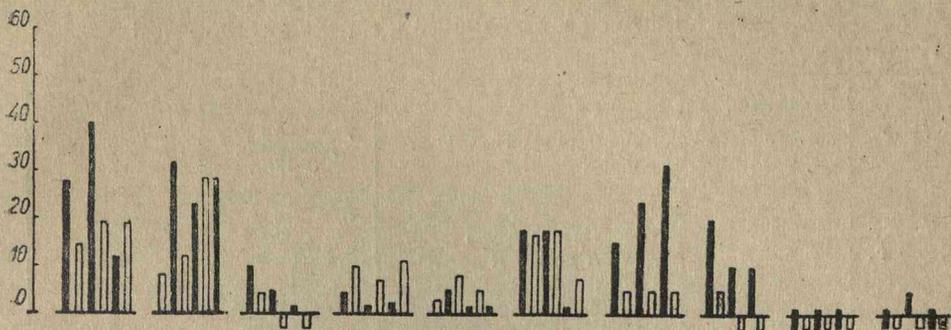


Рис. 2. Костромич. Чередование положительной касалки (черные столбики) на правом бедре с отрицательной касалкой (светлые столбики) на левом боку.

ровке. Поэтому естественно, что дальше мы испытали чередование положительного (136 ударов в минуту) метронома с отрицательным (80 ударов в минуту), который применялся ко времени чередования 261 раз при 435 сочетаниях для положительного метронома. Несмотря на это, метрономная дифференцировка наряду с нулевым эффектом давала и положительный эффект в 5—10 делений против 30—40 делений на положительный метроном, что особенно характерно для собак сильного возбудимого нервного типа (рис. 3).

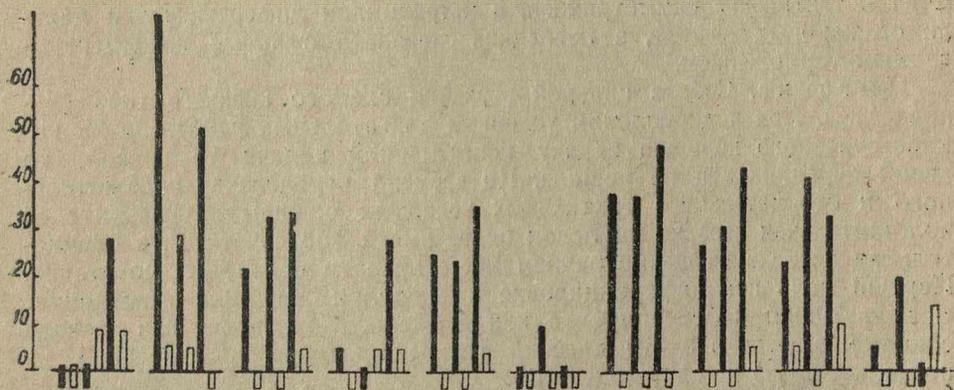


Рис. 3. Костромич. Чередование положительного метронома (черные столбики) с отрицательным (светлые столбики). Последний опыт — экстренное чередование метрономов.

На этот раз получился ожидавшийся результат: задача чередования решена вполне удовлетворительно. Но показательно, что в первом опыте и в последнем, поставленном экстренно в другое время, перевес оказался на стороне торможения. Ясно (из рис. 3), что концентрация тормозного процесса имеет в такого рода опытах большое значение.

Экстренное чередование в отдельных опытах положительного и отрицательного асимметричных и симметричных тактильных раздражителей дало интересный результат (табл. 1).

Здесь имеется указание на то, что задача чередования асимметрично прикладываемых раздражителей более легкая по сравнению с чередованием симметричных раздражителей. Дифференцировка на левом боку моложе (даже если посчитать 34 применения дифференцировочной касалки на правом боку), а результат лучше.

После опытов с чередованием ни тактильные, ни метрономная дифференцировки не пострадали.

Эффект действия положительной и отрицательной касалок

Костромич

Дата	Порядковый № применения условного раздражителя	Место раздражения	Запаздывание условного раздражителя (в сек.)	Величина условного рефлекса (в делениях шкалы)
7. X. 1936 г.	457	+К правое бедро	7	15
	38	-К левый бок	23	5
	458	+К	11	24
	39	-К	10	5
	459	+К	8	32
13. X. 1936 г.	40	-К	24	5
	460	+К правое бедро	18	9
	87	-К левое бедро	15	5
	461	+К	10	16
	88	-К		0
	462	+К	25	5
	89	-К	24	4

¹ +К — положительная касалка; -К — отрицательная, дифференцировочная.

По небольшому эффекту на отрицательный раздражитель невозможно судить о силе и концентрации тормозного процесса. У Костромича и тактильная симметричная, и метрономная дифференцировки давали одинаковый эффект, а последняя оказалась с более концентрированным торможением.

Цыганка. Собака сильной вариации слабого нервного типа (меланхолик). При подкреплении условных двигательных рефлексов 20 см³ мясо-сухарного порошка задачу попеременной подачи то правой, то левой передних лап не решила. Ко времени чередования положительного и отрицательного тактильных условных слюнных раздражителей положительная касалка на левом бедре имела 158 сочетаний, а отрицательная касалка на симметричном месте правого бедра — 41 сочетание. Первый ноль при дифференцировке наблюдался на 18-м применении. В дальнейшем дифференцировка или держалась на ноле, или давала слюнный эффект в 5—10 делений шкалы против 25—30 делений на положительную касалку (рис. 4)

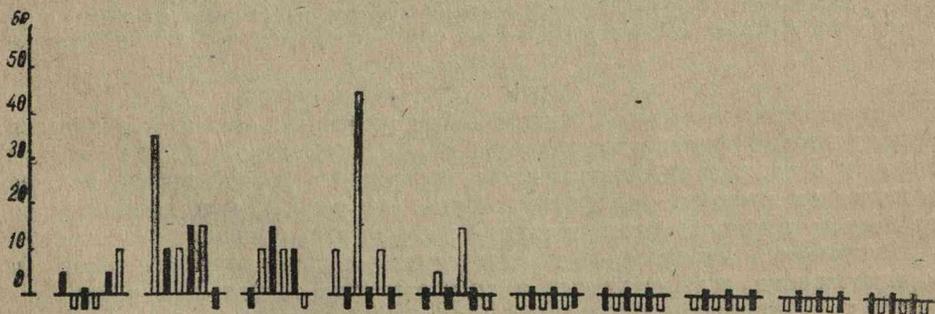


Рис. 4. Цыганка. Чередование положительной касалки (черные столбики) на левом бедре с отрицательной касалкой (светлые столбики) на правом бедре.

Чередование окончилось победой торможения. После чередования тактильная дифференцировка в противоположность данным, полученным на Костромиче, расстроилась вплоть до ультрапарадоксальной фазы. В этом, несомненно, сказался слабый нервный тип Цыганки.

Послушник. Собака уравновешенного, спокойного нервного типа (флегматик). Задачу чередования подавать лапу и «служить» при порции подкрепления в 10 г сырого мяса не решил.

Чередованию положительного и отрицательного слонных раздражителей подвергались: положительная касалка на левом бедре (298 сочетаний) с отрицательными касалками на правом бедре (применена впервые) и на правом плече (7 применений) и положительный метроном (136 ударов в минуту, 339 сочетаний) с отрицательным метрономом (80 ударов в минуту, 147 применений).

Дифференцировки метрономная и касалка на правом плече, как правило, были абсолютными. Последняя потому, что на левом плече имела хорошая дифференцировка (94 применения) (рис. 5, 6, 7).

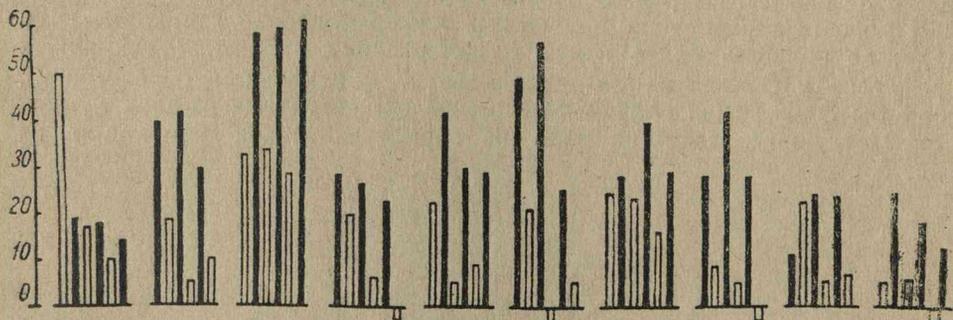


Рис. 5. Послушник. Чередование положительной касалки (черные столбики) на левом бедре с отрицательной касалкой (светлые столбики) на правом бедре.

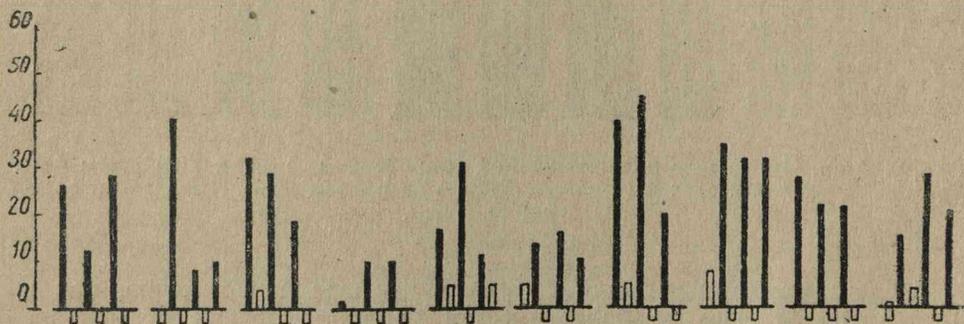


Рис. 6. Послушник. Чередование положительной касалки (черные столбики) на левом бедре с отрицательной касалкой (светлые столбики) на правом плече.

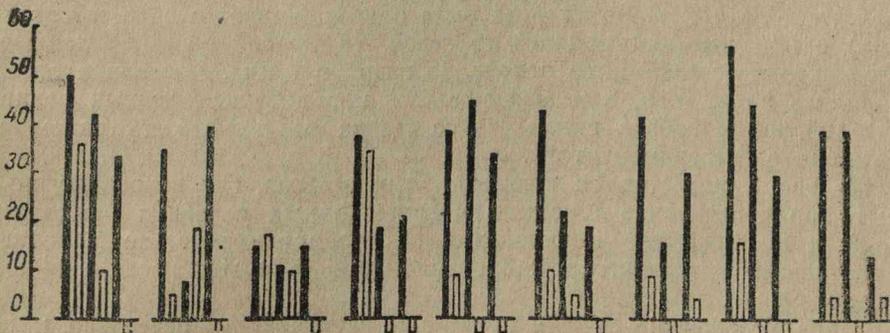


Рис. 7. Послушник. Чередование положительного метронома (черные столбики) с отрицательными (светлые столбики).

Чередование касалок, расположенных симметрично, решилось собакой приближенно и к концу заметно с торможением рефлексов. Чередование асимметричных касалок решилось удовлетворительно, так же как и чередование метрономов. Последнее прошло на более высоком уровне условного рефлекса на положительный метроном. Все дифференцировки по прекращении чередований не пострадали, что надо отнести за счет свойств сильной нервной системы флегматика.

Эдип. Сангвиник. Чередование положительной касалки на левом бедре (572 сочетания) проведено с отрицательной касалкой на правом бедре, когда дифференцировка была еще свежей (10 применений) и вызывала слюнный эффект в 15—20 делений против 40—55 делений на положительную касалку. Но зато чередование это продолжалось в течение 34 опытов. На рис. 8 приведены последние 10 опытов.

Провести чередование при свежей дифференцировке нам хотелось в надежде получить более яркую характеристику подвижности нервных процессов у сангвиника по сравнению с флегматиком (Послушник), если бы Эдип решил задачу чередования симметричных касалок лучше, чем Послушник. Надежда наша не оправдалась, как это видно из рис. 5 и 8.

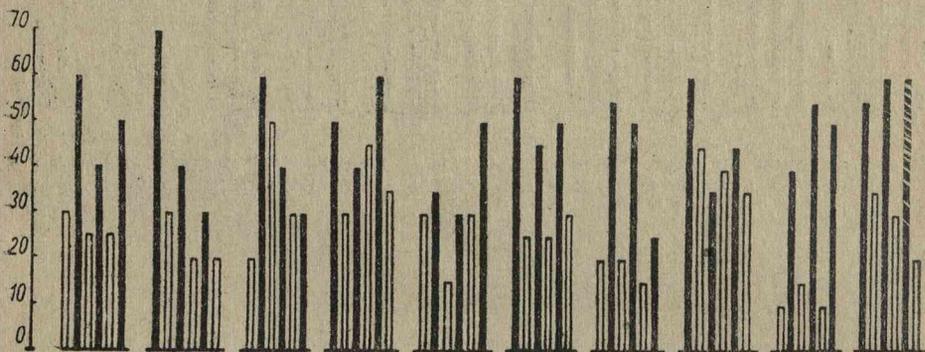


Рис. 8. Эдип. Чередование положительной касалки (черные столбики) на левом бедре с отрицательной касалкой (светлые столбики) на правом бедре. Приведены последние 10 опытов.

Задача чередования Эдипом решена так же приближенно, как и Послушником, лишь на более высоком уровне условных рефлексов. На рис. 5 и 8 наглядно выступает иррадиация возбуждения при чередовании положительного раздражителя с дифференцировкой свежей (Эдип) или только что начатой (Послушник).

Часть опытов на чередование тактильных условных слюнных раздражителей у Эдипа поставлена была одновременно (в один и тот же день) с попеременной подачей то левой, то правой передней лапы на раздражения касалками то левого, то правого плеча. Последние опыты ставились после того, как заканчивалось чередование слюнных раздражителей, когда собака снималась со станка и помещалась затем на полу около экспериментатора.

На рис. 9 представлен результат этих опытов, где приведено по 4 опыта на чередование слюнных и двигательных условных раздражителей и по 6 опытов контрольных на чередование только условных двигательных раздражителей: 6 опытов до и 6 опытов после двойного чередования.

Такое усложнение задачи привело к расстройству правильно и хорошо решенной Эдипом задачи чередования двигательных условных рефлексов.

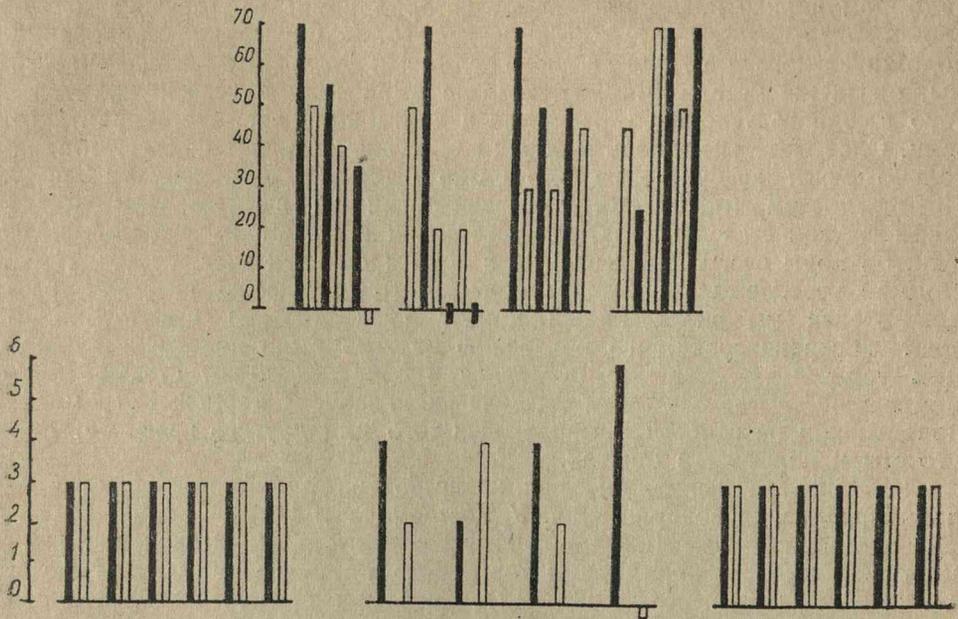


Рис. 9. Эдип. Посередине по 4 опыта на чередование каждый день положительной касалки (черные столбики) на левом бедре с отрицательной касалкой (светлые столбики) на правом бедре (вверху) и подача левой (черные столбики) и правой (светлые столбики) передних лап (внизу). Внизу слева и справа по 6 контрольных опытов на попеременную подачу передних лап.

Обсуждение и заключение

Постановкой опытов в этой части нашей работы мы надеялись получить при чередовании положительных и отрицательных слюнных условных рефлексов во всяком случае не худшее решение собаками задачи, чем при чередовании условных двигательных рефлексов в виде попеременной подачи то правой, то левой лапы. Нам казалось (вопреки полученным результатам), что образованные и зафиксированные хотя бы и относительно очаги возбуждения в одном пункте коры одного полушария и торможения в симметричном пункте коры другого полушария должны были оказать свое действие. Они и оказывали его, но в том лишь случае, когда концентрация торможения была явно достаточной при чередовании метрономов, хотя здесь оба очага — возбуждения и торможения — находились в одних и тех же пунктах коры, появляясь и исчезая лишь во времени, что, казалось бы, является случаем еще более трудным.

Теперь для нас понятна разница в скорости и совершенстве решения собаками задач чередования подачи лап и чередования слюнного положительного условного раздражителя с отрицательным. В первом случае методически мы с места, с первого же раза, пассивным поднятием то одной, то другой передней лапы, т. е. проприоцептивным раздражением, вызывали очаг возбуждения в одном из симметричных пунктов двигательной области коры и очаг торможения (в силу отрицательной индукции) в другом симметричном пункте, меняя местами эти очаги при следующем пассивном поднятии лапы. В дальнейшем, при активном поднятии собаками лап, суть дела не менялась: индукционные отношения между возбуждением и торможением оставались при подходящей степени концентрации возбуждения, которую требовалось только поддерживать подобранной физиологической силой условных раздражителей, что нами достигалось

подбором порции подкрепления, от которой зависела величина безусловного рефлекса, а от него и условного. В случае же чередования положительного и отрицательного слюнных условных раздражителей мы, опять же методически, начинали с выработки одного положительного слюнного условного рефлекса и длительное время его практиковали. Следовательно, здесь в обоих симметричных пунктах существовали только очаги возбуждения, что видно было по слюнному эффекту. Правда, затем выработкой дифференцировки на симметричном месте кожи другой стороны тела, мы установили в одном из симметричных пунктов коры очаг торможения, а в другом остался очаг возбуждения. Но при чередовании положительного и отрицательного слюнных раздражителей мы ввели новый момент — трехкратное применение в опыт дифференцировки, что неизбежно должно было повести к суммации торможения. Эта же последняя в зависимости от степени концентрации процессов возбуждения и главного торможения могла повести или не повести к иррадиации того или другого процесса. Все это мы и получили в опытах.

У Эдипа и Послушника при невыработанной дифференцировке имела иррадиация возбуждения. У Костромича и Цыганки при выработанных, но с недостаточно концентрированным торможением дифференцировках имела иррадиация тормозного процесса. У Костромича и Послушника при чередовании метрономов при старой, «задолбленной» дифференцировке с сильно концентрированным торможением оба процесса четко разграничивались, что и повело к решению задачи чередования рефлексов. Отсюда, во-первых, подтверждается лишний раз тесная связь между иррадиацией и концентрацией нервных процессов и во-вторых, видно громадное биологическое значение концентрации возбуждения и торможения при сложных ситуациях, когда требуется точная и быстрая координация реакций животного в его поведении. Отсюда же теперь понятно, почему многие собаки не переносят ежедневного применения двух-трех отрицательных (тормозных) раздражителей. Ясно теперь, что такое заключение не является абсолютным, а может быть отнесено лишь к отдельным случаям, когда отрицательный раздражитель вызывает недостаточно концентрированное торможение.

Особняком стоит случай решения задачи чередования положительной касалки на левом бедре с отрицательной касалкой на правом плече у Послушника (рис. 6). Дифференцировка на правом плече — свежая (7 применений), но зато была дифференцировка на левом плече в 94 применения. Кроме того, чередовались раздражители, расположенные асимметрично. То и другое, повидимому, облегчало задачу чередования. Мы уже видели на Костромиче (см. таблицу), что задача чередования асимметрично расположенных раздражителей дается собаке легче, чем чередование симметрично расположенных раздражителей. Отсюда можно если не заключить, то предположить, что функциональная связь между симметричными пунктами коры более тесная, чем между асимметричными пунктами.

Во всех опытах с чередованием рефлексов резко подчеркивается интимная и тесная связь между процессами возбуждения и торможения. На всех рисунках при чередовании тактильных раздражителей дифференцировки, бывшие до чередования или левыми, или с небольшим эффектом, теперь, при чередовании, дают иногда большой эффект, часто равный эффекту на положительные раздражители, а иногда и больший (рис. 4), т. е. из-под маски торможения выглядывает возбуждение. В учении об условных рефлексах не сформировалось окончательной точки зрения на процесс торможения. И. П. Павлов нередко высказывался в том смысле, что основа обоих процессов одна и та же. Факт перевозбуждения, переходящего в торможение, не только факт из работы нервно-мышечного аппарата, но и факт из нервной деятельности

целостного организма, как мы это имеем при запредельном (охранительном) торможении, когда на чрезвычайно сильный условный раздражитель корковые клетки отвечают торможением. В этом случае заведомое возбуждение перешло в свою противоположность — в торможение.

Все представленные случаи чередования раздражителей — с положительным и отрицательным результатом — характеризуют некоторые детальные и интимные стороны формирования новых отношений между процессами возбуждения и торможения, указывают на роль взаимной индукции и иррадиации и концентрации нервных процессов в таком формировании и вскрывают два условия, необходимые для решения задачи: подходящую степень физиологической силы условных раздражителей (при чередовании подачи лап) и подходящую степень концентрации тормозного процесса (при чередовании положительного слюнного условного раздражителя с отрицательным). Первое условие дает возможность получить концентрированное возбуждение, которое и может только индуцировать в другом симметричном пункте коры торможение, т. е. в сущности и первое условие приводит к тому же: к концентрации нервного процесса. Раздражения же слабой и чрезвычайной силы вызывают иррадированное возбуждение, как это наблюдалось многими исследователями, работавшими в области условных рефлексов.

При чередовании положительного и отрицательного метрономов у Костромича и Послушника сказалось значение нервного типа. У холерика Костромича уже одно применение положительного метронома впервые на первом месте в опыте повело к торможению условного рефлекса, так же как и при чередовании метрономов в экстренном случае (см. последний опыт на рис. 3) спустя 5 месяцев после серии опытов на ежедневное чередование метрономов. Но как сильный нервный тип Костромич в дальнейшем справился с чередованием метрономов. У флегматика Послушника с первого же дня намечалось правильное решение задачи.

Сказалось значение нервных типов и в том, что у всех собак сильного нервного типа дифференцировки после хотя и нерешенной задачи чередования в дальнейшем не пострадали, а пострадали у Цыганки, собаки слабого нервного типа. Может быть, если на основании опытов с чередованием Эдипа и считать сангвиником, то стоящим близко к холерику, тем более, что и усложнение нервной задачи у него двойным чередованием в один день — положительного слюнного раздражителя с отрицательным и подачи лап — повело к расстройству уже хорошо выработанного чередования подачи лап (рис. 9). Здесь сформировавшаяся реципрокная связь между возбуждением и торможением в симметричных корковых пунктах под влиянием формирования новой связи и на другой лад между теми же процессами, но в новых пунктах коры потерпела полный крах. Это указывает на чрезвычайную подвижность корковых процессов и на чрезвычайную отзывчивость корковых клеток к воздействиям на соседние участки коры, что и характеризует работу мозга как целостную, объединенную.

Физиология симметричных корковых пунктов исследуется нами в связи с проблемой структуры и функции коры. В дальнейшем намечается подобное исследование при удалении одного или обоих симметричных корковых участков. Однако мы не могли оставить без внимания те факты, которые касаются проблемы взаимоотношения между процессами возбуждения и торможения, так как эта проблема является центральной в физиологии коры, а следовательно, и в учении об условных рефлексах.

В отношении опытов, представленных на рисунках, можно сделать несколько замечаний.

На рис. 1 у собаки-холерика бросается в глаза появление ультрапарадоксальной фазы в опытах первом, втором и пятом.

На рис. 2 то же явление, но слабее выраженное.

На рис. 3 то же явление, но еще слабее выраженное.

На рис. 4 у собаки слабого нервного типа также имеется ультрапарадоксальная фаза в первых пяти опытах и более резко выраженная по сравнению с собакой сильного возбудимого нервного типа.

На рис. 5 у собаки-флегматика настоящая ультрапарадоксальная фаза имеется только одна в девятом опыте.

То же на рис. 7 втором опыте. На рис. 6 при чередовании асимметрично располагаемых касалок ультрапарадоксальной фазы не было ни разу, что подтверждает сравнительную легкость задачи в этом случае.

На рис. 8 у собаки-сангвиника также имеется ультрапарадоксальная фаза в опытах третьем, четвертом и восьмом.

То же и на рис. 9 (вверху) в опытах втором и четвертом.

Все эти случаи ультрапарадоксальной фазы говорят за трудность задачи чередования положительного и отрицательного условных рефлексов, когда требуется трехкратное появление и возбуждения, и торможения, одного после другого.

Процесса выработки и характеристики нового вида тактильной дифференцировки, симметричной положительному раздражителю, мы не касались, предполагая посвятить этому специальную статью.

Выводы

1. Задача чередования положительного и отрицательного условных слюнных раздражителей решается собаками в том случае, когда тормозной процесс соответствующей выработкой сделан достаточно концентрированным.

2. Если же тормозный процесс оказывается неконцентрированным, то имеет место иррадиация или возбуждения (при только что начатой дифференцировке), или торможения (при молодой дифференцировке).

3. Отсюда, если еще принять во внимание наступающую суммацию торможения, становится понятным, почему собаки часто не переносят ежедневного применения двух-трех отрицательных (тормозных) раздражителей.

4. Концентрация процессов возбуждения и торможения имеет огромное биологическое значение, в особенности при сложных ситуациях в окружающей обстановке, когда от животного требуется точная и быстрая координация реакций для благополучного существования. Благодаря концентрации оба эти процесса своевременно и четко обособляются, усиливая друг друга взаимной индукцией.

5. Концентрация нервных процессов в симметричных корковых пунктах имеет решающее значение для антагонистической деятельности их.

6. Прием чередования рефлексов дает возможность исследовать процессы возбуждения и торможения в их интимном и постепенно меняющемся взаимоотношении.

7. Прием чередования положительного и отрицательного слюнных условных рефлексов можно убедиться в силе и концентрации тормозного процесса. Можно этим примером воспользоваться и для некоторой характеристики собаки в смысле принадлежности ее к тому или другому нервному типу.

8. Дифференцировки после отмены чередования рефлексов пострадали только у собаки слабого нервного типа. Выступила разница в развитии тормозного процесса у собаки-флегматика и собаки-холерика не в пользу последнего.

9. Появление ультрапарадоксальной фазы в опытах на чередование рефлексов указывает на трудность установления таких отношений между процессами возбуждения и торможения, которые отвечали бы быстро и правильно тонким и сложным требованиям действительности.

10. Решение собаками задач чередования рефлексов — и попеременной подачи передних лап, и положительного с отрицательным — может быть достигнуто быстро и правильно или при подходящей силе условных раздражителей, или при хорошо выработанных дифференцировках.

On the physiology of symmetrical points in cerebral cortex

II. Relationship between excitatory and inhibitory processes in dogs when their conditioned salivary responses are elicited by tactile positive and negative stimuli applied alternately to symmetrical points of skin

By L. V. VASSILIEVA AND I. S. ROSENAL

Leningrad Branch of the Gorky All-Union Institute for Experimental Medicine (I. P. Pavlov Department of Physiology. Histophysiological Laboratory)

Four dogs of different neural type were tested for alternation of positive and negative (inhibitory) reflexes. The stimuli presented to them were tactile and auditory (metronome). The tactile stimuli were applied at different points of the body located symmetrically and asymmetrically.

When the differential stimulus (metronome) was on old one, with sufficiently concentrated inhibition, the alternation problem was successfully solved by the dogs. But with differential stimuli just introduced or yet young, that is, with insufficient concentration of inhibition, the alternation brought about the irradiation of either excitation or inhibition. Then no distinct discrimination between excitation and inhibition would set in, and the dog failed to solve the problem presented to it. This case is compared by the authors with that of a dog being taught to lift its right and left leg alternately as an active act in response to conditioned stimuli (instrumental conditioning). They came to conclude that a decisive role in both cases is played by concentration; by the concentration of inhibition in the first case; by that of excitation in the second.

The fact that most of the dogs would not bear a daily application of two or three negative (inhibitory) stimuli is ascribed by the authors to inadequate concentration of inhibition. The experiments point further to the existence of a close relationship between the irradiation and concentration of neural processes. The authors emphasize the great biological significance of concentration (in the case of excitation and especially in that of inhibition) whenever a complicated and variable situation requires a precise and rapid coordination of reactions in the behaviour of the animal.

Some experiments have furnished evidence to the effect that the functional relation is closer between symmetrical points than asymmetrical.

Data bearing on the problem of interrelations between excitation and inhibition are discussed in considerable detail.

Success or failure in the solution of alternation problems in our conditioning experiments has sometimes been found to depend upon the neural type of the dog.

Conclusions

1. The discrimination problem, when positive and negative conditioned salivary stimuli are presented in alternation, is successfully solved by dogs provided the inhibitory process has acquired sufficient concentration through preliminary training.

2. If, however, the inhibitory process has not developed to the requisite

degree of concentration, irradiation takes place of either excitation (if the differential response has just appeared) or inhibition (if it is young).

3. Add to this that a summation of inhibition sets in and it will be easy to understand why an every day presentation of two or three negative (inhibitory) stimuli is so often unbearable to dogs.

4. The concentration of excitatory and inhibitory processes is a primarily important factor in biology especially in complicated situations when the safe existence of an animal being depends upon the precise and rapid coordination of its reactions. Owing to concentration the two processes are strictly separated at the proper time and strengthen each other by reciprocal induction.

5. The concentration of neural processes in symmetrical points of the cortex plays a decisive role in their antagonistic activity.

6. The method of response alternation affords the possibility for an inquiry into the intimate and gradually changing interrelation between the excitatory and inhibitory processes.

7. By eliciting conditioned salivary responses to positive and negative stimuli presented in alternation one becomes aware of the strength and concentration of the inhibitory process. The method is also useful in referring dogs to this or that type of nervous system.

8. After the alternation of stimuli was discontinued the differential response was found to have diminished only in the dog of weak neural type. There had appeared a difference in the development of inhibitory process in the phlegmatic and the choleric type of dog which was not in favour of the latter.

9. The appearance of ultraparadoxical phase in alternation experiments is evidence of the difficulty involved in establishing such relations between the excitatory and inhibitory processes as would secure a quick and proper response in a delicate and complex situation.

10. A prompt and correct solution of alternation problems by dogs in right and left leg-lifting experiments as well as in those with positive and negative responses is possible when the conditioned stimuli are of adequate strength or when the differential response is well developed.

202

~~Цена 11 р.~~

1904
1905
1906
1907
1908
1909
1910
1911
1912
1913
1914
1915
1916
1917
1918
1919
1920
1921
1922
1923
1924
1925
1926
1927
1928
1929
1930
1931
1932
1933
1934
1935
1936
1937
1938
1939
1940
1941
1942
1943
1944
1945
1946
1947
1948
1949
1950
1951
1952
1953
1954
1955
1956
1957
1958
1959
1960
1961
1962
1963
1964
1965
1966
1967
1968
1969
1970
1971
1972
1973
1974
1975
1976
1977
1978
1979
1980
1981
1982
1983
1984
1985
1986
1987
1988
1989
1990
1991
1992
1993
1994
1995
1996
1997
1998
1999
2000
2001
2002
2003
2004
2005
2006
2007
2008
2009
2010
2011
2012
2013
2014
2015
2016
2017
2018
2019
2020
2021
2022
2023
2024
2025
2026
2027
2028
2029
2030
2031
2032
2033
2034
2035
2036
2037
2038
2039
2040
2041
2042
2043
2044
2045
2046
2047
2048
2049
2050
2051
2052
2053
2054
2055
2056
2057
2058
2059
2060
2061
2062
2063
2064
2065
2066
2067
2068
2069
2070
2071
2072
2073
2074
2075
2076
2077
2078
2079
2080
2081
2082
2083
2084
2085
2086
2087
2088
2089
2090
2091
2092
2093
2094
2095
2096
2097
2098
2099
2100