

5 25  
P183447

К. М. БЫКОВ

КОРА  
ГОЛОВНОГО МОЗГА  
И  
ВНУТРЕННИЕ  
ОРГАНЫ

•

НАРКОМЗДРАВ СССР  
МЕДГИЗ ★ 1944

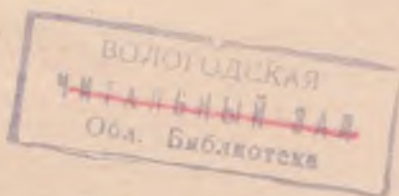
812



К. М. БЫКОВ

КОРА ГОЛОВНОГО МОЗГА  
И  
ВНУТРЕННИЕ ОРГАНЫ

ИЗДАНИЕ ВТОРОЕ



НАРКОМЗДРАВ СССР  
ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ  
„МЕДГИЗ“  
МОСКВА — 1944 — ЛЕНИНГРАД

## ПРЕДИСЛОВИЕ КО II ИЗДАНИЮ

Первое издание моего труда „Кора головного мозга и внутренние органы“ разошлось в течение нескольких месяцев, появилась потребность в спешном порядке выпустить книгу вторым изданием.

Весьма лестные отзывы в печати и теплый прием книги многочисленными товарищами обязывали меня переработать и исправить недочеты и погрешности. Необходимо было бы внести и новый материал, полученный в лаборатории за последние три года. Но многочисленные служебные, преподавательские и общественные обязанности в период необычайных событий Отечественной войны не дали возможности переработать книгу так, как бы хотелось. По необходимости я ограничился только исправлениями опечаток и неточностей.

Считаю своим долгом выразить благодарность всем лицам, которые указали мне мелкие погрешности и досадные опечатки.

Считаю для себя приятным долгом поблагодарить Ленинградское отделение Медгиза за все сделанное для выхода второго издания.

*К. Быков*

Июнь 1944 г. Ленинград

## ПРЕДИСЛОВИЕ К I ИЗДАНИЮ

С конца прошлого столетия потребность в обновлении старых традиционных понятий о психических явлениях начинает ощущаться все более и более настойчиво, в связи с чем в разных странах Европы и Америки появляются исследования выдающихся представителей физиологии, зоологии и психологии, трактующие сложные реакции животных на основе материалистических представлений. Необходимость нового метода изучения психической деятельности животных и человека становится настолько сильной, что наиболее объективные исследователи уже не могут удовлетвориться методами экспериментальной психологии для познания сложных реакций животного организма. „Гениальный взмах“ мысли отца русской физиологии И. М. Сеченова еще в 1863 г. позволил ему сделать попытку представить наш субъективный мир физиологически, но только великому физиологу нашего времени И. П. Павлову удалось обогатить науку новым методом изучения так называемой „психической деятельности“, оставаясь при систематизации и обработке экспериментального материала в области понятий и терминов физиологии нервной системы. И. П. Павлов установил общебиологический принцип временных связей, конкретно выраженный как принцип образования условного рефлекса.

Изучение нового класса явлений — образования и динамики условных рефлексов, осуществляемых через кору мозга, — получило чрезвычайно широкое развитие как в нашем отечестве, так и в Западной Европе и Америке.

Новый объективный метод изучения сложнейших реакций животного организма позволил подойти к постановке и решению ряда недоступных дотоле физиологических задач.

Начало нашей работе было положено в лаборатории моего учителя И. П. Павлова исследованием деятельности почек. Все добытое павловскими лабораториями по физиологии коры головного мозга преимущественно и специально обнаружено на эффекторном аппарате — слюнной железе. *A priori* можно было предполагать принципиальное тождество в образовании временных связей как на слюноотделительную деятельность, так и на деятельность другого какого-либо органа.

Однако одного логического соображения недостаточно для изучения физиологических функций, и для проверки нашей гипотезы потребовалась большая экспериментальная работа. В первом же нашем с Алексеевым - Беркманом исследовании обнаружилось, что агенты внешней среды (звуки, свет, запахи) могут оказывать влияние на скрытый в глубине тела орган. Мы могли установить и природу этой зависимости — это образование временных связей, или, что то же, выработка нового условного рефлекса на деятельность почек. Этот основной факт послужил отправным пунктом для дальнейшего изучения зависимости работы внутренних органов от бесчисленного множества агентов, исходящих из внешнего мира, ранее не имевших ничего общего с данным органом, но при помощи образования временной связи превращающихся в раздражители этого органа.

Эксперименты с почкой открыли широкие возможности опытного исследования различных функциональных отправления. При попытке развить учение о работе коры головного мозга перед нами неизбежно встали два вопроса: 1) какое отношение имеет кора мозга к координации и регуляции сложных процессов, происходящих при специальных физиологических отправлениях внутренних органов; 2) какое значение имеют для коры мозга импульсы, зарождающиеся во внутренних органах, применим ли принцип временных связей для анализа взаимоотношений рецепторного поля внутреннего органа с корой головного мозга, иначе говоря, какое место занимает сложнейший внутренний мир животного в его физиологических актах поведения. С первых же шагов исследования перед нами возникла идея приблизиться к пониманию того, каким образом смыкаются так называемые растительные процессы с миром сознания.

Разработку такой широкой проблемы, открывающей новые перспективы для движения вперед не только физиологической науки, но и теории, и практики биологии, медицины, педагогики, психологии, немисливо осуществить одному человеку. Необходим был творческий коллектив работников, который способен был бы целеустремленно идти по единому пути.

Постепенно сформировалась группа, в которую вошли и молодые научные силы. Благодаря щедрой поддержке государства мы смогли преодолеть те трудности, которые стояли на нашем пути, и успешно идти вперед к выполнению взятой на себя работы. Фактический материал, послуживший основой для данной книги, был собран в наших лабораториях в Институте экспериментальной медицины, Военно-морской медицинской академии и в Ленинградском государственном университете.

Успехами в собирании материала я обязан своим дорогим ближайшим и долголетним сотрудникам Э. Ш. Айрапетянцу, Г. Е. Владимирову, В. Е. Делову, Г. П. Конради, Р. П. Ольнянской, А. В. Риккль, А. А. Рогову, А. Д. Слониму, В. Н. Черниговскому, особенно много потрудившимся для нашего общего дела. Мой привет и благодарность и другим сотрудникам, работавшим в нашей лаборатории.

Сердечное спасибо Г. П. Конради и А. В. Риккль также и за их помощь при окончательном оформлении книги.

Прилагаемый в конце книги список литературы ограничивается приведением только тех работ, которые были выполнены в наших лабораториях. Некоторые работы других лабораторий, имеющие значение для нашей проблемы, приводятся в разных главах; мы не имели целью дать исчерпывающий материал по затронутым темам.

Повторения были неизбежны, так как каждая глава должна быть краткой и должна усваиваться независимо от других. Объединяющим началом все же является одна точка зрения — регуляция „внутреннего хозяйства“ высшим нервным аппаратом.

Я сознаю все несовершенство выполнения задуманного плана. Бурное время великих исторических событий не способствовало спокойному течению творческого процесса. Я надеюсь, что идеи, посеянные на родной почве основоположниками русской физиологии Сеченовым, Павловым, Введенским, Миславским, найдут свое развитие в работах многочисленных советских ученых. Их труды дадут в ближайшем будущем пышные всходы.

Проф. К. Быков

18 ноября 1941 г. Ленинград.

11 декабря 1942 г. Киров

## ГЛАВА I

### ПРЕДМЕТ И МЕТОД ИССЛЕДОВАНИЯ

Современная физиология, накопив огромный материал о деятельности отдельных органов и тканей, все более и более приближается к разрешению двух центральных проблем: физиологии отдельных клеток и физиологии целого организма.

Огромное значение этих вопросов явствует из того, что мы не можем успешно вмешиваться в работу того или иного организма, если не знаем условий деятельности его клеток; мы не можем должным образом управлять состоянием организма человека, пока не знаем условий, определяющих его деятельность как целостной системы. Эти два направления теснейшим образом связаны друг с другом, но каждое из них в отдельности при максимальной полноте не может быть достаточным для действительного знания „нормальной физиологии человека“. Если необходимость детального изучения явлений, происходящих в отдельных клетках, была ясна всем физиологам с середины XIX века, то значение исследования организма как целого приковывает к себе внимание лишь за последние десятилетия. Казалось возможным на основе данных, полученных при исследовании отдельных органов и отдельных систем, построить физиологию целого организма как сумму систем и органов. Чисто аналитический путь исследования, постепенное восхождение от простого к сложному казался многим достаточным или почти достаточным.

Если просмотреть материал, накопленный современной физиологией в отношении отдельных органов, то можно сказать, что мы сейчас довольно хорошо осведомлены о непосредственном результате работы отдельных органов, об их иннервации, о воздействии на них ряда химических веществ и т. п. Огромная часть накопленного этим путем материала собрана, однако, в заведомо упрощенных условиях, при абстрагировании от всей сложности взаимозависимостей, имеющих место в целом организме. Мы, например, хорошо осведомлены о том, какое влияние оказывает адреналин на кровяное давление, частоту сердечбиений, содержание сахара в крови, развитие утомления в изолированной мышце, движения изолированной кишки и т. п. Эти данные получены или при введении адреналина в кровь, или при изучении его влияния на изолированные органы. Но мы очень мало знаем о действительном значении выработки адреналина в надпочечных железах для жизнедеятельности целого организма, — здесь имеются самые разнообразные воззрения, начиная от почти полного отрицания значения адреналина в „нормальной физиологии“ (Глей, Стюарт, Рогов) до оценки его как фактора, определяющего чуть ли не все поведение человека (Кэйннон). И это относится к адреналину, который и биохимически, и физиологически изучен, пожалуй, лучше всех остальных гормонов. Еще более яркие примеры можно почерпнуть из физиологии центральной нервной системы. Мы, например,



хорошо знаем деятельность спинного мозга в том виде, в каком она открывается после удаления всех высших нервных центров (продолговатого мозга, мозжечка, больших полушарий). Функции, могущие осуществляться спинным мозгом при этих условиях, достаточно известны из классических исследований Гольца, Фрейсберга, Филиппсона, Шеррингтона, Магнуса и многих других. Но мы не знаем, какие процессы происходят в спинном мозгу при нормальных условиях его деятельности, когда рабочие импульсы бесспорно возникают в высших отделах мозга, не знаем, каково взаимодействие спинномозговых иннервационных механизмов с влияниями, возникающими в вышеразположенных отделах.

Мы приводим эти примеры, чтобы показать, с какими вопросами приходится сталкиваться исследователю, как только данная физиологическая функция начинает изучаться не как искусственно выделенное явление, а как один из элементов чрезвычайно сложных взаимодействий, разыгрывающихся в целом организме. Аналитический путь исследования, изучения данного явления в наиболее простых и лишь постепенно усложняющихся условиях, являлся и является, конечно, необходимым этапом познания сложных зависимостей. Но полного решения вопроса этот путь дать не может. Исследование физиологических процессов должно ориентироваться на познание их в условиях нормальной жизнедеятельности, в обычном физиологическом окружении. Искусственное упрощение и выделение исследуемой функции являются необходимым средством исследования, но только средством, а не самоцелью. Одновременно объединенная общей точкой зрения должна вестись работа по изучению явления в его обычном протекании, в наиболее „физиологических“ условиях.

Для того чтобы встать на путь исследования организма как целого, физиология, естественно, должна была проделать огромную работу по более или менее изолированному изучению отдельных функций. Стремление к постановке опыта в наиболее физиологических условиях нормальной деятельности целого организма характеризовало работу лишь в немногих отделах физиологии со стороны некоторых отдельных исследователей. А ведь нельзя забывать, что действие факторов в природе является всегда комплексным. Однако среди комплексного воздействия факторов действие одного может быть лишь преимущественным (ведущим). Как каждый орган представляет единую, цельную систему со своеобразной функциональной архитектурой, так и воздействие комплекса факторов выражается не суммой их, а интегралом.

Эти положения обязывают исследователя при изучении поведения целого организма, проводя наблюдение, принимать во внимание по возможности весь комплекс, оценивать одновременно каждый компонент и не утрачивать при этом подвижности наблюдения для определения синхронного действия комплекса факторов в движении — динамике.

Прежде чем перейти к обоснованию выбранного нами метода исследования, необходимо вспомнить тот длинный путь, который проделала физиология, подготавливая познание явлений, совершающихся в целом организме. Изучая реакции животного, физиология давно уже приняла за исходную точку зрения рефлекторную теорию. Впервые Декарт высказал мысль о рефлекторной деятельности, и с тех пор на протяжении нескольких столетий понятие о рефлексе в физиологии играло колоссальную роль. На первых порах развития экспериментального метода в применении к изучению нервных процессов, т. е. со времен Мажанди, Биша, Белла, И. Мюллера, Галла и других крупнейших представителей физиологической науки, понятие о рефлекторном действии звучало как отражение ощущения в действии.

Вопрос о соотношениях ощущений и действий занимал умы физиологов в течение долгого времени и даже в то время, когда торжествовала уже оформившаяся рефлекторная теория в современном ее понимании.

До 30—40-х годов прошлого столетия учения о рефлексах в том понимании, в каком оно сформировалось к настоящему времени, еще не существовало, хотя термин „рефлекс“ был дан Прохаска уже в 1800 г.

У представителей физиологии первой половины прошлого столетия рефлекс рассматривался как результат анастомозов между чувствующей и двигательной системой, а не как следствие деятельности нервных центров. Хотя отдельные исследователи (Уитт, Гэлс) и опубликовали опыты, показывающие важную роль в рефлекторном ответе спинного мозга, но это не дало еще возможности обосновать рефлекторную деятельность как деятельность, в которой основную роль играет центральная нервная система.

У большинства исследователей представление о рефлекторном процессе связывалось с субъективными понятиями об ощущениях и осознаниях. Наблюдения в то время сводились к учету наличия или отсутствия мышечного сокращения, иногда к субъективной оценке его силы, еще ранее — к попытке определения, какие мышцы сокращаются. Графический метод возник примерно около 1850 г. Учет же сенсорных возбуждений сводился или к самонаблюдению, или, при опыте на животном, к регистрации феноменов боли (крик, конвульсии). О роли центральной нервной системы существовало довольно примитивное представление. Такой блестящий ученый, как Флуранс, довольно упрощенно с современной точки зрения приурочивал определенные функции в определенных участках центральной нервной системы. Представления Флуранса о раздробленности нервной системы на функциональные и анатомические отделы выражены резко, чем у других (Мажанди, Ч. Белл, а также И. Мюллер, Лонже и др.), но это была, несомненно, твердо взятая линия, наложившая на долгое время отпечаток на физиологию и заставившая мысль исследователей искать объяснение нервной деятельности главным образом в ее морфологическом строении. Флуранс с твердым убеждением заявляет:

... экспериментируя раздельно на каждой части нервной системы, я отделил функцию каждой из них; я последовательно узнал роль нервов, спинного мозга, мозжечка, четверохолмия и мозговых долей. Теперь, когда эта роль признана и указана, всякий понимает возможность вывести изменение частей из изменения свойств и, наоборот, поражение свойств из поражения частей. Это — цель и конец всякой физиологии и всякой патологии.

Некоторые из современников Флуранса и более поздние представители физиологии пытались встать на другой путь — путь искания закономерностей рефлекторных актов в самых функциональных проявлениях рефлекторной дуги (Пфлюгер и др.). Но над ними довлело толкование физиологических явлений с позиций анатомических и с позиций субъективной оценки наблюдаемого. Это была доминирующая линия — линия раздробления нервной системы. Нужно, конечно, признать, что иначе и не могли думать представители только еще зарождающейся физиологии нервной системы. Долго еще пришлось оценивать наблюдаемые явления с субъективной точки зрения, пока вопрос о роли центральной нервной системы в рефлекторном акте не стал на прочный путь исследования координаций. Путь, указанный Мажанди и Беллом, служил отправным моментом на всем протяжении и XIX века. До самого последнего времени делаются попытки построить геометрическое представление о сложной рефлекторной дуге, проходящей и через самые высшие отделы центральной нервной системы.

Уже на ранних стадиях создания рефлекторной теории делались попытки выключить из представления о рефлекторном акте участие сознания. По первоначальным представлениям рефлекторный акт складывался из трехчленной формулы: ощущение→сознание→действие, а Маршал Галл исключает неизвестный психологический (душевный) процесс и устанавливает двухчленную цепь: ощущение→движение. Таким образом, учение о рефлексах уже сравнительно рано начинает отмежевываться от явлений сознания и воли. Позволю себе привести по этому поводу аргументацию М. Галла:

... Если крепко ударить лошадь по черепу, то она падает без сознания. Но если в этом состоянии раздражать соломинкой задний проход, то хвост поднимается. Уже из этого опыта видно, что удар по передним долям мозга уничтожил способность к чувствованию и волю, в то время как функции эксцитомоторной нервной системы сохранились ненарушенными.

Воля, по представлению М. Галла, вмешивается только в произвольные движения.

Интересно отметить, что М. Галл высказывает взгляд об единстве нервной системы в ее нормальном функциональном проявлении и резко подчеркивает порочность дробления организма на отдельные части. Правда, и этот глубоко проникновенный ученый в своих дальнейших высказываниях раздробил нервную систему. Нельзя, конечно, признать, что М. Галл совершенно освободил физиологию от предвзятых представлений об участии воли и сознания в рефлекторном акте, но все же, введя понятие об эксцитомоторной системе, он до некоторой степени отделил рефлекторные движения от сознательных и волевых. Иоганн Мюллер более точно охарактеризовал рефлекторный акт и опять подчеркнул разницу рефлекторных и произвольных движений. На протяжении второй половины прошлого века понятие о рефлекторных реакциях начинает резче обособляться от понятия о произвольных актах. С одной стороны, рефлекторная теория разрабатывается чрезвычайно детально и полно (Шеррингтон, Люциани, Магнус, Монаков и многие другие исследователи), с другой — учение о произвольных и вообще сложных реакциях отходит всецело к психологии, придерживающейся субъективного метода наблюдения. Если и делались отдельные попытки трактовать психические явления, пользуясь объективными методами, то большинство исследователей-физиологов при изучении деятельности высших отделов центральной нервной системы становилось на путь субъективных толкований наблюдаемых явлений. Физиологическая мысль твердо держалась того мнения, что двигательные реакции животного и человека нужно разделить на рефлекторные и произвольные. Если по отношению к рефлекторным реакциям физиолог уже давно был в счастливом положении, имея огромный экспериментальный материал, то по отношению к реакциям произвольным имелось только субъективное и, можно сказать, произвольное толкование. Казалось, что старые предположения основателей рефлекторной теории по существу несколько не изменились. Нужно вспомнить, что уже Биша в начале XIX века разделил все физиологические процессы на анимальные и растительные. В своей книге „О жизни и смерти“ он говорит:

... Каждая из жизней, анимальная и растительная, составляется из двух родов функций, которые следуют друг за другом и сцепляются в противоположном направлении.

В основу этого деления легло представление Биша о разделении жизни организма на органическую и анимальную. Первая жизнь, общая животным и растениям, охватывает собой сумму процессов усвоения, питания, выделения; вторая является исключительной принадлежностью животного царства и охватывает сумму процессов восприя-

тия раздражений внешнего мира, реакции на них, передвижения в пространстве.

Эти мысли Биша красной нитью проходят через всю физиологию до наших дней. С одной стороны, это положение привело к широкой разработке физиологии вегетативных процессов, а с другой — к ясно выраженной и ошибочной тенденции изолированного изучения вегетативных и анимальных сфер независимо друг от друга. Нельзя все же упрекать Биша в попытке разорвать целостный организм, ибо в его же труде имеются указания и на теснейшую связь между органической и животной жизнью. Несмотря на то, что физиология со времен Биша накопила большой материал о соотношениях между вегетативными и анимальными процессами, однако до сего времени мы чаще встречаемся с противопоставлением одной сферы другой, чем с их взаимной связью и единством в обеспечении сложной организации. В самом деле, само уже резкое разграничение нервной системы на церебральную и автономную приводит к противопоставлению двух отделов функционально единого регулирующего аппарата. Дело, конечно, не только в наименовании, но и в том, что противопоставление автономной системы, иннервирующей висцеральные органы, системе церебральной, иннервирующей соматическую мускулатуру и рецепторные аппараты, приводит и к существенно важному признанию особой роли автономной системы, способной регулировать уровень физиологических процессов. Давно уже часть автономной системы получила наименование симпатической системы, устанавливающей „симпатии“ в организме, т. е. служащей как бы для объединения всей сложной деятельности организма. Отсюда уже со времени Самуэля зародилась мысль о трофической роли нервной системы, которая покоится главным образом на наблюдениях клиники при оценке различного рода заболеваний, где этиологический момент неясен или поражение не связано с нарушением целостности нервных проводников или центральных нервных образований. Трофическую функцию стали приписывать не только в собственном смысле симпатической системе, но и другим частям автономной системы, именно парасимпатической системе, и в дальнейшем церебральной системе. Накопление новых фактов, непонятных с точки зрения нормального функционирования, обеспеченного известными в настоящее время регуляторными приспособлениями, приводит исследователя к мысли об особой роли нервной системы в жизнедеятельности клеточных структур, о трофическом значении нервной системы, обладающей особыми трофическими нервными проводниками, подобными специфическим моторным или секреторным. Всем хорошо известно деление Гейденгайном волокон, иннервирующих железы, на секреторные и трофические, или указание И. П. Павлова на существование особых трофических нервов сердца. На определенном этапе развития науки во времена Гейденгайна и Павлова указание на трофику было весьма плодотворным, ибо вызвало ряд исканий, разъясняющих загадочное влияние нервной системы. Указание на трофическую функцию нервной системы породило ряд новых теоретических предположений о роли нервной системы и деятельности органов и тканей, не подкрепленных, однако, анализом „трофической“ функции и потому не давших исследователям новых возможностей проникнуть в природу регуляторного процесса. Если фактический материал по вопросу о трофике имеет важное значение, то недостаточно обоснованные теоретические суждения не создали новых представлений о роли нервной системы. Опять, как и на заре возникновения рефлексорной теории, были высказаны многочисленные предположения о дробности и локализации трофической функции, об антагонизме симпатической и парасимпатической системы, об императивной роли трофики в нор-

мальном и патологическом течении процессов, об адапционной роли симпатической системы и многие другие весьма остроумные предположения.

Многие экспериментаторы пользуются для объяснения особой роли автономной нервной системы данными из области эволюционной физиологии. Нельзя, конечно, отрицать огромного значения эволюционного принципа для понимания физиологических процессов, но при условии, что выводы филогенетического характера должны базироваться на современных данных, какими располагает сравнительная морфология. В физиологических исследованиях принято противопоставлять позвоночных животных беспозвоночным; при этом неправильно проводится сравнение одного, строго определенного типа позвоночных с весьма большой и неопределенной группой беспозвоночных. Такое сопоставление приводит к неправильным выводам о низших и высших формах нервной системы, о более древнем или более позднем установлении различных функциональных проявлений в филогенетическом ряду. При этом не учитывается специфика данного морфологического образования и его особая роль в сложном организме млекопитающих.

До тех пор, пока мозговая деятельность оценивалась на основании субъективных аналогий, путь к таким исследованиям был закрыт, потому что экспериментальное воссоздание процессов, понимаемых как чисто субъективные, невозможно. Не оттого ли так долго, на протяжении всего периода изучения физиологических функций, функциональные связи коры мозга с внутренними органами были изучены недостаточно? А между тем с глубокой древности известна зависимость тела от „духа“. Влияние коры мозга на деятельность внутренних органов постоянно отмечается в клинике и служит часто указанием на тяжесть процесса и на зависимость течения болезни от субъективного состояния больного. Наиболее опытные и наблюдательные врачи неизменно придерживаются убеждения, что высшие отделы центральной нервной системы оказывают глубокое влияние на вегетативные процессы, особенно при патологическом их течении. Можно было бы привести массу примеров зависимости патологических нарушений от тяжелых и сильных нарушений субъективных переживаний, сопровождающихся эмоциональными состояниями горя, страха, боли и т. п. Много раз в клинике отмечались случаи диабета биржевиков, очевидно, связанные с сильными потрясениями центральной нервной системы, случаи внезапной смерти от паралича сердца при тяжелом горе, страхе и т. п. Описаны случаи мнимой беременности, т. е. таких изменений в органах, которые симулируют действительную беременность. Старые наблюдательные врачи отмечали зависимость в появлении новообразований от „душевного“ состояния больного, т. е. объективно от состояния центральной нервной системы.

Клинические наблюдения устанавливают существование „психогенных“ поносов, запоров, атонии, спазматических явлений, полиурии и различных „психогенных“ кожных, детских и гинекологических заболеваний. В медицинской литературе описаны многочисленные примеры благоприятного психотерапевтического лечения. Некоторые врачи различают психогенные невроты органов и систем органов и психогенные наслоения, подчеркивая этим в одном случае функциональные расстройства, коренящиеся в самом эффекторном аппарате, а в другом — расстройства главным образом центрального регуляторного аппарата. В нашу задачу не входит описание случаев различных психогенных нарушений в деятельности органов и целого организма. Литература по этому вопросу достаточно велика, по этому разделу медицины существует не одна сводка. Я позволю себе привести

здесь — только описание одного случая из практики, рассказанного мне моим другом покойным профессором Л. А. Андреевым, который сообщил буквально следующее:

В бытность мою ассистентом хирургической клиники мне пришлось быть вызванным на консультацию в терапевтическую клинику в порядке экстренной помощи больной с неукротимой рвотой. Больная находилась в тяжелом состоянии вследствие постоянной рвоты, продолжавшейся 7 дней и в значительной степени истощившей больную. На основании клинического обследования и специальных рентгеноскопических данных был поставлен диагноз стенозирующей злокачественной опухоли пилорической части желудка. От хирурга требовалась немедленная помощь — наложить гастр-энтеростомоз. С этой целью больная была переведена в хирургическую клинику и ей была проделана пробная лапаротомия. При вскрытии брюшной полости и тщательном обследовании желудка никакой опухоли обнаружено не было. Желудок был спастически сокращен, спазм был резко выражен в области выхода из желудка. Ввиду резкого спазма и явлений непроходимости была произведена задняя гастр-энтеростомия. На другой день после операции явления рвоты были очень слабо выражены, а через день они совсем прекратились. Ввиду отсутствия каких-либо объективных причин для указанных выше клинических симптомов было предположено, что имеется случай тяжелой истерии. Было произведено специальное изучение анамнестических данных больной, причем установлено следующее.

Больная, 32 лет, кондуктор трамвайного парка, происходит из крестьянской семьи. В возрасте 19—20 лет вышла замуж. В первый год замужества забеременела. К своей беременности относилась весьма странно — чрезвычайно стыдилась ее. Ей казалось, что все люди смотрят на ее увеличивающийся живот; вследствие этого больная решила произвести перерыв беременности. С этой целью она била себя по животу, каталась на животе и пр. Через некоторое время произошел выкидыш. После этого больная успокоилась и вернулась к своей обычной жизни. Вскоре она разошлась с мужем и уехала в город. В городе она поступила на работу и в течение нескольких лет вела исключительно замкнутый образ жизни. За несколько месяцев до начала заболевания образ жизни больной резко изменился. Она стала следить за своей внешностью — лучше одеваться, ходить в парикмахерскую и пр. Сделалась более общительной, посещала театр и т. д. В этот период больная встретила молодого человека, которым сильно была увлечена.

В день заболевания больная находилась в гостях, где присутствовал также среди прочих гостей и указанный выше молодой человек. Во время ужина у больной появилась тошнота, и изо рта вышла аскарида. Больная так сильно была поражена этим, что немедленно покинула гостей. С этого момента у больной появилась неукротимая рвота.

В послеоперационный период при разговоре с больной удалось отметить у нее некоторые странности. Больная отказывалась открывать рот, утверждая, что ей стыдно, так как внутри она гниет и у нее находятся в животе „черви“. Больная отказывалась от еды и даже от питья, мотивируя свой отказ тем, что необходимо заморить червей. После операции, как только больная оправилась от наркоза, мной была сделана попытка убедить больную, что во время операции все черви из желудка удалены и что она теперь совершенно здорова. Такого рода внушение как будто произвело некоторый эффект, так как она начала принимать пищу и пить. В течение 6 дней после операции больная настолько оправилась, что стала даже ходить. Рвота совершенно прекратилась. Однажды во время обхода со студентами один из студентов рассказал больной, что у нее во время операции ничего не было найдено и что причина болезни осталась неизвестной. В этот же день вечером началась рвота, которая продолжалась в течение 3 недель и, в конце концов, привела к смерти больной. На 16-й день после операции состояние больной было столь тяжелым и рвота столь не поддающейся никаким терапевтическим воздействиям, что был созван консилиум. Консилиум решил произвести вторую операцию, предполагая, что у больной образовалась непроходимость после операции гастр-энтеростомии. При второй операции также ничего не было найдено в желудке; первое гастр-энтеростомическое отверстие функционировало нормально. Даже пилорус не находился в спастическом состоянии. Брюшная полость была зашита, и вся операция носила характер пробной лапаротомии. Через 5 дней после второй операции больная погибла при явлениях сильнейшего истощения и непрерывной рвоты\*.

На вскрытии ничего патологического во внутренних органах обнаружено не было. Не было также каких-либо воспалительных изменений в брюшной полости.

З а к л ю ч е н и е. Случай тяжелой истерии с явлениями неукротимой рвоты. „Уход в болезнь“, где болезнь — рвота — явилась оборонительной реакцией, направленной к удалению из внутренних органов „червей“.

Нужно думать, что в процессе эволюции анатомические отношения сложились так, что развитие функциональных особенностей

шло параллельно с усложнением и совершенствованием различных морфологических образований. Имея специфические черты, автономная система неразрывно связана с церебральной системой и не может одна, сама по себе, целиком обеспечить функциональные отправления во всей их сложности, во всех их связях в необычайно сложной организации высших животных. Автономная система только относительно автономна, а в сложном функциональном отпращивании она составляет лишь часть регуляторного аппарата, будучи тесно связана с центральной нервной системой. Поэтому нам кажется, что говорить о трофической функции, понимая под этим обеспечение нормального функционирования, питания и сохранения структуры ткани, нельзя, имея в виду при этом роль какой-либо одной части целостной в своем проявлении нервной системы. А отсюда следует очень важный вывод: нужно наблюдать процесс в целом или расшифровать патологическое состояние при учете всех частей сложной нервной организации и роли каждого отдельного звена в цепи событий, совершающихся в различных образованиях. Если пойти по этому пути, то, несомненно, окажется, что трофическое влияние выражается в каком-либо известном физическом или химическом явлении, составляющем базу для физиологического процесса. Вероятно, тогда не только не окажется специальных трофических нервов, но и весь процесс утратит свою загадочность, станет более ясным и во всяком случае более доступным для экспериментального анализа.

Отдавая должное замечательным достижениям в области изучения автономной нервной системы, мне хочется подчеркнуть ту мысль, что в представлениях о сложных функциональных отправлениях мы до сих пор привыкли исходить еще из старых представлений об анимальных и вегетативных процессах, как принципиально разных и обладающих значительной независимостью. Нам кажется, что старое представление об особой природе анимальных процессов, включительно до деления всей физиологии во всех руководствах и пособиях на два больших раздела — анимальную и вегетативную, является отголоском того периода, когда анимальная сфера казалась независимой от вегетативной, так же как и вегетативная сфера казалась не зависимой от центральной нервной системы.

Самое представление об общих функциональных свойствах нервной системы основывается главным образом на показаниях соматических эффекторных аппаратов. Так называемая общая физиология, т. е. учение о закономерностях, имеющих значение для основных физиологических отпращиваний, создавалась главным образом на основе изучения нервно-мышечного аппарата, этого любимого объекта тончайших исследований, с применением самой совершенной методики. Исследования, касающиеся соотношений центральной нервной системы с периферическими двигательными приборами, привлекали и привлекают к себе наибольшее внимание выдающихся ученых всех стран, и на этом по преимуществу строятся наши представления о деятельности центральной и периферической нервной системы. Мне казалось, что изучение соотношений центральной нервной системы и, в частности, коры головного мозга с функциональными проявлениями внутренних органов и с интимными тканевыми процессами открывает новые возможности для расширения понятий общей физиологии. Когда говорят об общей физиологии, то обычно имеют в виду такие свойства, как возбудимость, энергетические превращения, биоэлектрические эффекты, роль мембран и т. п. В рамки этих понятий, как мне кажется, необходимо включить характеристику организма как целого, характеристику физиологических процессов, обеспечивающих условия существования организма в окружающей среде. Если существование каждой клетки возможно лишь в относительно постоянных условиях

**химизма**, температуры, коллоидных свойств и т. п., то тем более **жизнь** целого организма была бы невозможна без специальных приспособлений к быстро меняющейся внешней среде. Чем организм сложнее и многостороннее в своих взаимоотношениях с внешним миром, тем разнообразнее, очевидно, формы его деятельности в поддержании единства и согласованности его частей для точного уравновешивания с внешней средой. Поэтому нельзя ограничиваться при изучении общих свойств установлением основных закономерностей, используя для этой цели только изолированные ткани и органы или оперируя на одной какой-либо системе организма. Необходимо искать пути для охвата целостной реакции организма, изучая ее во всех связях. Так как органом сохранения целостности организма в первую очередь является нервная система до самых высших ее отделов, то и изучение должно охватить деятельность высших отделов центральной нервной системы, наиболее развитых у высших животных и имеющих, как дальше мы будем доказывать, отношение ко всем функциональным проявлениям. Такое изучение функций всего „внутреннего хозяйства“ организма и участия в нем центральной нервной системы, включительно до коры головного мозга, несомненно, раскроет и новые черты в работе центральной нервной системы и даст возможность в то же время составить более полное и более реальное представление об основных закономерностях деятельности высших животных. Если доказать зависимость деятельности внутренних органов и состояния тканевых процессов от коры головного мозга, то тем самым сотрется грань между анимальными и вегетативными процессами. Все наши знания в этой области были построены либо на клинических наблюдениях, либо на несовершенных методах изучения сложнейших физиологических процессов.

С введением в науку метода условных рефлексов стало возможным изучать зависимость работы внутренних органов от коры головного мозга деликатным способом и, что самое важное, вести эксперимент на целом, неповрежденном животном при нормальном течении всех физиологических процессов. Неудивительно поэтому, что до введения И. П. Павловым в физиологию метода условных рефлексов вопрос о кортикальной иннервации вегетативных функций вообще не мог служить предметом плодотворного исследования.

Обширная казуистическая литература поражает необычайной выразительностью симптомов нарушения нормального функционирования отдельных органов и часто целой системы органов. А между тем никаких повреждений тканей при этом не находят. В настоящее время невротические состояния воспроизведены экспериментально на животных. В то же время и клиническая мысль направлена на то, чтобы вскрыть механизм патологических нарушений. Клиника дает богатый материал для понимания и нормальных функций центральных нервных аппаратов, когда наблюдение производится на „испорченном“ функционально мозгу с выпадением одних и выявлением других сторон деятельности, при обычных условиях скрытых. Таким образом, клинические случаи являются как бы своего рода экспериментом, созданным природой. Много уже сделано в этом направлении на основании эмпирических данных, но еще больше нужно сделать, используя экспериментальный материал и экспериментируя в дальнейшем. Клиника в настоящее время склонна признать, что перекидывается „мост между двумя как бы несоединимыми мирами: психикой и соматикой“. Вскрытие природы явлений, которые кажутся и до настоящего времени загадочными, а именно, каким образом то субъективное, что мы называем душевным состоянием, может влиять на деятельность органов, обеспечивающих основные жизненные функ-



ции, требует разрешения вопроса о взаимосвязи между анимальными и вегетативными процессами. Разве это не физиологическая задача?

Жизнь уже давно выдвинула сильное средство для борьбы с упомянутыми заболеваниями — это лечение внушением.

При гипнотическом внушении целый ряд исследователей вызывал ту или иную деятельность организма, пользуясь только вербальным раздражением. Известно, что слово оказывается могучим стимулом для ряда очень сложных функциональных проявлений. Так, например, Гейер путем галлюцинаторного внушения приема какого-либо пищевого вещества смог на здоровых людях вызывать секрецию желудочного сока, специфическую для данного вещества. То же самое подтвердилось и для желчной секреции. Клемперер внушал в гипнозе интенсивную мышечную работу и наблюдал повышение кровяного давления. Советский психиатр Платонов изучал действие вербальных раздражителей при гипнотическом состоянии и показал, что очень многие функции могут быть при этом изменены.

В последнее время много наблюдений было проведено Шатенштейном и Ефимовым над изменениями газообмена под влиянием внушения; об этом я буду еще упоминать в дальнейшем. Подобный материал можно было бы значительно увеличить, но в этом нет необходимости. Я хотел только указать, что огромное количество наблюдений было проделано исследователями с целью использовать внушение как терапевтическое или профилактическое средство.

Совершенно ясно, что поскольку слово является для человека специфическим раздражителем, способным вызвать уже ранее выработанную реакцию, и поскольку при помощи слова можно вновь выработать реакцию, то понятно, что природа внушения становится доступной анализу, раскрывающему механизм реагирования при словесном раздражении. Как у собаки можно при помощи звонка или света вызвать отделение слюны или при словесном раздражении заставить ее „просить“ еду, так и у человека любой раздражитель, в том числе и словесный, может вызвать любой эффект, если соблюдены все условия образования новой индивидуальной реакции. Изучение гипноза и применение гипнотического внушения практикуются давно, но до сих пор его природа была неясна. Только с введением в науку объективного метода изучения работы коры больших полушарий стало возможным понимание механизма гипнотического состояния.

Огромный эмпирический материал, — правда, не всегда безупречный, — должен быть использован в целях изучения механизма деятельности коры во время гипнотического состояния, хотя он не позволяет в полной мере подойти к физиологическому анализу этого необычайно сложного явления.

Отдельные исследователи пытались ввести экспериментальный метод в изучение „психогенных“ заболеваний, а также гипнотических состояний, но экспериментальная наука еще не имела отправных путей исследования, чтобы приложить свой всепроникающий анализ к этим сложным биологическим явлениям.

Никто не отрицал, а клиника дала определенные доказательства того, что „психические“ заболевания имеют своим сидлищем высшие отделы головного мозга. Но психиатрия и до настоящего времени строится в значительной степени на субъективных данных старой психологии, правда, слегка подновленной экспериментами, как, например, бихевиористское направление в Америке.

Философская мысль еще со времен Аристотеля и Платона представляла ассоциацию как особую форму взаимодействия „идей“. И только британские психологи, начиная с Локка, признали ассоциа-

ции участниками физиологических реакций человека. Наиболее выразительно учение об ассоциациях проявилось в бихевиоризме, где оно достигло большого совершенства. Механизмы ассоциаций, уже давно нащупываемые поэтами и художниками, представлены ими в чрезвычайно наглядной и красивой форме, и в наиболее глубоких произведениях нельзя не видеть, что художники улавливали теснейшую связь между тем, что происходит в мозгу, и тем, что делается во всем теле. Эта мысль занимала крупнейших представителей литературы.

Шиллер, будучи по образованию врачом, посвятил вопросу „духа“ и тела ряд специальных статей, Мопассан в известном романе „Монт-Ориоль“ проникновенно предугадал связь рецепторов, заложенных в мышцах, с деятельностью мозга. Замечательны такие его слова:

„Ваши ноги, ваши мускулы, ваши легкие, все ваше тело не забыло и говорит уму, когда ум хочет вести его по той же трудной дороге: „Нет, я не пойду, я слишком страдал на этом пути“. И ум повинуется отказу, без возражений подчиняясь немому языку товарищей, своих носителей“.

Испанский писатель Рамон де ла Серена в романе „Необыкновенный доктор“ описывает удивительные случаи излечения больных при помощи замены старых обоев в комнате новыми или смены перчаток, перемены знакомых лиц и т. п.

Обилие разнообразного эмпирического материала о связи деятельности мозга с процессами во всех других органах чрезвычайно ценно, но лишено какого-либо научного анализа. Никто не смог проверить наблюдаемые явления путем эксперимента, да и невозможно было это сделать, ибо не было для этого надежного способа.

Необозримые перспективы исследования открылись с введением в науку объективного метода изучения деятельности высших отделов центральной нервной системы.

Прежде чем перейти к изложению павловского метода и его применения в наших исследованиях, необходимо заняться вопросом, почему до Павлова деятельность высших отделов центральной нервной системы была мало изучена и учение о высшей нервной деятельности не было так же разработано, как это выполнено по отношению к другим видам деятельности организма. Попытаемся это проанализировать и вместе с тем оправдать выбор метода собственных исследований. Изучение функций мозга, как выше было сказано, началось очень давно; первые исследователи рефлекторных актов связывали ощущения и сознание с деятельностью головного мозга. Правда, в более поздних исследованиях такие выдающиеся физиологи, как Пфлюгер, пытались душевную деятельность перенести в спинной мозг, но, к счастью, это „одухотворение“ нервной деятельности даже в ее сравнительно низших проявлениях не имело успеха. Исследователями рефлекторной деятельности (Гольц, Шифф, Лючиани, Монаков, Шеррингтон, Орбели, Ухтомский, Магнус и их многочисленные ученики и последователи) была показана вся материальная структура рефлекторной деятельности и вскрыты ее основные физиологические закономерности. Точная регистрация явлений вместе с изучением морфологического субстрата определила появление блестящих достижений в наших знаниях о рефлекторной деятельности низших отделов центральной нервной системы. Методы, применяемые для изучения рефлекторной деятельности спинного мозга, оказались адекватными и достаточными, чтобы понять в значительной степени сложные движения скелетной мускулатуры, которые осуществляются при стимуляции спинного мозга прямым или рефлекторным путем. Точно так же рефлекторные процессы продолговатого мозга и отчасти среднего изучались на животных в сравнительно благоприятных физиологических условиях, хотя и с применением наркоза

и больших нарушений анатомической целостности. Что же касается изучения высших отделов центральной нервной системы, в том числе коры головного мозга, то в этом отношении имелись очень скромные результаты, хотя со времен Фрича и Гитцига стали применяться методы непосредственного раздражения обнаженной коры мозга. Впервые искусственное раздражение коры мозга было произведено указанными учеными в 1870 г. Уже эти первые опыты позволили установить связь определенных участков коры с деятельностью скелетной мускулатуры. Очень важно отметить, что Фрич и Гитциг не рассматривали полученные при раздражении коры мозга движения как результат прямого возбуждения мозговых клеток, а ставили их в первичную зависимость от возбуждений сферы мышечного чувства. Дальнейшие многочисленные опыты с раздражением коры электрическим током, с применением усовершенствованных методов (униполярное раздражение, метод точечного раздражения, химическое раздражение при помощи стрихнина и других веществ и многие другие модификации раздражений) дали возможность очень точно установить представительство отдельных групп мышц в мозговой коре. Однако и утонченная методика искусственного раздражения не дала возможности установить основные закономерности корковой динамики, и, что самое главное, данные, полученные методом искусственного раздражения, не смогли дать указаний, какова роль коры головного мозга в нормальном течении реакций организма.

Второй метод — это частичное или полное разрушение или удаление мозговой ткани. Разрушение частей мозга посредством ножа, электрического тока, химических агентов, замораживания и т. д. имеет еще большие недостатки с физиологической стороны. Хотя паралич вследствие удаления частей мозга может быть длительным, тем не менее эти наблюдения сравнительно кратковременны и, кроме того, никогда по желанию нельзя ограничиться выключением строго определенной части мозга. Краткий срок наблюдения препятствует изучению изменения во времени, а это, как увидим из дальнейшего, одно из самых важных условий изучения корковой динамики. Элиминирование частей коры вызывает, кроме того, ряд серьезных повреждений вследствие образования рубцов и спаек с соседними частями именно в тот период, когда особенно важно наблюдение за течением процессов в коре. Несмотря на все препятствия, благодаря методу экстирпации, накопился огромный материал о локализации функций, хотя этот материал не дает полного основания приурочивать какую-либо функцию к точно ограниченным частям мозга.

Вследствие особенностей строения коры мозга, чрезвычайной сложности ее морфологической и функциональной структуры требовался новый метод изучения корковой деятельности с целью показать нормальные физиологические функции. Попытки наблюдать деятельность коры мозга на целом нормальном животном делались давно. Биддер и Шмидт в 1852 г. установили, что дразнение собаки пищей способно вызвать отделение желудочного сока. Это интересное наблюдение, однако, не привлекло внимания исследователей до того момента, пока Павлов и Шумова-Симановская не осуществили знаменитого опыта „мнимого кормления“ на эзофаготомированной собаке. Но в то время толкование результатов опыта было основано на субъективных данных. „Психическое“ отделение трактовалось как результат страстного желания еды. В дальнейшем „психическое“ отделение слюны при виде и запахе пищи навело на мысль перейти от толкований субъективного порядка этого явления к объективной его оценке. Вместо „психического“ отделения мы стали говорить о физиологическом отделении как при виде и запахе пищи, так и при

раздражениях при изучении деятельности коры больших полушарий головного мозга.

Суть метода Павлова заключается в том, что он открыл возможность образовывать у животного новые рефлексy и изучать их свойства. Сочетая применение любого индифферентного агента с различными безусловными рефлексами, можно экспериментально создавать определенную деятельность головного мозга. Следовательно, по методу условных рефлексов можно экспериментально получить определенные функциональные сдвиги в деятельности мозга. Так как местом образования условных рефлексов, по данным павловской школы, является кора мозга, то в этом методе мы имеем точный критерий для констатирования кортикального характера реакций. Отсюда следует, что метод условных рефлексов открывает возможность экспериментального исследования роли головного мозга в протекании любой функции организма. В настоящее время доказано, что у высших животных единственным местом образования условных рефлексов является кора головного мозга. В ее отсутствие старые рефлексy выпадают, а новые не образуются.

Против установленного павловской школой положения о кортикальной природе условного рефлексa Зеленым и некоторыми другими исследователями (Меттлер) были сделаны возражения, не обладающие, однако, полной убедительностью, и в настоящее время во всяком случае правильно считать, что наличие коры является непременным условием образования типичных условных рефлексов. Теоретически, впрочем, возможно, что между типичным безусловным рефлексом и типичным условным существуют промежуточные формы, и не исключена возможность, что известная способность к образованию новых рефлекторных дуг свойственна и нижележащим отделам центральной нервной системы. Возможность образований условных рефлексов при удалении высших отделов мозга у некоторых животных (птиц, черепах, рыб) является доказанной (Беритов, Асратян). По мере филогенетического развития высшие отделы центральной нервной системы все более и более специализируются и способность к выработке временных связей низшими отделами мозга уменьшается. У высших животных (собака) она или отсутствует совершенно, или сохраняется в столь примитивном виде, что об условнорефлекторной деятельности как о физиологической основе поведения можно говорить лишь в отношении коры головного мозга.

Отсюда следует, что если мы обнаруживаем образование условного рефлексa на ту или иную функцию организма, то это значит, что на данную функцию бесспорно могут влиять импульсы, возникающие в коре головного мозга. Таким образом, метод условных рефлексов открывает возможность экспериментального исследования роли головного мозга в протекании любой функции организма.

Первым этапом такого исследования была задача выяснить, какие органы и системы органов могут находиться под влиянием коры головного мозга. При изучении деятельности коры головного мозга основатель учения об условных рефлексах использовал в качестве показателя работы больших полушарий головного мозга мало значимый орган — слюнную железу. Внимание исследователей павловской школы и было сосредоточено главным образом на изучении основных закономерностей деятельности коры большого мозга: при этом велось наблюдение над секрецией слюнных желез и над общим поведением подопытного животного.

Теоретически следовало ожидать, что на каждом безусловном рефлексe может быть образован рефлекс условный. После того как Павлов открыл и изучил слюнные условные рефлексy, образование условных рефлексов на безусловных оборонительных (двигательных

или слюнных) было само собой разумеющимся. Точно так же естественным было образование условных рефлексов на секрецию желудочных желез, подтвержденное Цитовичем. Поэтому такого рода исследования, имея большое значение для углубленного понимания деятельности какого-либо органа, не дают ничего принципиально нового, тем более что как объект исследования условнорефлекторной деятельности как таковой они в большинстве случаев не могут представить преимуществ перед несравненной слюнной методикой Павлова.

Иначе, как нам кажется, обстоит дело с исследованиями возможности образования условных рефлексов на деятельность таких органов, рефлекторная иннервация которых не является точно изученной и бесспорной, например, почка, ряд желез с внутренней секрецией, печень, глубокие отделы кишечника, гладкая мускулатура. Поэтому возможность образования условных рефлексов для этих органов представляет, на наш взгляд, особый интерес. Проблема регуляции висцеральных функций приковала наше внимание еще и потому, что эта область наименее разработана в отношении связи внутренних органов с центральной нервной системой.

Со времен Клода Бернара в физиологии стало пользоваться общим признанием положение, что церебральная нервная система регулирует не только деятельность скелетных мышц, но также и обмен веществ. Влияние на обмен исходит не только из бульбарных центров продолговатого мозга, но и из более высоких этажей головного мозга. Достаточно вспомнить замечательные работы Карплюса и Крейдля, а также многочисленных исследователей локализации в межзачаточном мозгу центров теплообмена и обмена веществ.

Обладая объективным способом изучения деятельности высших отделов центральной нервной системы, мы считали необходимым и чрезвычайно важным подойти к изучению регуляции тех физиологических отправлений, на деятельность которых „воля“, „желание“ или „мысль“, казалось, не оказывают своего влияния.

Опять на современном этапе встал старый вопрос о регуляции со стороны мозга вегетативных процессов. Связь внутренних органов с центральной нервной системой изучалась с анатомической стороны достаточно полно, физиология же в этом отношении оставалась позади.

Работы с применением метода экстирпаций и раздражений дали возможность установить представительство внутренних органов в субкортикальных ганглиях и в коре мозга (Бехтерев, Миславский, в последнее время Фултон и его школа), но эти исследования проводились с животными, организм которых был значительно разрушен наркозом и вивисекционными приемами. Применение электрического раздражения в то время было еще далеко не совершенным, в частности, трудно было избежать ветвления тока; точно так же и химическое раздражение, применяемое довольно примитивно, не давало возможности получить убедительные данные, особенно в отношении коры мозга. К этим затруднениям присоединялось сбивчивое представление о роли периферической иннервации таких органов, как почка, печень, селезенка и др.

Изучение указанными приемами можно было бы назвать анализом анатомической иннервации, установлением наличия существующей морфологической связи; что же касается физиологического значения этой связи с центральными нервными аппаратами, то мы имели в этом отношении только самые смутные представления. До самого последнего времени считалось, что иннервация внутренних органов обеспечивается автономной нервной системой; отдельные экспериментальные работы и клинические наблюдения не могли создать определенных воззрений на регуляцию висцеральных функций со стороны

высших отделов головного мозга. Попрежнему вопросы об анимальной и вегетативной нервной системе стояли оторванно друг от друга. Несмотря на блестящие исследования Л. А. Орбели и его школы о роли симпатической нервной системы в деятельности скелетной мускулатуры, рецепторных аппаратов и даже самой центральной нервной системы, не было еще достаточно материала, чтобы во всей широте пересмотреть вопрос об отношении высших отделов головного мозга к внутренним органам и главным образом понять взаимосвязь анимальных и вегетативных процессов. С введением метода условных рефлексов, с возникновением возможности образования временных связей и изучения их свойств нам представлялось, что открываются широчайшие перспективы для точного и всестороннего познания связей вегетативных процессов с деятельностью коры головного мозга. Если рефлекторная теория на протяжении 150 лет дала в руки исследователей огромный материал для познания сложных реакций организма высших животных, то нет сомнения в том, что открытие Павловым нового вида рефлекторных процессов даст возможность изучить более детально и всесторонне зависимость деятельности внутренних органов и тканевых процессов от коры мозга.

Вместе с тем, пользуясь методом хронических опытов, т. е. экспериментирова на здоровых, нормальных животных, подготовленных предварительной хирургической операцией, возможно установить физиологическую иннервацию, пути нервной регуляции, которые имеют место в нормальных физиологических условиях функционирования органов. Иннервацию в смысле установления только морфологического характера проводников, подходящих к органу, нельзя считать физиологической иннервацией, обеспечивающей связи органа с целым организмом. Филогенетически и онтогенетически проводники для каждого органа predeterminedены, но функциональные связи органа значительно шире, и по автономным проводникам к органу могут доходить импульсы непосредственно или через ряд промежуточных станций от всех частей центральной нервной системы. Отсюда и деление всей нервной системы на анимальную и вегетативную, с нашей точки зрения, можно считать чисто условным и необходимым только для дидактических целей.

Замечательный английский физиолог Д. Баркрофт пришел к убеждению, что познание внутренней среды необходимо для учета условий „психологической“ деятельности.

Уже на первых порах экспериментирования мы установили, что нервная регуляция находится в теснейшей связи с гуморальной системой. Таким образом, проблема значительно усложнилась, тем более что функциональная связь внутренних органов с корой мозга оказалась обоюдосторонней. Изучение условнорефлекторной деятельности различных органов и тканей само по себе, по нашему разумению, являлось необходимым, чтобы возможно полнее осветить регуляторные процессы нервной и гуморальной системы в функционировании внутренних органов и всего тканевого метаболизма.

Вместе с тем изучение свойств временных связей внутренних органов и тканевых процессов несомненно дало нам в руки новый материал для суждения о работе коры головного мозга.

Так расширялась наша первоначальная скромная задача изучения условнорефлекторной деятельности внутренних органов. Потребовалось применение очень многих и разнообразных методов для наблюдения в хронических опытах связей коры мозга с „внутренним хозяйством“ и установления взаимосвязи анимальной и вегетативной системы. Казалось, что задача весьма обширна и непосильна даже большому и все растущему коллективу; однако единый план, направленный на отыскание закономерностей кортикальной регуляции всех функциональ-

ных отправлений, дал возможность поставить для разрешения следующие конкретные задачи:

1. Установление функциональных связей коры мозга с внутренними органами и тканевыми процессами, как, например, окислительные процессы.

2. Исследование возможности выработки условных рефлексов из раздражений, идущих от внутренних органов, и изучение интерорецепторов.

3. Взаимоотношение экстеро-и интерорецептивных временных связей.

4. Анализ механизма временных связей внутренних органов и тканевых процессов.

Наша работа далеко не закончена, и многое еще предстоит сделать; перспективы исследования чрезвычайно обширны; требуется много труда и изобретательности, чтобы поставленную огромную проблему довести до состояния законченности. По содержанию наших исследований мы часто абстрагируемся от многих важных моментов и прибегаем к некоторой схематизации в силу необходимости на первом этапе исследования изучить сложную реакцию организма целиком, и по мере познания целостной структуры уже делаем попытки проникнуть в существо наблюдаемых явлений. Нам кажется, что увидеть архитектуру сложного функционального проявления — задача весьма важная и благодарная. Применяемый нами метод научил нас видеть регуляторные приспособления организма в высших его проявлениях, и было бы с нашей стороны косностью не приложить свой труд для дальнейшего познания тех зависимостей, которые обуславливают гармонию частей и сохранение целостности организма среди окружающей его природы.

Мне приходят на память слова великого революционера в науке Лавуазье, попытавшегося понять целостную структуру организма:

„Можно без устали восхищаться системой общей свободы, которую природа, казалось, хотела установить во всем, что имеет отношение к живым существам. Давая им жизнь, произвольные движения, активную силу, потребности, страсти, она не запретила пользоваться ими. Она хотела, чтобы они были свободны даже до злоупотребления; но, осторожная и мудрая, она повсюду поместила регуляторы, она заставила пресыщенные следовать за наслаждением. Как только животное, возбужденное качеством или разнообразием яств, перешло положенную границу, появляется несварение, которое одновременно является предохранением и лекарством: очищение, которое оно производит, отвращение, которое его сменяет, восстанавливают вскоре нормальное состояние животного.“

Духовный строй, так же как и физический, имеет свои регуляторы, и если бы было иначе, то давно уже человеческие общества не существовали бы более или, вернее, не существовали бы никогда\*.

Исследование на целом животном в условиях хронического опыта требует большого и упорного труда. Поставленная нами трудная задача оправдывалась тем, что предмет изучения необычайно важен для наших представлений о работе головного мозга. Для того чтобы иметь идеи, по выражению Бюффона, надо было собирать факты.

---

## ГЛАВА II

### УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНЫЕ СВЯЗИ ПОЧКИ И ПЕЧЕНИ

Недаром древние анатомы назвали почку *viscus elegantissimus* будучи поражены удивительным строением органа и его загадочным функциональным отправлением. Связь мочеподделительной функции с жидкостными системами организма уже давно побудила исследователей высказать ряд теоретических положений о механизме выра-

ботки секрета почек. Однако до настоящего времени мы еще не выяснили более или менее точно зависимости мочеотделения от нервной системы. Рядом исследователей, применявших метод раздражения или перерождения периферических проводников, была установлена зависимость работы почки от нервной системы в отношении количества и качества выделяемой мочи. Ввиду тесного взаимоотношения между кровеносной системой и собственно отделительной системой нервный контроль многими приписывался изменению артериального давления в почках, обуславливающему вторично изменение образования и отделения мочи. Тем не менее объяснить отделение столь сложного секрета без регуляции самой отделительной системы почки не представлялось возможным. Уже начиная со времен Людвига, были высказаны различные предположения о нервном и гуморальном контроле образования и отделения составных частей мочи. Мы имеем в виду теории мочеотделения Гейденгайна и более поздние теории Кешни-Реберга. Последние ученые создали современное представление о сложной деятельности почки. Отличительной особенностью теоретических положений Кешни-Реберга является физико-химическая основа этих построений, действительно во многом оправдывающаяся в строго обставленных экспериментальных условиях. Как ни стройна, однако, эта теория, но и она не могла дать удовлетворительного объяснения многим явлениям при нормальном и особенно патологическом состоянии аппарата почек.

Что же касается зависимости работы почки от высших отделов центральной нервной системы, то в этом важном пункте учения о регуляции мы имеем очень ограниченные сведения. Необходимо вспомнить „укол“ Клода Бернара в дно IV желудочка и дальнейшие опыты с применением метода раздражения и экстирпаций различных областей межуточного мозга, мозжечка и других частей центральной нервной системы (Лешке и др.). Правда, связь деятельности почки с патологическими повреждениями *tuber cinereum* и *regio subthalamica* давно отмечена в клинике.

Очень много наблюдений сделано также над заболеванием *diabetes insipidus* и связью этого своеобразного патологического нарушения с субкортикальными ганглиями.

Наряду с влиянием нервной системы нужно учитывать и эндокринную регуляцию диуреза. Центры межуточного мозга и гипофиз образуют единую функциональную систему, весьма тесно связанную со всем химизмом тела, в том числе и с деятельностью главного выделительного аппарата — почек.

Щитовидная железа также имеет непосредственное отношение к регуляции деятельности почки. Удаление надпочечников оказывает влияние на функцию мочеобразования и на осмотические процессы во всех тканях.

В настоящее время имеются экспериментальные данные о регулирующем влиянии околощитовидных желез, инсулинового аппарата и веществ, образующихся в самой почке. В дальнейшем мы приведем полученный нами материал, указывающий на теснейшую связь нервных и гуморальных факторов в регуляции деятельности почек. Взаимоотношение нервных и гуморальных факторов регуляции может быть полностью изучено только при наблюдении на целом, неповрежденном организме.

Что касается вопроса о роли коры головного мозга в деятельности почек, то можно указать только отдельные исследования Бехтерева и его сотрудников с раздражением коры мозга и наблюдения Юнгмана и Мейера над диурезом при поражении коры больших полушарий, а также опыты Маркса, Гейлига и Гоффа с применением взвешивания в гипнозе питья воды, результатом чего было



увеличение диуреза. Платонов также смог вызвать увеличение диуреза путем гидремии вследствие внушения „питья воды“.

Эти немногочисленные наблюдения дают указание на существование кортикальной регуляции деятельности почек, но, будучи выполнены в искусственных условиях или на патологическом материале, естественно, не могут дать настоящего представления о роли высших отделов центральной нервной системы в деятельности почки.

Поэтому изучение возможности образования временных связей на отделительной функции почки, иннервация которой вообще мало изучена (а связи органа, несомненно, сложны и многообразны), на наш взгляд представляло особый интерес, и предпринятые нами исследования по этому вопросу укрепили нас в мысли, что на этом пути можно получить богатый материал.

Все наши опыты с почками были осуществлены на собаках с отдельно выведенными на кожу живота мочеточниками по методу, впервые примененному Келером и Павловым и модифицированному Орбели и Цитовичем.

Оперированные животные сохраняли во время исследования здоровое и бодрое состояние, а деятельность почек протекала нормально. Во время хода исследования через определенные промежутки времени состояние почек проверялось: 1) изучением спонтанного диуреза; 2) исследованием состава мочи на белок, сахар и другие компоненты; 3) исследованием проницаемости почек при введении *per os methyleneblau*.

Животные содержались на протяжении всего времени исследования на строго определенной диете, состоящей из белого хлеба, молока, определенной порции каши (в количестве, зависящем от веса животного) и 50 г мяса в сутки.

Большинство животных находилось под наблюдением в продолжение нескольких лет, сохраняя общее здоровое состояние и нормальную деятельность почек. При малейшем отклонении от нормы подопытные животные выключались из опытов.

Уже при изучении спонтанного диуреза можно было отчетливо заметить, что не у всех подопытных собак с одинаковой легкостью удавалось установить фон спонтанного диуреза. Если у большинства животных „норма“ наблюдалась с первых же дней систематической с ними работы, то у других собак норма спонтанного диуреза устанавливалась с трудом и только через много недель, а иногда и месяцев после операции. Непостоянство спонтанного отделения мочи и неравномерность в отделении правой и левой почек отмечались у животных с резко выраженным или возбуждающим, или тормозным процессом. У таких подопытных животных одно подвешивание воронок к отверстиям мочеточников для собирания мочи уже вызывало длительную задержку мочеотделения. Присутствие в комнате экспериментатора, малейшее резкое или необычное движение его также резко затормаживало диурез. Стоило только исключить это тормозящее влияние, как диурез быстро восстанавливался. Влияние различных эмоциональных моментов на деятельность мочевой системы отмечали и другие исследователи (M. Dobref и др.). Нужно отметить, что во всех описываемых ниже опытах мы наблюдали именно отделение мочи, а не выведение ее из мочевого пузыря, которого у наших подопытных животных и не было, — он иссекался во время операции выведения наружу мочеточников. Все эксперименты на животных производились в обстановке, изолированной от внешних влияний, в специальных звуконепроходимых камерах или в изолированных от шума, запахов и резких колебаний освещения комнатах. Это обстоятельство нужно отметить потому, что все опыты с изуче-

нием влияний коры головного мозга требуют непременно исключения всех посторонних агентов, могущих оказать свое действие через кору мозга помимо воли экспериментатора. Само поведение экспериментатора должно быть в подобных исследованиях своеобразным. Метод хронических опытов требует от исследователей особой выучки. Экспериментирование в хронических опытах значительно отличается от острого опыта, где экспериментатор учитывает одну какую-либо сторону процесса и заинтересован в изолировании сложного явления, чтобы фиксировать внимание именно на данной, наблюдаемой части процесса. В хроническом опыте можно изучать явление не только с целью анализа этого явления, но и иметь постоянно представление о сложном совершающемся процессе в его естественном физиологическом течении. Поэтому, нам кажется, в условиях хронического опыта дана возможность охватить архитектуру сложных функциональных проявлений и проникнуть глубже в природу изучаемого процесса. Конечно, вместе с синтетическим представлением необходимо на всех стадиях изучения глубокий анализ наблюдаемых явлений; для такой цели иногда хронический опыт сочетается с вмешательством острого характера. Раскрытие сложных регуляторных приспособлений организма возможно только в условиях хронического опыта на целом, неповрежденном животном. Ни искусственное раздражение нервов, ни метод элиминирования не смогут дать действительного представления о сложном функциональном проявлении, в котором участвуют высшие регуляторные аппараты, столь впечатлительные ко всяким воздействиям.

Существенным условием надлежащей постановки опытов является регулярность проведения экспериментов. Всякое изменение времени ежедневной постановки эксперимента оказывает влияние на ход диуреза. Как увидим дальше из приводимого материала, временные отношения для возникновения условных рефлексов и для их протекания имеют существенное значение.

На особенностях хронических опытов необходимо было остановиться потому, что они определяют успех экспериментирования и возможность подметить возникновение временной связи в зависимости или от нарочитого задания экспериментатора, или возникшую независимо от экспериментатора во время хода исследования или в предшествующей жизни животного до момента поступления в лабораторию.

Образование временных связей на деятельности почек и изучение свойств образующихся условных рефлексов впервые были осуществлены нами совместно с сотрудником Алексеевым-Беркманом. Мы с Алексеевым-Беркманом систематически исследовали отдельительную работу почек как при обычном ежедневном диурезе, вне зависимости от специального введения жидкостей в организм, так и на фоне обогащения организма водой. Последнее производилось у одной из подопытных собак введением  $100 \text{ см}^3$  *per rectum*. Перед началом экспериментирования была повторена несколько раз самая процедура введения воды *per rectum*, чтобы избежать какого-либо безусловного рефлекторного влияния от раздражения при введении воды или косвенно через изменение работы сердца.

В первоначальных опытах было установлено, что мочеотделение через 16—18 часов после последнего приема жидкости крайне незначительно, составляя за 2 часа несколько кубических сантиметров.

Для стимуляции мочеотделения мы применили введение *per rectum*  $100 \text{ см}^3$  водопроводной воды, подогретой до температуры тела животного. При этом бросилось в глаза, что по мере постановки опытов с вливанием воды день ото дня количество мочи возрастало,

причем значительный диурез наблюдался уже сразу после помещения животного в станок и приготовления всех необходимых приспособлений для проведения опыта.

Приводим примеры опытов на собаке Норке с выведенным на кожу живота левым мочеточником:

*Опыт от 8/XII 1924 г.*

Поставлена в станок в 3 часа 2 мин.

Время	Количество мочи в см <sup>3</sup>		Время	Количество мочи в см <sup>3</sup>	
3 часа 17 мин.	0,6	} 1,5 см <sup>3</sup> за 1 час	4 часа 17 мин.	0,1	} 0,4 см <sup>3</sup> за 1 час
3 " 32 "	0,4		4 " 33 "	0,1	
3 " 47 "	0,3		4 " 47 "	0,1	
4 " 02 "	0,2		5 " 02 "	0,1	

Всего за 2 часа при спонтанном диурезе выделилось 1,9 см<sup>3</sup> мочи.

При введении 100 см<sup>3</sup> воды в ряде последующих опытов количество отделяемой мочи было таково:

Дата опыта	Количество мочи за 2 часа в см <sup>3</sup>
2/1 1925 г.	6,4
6/1 1925 "	14,3
7/1 1925 "	17,3
8/1 1925 "	22,0
18/1 1925 "	22,5
20/1 1925 "	28,2

Значительное усиление мочеотделения в момент, когда вводимая вода еще не могла вызвать гидремии, равно как и прогрессирую-

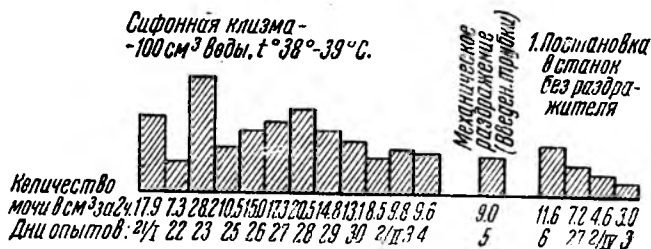


Рис. 1. Собака Норка. Условнорефлекторный диурез на обстановку.

щее усиление диуреза от опыта к опыту, дало нам повод заподозрить, что самая обстановка опыта сделалась условным раздражителем, вызывающим мочеотделение. В дальнейшем были поставлены специальные эксперименты, целиком подтвердившие наше предположение.

Чтобы исключить гидремию крови и установить значение всех моментов, сопровождающих действительное введение воды в прямую кишку, мы в последующих опытах испытывали сифонную клизму. Результаты опытов представлены на рис. 1.

Приведенные на диаграмме опыты показывают, что введение 100 см<sup>3</sup> воды per rectum с ее немедленным выведением обратно вызывает такой же, а иногда даже и больший диурез, чем введение воды в кишечник и ее поступление в кровь. В опытах с сифонной клизмой мы наблюдали отделение мочи, колебавшееся в разных опытах от 7 до 28 см<sup>3</sup> за 2 часа. Одно механическое раздражение прямой кишки резиновой трубкой и даже одна постановка в станок вызывали увеличенный по сравнению с нормой (спонтанное отделение) диурез. После многократных повторений подобных опытов с постановкой животного в станок, связанных с процедурой опыта, но без введения воды, диурез постепенно снова пришел к нормальным исход-

ным величинам, которые мы имели в самом начале работы с подопытным животным. Привожу ряд опытов с постановкой в станок Норки без применения каких-либо агентов, совпадающих с процедурой введения воды:

Дата опыта	Количество мочи за 2 часа в см <sup>3</sup>
6/II 1925 г.	11,6
27/II 1925 „	7,2
2/IV 1925 „	4,6
3/IV 1925 „	3,0

Как видно из приведенных опытов, возвращение диуреза к первоначальной величине при постановке в станок произошло только через 2 месяца. Очевидно, образовавшаяся кортикальная связь угасала очень медленно. Если вспомнить, что достаточно прочный условный слюнный рефлекс угасает через несколько повторений без подкрепления его безусловным раздражителем (подкармливанием) в течение одного сеанса, то станет ясно, что в данном случае образовавшаяся временная связь на выделение почкой мочи угасает несравненно медленнее.

Наряду с обстановкой опыта, в которой производится вливание воды, оказалось достаточным сочетать действие любого ранее индифферентного агента по отношению к деятельности почек с введением воды, чтобы в дальнейшем уже при одном изолированном применении этого агента получить значительное мочеотделение. Опыты с образованием искусственных условных рефлексов на диурез были выполнены на собаке Норке и на другой собаке Кусачке, оперированной таким же образом, как и Норка.

Когда у Норки и у Кусачки были угашены образованные временные связи на обстановку опыта, мы в бесшумной камере сочетали действие органной трубы с введением воды per rectum.

Звук трубы начинался за 1 минуту до введения воды и кончался через 1 минуту после прекращения этой процедуры. После 11 сочетаний вливания воды со звуком было испытано действие звука без сопровождения его вливанием воды. При этом у Норки выделилось 14,2 см<sup>3</sup> мочи за 5 часов вместо 2 см<sup>3</sup> при обычном спонтанном отделении. Такой же большой диурез при действии звука наблюдался и у Кусачки. Затем после еще семи подкреплений у этой собаки звука трубы введением воды звук был опять испробован изолированно. В результате было отмечено отделение 13 см<sup>3</sup> за 5 часов.

В этом случае, как и в вышеописанных опытах, в качестве условного раздражителя действовал не только тон, но и вся обстановка опыта. Достаточно было поставить собак в камеру и произвести только подготовку к введению воды, как начиналось мочеотделение, значительно более обильное, чем спонтанное отделение; на этом, так сказать, „новом фоне“ применение звука вызывало значительное повышение диуреза.

Таким образом, можно было отчетливо установить, что условным раздражителем может сделаться и нарочито примененный агент, не имеющий непосредственной связи с обычной обстановкой опыта.

Звук органной трубы, так же как и вся обстановка, был затем угашен и диурез вернулся к норме.

Доказательством того, что усиленное мочеотделение, наступающее при действии раздражителя после его сочетания с обогащением организма водой (безусловный раздражитель), а до того обычно индифферентного для деятельности почек, является действительно условным рефлексом, может служить тот факт, что к положительному условному рефлексу удалось выработать дифференцировочный, тормозной. Опыты павловской школы учат, что если один

применяемый в опытах раздражитель постоянно подкрепляется безусловным, а другой, более или менее сходный, не подкрепляется, то последний, вследствие развития тормозного состояния, условной реакции не дает. В опытах с условными рефлексами на почке дифференцирование двух раздражителей вырабатывалось таким образом. В комнате, отличной от той, где производилось введение собаке воды per rectum, животное помещалось в станок, но вода не вводилась. В другой же комнате, где обычно ставились опыты, производилось введение воды. Затем в течение ряда недель подопытная собака Норка ставилась то в одну, то в другую комнату.

Первая комната не была связана с действием безусловного раздражителя (вливание воды) — это была „дифференцировочная“ комната; вторая же комната, где раньше всегда вливалась вода, т. е. действовало безусловное раздражение, а теперь животное только помещалось в станок, была „активной“ комнатой. Наблюдение в одной комнате производилось одним лицом, в другой — другим. Таким образом, комплексный раздражитель одной комнаты значительно отличался от раздражителя другой.

Результаты опытов приводим в виде диаграммы (рис. 2).

Как видно из диаграммы, постановка животного в „активную“ комнату вызывает значительный диурез, тогда как постановка



Рис. 2. Собака Норка. Образование дифференцировки на комплексный раздражитель и обстановку опыта.

в „дифференцировочную“ комнату дает значительно меньшее отделение. Совершенно очевидно, что уже с первых „опытных“ дней вырабатывается дифференцирование двух комплексных раздражителей — обстановки одной и другой комнаты. Выработка дифференцировки идет по тем же правилам, что и при условных слюнных рефлексах. В первых опытах применение дифференцировочного раздражителя вызывает довольно значительное отделение мочи, а чем дальше, тем диурез в „дифференцировочной“ комнате становится меньше и даже опускается ниже величины спонтанного отделения, тогда как в „активной“ комнате уменьшенное при первых применениях дифференцировочного раздражителя по мере увеличения числа опытов количество мочи снова возрастает. Уменьшение диуреза при действии „дифференцировочного“ раздражителя сопровождается увеличением плотного остатка, а увеличенный, вследствие влияния „активной“ комнаты, диурез характеризуется выделением жидкой мочи. В первом случае при  $4,3 \text{ см}^3$  мочи, выделившейся за 5 часов наблюдения, имелось  $5,4\%$  плотных веществ, во втором случае при диурезе, равном за 5 часов  $17,3 \text{ см}^3$ , —  $2,11\%$  плотного остатка. Таким образом, приведенные опыты с несомненностью убеждают нас в том, что мы имеем в одном случае — при действии положительного комплексного раздражителя — возбуждение коры и в результате усиленный диурез, а во втором — при действии дифференцировочного отрицательного раздражителя — торможение в коре и в результате уменьшение диуреза.

В приведенных опытах как в „активной“, так и в „дифференцировочной“ комнате применялись сложные раздражители. Теперь мы приведем опыт из работы Балакшиной, иллюстрирующий выработку условного рефлекса на более простой раздражитель (табл. 1). К этому раздражителю была образована дифференцировка.

Таблица 1  
Опыт от 4/XII 1933 г.  
Начало опыта в 10 часов. Собака Кенна

Время	Условный раздражитель	Количество мочи за 15 минут в см <sup>3</sup>		Примечание		
		правая почка	левая почка			
10 час. 15 мин.	→ Рожок—1 минута	4,6	5,8	Собака стоит спокойно		
10 " 30 "		5,2	6,3			
10 " 32 "		—	—			
10 " 47 "		6,8	7,4			
11 " 02 "		8,2	9,0			
11 " 17 "		7,0	9,6			
11 " 32 "		10,9	12,6			
11 " 47 "		13,2	14,0			
12 " 02 "		9,8	10,2			
12 " 17 "		10,3	10,6			
12 " 32 "		7,4	8,2			
За 2 часа . . .			83,4		93,7	

Балакшиной удалось также образовать условнорефлекторную анурию II порядка. У собаки Азы был выработан тормозной условный рефлекс на шум индуктория, и когда этот раздражитель стал неизменно вызывать понижение диуреза, тогда Балакшина стала сочетать эту условнорефлекторную анурию с предварительным раздражением звонком. Через несколько „подкреплений“ звонка шумом индуктория и связанным с ним пониженным диурезом можно было при изолированном применении звонка наблюдать также пониженный по сравнению со спонтанным диурез. На рис. 3 привожу кривую диуреза на условный раздражитель II порядка.

Временная связь II порядка образуется медленнее, и количество отделяемой мочи в этом случае меньше, чем на условный раздражитель I порядка.

Приводим еще данные из работы Комендантовой с образованием временных связей на деятельность почки. Комендантова через 10 минут после постановки в станок собаки (кличка Женья) давала ей  $reg os$  450 см<sup>3</sup> воды и 50 см<sup>3</sup> молока. Уже после нескольких подобных сеансов было замечено, что в первый час после постановки собаки в станок выделяется значительное количество мочи. Чтобы показать в данном случае образование временной связи, Комендантова ставила в станок собаку в течение нескольких дней и делала все приготовления для дачи питья, но воды не давала; при этом оказалось, что образовавшаяся временная связь постепенно угасает.

Приводим диаграмму угашения условнорефлекторного диуреза на собаке Жене (рис. 4).

После того как был угашен условный обстановочный рефлекс на диурез, Комендантова приступила к выработке условного звукового рефлекса, подкрепляя звук введением 200 см<sup>3</sup> воды  $reg gestum$ . Через 23 таких сочетания звонок был испробован изолированно; при этом отчетливо обнаружилось наличие временной связи. После укрепления условного рефлекса была выработана дифференцировка на

звонок меньшей силы. Приводим протоколы опытов от 31/XII 1937 г. с применением положительного условного раздражителя и опыт от 29/I 1938 г. с применением дифференцировочного раздражителя (табл. 2).

В первом опыте за 1½ часа выделилось из обеих почек 92,25 см³ мочи; во втором опыте при действии отрицательного раздражителя выделилось только 21,25 см³.

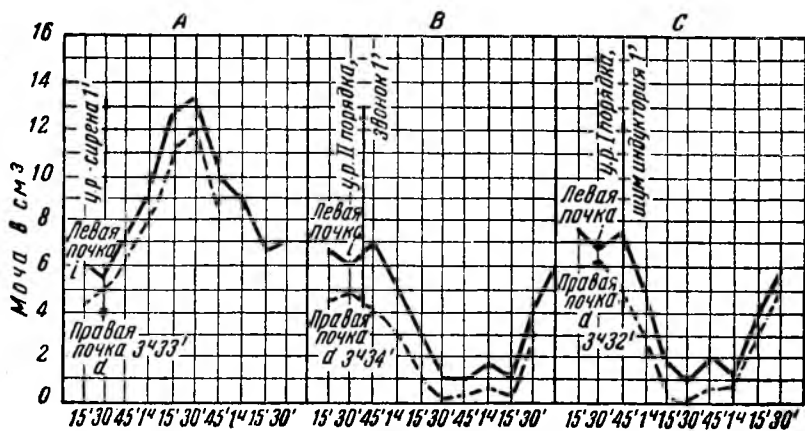


Рис. 3. Собака Аза. Образование условнорефлекторной анурии II порядка.

А — положительный условный рефлекс; В — условнорефлекторная анурия II порядка; С — условнорефлекторная анурия I порядка.

Совершенно очевидно, что в опыте от 31/XII 1937 г. мы имеем стимулирующее влияние коры мозга на почку, тогда как в опыте от 29/I 1938 г. — угнетающее влияние коры на диурез, причем наблюдалось не только торможение условного диуреза, но и угнетение спонтанного диуреза.

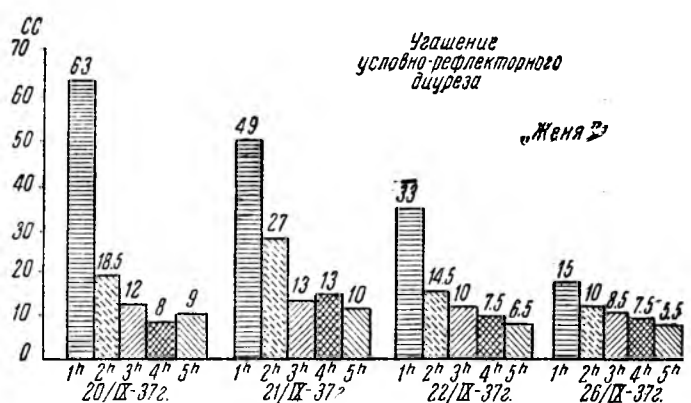


Рис. 4. Собака Женя. Угашение условнорефлекторного диуреза. Цифры над столбиками означают количество мочи за данный час.

Тормозящее влияние коры было показано на некоторых животных и в исследовании Балакшиной: она выработала условный рефлекс на угнетение мочеотделения вплоть до анурии. Описание условнорефлекторной анурии дано также в работе Лейбсона из лаборатории Орбели. Лейбсон получал рефлекторную задержку мочи при болевом раздражении индукционным током кожи задних конечностей животного. Раздражение электрическим током вызывало бурную

двигательную реакцию и почти полное прекращение мочеотделения. В дальнейших опытах Лейбсон получил анурию, применяя только шум индуктория без раздражения конечностей животного. Ясно, что шум индуктория, совпадая по времени с электрокожным раздражением конечности животного, сделался условным раздражителем отрицательного характера для деятельности почки.

Балакшина вызывала с коры мозга остановку мочеотделения в такой постановке опыта: в виде безусловного раздражения применялось раздражение слабым индукционным током стенок одного из мочеточников при помощи специально сконструированного электрода или термическое раздражение слизистой устья мочеточника. Введение электрода в мочеточники не вызывало никакой двигательной реакции животного. Раздражение слабым индукционным током мочеточников также не вызывало двигательной реакции у животного, но способствовало задержке мочеотделения. Длительность и сила задержки мочеотделения находились в зависимости от силы раздражения мочеточников. Условным раздражителем служил шум индуктория.

Таблица 2

Условнорефлекторный диурез\*

Действие положительного и отрицательного условных раздражителей

Время от начала опыта в минутах	Количество мочи в см <sup>3</sup> из обеих почек	
	опыт от 31/XII 1937 г.	опыт от 29 I 1938 г.
5	3,0	3,0
10	3,0	3,25
	Применен условный раздражитель — звонок в течение 1 минуты	Применен дифференцировочный раздражитель — звонок меньшей силы в течение 1 минуты
15	7,5	2,5
20	9,0	1,5
25	10,75	2,25
30	13,0	0,75
35	10,0	1,0
40	7,0	1,75
45	5,0	0,25
50	3,25	0,25
55	3,5	1,0
60	3,75	0,75
65	2,0	0,5
70	3,25	1,0
75	2,25	0,25
80	2,0	1,0
85	2,0	0,25
90	2,0	—
Всего . . .	92,25	21,25

Предварительно реакция на шум индуктория была угашена, и после того как раздражитель стал индифферентным, т. е. не оказывал никакого влияния на мочеотделение, Балакшина стала сочетать его с электрическим раздражением мочеточника. Как и при выработке условнорефлекторного диуреза, при образовании условнорефлекторной анурии отмечались 15-минутные порции спонтанного диуреза, а затем производилось раздражение. Уже через несколько (6—8) раздражений мочеточника применение одного шума индуктория вызывало полную анурию. Что это была не механическая задержка



мочеотделения вследствие спазма мочеточников, можно судить по тому, что обычно задержка развивалась постепенно и также постепенно мочеотделение восстанавливалось после прекращения действия условного раздражителя. При механической же задержке наблюдается быстрая остановка мочеотделения.

На подопытных собаках Балакшиной были выработаны дифференцировки при условнорефлекторной анурии. Приводим сводную таблицу, характеризующую величины диуреза при действии положительного условного раздражителя, дифференцировки и условного тормоза, выработанного на задержке диуреза от раздражения мочеточников. Цифры, приведенные в табл. 3, представляют среднее из 20 опытов на каждой собаке. Каждая цифра показывает количество мочи в кубических сантиметрах, выделенной за 2 часа обеими почками.

Таблица 3

Кличка собаки	Нормальный спонтанный диурез	Безусловный диурез (вливание)	Условно-рефлекторный диурез	Дифференцировка	Условно-рефлекторная анурия (условный тормоз)	Безусловная анурия
Кенна (1932/33 г.)	84,0	206,0	176,3	92,4	—	—
Роза (1933/34 г.)	70,6	172,4	150,2	84,0	—	—
Аза (1934/35 г.)	76,8	184,0	159,2	75,3	36,5	22,4

У всех животных, как видно из таблицы, не вырабатывалось полной дифференцировки: можно было получить лишь разницу в мочеотделении при действии положительного и тормозного раздражителей, которая ясно указывала на образование дифференцировки. У всех подопытных собак, наряду с условными положительными рефлексам, можно было отчетливо наблюдать и действие внешнего торможения, т. е. влияния посторонних, достаточно сильных раздражителей (звуковых, световых и др.), примененных во время действия условного раздражителя. Влияние внешнего тормоза сказывалось в растормаживающем действии агента, если он применялся на фоне кортикального торможения. Приводим два опыта из работы Балакшиной, где показано действие внешнего тормоза на только что вызванный условным раздражителем диурез (рис. 5, B), и второй опыт — растормаживание условнорефлекторной анурии под влиянием внешнего торможения (рис. 5, C).

Можно было даже получить кортикальное торможение на фоне выработанного торможения, т. е. образовать условнорефлекторную задержку II порядка. Знаменательно, что условнорефлекторная задержка II порядка образовалась легче и скорее, чем условнорефлекторное мочеотделение II порядка. Такое взаимоотношение силы возбуждательного и тормозного процессов, очевидно, связано с биологическим значением раздражителя.

Несомненно, что почка реагирует на кортикальные стимуляции весьма чутко; это можно заключить из возможности быстрой выработки условных связей, образования положительных рефлексов II порядка и тормозных рефлексов I и II порядка. Связи почки с корой головного мозга весьма лабильны и весьма разнообразны, так же как и на классическом объекте павловской школы — слюнной железе. Как видно из приведенного материала, сам эффектор определяет специфические черты временной связи.

Необходимо также указать, что индифферентные внешние агенты (звуковые, световые, запаховые и т. п., кроме необычно сильных), на которые не были образованы временные связи, не оказывают

заметного влияния на диурез, тогда как условные раздражители самой почки или условные раздражители, выработанные на другом эффекторном приборе, как, например, пищевые, оказывают весьма сильное влияние на ход диуреза, будучи применены во время условнорефлекторной деятельности почки.

Изложенный материал о кортикальных связях почки дает основание утверждать, что почка имеет представительство в коре мозга. В последующих главах будут даны убедительные этому доказательства.

Было крайне интересно испытать возможность образования временной связи на диурезе при применении автоматических гормональных раздражителей, действующих на почку через кровь и имеющих значение для нормальной деятельности организма. В качестве такого раздражителя в опытах Бородавкиной мы взяли питуитрин. Питуитрин, как известно, оказывает влияние на диурез, вызывая изменение водного режима.

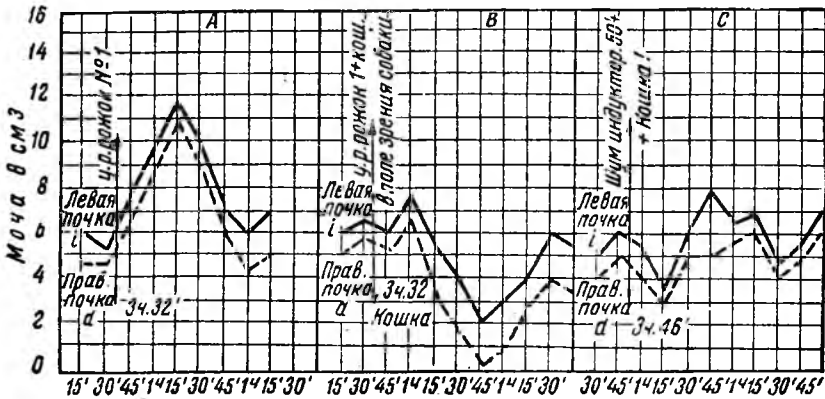


Рис. 5. А — условнорефлекторный диурез; В — внешнее торможение условнорефлекторного диуреза; С — растормаживание условнорефлекторной анурии под влиянием внешнего агента.

Бородавкина установила фон выделения мочи почками при введении животному 400 см³ воды через желудочную фистулу. При этом правая и левая почки работали не совсем равномерно.

Приводим протокол 3 опытов (табл. 4) на собаке Тобике.

Инъекция под кожу 1 ампулы питуитрина завода „Фармакон“ на фоне водной нагрузки дала результаты, представленные в табл. 5.

В приведенных опытах выступает отчетливое торможение диуреза под влиянием питуитрина. В последующих опытах вместо питуитрина на фоне водной нагрузки была сделана инъекция физиологического раствора. Приводим данные 3 опытов в табл. 6.

Таблица 4

Отделение мочи при введении 400 см³ воды в желудок

№ опыта	Количество мочи в см³ за 1 час	
	левая почка	правая почка
1	49,9	19,4
2	34,8	18,8
3	44,9	24,0

Таблица 5

Отделение мочи при введении питуитрина на фоне водной нагрузки (400 см³ воды)

№ опыта	Количество мочи в см³ за 1 час	
	левая почка	правая почка
1	1,4	3,9
2	11,9	1,2
3	13,5	6,9
4	12,4	6,8

Таблица 6

Собака Тобик

Условнорефлекторный диурез. Введение физиологического раствора

№ опыта	Количество мочи в см <sup>3</sup> за 1 час		Примечание
	левая почка	правая почка	
1	18,8	9,5	Ср. табл. 4
2	18,5	3,2	
3	26,0	12,0	

Совершенно очевидно, что самая процедура инъекции сделалась тормозным условным рефлексом на базе действия питуитрина на почку. Бородавкина показала, что условнорефлекторная задержка мочеотделения может быть расторможена каким-либо внешним агентом. Применение свистка в следующем опыте значительно повысило диурез, а затем опыт без свистка обнаружил опять пониженное мочеотделение, как это наблюдалось при условнорефлекторном диурезе (табл. 7).

Таблица 7

Собака Тобик

Из левой почки выделилось мочи за 1 час в см <sup>3</sup>	Из правой почки выделилось мочи за 1 час в см <sup>3</sup>
Опыт с применением свистка	
39,8	20,6
Опыт без свистка	
26,2	12,0

Эти данные показывают, что внешний тормоз в значительной степени растормозил заторможенный условнорефлекторный диурез. Впоследствии описанные опыты с образованием временной связи при посредстве питуитрина помогли нам понять природу кортикальной регуляции в деятельности почки.

Мы сейчас не останавливаемся на механизме условнорефлекторного диуреза, так как это будет сделано в дальнейших главах.

Образование условнорефлекторного диуреза в последнее время не раз было экспериментально воспроизведено и в других лабораториях Советского Союза, а также и в заграничных лабораториях. Гроссман (1929) сообщает о положительных результатах образования временной связи при ежедневных вливаниях воды в течение недели. Маркс, повторяя опыты Быкова и Алексеева-Беркмана, не получил условного мочеотделения после 20 опытов с введением воды. Просматривая материал Маркса, можно с полной очевидностью обнаружить, что в условиях его эксперимента и невозможно было получить условнорефлекторное мочеотделение, поскольку он пользовался для получения мочи катетеризацией. К сожалению, автор не знаком был в подлиннике с нашей работой, а потому и приписал условнорефлекторное отделение в наших опытах непосредственному рефлекторному влиянию с ануса на почку, хотя усиление диуреза при одной только постановке в станок склонен считать за условное. В других опытах Маркс давал собаке хлеб с 400 см<sup>3</sup> смеси молока и воды и сопровождал еду звуком органа, получая в ряде случаев при изолированном применении звука примерно то же количество мочи, что и при питье воды.

В медицинской литературе описаны многочисленные наблюдения усиления водного обмена при помощи гипнотического внушения.

Под влиянием внушения отделяется такое же количество мочи, как и при обильном питье. Тот же Маркс (1926) описывает случаи внушения питья больших количеств воды. Он видел при этом изменение водного обмена, аналогичное тому, которое происходит, когда вода действительно поглощается в большом количестве.

Я уже упоминал опыты проф. Платонова с суггестивным воздействием на почку. Чрезвычайно интересны также опыты Красногорского с применением метода условных рефлексов при борьбе с *epu- resis nocturna*.

Условнорефлекторное отделение мочи можно было наблюдать в лабораторной обстановке и без нарочитой выработки временной связи. У одной из подопытных собак д-ра Шера долгое время не удавалось выработать условнорефлекторное отделение мочи; оказалось, что животное обладает весьма лабильной нервной системой. Подвязывание воронок для собирания мочи уже затормаживало мочеотделение и на этом фоне трудно было выработать условный рефлекс при действии какого-либо слабого агента. Тем не менее к концу опыта, перед снятием собаки со станка для кормления, часто наблюдалось повышение спонтанного диуреза, несомненно связанное по времени с обычным приемом жидкости. В специальных контрольных опытах Шер и мог это доказать.

Можно было бы привести немало описаний из врачебных наблюдений, когда всякий агент, совпадающий во времени с приемом воды, например, шум воды, вид воды и даже явления более отдаленные вызывают мочеиспускание или позыв к нему. Нельзя, конечно, во всех случаях приписать мочеиспускание процессу отделения мочи почками, ибо хорошо известны случаи выработки условнорефлекторного мочеиспускания (Бехтерев, Красногорский), зависящего от деятельности мускулатуры пузыря и сфинктера, а не от выработки почкой мочи. В житейской обстановке оба явления могут совпадать, усиленное поступление мочи в пузырь может сделаться стимулом и для мочеиспускания. Мы будем иметь возможность привести доказательства этому положению при изложении опытов с образованием интероцептивных временных связей.

Образование временных связей на деятельность почек, по нашему мнению, наблюдается постоянно и в нормальных условиях, но мы этого не отмечаем, так как условнорефлекторная часть сложной реакции организма „закрыта“, замаскирована действием безусловных раздражителей, и мы привыкли приписывать отделительную работу почки действию раздражителей, непосредственно влияющих на почку через кровь. Наблюдение за диурезом в остром опыте, понятно, не может дать возможности констатировать влияние коры головного мозга на почку. Точно так же и наблюдение на человеке, связанное с катетеризацией мочеточников, почти исключает возможность, вследствие неизбежно тормозящего влияния, установить зависимость мочеотделения от высших отделов центральной нервной системы. Подобно тому как в нормальных условиях деятельности произвольной мускулатуры мы не замечаем при обычном наблюдении рефлексов положения и выпрямления, так и по отношению к такому органу, как почка, мы не замечаем проявляющегося во все моменты, связанные с изменениями в текущей действительности, влияния коры мозга. Экспериментальное исследование в условиях хронического опыта, проведенного на целом здоровом животном, благодаря методу выработки новых искусственных рефлексов, дает возможность изучать взаимоотношение коры мозга и такого важного органа, как почка. Нет сомнения, что многие влияния патологического состояния будут понятны только при условии точных знаний о регулирующем влиянии головного мозга на сложную функциональную деятельность почки.

Близко по функциональной деятельности к почке в некоторых своих отправлениях стоит самая большая железа в теле высших животных — печень. Так же, как почка, печень считается органом, мало или совсем независимым от деятельности нервной системы. В литературе существуют только отдельные указания на нервную регуляцию секреции желчи и других функциональных проявлений печени.

Еще в 1875 г. Соколов указывал, что желчегонное действие желчи (а как в дальнейшем будет показано, желчегонное действие и отдельных составных частей желчи) есть результат раздражения нервов желчнокислыми солями. Большинство авторов, изучавших вопрос о стимуляции печеночных клеток, приходит к заключению, что все раздражители, как желчные кислоты, соляная кислота и другие кислоты, действуют гуморальным путем. Флейг, не отрицая гуморального действия кислот, полагает, что механизм возбуждения секреции желчи включает и нервные воздействия, которые передаются по брыжеечным нервам. Что касается зависимости желчевыделения или других функциональных явлений в печени от центральной нервной системы, то в этом отношении мы не имеем каких-либо четких указаний. Деятельность печени чрезвычайно сложна, и полное выключение этого органа на длительный срок совершенно невозможно; поэтому в руках исследователя не было метода, чтобы подойти к решению важного вопроса о зависимости желчеотделительной или другой секреторной или синтетической деятельности печени от нервной системы. Имея в руках метод образования временных связей через кору мозга с деятельностью любого органа, наша лаборатория и поставила ряд экспериментальных исследований по изучению кортикальной регуляции желчеотделительной функции.

На собаках с фистулой желчного пузыря по Шиффу наша сотрудница А. В. Риккль сначала установила величину спонтанного отделения желчи, а затем исследовала влияние на желчеотделение агентов, действовавших одновременно с введением cholagoga. Норма спонтанного отделения желчи составляла в среднем у одной из подопытных собак  $6,8 \text{ см}^3$  за 2 часа при определенном пищевом и питьевом режиме животного и при условии постановки опыта ежедневно в определенные часы дня. Внутривенное введение желчегонных веществ ( $1,5\text{—}2 \text{ см}^3$  раствора *Natrium hydrocholicum*) или введение в желудок  $50\text{—}75 \text{ см}^3$  разбавленной в два раза желчи вызывает усиленное отделение желчи. Из опытов Риккль выяснилось, что 2—3 инъекции гликохолевокислого натрия было достаточно для того, чтобы одна постановка собаки в станок и подготовка к инъекции вызвали резкое усиление желчеотделения. Столь же резкое усиление желчеотделения наблюдалось при помещении животного в экспериментальную обстановку, в которой до этого ежедневно в течение 5—6 дней производилось введение желчи в желудок. Приводим диаграмму из работы Риккль с образованием условного желчеотделения. По оси абсцисс изображены отдельные двухчасовые опыты, а по ординатам отложены количества выделяющейся желчи в кубических сантиметрах в одних случаях под влиянием инъекции гликохолевокислого натрия, а в других случаях под влиянием всего комплексного раздражителя — обстановки (рис. 6).

В некоторых опытах условное желчеотделение превышает по величине отделение от действия безусловного раздражителя (гликохолевокислого натрия). Угасание условнорефлекторного желчеотделения без подкрепления безусловным раздражителем происходит довольно быстро, но оно неполное, так как по прошествии нескольких дней наблюдается снова повышение условного желчеотделения.

Полное угасание наступает через 15—20 дней при ежедневном помещении животного в экспериментальную обстановку и неподкреплении безусловным раздражителем.

Так же, как и при выработке условного мочеотделения, можно было выработать дифференцирование двух комплексных раздражителей и на желчеотделение. Выработка дифференцировки производилась так же, как и при образовании условных рефлексов на почку, а именно: подопытное животное ставилось попеременно то в комнату „активную“, то в „дифференцировочную“. В первой комнате до этого производилось вливание животному желчи через фистулу желудка, а во второй комнате эта процедура никогда не имела места. Кроме того, в „дифференцировочной“ комнате наблюдение за желчеотделением проводил другой экспериментатор, не участвовавший в процедуре вливания желчи.

После 1—2 вливаний в „активной“ комнате животное ставилось в ту же комнату для наблюдения за условным желчеотделением, а через 2—3 наблюдения за условным желчеотделением ставилось в „дифференцировочную“ комнату. Затем снова производилось подкрепление рефлекса вливанием желчи в „активной“ комнате и опять чередование обстановки. Из приводимой ниже диаграммы видны

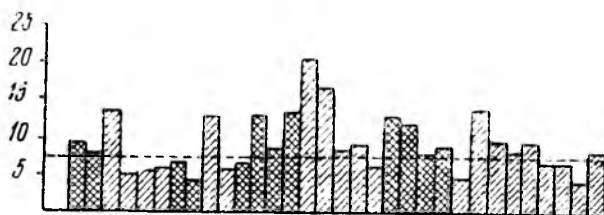


Рис. 6. Собака Цыганка. Образование условного рефлекса на желчеотделение.

По ординате—число куб. сантиметров желчи.  
Крестообразно заштрихованные столбики—количество желчи за 2 часа при интравенозном введении 1,5 см<sup>3</sup> раствора Natrii hydrocholici (первые две группы этих столбиков) и при введении 10 см<sup>3</sup> 50 % желчи (последние две группы столбиков).  
Косо заштрихованные столбики—количество желчи за 2 часа при подготовке инъекции.  
Пунктирная линия—средняя величина спонтанного желчеотделения.

результаты постепенного дифференцирования двух комплексов раздражения „активной“ и „дифференцировочной“ комнаты (рис. 7).

В начале выработки дифференцировки можно было наблюдать противоборствующее действие той и другой обстановки, основанное, как известно из классических павловских опытов, на борьбе процессов возбуждения и торможения. После выработки прочной дифференцировки можно было в опытах Риккль по желанию получить то увеличение спонтанного желчеотделения в „активной“ комнате, то, наоборот, угнетение желчеотделения до величины, меньшей спонтанного отделения, в „дифференцировочной“ комнате. Влияние нервной системы именно через кору головного мозга выступает в описанных опытах совершенно отчетливо. Нет никакого сомнения в том, что кортикальная стимуляция отделения желчи осуществлялась непосредственно по нервным путям, а не через соляную кислоту желудочного сока. Ни инъекции желчи в кровь, ни введение желчи в желудок, как это было проверено, не вызывают отделения желудочного сока. В опытах Риккль было отмечено, что укол при инъекции желчи тормозил желчеотделение в первую и во вторую четверть часа. Такое же затормаживание наблюдалось и при подготовке к инъекции. Желчеотделение до сих пор считавшееся независимым от нервной стимуляции,

в действительности оказалось весьма чутким и поддающимся самым деликатным воздействиям через нервную систему.

Тормозящее влияние коры мозга отчетливо проявлялось в опытах Риккль и тогда, когда на фоне условного желчеотделения появлялась перед собакой кошка. Желчеотделение было при этом заторможено не только в день опыта, но и на следующий день: только на 3-й день можно было получить обычную величину условного желчеотделения. В другой серии опытов во время условнорефлекторного желчеотделения в комнате, где производился опыт, в течение 3 минут звучала органная труба, вызывавшая резкую отрицательную реакцию животного: собака долго выла, дрожала и с расширенными зрачками смотрела в сторону звучащей трубы. Условное желчеотделение было сильно заторможено. Секрция желчи в этот день за 2 часа была всего 3,9 см<sup>3</sup>, тогда как норма спонтанного отделения, как указано выше, равнялась 6,8 см<sup>3</sup>. Задержка проявлялась и в сле-

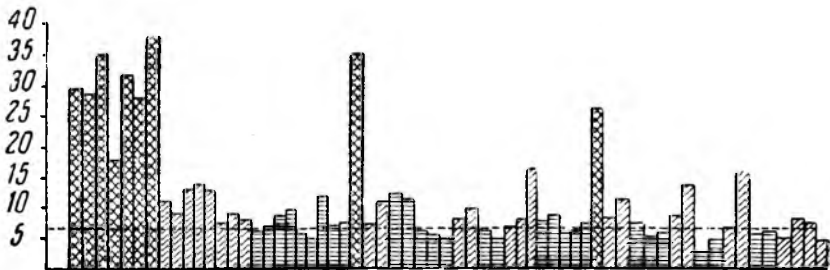


Рис. 7. Собака Цыганка. Образование дифференцировки на обстановку.

По ординате—число куб. сантиметров желчи.

Крестообразно заштрихованные столбики — количество желчи за 2 часа при введении в желудок 50 см<sup>3</sup> желчи и 150 см<sup>3</sup> воды.

Заштрихованные косо столбики — количество желчи за 2 часа при постановке в „активную“ комнату.

Заштрихованные столбики — количество желчи за 2 часа при постановке в „дифференцированную“ комнату.

Каждый столбик соответствует одному опытному дню.

Пунктирная линия — спонтанное отделение желчи.

дующие 2 опытные сеанса, и только на 4-й день секрция вернулась к обычной величине. Тормозящее влияние проявляется тем сильнее, чем больше сила внешнего агента или чем более необычным для животного является данный агент.

Другой наш сотрудник, Иванов, в качестве безусловного раздражителя применил 0,5% раствор соляной кислоты, который он вливал через зонд в желудок собаки. После 15 опытов в желудок вливалась вода, вызывавшая такое же усиленное по сравнению со спонтанной секрецией отделение желчи, как и вливание кислоты. Выработанный таким образом условный рефлекс, будучи неподкрепленным, угасал через 10—12 дней. В табл. 8 и 9 приведены протоколы опытов с вливанием в желудок соляной кислоты и воды.

Приведенные опыты (в табл. 8 и 9) показывают, что при действии условного раздражителя отделение желчи не только равно количеству его при безусловном раздражении, но даже его превышает. С этим явлением при изучении условнорефлекторных реакций внутренних органов мы встречались нередко. Реакция, вызванная при помощи условного раздражителя, т. е. через кору мозга, часто весьма интенсивна и продолжается более длительно, чем при действии безусловного раздражителя.

Спонтанное отделение желчи, предварительно установленное в течение продолжительного наблюдения, было меньше, чем при действии условного раздражителя.

Таблица 8  
Собака Волна с фистулой желчного пузыря по Шиффу

Опыт от 12/II 1927 г.  
Влило через зонд 200 см<sup>3</sup> 0,5% соляной кислоты

Время	Количество желчи в см <sup>3</sup>
3 часа 55 мин.	1,9
4 " 10 "	0,2
2 " 25 "	0,6
4 " 40 "	3,0
5 часов 10 "	0,7
5 " 25 "	1,6
5 " 40 "	0,9
5 " 55 "	0,8
6 " 10 "	1,8
6 " 25 "	1,5
6 " 40 "	0,7

Всего . . . 14,5 см<sup>3</sup> желчи

Таблица 9

Опыт от 13/III 1927 г.

„Мнимое вливание“ (влила вода)

Время	Количество выделенной желчи в см <sup>3</sup>
2 часа 50 мин.	1,0
3 " 05 "	1,2
3 " 20 "	1,7
3 " 35 "	1,8
3 " 50 "	2,7
4 " 05 "	1,6
4 " 20 "	1,4
4 " 35 "	1,2
4 " 50 "	0,9
5 часов 05 "	1,5
5 " 20 "	1,0
5 " 35 "	2,2

Всего . . . 17,7 см<sup>3</sup> желчи

Выработанное условное желчеотделение в опытах Иванова было угашено при неподкреплении безусловным раздражителем на протяжении нескольких дней, как это видно из цифр, приводимых в табл. 10.

Таблица 10

Собака Волна

Угашение условного рефлекса на желчеотделение

№ опыта по дням	1	2	3	4	5	6
Количество желчи за 3 часа наблюдения в см <sup>3</sup> . . . . .	17,7	12,7	11,8	8,5	7,0	5,8

Приведенные опыты подтверждают факт образования временной связи через кору мозга, так как угасание рефлекса является одним из основных свойств условного рефлекса.

Иванов применял в качестве безусловного раздражителя и другие желчегонные вещества и наблюдал при этом образование условных желчеотделительных рефлексов.

В работе Риккль было обнаружено, что при условном раздражении желчесекреторного аппарата происходит не только количественное изменение желчеотделения, но и качественное, связанное с природой раздражителя. Если, например, содержание азота в желчи, отделяемой на определенный безусловный раздражитель, больше, чем при другом безусловном раздражителе, то и при условном раздражителе, связанном с этим первым безусловным, азота в желчи будет больше, чем при другом условном, выработанном на втором безусловном. То же касается и других ингредиентов желчи. Значит, при действии условного раздражителя как бы происходит повторение безусловного отделения не только в количественном отношении, но и в качественном. Это свойство условных раздражителей отчетливо выступает в классических слюнных условных рефлексах, где условный раздражитель гонит слюну, подобно безусловному рефлексу (Бабкин и др.). Интересно заметить, что при угасании рефлекса сходство между химическим составом „безусловной“ и „условной“ желчи нарушается. Очевидно, приспособление печеночного аппарата к роду раздражителя чрезвычайно сложно. При действии положительных условных раздражителей желчеотделение является точной копией безусловного желчеотделения, на базе которого и выработан условный рефлекс; при действии же отрицательных условных раздражителей



(дифференцирование, угасание) явление оказывается сложнее и связано, надо полагать, с природой механизма регуляции такого сложного процесса, как желчеобразование.

В работе нашего сотрудника В. Г. Прокопенко, применившего графический метод регистрации желчеотделения, чтобы иметь возможность изучить процесс, развернутый во времени, отделение учитывалось по минутам. Прежние наблюдения по часовым промежуткам или даже по  $\frac{1}{4}$  часа в значительной степени схематизировали ход отделения.

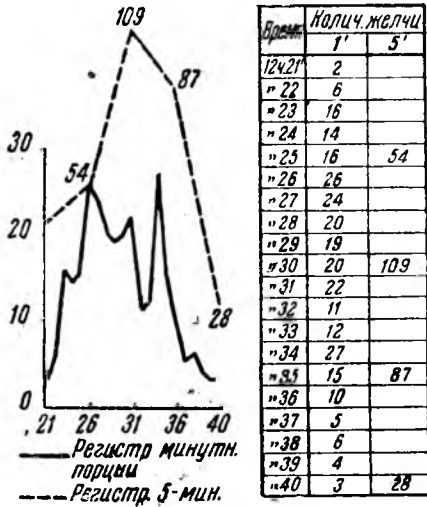


Рис. 8. Сравнение кривых желчеотделения за минутные и пятиминутные промежутки времени. В пункте, обозначенном цифрой 54, применен условный раздражитель.

Наблюдение по минутным интервалам дало возможность более точно характеризовать во времени развитие изучаемого явления.

На рис. 8 приведены кривые из работы Прокопенко, изображающие ход процесса желчеотделения в одном опыте, причем одна из кривых изображает процесс в минутных интервалах, а другая кривая — в пятиминутных.

Изучая „минутную“ кривую, можно видеть, что применение на фоне желчеотделения условного пищевого раздражителя вызывает понижение желчеотделения, тогда как из анализа кривой по пятиминутным интервалам это явление совершенно не обнаруживается.

Изучение процесса желчеотделения по коротким интервалам времени открыло возможность в опытах Прокопенко установить, что обычно кажущаяся хаотичность спонтанного желчеотделения, а также нерегулярный ход секреции при пищевых раздражителях, в действительности имеют правильный, регулярный характер. Видимая нерегулярность спонтанного желче-

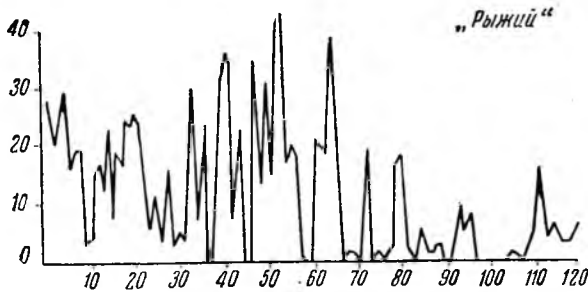


Рис. 9. Спонтанное желчеотделение в условиях „пищевой“ обстановки. По оси ординат — количество желчи в куб. сантиметрах по оси абсцисс — время в минутах. За 2 часа отделилось 1,32 см<sup>3</sup> желчи.

отделения оказалась связанной с действием пищевых условных раздражителей. Если исключить особенности отделения, зависящие от принадлежности разных животных к различным типам нервной системы, то можно было совершенно точно во всех опытах наблюдать наступающее на 25—30-й минуте после постановки животного в станок повышение желчеотделения, продолжавшееся 40—50 минут.

При анализе обнаружилось, что указанное повышение было связано с подкармливанием животных, проводимым для выработки у них слюнных условных рефлексов. Для проверки этого предположения были предприняты наблюдения за желчеотделением в условиях „индифферентной“ обстановки, т. е. обстановки, в которой собаки никогда не подкармливались. Через 2—3 недели наблюдений в „индифферентной“ обстановке были получены новые кривые желчеотделения, на которых уже не было повышения секреции, наблюдавшегося в „пищевой“ обстановке. Приводим из работы Прокопенко кривые желчеотделения в двух разных по пищевому значению обстановках (рис. 9 и 10).

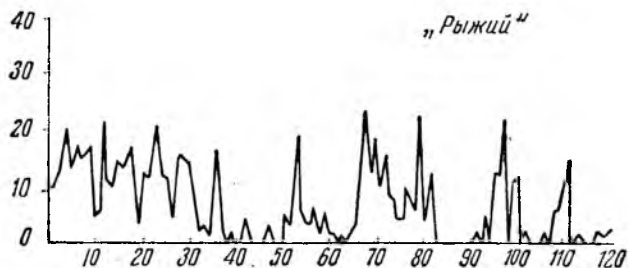


Рис. 10. Спонтанное желчеотделение в условиях „индифферентной“ обстановки. Обозначения те же, что и на рис. 9. За 2 часа собрано 7,5 см<sup>3</sup> желчи.

Кривая, полученная в „индифферентной“ обстановке, характеризует желчеотделение как процесс ритмический. Ритмические колебания кривой наблюдались и в „пищевой“ обстановке в тех случаях, когда

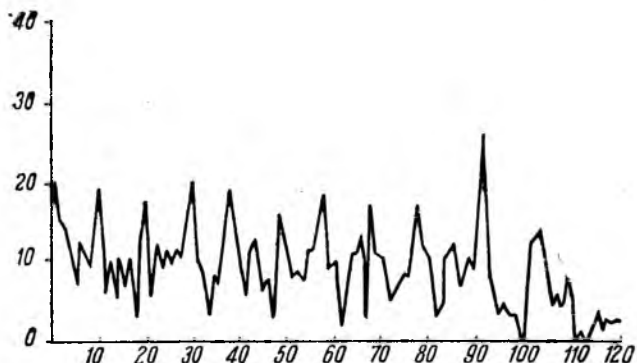


Рис. 11. Спонтанное желчеотделение в „пищевой“ обстановке. Обозначения те же, что и на рис. 9. Собака спит.

во время опыта собаки спали или находились в сильно дремотном состоянии (рис. 11).

Так же, как и в опытах других наших сотрудников, Прокопенко наблюдал, что относительно ничтожные по силе, внезапно возникающие звуки (плеск отсасываемой желчи в приборе, постукивание в дверь камеры, где идет опыт) вызвали значительное, хотя и кратковременное, угнетение желчеотделения: внешнее торможение оказывало свое влияние на ход желчеотделения.

Несомненно, что компонент условного желчеотделения можно заметить в многочисленных кривых, полученных разными исследователями, хотя никто этого явления совершенно не учитывал. Просматривая кривые желчеотделения из работ павловской школы (Брюно, Клодницкий, Фольборг и др.), а также из работ иностранных

авторов, можно отметить роль условнорефлекторного желчеотделения. Таким образом, процесс желчеотделения, так же как и процесс мочеотделения, регулируется высшим ганглиозным аппаратом — корой головного мозга.

В настоящей главе мы не останавливаемся на описании условно-рефлекторных явлений в моторном аппарате желчеотделительной системы, так как этот пункт будет изложен при описании временных связей пищеварительного аппарата.

За последнее время проф. Усиевич представил экспериментальный материал, в котором даны доказательства того, что в период выработки слюнных пищевых условных рефлексов отмечаются резкие колебания в количестве отделяющейся желчи, а также и в характере кривой выделения. Точно так же в процессе выработки дифференцировки в опытах Усиевича наблюдалось значительное понижение желчеобразования. Кривые желчеотделения, получаемые при различных сортах пищи, подвергаются (по Усиевичу) под влиянием корковых стимулов изменениям. Экспериментальный материал Усиевича подтверждает установленный в нашей лаборатории факт влияния коры мозга на отделение желчи.

### ГЛАВА III

#### КОРТИКАЛЬНЫЕ СВЯЗИ СЕРДЦА И СОСУДОВ

Кровообращение является одной из функций, которая интегрирует деятельность различных частей организма. Из всех органов „растительной“ жизни органы кровеносной системы, пожалуй, больше всего участвуют в создании условий, обеспечивающих быструю перестройку жизнедеятельности тканей при изменении условий существования организма как целого в окружающей его среде. Все „местные“ сдвиги в тканевом обмене создаются обязательно при определенных условиях кровоснабжения. Вместе с тем уже очень давно бросалось в глаза, что каждое изменение условий, в которых находится организм в данный момент, отражается на деятельности циркуляторного аппарата. Учащение сердцебиений и расширение сосудов кожи при эмоциональных переживаниях принадлежат, например, к фактам, которые были зарегистрированы еще до обоснования науки о деятельности человеческого тела. Недаром в народной поэзии, да и в общежитии, сердце постоянно связывается с так называемыми душевными переживаниями.

Экспериментальная физиология, начав со времен братьев Вебер исследование регуляции кровообращения, подробно изучила механизмы воздействия нервной системы на циркуляторный аппарат. Чрезвычайно мало, однако, изучена специально роль высших отделов мозга на сердечно-сосудистую систему сама по себе бесспорна (недаром еще И. Ф. Цион говорил, что с помощью кардиографа умиряющий богач мог бы точно узнать о степени искренности печали его наследников). С фактической стороны подробно изучены изменения частоты пульса, величины кровяного давления и (в меньшей мере) распределения крови при умственной работе и при эмоциональных переживаниях. Сводку таких исследований можно найти у Уисса, Брауна, Денбара, Вебера, Шоу. Эти исследования, так же как многочисленные исследования, посвященные так называемому произвольному учащению сердцебиений (Тарханов и др.), почти ничего не говорят о механизме влияния коры больших полушарий на сердечно-сосудистую систему.

После создания павловского учения, раскрывающего механизмы работы головного мозга, было почти очевидно, что изменения деятельности сердца при различных психических переживаниях следует в ряде случаев объяснять как проявление условного рефлекса. Часто механизм этих влияний сложен и может быть связан с действием на сердце гормонов (прежде всего адреналина), могущих выделяться в свою очередь под влиянием условных раздражителей. Вероятно также, что в некоторых случаях изменения в деятельности циркуляторного аппарата при изменении состояния мозговой коры не могут быть истолкованы как результат образования условного рефлекса. Сюда относится, например, изменение деятельности сердца при перестройке интрацентральных отношений или при действии таких наркотиков, которые влияют преимущественно на кору мозга и др. Открытое проф. А. И. Смирновым влияние коры больших полушарий на бульбарный центр блуждающего нерва делает понятным, что любое изменение в коре мозга может отразиться на сердечной деятельности. Такое изменение в мозговой коре не обязательно должно возникать в силу образования временной связи. Имеется, однако, ряд доказательств, говорящих за то, что деятельность сердца часто изменяется именно вследствие образования кортикальных временных связей.

К условнорефлекторным изменениям деятельности сердца прежде всего относится учащение пульса при действии сигналов, связанных с физической работой. Прекрасным примером такого предработного

учащения сердцебиений (а также изменения легочной вентиляции) служит рисунок, заимствованный из исследования Крога, Линдгардта и Уисса (рис. 12 и 13). Подобные же факты собраны Самааном и другими авторами. Такие случаи учащения сердцебиений часто толковались как проявление „Mitinnervation“, как иррадиация импульсов с двигательной зоны коры на центры, регулирующие деятельность сердечно-сосудистой системы. Мы имеем, однако, полное право считать эти факты результатом образования условного рефлекса, выработанного вследствие сочетания мышечной работы с агентами, сигнализирующими необходимость ее выполнения. Так же следует, по нашему мнению, объяснять описанные клиницистами (Люисом, Венкебахом) случаи припадков пароксизмальной тахикардии под влиянием агентов, несколько раз сочетавшихся с безусловными реакциями, сопровождавшими ее возникновение.

Наши исследования, посвященные влиянию коры мозга на внутренние органы, касались прежде всего тех органов (почки, кишечник, печень), кортикальная иннервация которых вообще была мало известна и обычно даже отрицалась. Возможность условнорефлекторных влияний на сердце в свете вышеприведенных данных казалась нам бесспорной, и проведенные в последние годы исследования советских лабораторий эту мысль оправдали. Красногорский, Васильев и Подерни обнаружили учащение сердцебиений при сигналах достаточно сильных раздражений, Котляревский в лаборатории Иванова-

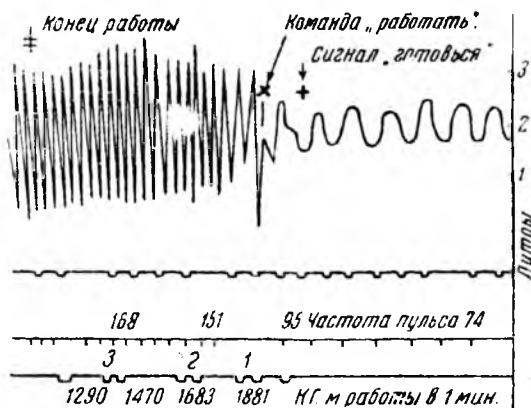


Рис. 12. Изменение легочной вентиляции при переходе от покоя к работе и в „установке“ на работу. Читать справа налево (по Крогу и Линдгардту).

Смоленского, а также Сорохтин выработали условный рефлекс на действие агента, сочетавшегося с надавливанием на глазные яблоки (рефлекс Данини-Ашнера). Котляревский показал, что внешний раздражитель, совпадающий во времени с раздражением ствола блуждающего нерва, через несколько подобных сочетаний сам по себе производит торможение сердцебиений вагального характера. Эти исследования полностью подтвердили возможность условнорефлекторной регуляции сердечной деятельности. Не уделяя поэтому особого внимания установлению самого факта образования условного рефлекса на деятельность сердца, мы пытались изучить характер изменений, происходящих при этом в сердце, и анализировать механизм их возникновения. Нам казалось интересным вскрыть, используя электрокардиографическую методику, те глубокие сдвиги, которые могут разыгрываться в сердце (особенно в его проводящей системе) под влиянием кортикальных импульсов. Особенно интересно было вос-



Рис. 13. Изменение тепловылучения кожи лба как показатель перераспределения крови при действии условного раздражителя (стрелкой указан метроном), сигнализирующего работу (по Wiss). Верхняя кривая — условный рефлекс. Нижняя кривая — безусловный рефлекс.

произвести в эксперименте на животном под влиянием кортикальных стимулов глубокие нарушения в проводящей системе сердца, а не только изменения хроно- и инотропного характера, как это имело место в указанных выше исследованиях. С этой целью мы производили электрофизиологическое изучение деятельности сердца при воздействии внешних раздражителей, которые сочетались с применением фармакологических средств. В качестве последних нами были пока использованы морфин, нитроглицерин, строфантин, адреналин и ацетилхолин.

На рис. 14 показано (из опытов В. Е. Делова) изменение электрокардиограммы у собаки под влиянием довольно значительной дозы морфина (0,2 солянокислого морфина под кожу). Хотя морфин не считается фармакологами веществом, специфически затрагивающим иннервацию сердца, но в больших дозах он, как видно из рис. 14, производит сильные сдвиги в электрокардиограмме. Зубец *P* или исчезает совершенно, или резко уменьшается. Зубец *R*, а иногда и зубец *T* раздваиваются. Можно, повидимому, говорить, что в сердце при больших дозах морфина развивается узловый ритм; сердце сокращается главным образом под влиянием импульсов, возникающих в ашоф-таваровском узле. Следствием этого является типичное для больших доз морфина уменьшение частоты сердцебиений.

Каждая инъекция морфина в опытах Делова сопровождалась, конечно, комплексом раздражений, связанных с процедурой инъекции. Условным раздражителем являлась здесь, значит, сама обстановка, связанная с нанесением безусловного раздражения (введение морфина).

Оказалось, что после 20—30 инъекций комплекс раздражений, связанных с введением морфина, начинает сам по себе, т. е. без сочетания с действием яда, вызывать такое же изменение электрокардиограммы, как морфин. Это видно на рис. 15. Частота сердцебиений при таком „условном отравлении“ уменьшалась, зубец *P* резко снижался, а иногда даже исчезал. Изменения зубца *R* могут рассматриваться как начальная фаза расщепления, характеризующая сильное отравление морфином.

Изменения электрокардиограммы при морфинном (безусловном и условном) отравлении очень напоминают изменения, зарегистрированные Эйнтгоеном на сердце при раздражении блуждающего нерва. Известно, что изменения сердцебиений при действии морфина зависят в основном от действия этого яда на центр блуждающего нерва. Надо предполагать, что процедура инъекции, многократно



Рис. 14. А — электрокардиограмма собаки в норме; В — электрокардиограмма через 15 минут после подкожного введения 0,2 г морфина. Отметка времени —  $\frac{1}{5}$  секунды.

сочетающаяся с действием морфина, вызывает такие же сдвиги в вагальной иннервации сердца, как само введение этого алкалоида. Результатом является условнорефлекторное изменение электрокардиограммы.

Другим действующим на сердце агентом, на базе которого мы выработывали корковые временные связи, был нитроглицерин. Дей-



Рис. 15. А — электрокардиограмма собаки в норме; В — электрокардиограмма через 15 минут после подкожного введения физиологического раствора. Отметка времени —  $\frac{1}{5}$  секунды.

ствие нитроглицерина (как вообще нитритов) на организм характеризуется, как известно, в первую очередь расширением сосудов. Это расширение сосудов вызывает, как показали исследования Мейера и Фридриха, уменьшение тонуса *n. vagi* и, вероятно, некоторое увеличение тонуса симпатической иннервации (Доссин). Рис. 16 показывает изменение электрокардиограммы при внутривенной инъекции 0,006 г нитроглицерина (данные Е. П. Петровой). При действии этого яда наступает (Гольсей) резкое учащение сердцебиений, понижение вольтажа группы *QRS*, рост зубцов *P* и *T*, изменение формы участка *S—T*, сдвигающегося вверх от изоэлектрической линии. Эти

сдвиги наступают уже через несколько секунд после внутривенной инъекции яда и исчезают через несколько минут.

Внутривенную инъекцию нитроглицерина Петрова сочетала с действием звукового раздражения (гудка). Действие раздражителей, связанных с введением жидкости в вену (укол и т. д.), специально

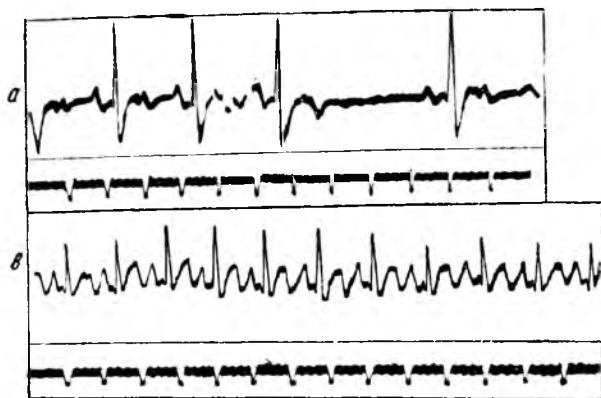


Рис. 16. *a* — электрокардиограмма собаки в норме; *b* — электрокардиограмма через 30 секунд после введения нитроглицерина. Отметка времени —  $\frac{1}{5}$  секунды.

угашалось путем многократных внутривенных инъекций физиологического раствора без сопровождения гудка. Инъекция же в вену нитроглицерина всегда сочеталась со звуком гудка, действовавшим после того, как игла уже была введена в вену (эффект от нитро-

глицерина наступал через 10—15 секунд после инъекции). Через 30 сочетаний звукового агента (гудка) с инъекцией нитроглицерина изолированно примененный гудок вызывал условнорефлекторные изменения в деятельности сердца, но этот эффект не был прочным.

Чтобы получить четкое условнорефлекторное изменение электрокардиограммы, потребовалось около 100 сочетаний гудка с инъекцией в вену нитроглицерина. На рис. 17, *b* показано изменение электрокардиограммы, наступившее при действии гудка, не сопровождавшегося введением нитроглицерина. Мы видим, что под влиянием кортикального стимула наступило учащение сердцебиений до 175 в 1 минуту, изменение уровня участка *S—T*, рост зубца *T*. На том же рисунке показан безусловный эффект от нитроглицерина, введенного в вену в тот же день



Рис. 17. *a* — электрокардиограмма собаки в норме; *b* — электрокардиограмма через 30 секунд после применения условного раздражителя; *c* — электрокардиограмма через 30 секунд после введения нитроглицерина. Отметка времени —  $\frac{1}{5}$  секунды.

(после применения одного гудка). Бросается в глаза разительнейшее сходство сдвигов, вызванных в первом случае с коры условным раздражителем, а во втором случае нитроглицерином.

Мы не могли сказать, происходит ли под влиянием условного раздражения непосредственное изменение тонуса *p. vagi*, или же это изменение обусловлено тем, что при раздражителе, сигнализирующем действие нитроглицерина, так же как при инъекции последнего, сначала наступает расширение сосудов и падение кровяного давления, а потом уже вторично изменяется тонус вагальной иннервации.

В работе Самарина было также испробовано образование временной связи на изменения в проводящей системе сердца, связанные с введением строфантина. Этот яд, по Льюису, Цогену и Симпсону, действует на сердечную деятельность не только путем влияния на миокард, но и путем изменения состояния центра *p. vagi*. Сопоставление рис. 18 и 19 показывает, что сама обстановка, в которой вводится строфантин, вызывает после многих сочетаний такие сдвиги электрокардиограммы, которые напоминают изменения, вызываемые непосредственно этим алкалоидом.

Наконец, исследование Левитина установило, что внешний раздражитель — звук трубы, сочетаемый с инъекцией в вену ацетилхолина или адреналина, после ряда подобных сочетаний сам по себе вызывает (при изолированном применении) характерное для этих веществ действие на сердце парасимпатикомиметического или, соответственно,

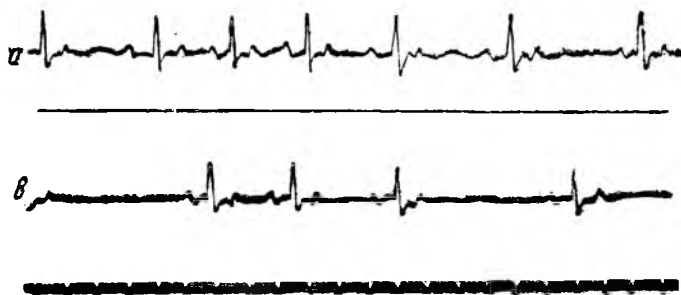


Рис. 18. *a* — электрокардиограмма собаки в норме; *b* — электрокардиограмма через 5 минут после введения 0,92 мг строфантина. Отметка времени —  $\frac{1}{5}$  секунды.

симпатикомиметического характера. В этих опытах сказывалось и действие самой процедуры инъекции, которая вызывала характерные сдвиги в сердечной деятельности. Позднее действие процедуры инъекции было угашено рядом инъекций физиологического раствора, не сопровождавшихся звуковым раздражителем; инъекция же активного вещества (в вену) сопровождалась всегда звуком трубы. После 3—4 инъекций адреналина сама обстановка, в которой производилось его введение, вызывает учащение сердцебиений и рост зубца *T*, характерные для влияния адреналина на электрокардиограмму (рис. 20). Эта реакция на обстановку была, однако, отдифференцирована от реакции на звук, так что самая процедура инъекции условного рефлекса не вызывала, а на звук трубы он был налицо. После 30—40 сочетаний мы имели типичное для действия адреналина изменение работы сердца при изолированном применении звука трубы, до этого сопровождавшего инъекцию в кровь гормона надпочечников. Не менее четко выявилось (у другой собаки) условнорефлекторное изменение деятельности сердца при действии звукового раздражения, связываемого с инъекцией ацетилхолина. Рис. 21 показывает, что после 55 сочетаний звукового раздражения с инъекцией ацетилхолина звук трубы (в сопровождении инъекции физиологического раствора) вызывал учащение сердцебиений и, что особенно интересно, то же самое глубокое изменение зубца *T*, которое характеризует влияние на сердце ацетилхолина.



Известно, что изменение зубца *T* почти единогласно рассматривается как клиницистами, специалистами по электрокардиографии (Ланг, Зеленин, Ротбергер и др.), так и физиологами (Киселев, Кнолль и др.) как выражение глубокого изменения в состоянии миокарда. Независимо от того, является ли этот зубец выражением электроположительной волны или проявлением механических измене-



Рис. 19. *a* — электрокардиограмма собаки в норме; *b* — электрокардиограмма через 5 минут после применения условного раздражителя (гудок + введение физиологического раствора). Отметка времени —  $\frac{1}{5}$  секунды.

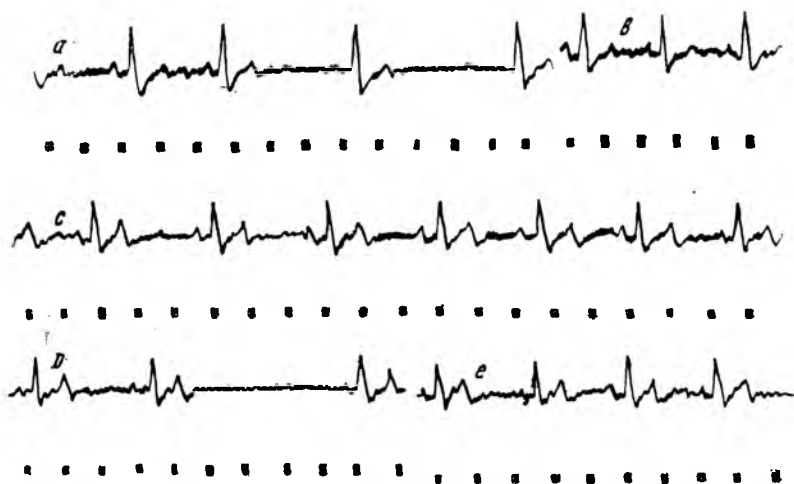


Рис. 20. Условный рефлекс сердца на обстановку.

*A* — норма; *B* — последствие через 25 минут после инъекции адреналина; неполный возврат к норме; *C* — реакция на обстановку после 3—4 сочетаний; зубец *T* характерно изменен, как обычно после внутривенных инъекций адреналина, т. е. резко увеличился и получил тенденцию к двуфазности; *D* — подкрепление инъекцией адреналина; через 45—60 минут зубец *T* резко положительнее, частота замедлена — *vacuus-puls*; *e* — продолжение эффекта от подкрепления через  $1\frac{1}{2}$ —2 минуты; изменения зубца *T*, наиболее сходные с изменениями зубца *T* электрокардиограммы *C*.

	Частота в 1 минуту	Величина зубца в мм	Увеличение зубца в мм
<i>A</i> . . . . .	92	11	+ 2
<i>B</i> . . . . .	133	10	+ 2
<i>C</i> . . . . .	107	9	+ 3,75—1,75
<i>D</i> . . . . .	67	8	+ 4,0 —1,75
<i>E</i> . . . . .	120	8,5	+ 3,0 —1,75

ний в желудочках, возможность изменения этого зубца под влиянием кортикальных импульсов показывает, насколько глубоко кора мозга может изменять сердечную деятельность.

Левитину принадлежат также наблюдения, показавшие возможность вызвать глубокие патологические изменения сердечной деятельности при участии импульсов с мозговой коры. Для этого нужно при условном сигнале, связанном с воздействием ацетилхолина, ввести в кровь не ацетилхолин, а адреналин. Результат оказывается иногда совершенно поразительным: возникает (рис. 22) типичная пароксизмальная тахикардия (недаром Льюис и Венкебах

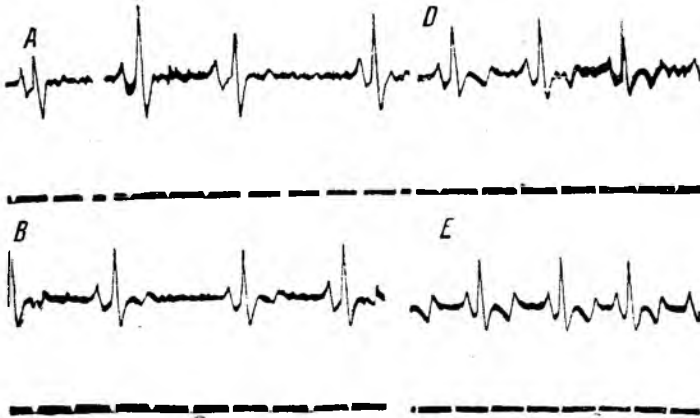


Рис. 21. Условный рефлекс на сердце после 55 сочетаний звукового раздражителя с инъекцией ацетилхолина.

*A* — норма; *B* — после инъекции физиологического раствора; особых изменений *n-t*; *D* — влияние условного раздражителя (инъекция физиологического раствора + звуковой раздражитель); резко измененные зубца *T*; *E* — подкрепление звукового раздражителя инъекцией ацетилхолина.

	Частота в 1 минуту	Зубец <i>P</i> в мм	Зубец <i>Q</i> в мм	Зубец <i>T</i> в мм
<i>A</i> . . . . .	102	3	14	$-1\frac{3}{4} + 1$
<i>B</i> . . . . .	106	$2\frac{3}{4}$	12	$-2\frac{3}{4} + 1$
<i>D</i> . . . . .	137	3	11	$-3 + 2$
<i>E</i> . . . . .	143	3	$10\frac{3}{4}$	$-4 + 2,3$

подчеркивали возможность ее „психогенного“ возникновения), могут возникать экстрасистолы (рис. 23). и в условиях реальной жизни вполне возможны такие коллизии, когда раздражитель, сочетавшийся для индивида с образованием ацетилхолина, на самом деле может сопровождаться поступлением в кровь адреналина.

Исследования наших сотрудников Делова, Петровой, Самарина, Левитина показывают, что устанавливающиеся путем выработки временных связей влияния с мозговой коры на сердце не ограничиваются его хроно- и инотропными изменениями, а распространяются на весь миокард и проводящую систему. Кортикальные влияния на сердце являются, следовательно, очень глубокими, охватывающими, надо думать, все стороны деятельности этого органа. Вместе с тем указанные исследования ставят перед нами ряд новых вопросов, относящихся к механизму выработки временных связей на сердце. Дело в том, что временная связь, вырабатываемая при соче-

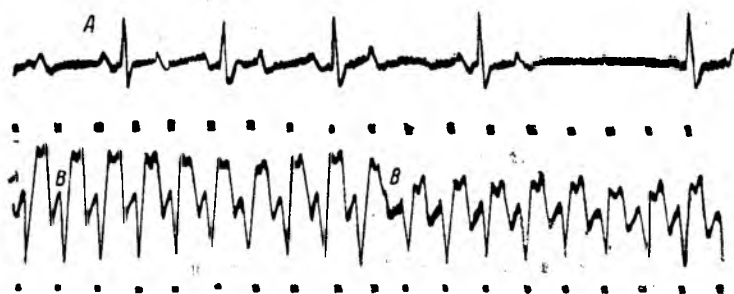


Рис. 22. Изменение электрокардиограммы при совпадении неотдифференцированного условного рефлекса на ацетилхолин с инъекцией адреналина.

*A* — норма; *B* — развитие пароксизмальной тахикардии через 30 секунд после внутривенной инъекции 0,5 мг адреналина; *B'* — продолжение того же эффекта через 1—2 минуты (и так до 3 минут до начала инъекции).  
 П р и м е ч а н и е. Картина пароксизмальной тахикардии, подобной *B*, развилась и при первичной инъекции животному адреналина, но от большей дозы и в течение более короткого времени.

	Частота в 1 минуту
<i>A</i> . . . . .	87
<i>B</i> . . . . .	316
<i>B'</i> . . . . .	294

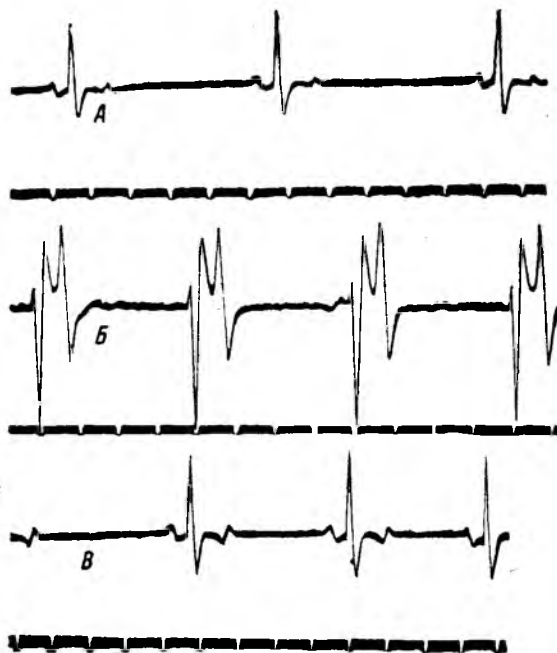


Рис. 23. Влияние хронических инъекций адреналина на электрокардиограмму собаки, у которой не угашен и не отдифференцирован условный рефлекс на ацетилхолин.

*A* — норма; *B* — экстрасистолия начинается через 20 секунд после инъекции 0,5 мг адреналина и продолжается в течение приблизительно 3 минут; *B'* — электрокардиограмма заснята через 3,5 минуты после инъекции адреналина. Начался возврат к норме.

тании комплексного раздражения (процедура инъекции) с гуморальным действием введенных в кровь собакам фармакологических веществ, образуется медленно (не менее чем после 25—35 сочетаний), а образовавшись, с большим трудом поддается угашению. Так, в опытах Петровой для того, чтобы угасить условный рефлекс на введение нитроглицерина, потребовалось 296 применений звука трубы без сопровождения его инъекцией нитроглицерина. Сказанное позволяет предполагать, что образование временной связи характеризуется в данном случае некоторыми особенностями, связанными, вероятно, с тем, что в образовании условного рефлекса участвует большое количество нервных (а возможно, и гуморальных) звеньев. Для морфина, нитроглицерина, строфантина непосредственное действие на центры регуляции сердечной деятельности не являются типичным. Нитроглицерин и строфантин действуют в первую очередь на периферию: первый — на сосуды, второй — непосредственно на миокард и его проводящую систему. Результатом этого действия является возникновение импульсов в ряде интерорецепторов (прежде всего, вероятно, в прессорецепторах аортально-каротидной зоны). Нужно полагать, что большую роль в возникновении интероцептивных импульсов играют открытые Черниговским интерорецепторы в перикарде, о чем будет речь в последующих главах. В ответ на эти импульсы (но отчасти, вероятно, и в результате прямого действия яда на центры) наступает изменение нервной регуляции сердца. Цепь событий здесь, возможно, своеобразнее и сложнее, чем при выработке пищевых условных рефлексов. Для разрешения вопроса о том, какое участие принимают экстерорецепторы и интерорецепторы в формировании временной связи на сердце, нами намечено изучение процесса выработки условных рефлексов при сочетании индифферентного агента с безусловным раздражителем, в одном случае типично действующим прежде всего на бульбарный центр блуждающего нерва (аноксия), в другом — действующим прежде всего на концевые аппараты в сердце (атропин).

Вероятно, что важнейшим центробежным путем для быстрого изменения деятельности сердца является блуждающий нерв. Опыты Самаана говорят за то, что после инъекции атропина предрбочее учащение пульса выражено несравненно менее резко, чем в норме, но полностью не исчезает. Поскольку опыты Брюкке и других авторов говорят о том, что при падении тонуса *n. vagi* наступает рост тонуса *n. sympathici* (и наоборот), постольку вероятно, что условно-рефлекторная регуляция сердечной деятельности осуществляется по обоим центробежным нервным путям сердца. Вероятно, что здесь участвуют и гуморальные агенты. Для разрешения этой группы вопросов у нас ведутся дальнейшие опыты.

В центральную часть дуги условных рефлексов на сердце почти несомненно вовлекается открытое А. И. Смирновым корковое представительство блуждающего нерва.

Биологическое значение кортикальной регуляции сердечной деятельности заключается, надо думать, в том, что, благодаря этой регуляции, сердечная деятельность оказывается усиленной еще до того, как произошли сдвиги, непосредственно влияющие на кровеносную систему. Значение этого фактора выступает особенно явственно, если учесть то жизненно важное значение, которое имеет усиление деятельности сердца при соответствующей активности мышечного аппарата (при физической работе). Было поэтому чрезвычайно важно количественно охарактеризовать значение выработки условных рефлексов на сердце как фактора, обеспечивающего „предрбочую установку“ циркуляторного аппарата. Работу в этом направлении провел у нас К. М. Смирнов.

Наиболее важной, хотя, к сожалению, до сих пор наиболее трудно определяемой характеристикой сердечной деятельности является величина ударного и минутного объема сердца. Вполне безупречного, легко доступного метода определения этой величины до настоящего времени не было. Существующие методы не позволяют определять величину минутного объема за короткие и быстро следующие друг за другом отрезки времени. Все же метод Грольмана дает возможность с известной точностью определять минутный объем сердца у человека не только при покое, но даже при мышечной работе (Кристенсен и др.). Однако этот способ почти совершенно не применялся по отношению к нормальным животным. Были основания опасаться, что для животных методика Грольмана (или Фика) окажется неприменимой, поскольку для равномерного смешения воздуха в легких с вдыхаемой газовой смесью необходимы глубокие вдохи, которые животным нельзя или очень трудно заставить совершать по произволу экспериментатора.

Смирнову удалось, однако, показать, что эти опасения преувеличены. Рядом точных опытов им установлено, что при взятии проб вдыхаемого воздуха на пятом и седьмом выдохе у собак с помощью метода Грольмана удается с вполне удовлетворительной точностью определять минутный объем.

Цифры табл. 11 показывают ряд соответственных величин. Мы видим, что в пределах одного опытного дня (если не считаться с первой цифрой) получаются величины, отклоняющиеся от средней на  $\pm 5,1\%$ . Между цифрами различных опытных дней колебания больше, но и здесь они не настолько велики, чтобы усомниться в точности метода. Интересно, что средние цифры минутного объема,

Таблица 11

*Равномерность в перемешивании системы мешок-легкие*

Собака Дамка, вес 18 кг. Стоя в станке. Относительный покой. 600 см<sup>3</sup> смеси. Пробы взяты на пятом-седьмом выдохе (на 24—40-й секунде от начала вдыхания смеси)

Дата	Артерио-венозная разница O <sub>2</sub> в см <sup>3</sup> на 1 л крови		
	обычный забор проб	забор из противоположного конца мешка	разница в %
	A	a	$\frac{A-a}{A} \cdot 100$
14 VI 1939 г. . . . .	69	73	+ 5,8
16 VI 1939 г. . . . .	65	69	+ 6,2
22 VI 1939 г. . . . .	81	82	+ 1,2
27 VI 1939 г. . . . .	65	61	- 6,2
28 VI 1939 г. . . . .	70	78	+ 11,4
29 VI 1939 г. . . . .	50	50	± 0,0
		В среднем	± 5,1%

найденные Смирновым для собаки при расчете на 1 м<sup>2</sup> поверхности тела, удивительно близки к соответствующей цифре, даваемой Грольманом для человека:

Минутный объем у собаки	2,05	на 1 м <sup>2</sup>	поверхности тела
" " " "	2,37	" 1 "	" "
" " " человека	2,20	" 1 "	" "

Разработанная Смирновым методика определения минутного объема сердца у собаки позволила изучить изменения этой вели-

чины как при работе (бег на третбане), так и при действии сигналов, связываемых с работой. При работе данной интенсивности (скорость бега была 7,5 км/час) минутный объем сердца у собак увеличивается в  $2\frac{1}{2}$ —4 раза. Газообмен растет, и артерио-венозная разница поэтому увеличивается. В дальнейших опытах выяснилось, что достаточно поставить собаку на третбан, как минутный объем сердца возрастает на 40—110% (в среднем на 63%) сравнительно с той величиной минутного объема сердца, когда собака стоит не на третбане, а в станке совершенно спокойно. Обмен при этом возрастает меньше, чем минутный объем. Ясно, что здесь налицо условный рефлекс на обстановку (табл. 12 и 13), рефлекс, легко угашаемый, что само по себе доказывает образование в коре временной связи.

Легко также выработать искусственный условный рефлекс на увеличение деятельности сердца. После трех сочетаний звука метронома с бегом метрономом, примененный изолированно, уже вызывает четкий рост минутного объема. После ряда подкреплений можно таким путем достигнуть у собаки условнорефлекторного увеличения минутного объема на 75% (табл. 14). Эти данные достаточно ясно показывают, в какой мере выработанные в коре временные связи обеспечивают мобилизацию кровообращения. Самым тесным образом кортикальное воздействие на сердце увязано, надо полагать, и с изменениями сосудистого русла.

Изменения состояния сосудов под влиянием импульсов с коры мозга привлекали к себе сравнительно мало внимания. В этой связи необходимо назвать старые плетизмографические наблюдения Моссо о кровоснабжении мозга и конечностей при физической и умственной работе и Вебера, подтвердившего и расширившего изыскания Моссо. Эти и некоторые другие плетизмографические исследования установили изменения кровоснабжения (главным образом конечностей) при умственной работе и при сдвигах в эмоциональном состоянии. Изучению вопроса о влиянии последнего фактора на кровообращение посвящен также ряд замечательных работ Кэннона, в которых основное внимание уделено изучению роли адреналина и подкорковых центров в регуляции кровообращения.

Исходя из нашей основной мысли о том, что кора мозга, благодаря образованию новых рефлекторных дуг, постоянно регулирует деятельность всех систем организма, мы в 1927 г. приступили к выработке условного рефлекса на базе вызывающих сужение и расширение сосудов температурных раздражителей. До нас аналогичное по замыслу исследование было проведено одним из старейших учеников И. П. Павлова проф. И. С. Цитовичем, который в 1918 г. показал на человеке, что звук дудки, связываемый во времени с охлаждением кожи, начинает с 25-го сочетания сам по себе вызывать такое же падение плетизмографической кривой, как и охлаждение. Возможность условнорефлекторных влияний на сосуды была, таким образом, доказана, но по ходу всего цикла наших исследований было необходимо изучить сосудистые условные рефлексы подробнее. Эта задача была выполнена главным образом в исследованиях А. А. Рогова.

Рогов сочетал действие разнообразных агентов (метронома, звонка, света) с действием тепла (вода 47°) или холода (вода 4°), используя в качестве показателя сосудистой реакции плетизмографическую запись. Холодовое и тепловое раздражение наносилось вначале путем пропускания воды через змеевик, обвивавший сводбодную от плетизмографа руку испытуемого, а в позднейших исследованиях путем прикладывания к руке полых металлических коробочек, придвигаемых к руке пневматической передачей. Нужная температура поверхности



коробочек достигалась пропусканием через них холодной и горячей воды.

Роговым было показано, что на тепловое и холодное раздражение условные рефлексы вырабатываются после 20—30 сочетаний, но

Т а б л и ц а 13  
Условнорефлекторное влияние на минутный объем сердца  
Собака Флора, вес 16 кг

Дата опыта	Минутный объем сердца в л	
	покой	перед бегом
20/III 1940 г.	1,60 <sup>1</sup>	1,68
23/III 1940 г.		1,48
27/III 1940 г.	Три дня тренировки в беге	1,88
29/III 1940 г.	Два дня тренировки в беге	1,72
31/III 1940 г.	Один день тренировки в беге	2,41
1/IV 1940 г.	Один день тренировки в беге с маской	2,30
		2,00
	Один день тренировки в беге	
3/IV 1940 г.		2,82
4/IV 1940 г.		1,63
5/IV 1940 г.		1,52
	Один день тренировки в беге	
8/IV 1940 г.		3,12
9/IV 1940 г.		1,95

<sup>1</sup> Среднее из 6 опытов.

Т а б л и ц а 14  
Условнорефлекторное влияние на минутный объем сердца  
Собака Дамка, вес 18 кг

Дата опыта	Минутный объем сердца в л		Примечания
	покой	стук метронома 120 ударов в 1 минуту	
20/XII 1939 г. . . . .	1,46	1,97	После 3 подкреплений метронома
21/II 1940 г. . . . .	1,72	2,61	„ 19 „
23/II 1940 г. . . . .	1,74	2,24	„ 21 „
29/II 1940 г. . . . .	1,49	2,07	„ 36 „
10/III 1940 г. . . . .	1,58	2,74	„ 53 „

прочными становятся лишь после 70—90 сочетаний (рис. 24, 25, 26 и 27). Им была установлена также возможность выработки дифференцировки на неподкрепляемый раздражитель, сходный с раздражителем подкрепляемым (рис. 28). Важнейшим результатом исследований



Рогова, а также Пшоники является то, что установлена поразительная реактивность и подвижность кортикальных влияний на сосуды.

Роговым и Пшоником было установлено, что при сопоставлении на коротких паузах теплового и холодового условного раздражителя (подкрепляемого соответственным безусловным) сосудистые реакции чрезвычайно часто извращаются: на холодовой сигнал, примененный

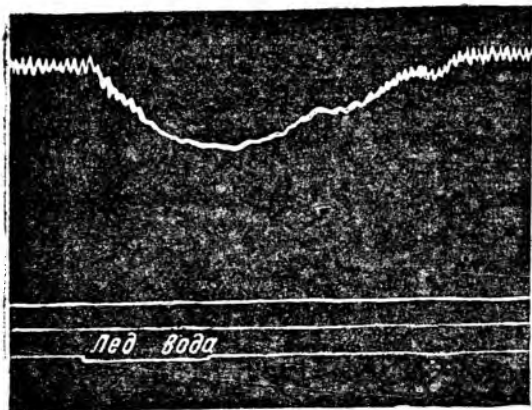


Рис. 24. Сосудистая реакция на холодовой безусловный раздражитель: понижение плетизмограммы.

после короткой интервал часто наступает расширение сосудов; наоборот, тепловой сигнал на короткой паузе после холодового часто сопровождается сужением сосудов. Это же явление наступает при нарушении стереотипа, т. е. при изменении порядка следования раздражителей. Чрезвычайно интересно, что в этих случаях, почти как правило, наступают волнообразные колебания плетизмограммы, свидетельствующие о ритмическом чередовании сужения и расширения сосудов (рис. 29). Эти волнообразные колебания удерживаются не только во время действия раздражителя, но сохраняются довольно долгий срок и по его прекращении.

Весьма вероятно, что описанные Роговым измененные под влиянием корковых импульсов сосудистые реакции могут иметь значение в развитии сосудистых неврозов. Появление парадоксальной фазы

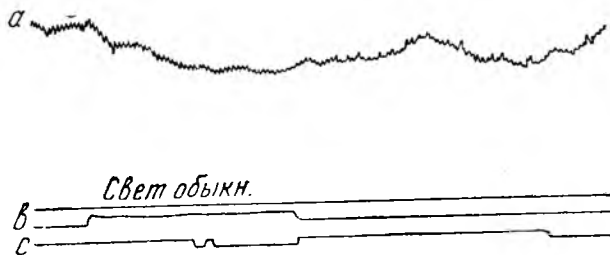


Рис. 25. Условный сосудистый рефлекс на свет.  
а — плетизмограмма; б — сигнал условного раздражителя; с — сигнал безусловного (холодового) раздражителя.

при перенапряжении возбуждательного или тормозного процесса во всех опытах Рогова и других наших экспериментаторов нужно признать явлением, лежащим в основе этиологии сосудистых неврозов, столь часто наблюдаемых в клинике. При развитии парадоксальной стадии могут присоединиться и явления ассоциативного торможения, возникшего на фоне уже патологического состояния вазомоторной иннервации. Очень возможно, что расстройств нормального кровоснабжения могут обуславливаться функциональными сдвигами в коре больших полушарий. Частое сочетание склонности к мигреням (повидимому, являющимся ангионеврозами) с функционально ослабленной корой мозга, возникновение приступов болей в связи с психическими моментами получают с этой точки зрения естественное объяснение.

Сосудистая система, как показали исследования Рогова, чрезвычайно чутко реагирует на разнообразные афферентные импульсы. Достаточно любого тактильного, звукового и т. д. раздражения, чтобы вызвать изменения плетизмограммы, свидетельствующие чаще всего о сужении сосудов. Вообще в наших исследованиях сужение



Рис. 26. Сосудистая реакция на тепловой безусловный раздражитель: повышение плетизмограммы.

сосудов являлось более постоянной реакцией, чем их расширение: даже тепловой раздражитель при первых применениях, как правило, дает сужение, а не расширение сосудов конечности, симметричной той, которая подвергалась тепловому воздействию. Это естественно сопоставить с тем, что сужение поверхностных сосудов при действии

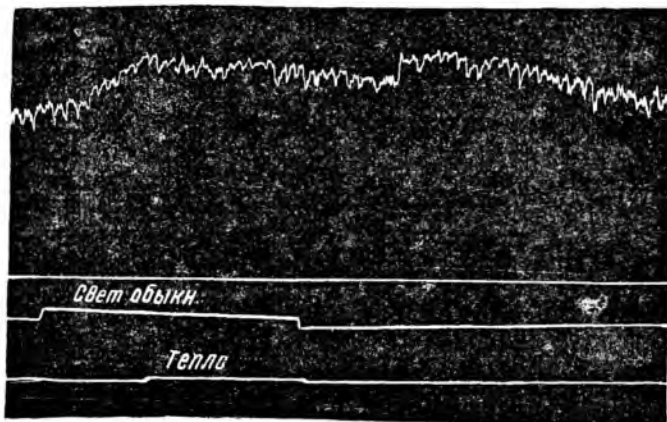


Рис. 27. Условный рефлекс на свет.

Верхняя кривая — плетизмограмма. Третья линия — сигнал условного раздражителя. Четвертая линия — сигнал безусловного (теплого) раздражителя.

высокой и низкой температуры является, вероятно, фактором, биологически более важным, чем расширение кожных сосудов. Соответственная регуляция является поэтому более примитивной и более легко обнаруживаемой. Эта мысль подтверждается в опытах Янковской из лаборатории Орбели по онтогенезу вазомоторной иннервации, указывающих на более раннее появление сосудосуживающих рефлексов по сравнению с сосудорасширяющими.

Роговым было также установлено, что изменение состояния нервной системы в результате утомительной физической или умственной работы резко отражается на сосудистых условных рефлексах. После ношения 12 кг груза в течение 1 часа, так же как после 2—4 часов умственной работы (подготовка к экзамену), все положительные сосудистые условные рефлексы уменьшались или исчезали (рис. 30, ср.

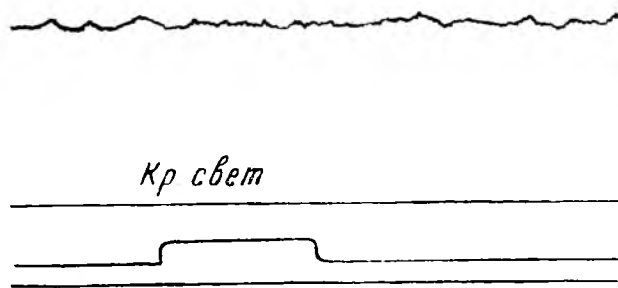


Рис. 28. Дифференцировка на красный свет.

Верхняя кривая — плетизмограмма. Третья линия — сигнал условного раздражителя.

с рис. 27), а дифференцировка оказывалась расторможенной (рис. 31, ср. с рис. 28). В результате наступали парадоксальные реакции: раздражитель, сигнализирующий холод, не вызывал изменения в кровоснабжении или вызывал даже расширение сосудов, раздражитель тормозной сопровождался активной сосудистой реакцией. Таким образом, на сосудистых рефлексах у людей воспроизведены явления

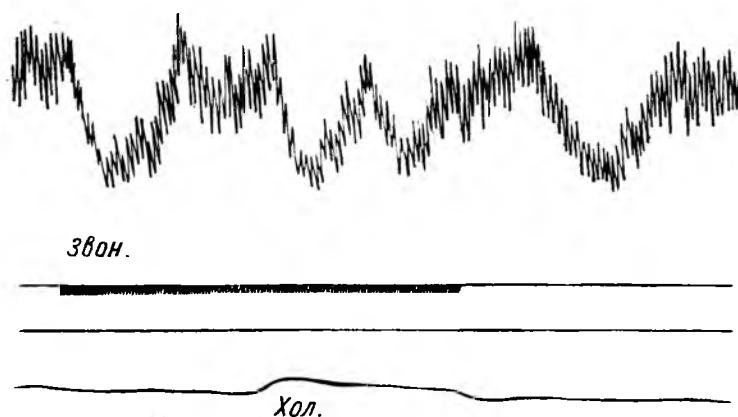


Рис. 29. Волнообразные колебания плетизмограммы при действии условного раздражителя (звонок) + холод.

Верхняя кривая — плетизмограмма. Первая линия — сигнал применения звонка. Третья линия — сигнал безусловного (холодового) раздражителя.

ультрапарадоксальной фазы, изученной И. П. Павловым при экспериментальных неврозах на собаках.

В этой же связи следует указать на исследования Уисса, который удачно применил исследование теплоизлучения кожи, чтобы показать сужение сосудов кожи лба при действии раздражителя, сигнализирующего выполнение физической работы. Примененная им методика ценна тем, что она позволяет изучать теплоизлучение кожи (как показатель ее кровоснабжения) без какого бы то ни было непосредственного воздействия на испытуемого. Зато эта методика дает воз-

возможность судить лишь о кровоснабжении кожи, тогда как плетизмографические исследования позволяют судить о колебаниях кровена-

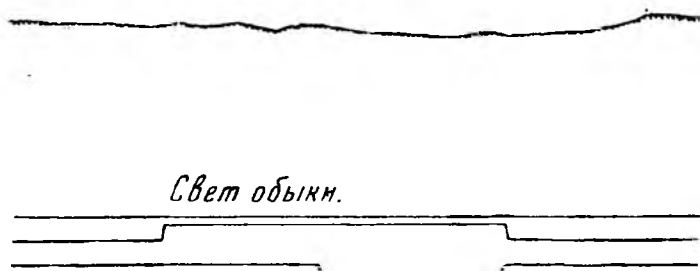


Рис. 30. Исчезновение условного рефлекса на обыкновенный свет после 8 часов умственной работы.

Верхняя кривая — плетизмограмма. Третья линия — сигнал условного раздражителя. Четвертая линия — сигнал безусловного (холодового) раздражителя.



Рис. 31. Растворивание дифференцировки на красный свет после 8 часов умственной работы.

Обозначения те же, что и на рис. 30.

полнения органа в целом. Перед исследователем — благодарная задача изучения кортикальной вазомоторной иннервации как в нормальном ее течении, так в особенности при разнообразных патологических отклонениях.

### Условнорефлекторные влияния на селезенку

Селезенка является органом, состояние которого в большой мере определяет количество циркулирующей крови (Баркрофт и др.). Сокращение гладкой мускулатуры трабекул селезенки и селезеночных сосудов ведет к выжиманию застаивающейся в этом органе крови и увеличению количества крови, циркулирующей в сосудах. Расслабление селезенки ведет к противоположному результату. Сокращение селезеночной мускулатуры обусловливается возбуждением иннервирующих ее постганглионарных симпатических волокон и симпатикомиметическим действием адреналина. В качестве агентов, стимулирующих сокращение селезенки, нужно назвать все агенты, вызывающие возбуждение симпатической нервной системы (мышечная работа, охлаждение и, повидимому, перегревание, болевое раздражение и т. д.). Влияние корковых импульсов на селезенку было почти

совершенно неизвестно. Только Харджисс и Манн установили сокращение селезенки при внезапном шуме, и Баркрофт отметил зависимость сокращения селезенки от степени эмоционального состояния собак. Нам казалось важным установить возможность корковой стимуляции сокращений селезенки, пользуясь методом условных рефлексов.

В 1930 г. мной совместно с М. А. Горшковым было установлено, что агент, предшествующий действию слабого болевого раздражения (укол стопы), вызывает после семи-восьми сочетаний такое же сокращение мускулатуры селезенки, как само болевое раздражение (рис. 32).

Нам удалось это показать на собаке, у которой селезенка была оперативным путем выведена под кожу при полном сохранении нормального кровоснабжения и нормальной иннервации.

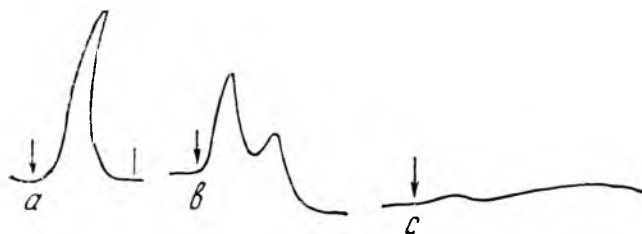


Рис. 32. *a* — сокращение селезенки при уколе иглой задней конечности; *b* — сокращение селезенки при изолированном действии свистка, до этого 10 раз подкрепленного уколом; *c* — угасание условного рефлекса после применения 11 раз свистка, ни разу не подкрепленного уколом ноги. Стрелки указывают начало действия раздражителя.

Приклеивая к коже над выведенной селезенкой особый онкограф, легко получить запись объема селезенки. Хотя количественный учет изменений объема селезенки здесь менее точен, чем в методике Баркрофта, но зато селезенка, защищенная кожей от воздействия внешней среды, находится в более нормальных условиях. Оперированные нами животные жили по нескольку лет, а проведенное после этого срока гистологическое исследование показало полное сохранение нормальной структуры выведенной под кожу селезенки.

Х. Б. Кельман в нашей лаборатории подтвердила возможность выработки условного рефлекса на движения селезенки, причем в качестве безусловного раздражителя она использовала агент, вызывающий сокращения селезенки в естественных условиях, а именно — адреналин. Этот раздражитель вызывает не кратковременное сокращение селезенки, а длительное увеличение тонуса ее мускулатуры. Кельман сочетала звук метронома (60 ударов в 1 минуту) в течение 6 минут с подкожной инъекцией 0,05—0,06 мг адреналина на 1 кг веса. Под влиянием адреналина наступает длительное уменьшение объема селезенки, достигающее максимума через 20—25 минут после инъекции. Инъекция адреналина предшествовало трехминутное действие метронома, продолжавшееся еще 3 минуты по окончании инъекции. Сокращение селезенки начиналось в среднем через 4 минуты после впрыскивания (самый укол вызывал лишь быстро протекающее уменьшение объема селезенки без длительного тонического ее сокращения).

Кельман установила, что после шести сочетаний метронома с инъекцией адреналина метроном, примененный изолированно в течение 6 минут, уже вызывает хотя и меньшее, чем после адреналина,

но примерно столь же длительное уменьшение объема селезенки. Чередую подкрепление метронома введением адреналина и изолированное применение метронома, можно было видеть, что изолированно примененный звук метронома каждый раз вызывает отчетливое сокращение селезенки, достигающее максимума через 6—10 минут после начала его действия (скорее, чем наступало максимальное сокращение при непосредственном введении адреналина).

Условные рефлексы на селезенке очень легко угасают (после 2—3 неподкреплений) и легко восстанавливаются. Пользуясь обычной методикой выработки дифференцировки, Кельман добилаь того, что с третьего применения метронома с ритмом 170 в 1 минуту, не подкрепляемого инъекцией адреналина, этот раздражитель был отдифференцирован и не давал сокращений селезенки, тогда как подкрепляемая частота ударов метронома (60 в минуту) продолжала вызывать длительное изменение ее объема.

Как показано в главе XVIII, наши исследования установили возможность выработки условного рефлекса на некоторые органы после их денервации. Кельман показала, что на полностью денервированной селезенке условные рефлексы вырабатываются в общем так же легко, как на селезенке нормальной<sup>1</sup>. Наряду с денервацией селезенки удаление одного надпочечника также мало изменяет картину течения условных рефлексов, но об этом будет речь в дальнейшем.

Наши опыты нашли свое подтверждение в исследованиях А. П. Полосухина, изучавшего образование условных рефлексов на движение селезенки в онтогенезе.

#### ГЛАВА IV

### КОРКОВЫЕ ВРЕМЕННЫЕ СВЯЗИ В ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ДЫХАТЕЛЬНОГО АППАРАТА

Нет, вероятно, ни одной деятельности организма, иннервация которой была бы изучена столь подробно, как иннервация дыхания. Легаллуа, Ч. Белл, Флуранс, Ложио, Геринг, Левандовский, Миславский, Бехтерев, Лангендорф, Пфлюгер, а в наши дни Винтерштейн, Баркрофт, Лумсден, Ренсон, Стелла, Гендерсон, Гейманс, Монье и многие другие обособили и развили учение о деятельности дыхательного центра (или центров) продолговатого и среднего мозга. Хотя и здесь еще много неясного и спорного, но в общем главу о регуляции дыхания нельзя не признать одной из наиболее разработанных глав нашей науки. Значительно менее изучен вопрос о той роли, которую играют в регуляции дыхания высшие отделы центральной нервной системы.

Всем хорошо известна возможность произвольного изменения дыхания, которая толкнула исследователей на путь экспериментального изучения зависимости работы дыхательных мышц от коры головного мозга. Основная линия изучения регуляции дыхания шла по пути исследования бульбарных (а в наше время и мезэнцефалических) центров дыхания и их адекватных возбудителей. Исследование роли коры головного мозга свелось собственно к констатированию того факта, что раздражение определенных участков коры мозга может вызывать изменение дыхательной деятельности (Данилевский, Жуковский, Преображенский, Галлерани, Маврацис и Дутас, Смирнов и др.).

<sup>1</sup> Нам до сих пор не удалось сравнить характер селезеночных условных рефлексов до и после денервации на одном и том же животном, так как многочисленные спайки, образующиеся после выведения селезенки под кожу, очень затрудняют ее денервацию.

Более подробного изучения кортикальной регуляции дыхания, насколько нам известно, не производилось. Показательно, что на страницах руководства Бете в сводке Бейера, посвященной регуляции дыхания, влияниям коры мозга на дыхательный центр уделено буквально лишь несколько строк. Важным с нашей точки зрения является указание Крога и Линдгардта об усилении легочной вентиляции при команде „приготовиться к работе“, т. е., иначе говоря, при действии условного раздражителя, связанного с выполнением работы. Этот факт, иллюстрируемый уже ранее приведенным рисунком (см. главу III, рис. 12 и 13), толковался скандинавскими исследователями как результат иррадиации импульсов с двигательной зоны коры на нижележащие центры, толкование, не противоречащее нашим общим представлениям о механизме условного рефлекса, но в то же время очень общее и далекое от конкретности.

Подтверждение факта предробочего повышения легочной вентиляции можно почерпнуть и в других исследованиях, в которых легочная вентиляция (по ходу изучения газообмена) изучалась за короткий отрезок времени до работы в той обстановке, в которой обычно проводится мышечная работа. Нам известны такие факты в работах Слонима и Либерман, Слонима и Савченко, Данилова и др. В нашей лаборатории предробочее повышение легочной вентиляции было зарегистрировано решительно во всех опытах Р. П. Ольнянской. Эти опыты будут подробно изложены в дальнейшем. Сейчас достаточно привести таблицы из работы Ольнянской „Образование условного рефлекса на мышечную деятельность“ (табл. 15 и 16).

Таблица 15  
Испытуемый К. Легочная вентиляция в л  
Безусловный рефлекс

Покой стоя	Метроном + работа			
	30 мин.	30 мин.	30 мин.	30 мин.
3,40	5,65	7,66	8,80	9,01

Примечание. Среднее из 11 опытов.

Таблица 16  
Условный рефлекс

Дата	Покой стоя	Метроном + приказ „приготовиться к работе“				
		30 мин.	30 мин.	30 мин.	30 мин.	
17 X	3,3	4,7	6,6	5,85	4,77	Дальше подкре- пляется работой
18 X	3,26	4,3	5,3	4,76	5,77	

Эти таблицы наглядно показывают увеличение легочной вентиляции при действии сигналов (метронома и команды „приготовиться к работе“), предшествующих мышечной деятельности.

Все эти факты не оставляют сомнения в том, что дыхание может регулироваться с коры больших полушарий головного мозга, причем увеличение легочной вентиляции перед работой можно толковать как результат образования корковой временной связи. Однако возможность произвольного управления дыханием и доказанная в нашей лаборатории возможность изменения обмена веществ (а значит, и химизма крови) под влиянием предробочих сигналов затрудняла толкование этого предробочего усиления дыхания. Было поэтому интересно специально выяснить вопрос об образовании временной связи при действии раздражителей, сочетаемых с возбуждением, первично

возникающим в дыхательном центре. Решению этой задачи было посвящено исследование Г. П. Конради (совместно с Бебешинной), проведенное ими на людях. В этой работе в качестве безусловного раздражителя было применено вдыхание смеси воздуха с 7—8% CO<sub>2</sub>. Дыхательный центр стимулировался, следовательно, через кровь адекватным раздражителем, действие которого изучено чрезвычайно подробно (см. сводки Винтерштейна, Бейера, Холдена, Гейманса, Гезелля).

Действию CO<sub>2</sub> на дыхательный центр предшествовал на 5—10 секунд звук метронома (190 ударов в минуту). Уже после 10—15 сочетаний было отчетливо видно, что изолированное применение метронома само по себе заметно увеличивает легочную вентиляцию. По мере увеличения числа подкреплений звука метронома вдыханием смеси воздуха с CO<sub>2</sub> условнорефлекторное изменение легочной вентиляции все возрастало, достигнув приблизительно стабильной величины после 30—40 сочетаний. Результаты этих опытов хорошо видны в табл. 17).

Таблица 17

*Изменение легочной вентиляции, потребления кислорода и величины дыхательного коэффициента при действии условного раздражителя (метронома)*

Средние цифры

Испы- туемый	Легочная вентиляция в л за 1 минуту				Потребление O <sub>2</sub> за 1 минуту				Дыхательный коэффициент			
	покой	метро- ном	1-я минута после метро- нома	2-я минута после метро- нома	покой	метро- ном	1-я минута после метро- нома	2-я минута после метро- нома	покой	метро- ном	1-я минута после метро- нома	2-я минута после метро- нома
А.	6,1	7,8	6,8	6,2	174	252	201	194	0,94	0,88	0,93	0,91
У.	6,1	7,4	6,7	5,5	215	291	224	195	0,99	0,93	0,93	0,95

Применяя метроном с более редким ритмом (60 в минуту) и не сопровождая его вдыханием CO<sub>2</sub>, Конради и Бебешина могли выработать из неподкрепляемого раздражителя типичный тормозной агент, резко снижающий легочную вентиляцию (табл. 18).

Таблица 18

*Влияние тормозного раздражителя (метроном — 60 ударов в минуту — не сопровождался вдыханием CO<sub>2</sub>) на легочную вентиляцию в литрах за полуминутные отрезки времени*

Дата	Величина легочной вентиляции в л за 30 секунд									
	до действия дифференциро- ванного метронома				дифференциро- ванный метроном			после действия дифференци- рованного метронома		
6/V	3,4	3,3	3,7	3,5	3,1	2,3	2,9	2,6	2,8	
7/V	3,3	3,2	3,4	3,4	3,2	2,9	2,7	2,9	2,9	

В той же работе Конради и Бебешинной был продемонстрирован случай резкого условнорефлекторного увеличения легочной вентиляции в специальном опыте. Это было показано на большой группе лиц, проводивших 8 часов в герметическом помещении, в котором, вследствие накопления выдыхаемой CO<sub>2</sub>, ее концентрация доходила до 5%. В этих условиях легочная вентиляция, конечно, не могла не возрастать. Конради и Бебешина, однако, показали, что после 6—8 раз пребывания в камере (каждый по 8 часов) легочная вентиляция



резко увеличивалась (в среднем с 7,7 до 12,1 в минуту) уже в первые 5—10 минут после того, как испытуемые входили в то помещение, где они до этого несколько раз подвергались действию  $\text{CO}_2$ , но в котором в начале опыта был свежий воздух.

При изучении временных связей на деятельность дыхательных мышц экспериментатор сталкивается со сложнейшей проблемой взаимоотношения условных рефлексов и произвольных действий. Для всех других изученных нами функций этот вопрос встает не столь настойчиво, так как мы не можем произвольно изменять деятельность кишечника, печени, почек, селезенки, интенсивность тканевого обмена, клеточную проницаемость. Кортиковые импульсы, которые посредственно или непосредственно воздействуют на эти функции, ускользают от субъективного восприятия. Ускользают также от субъективной оценки состояния, возникающие при обычных физиологических условиях в интерорецепторах сосудистой системы и внутренних органов. Дыхание же в этом отношении занимает особое место. Поэтому важно, что выработка временной связи на возбуждение дыхательного центра, несомненно, не идентична произвольному изменению дыхания. Лица, служившие подопытными в работе Конради и Бебешиной, ничего не знали о характере и целях проводимого на них исследования и при последовавшем в конце всех опытов опросе подтвердили, что они никогда произвольно, сознательно не изменяли дыхания в ответ на звук метронома, а выполняли это „автоматически“. Они говорили об ощущении одышки, такой же, какая наступала часто в течение опыта (т. е. в моменты дачи безусловного раздражителя  $\text{CO}_2$ ), но их сознание лишь фиксировало появление этого ощущения одышки, а отнюдь не приводило к решению усиленно дышать. Можно сказать, что корковые импульсы приводили дыхательный центр в то же состояние, которое наступает при накоплении в крови  $\text{CO}_2$ , а наступавшее вследствие этого изменение дыхания субъективно ощущалось как уже совершившийся факт, а не как повод к определенному действию.

Тем более нельзя думать об усиленном дыхании как о результате произвольного, субъективно осознанного решения в тех опытах Конради, где у испытуемых было зарегистрировано увеличение легочной вентиляции сразу после вхождения в ту обстановку, в которой в дальнейшем, спустя 2—3 часа, они начинали подвергаться действию медленно возрастающей концентрации  $\text{CO}_2$ .

Констатируя это положение, мы не хотим противопоставлять произвольно совершаемые акты актам, осуществляемым вследствие замыкания в коре временной связи. Мы думаем, однако, что эти формы деятельности могут быть качественно отличны друг от друга. Это резко выявляется в наиболее типичных случаях, например, при сложном произвольном локомоторном акте, с одной стороны, и при отделении слюны в ответ на запах пищи — с другой. Можно, например, думать, что механизм образования условного рефлекса в том виде, в котором он нам открывается из сравнительно простого физиологического опыта, является примитивом, из которого путем качественного усложнения вырабатываются сперва низшие, а затем и более высокие формы „произвольной“ деятельности. Можно, например, думать, что смутное ощущение одышки, о которой говорили подопытные, при действии сигнала вдыхания  $\text{CO}_2$  может дать, в конце концов, повод к произвольному изменению дыхания. В настоящее время физиологическая наука на основании опытов, подобных только что разобранным, не может еще решать вопроса о характере связи между механизмом выработки условного рефлекса и механизмом произвольной иннервации скелетных мышц. Важно, однако, указать, что как раз изучение условнорефлекторных изменений

дыхательной деятельности у человека непосредственно ведет к постановке этого вопроса.

Дальнейшее исследование вопроса об образовании временных связей на дыхание проведено в нашей лаборатории Я. М. Бритваном. Подтвердив в опытах на собаках факты Конради и Бебешинной об

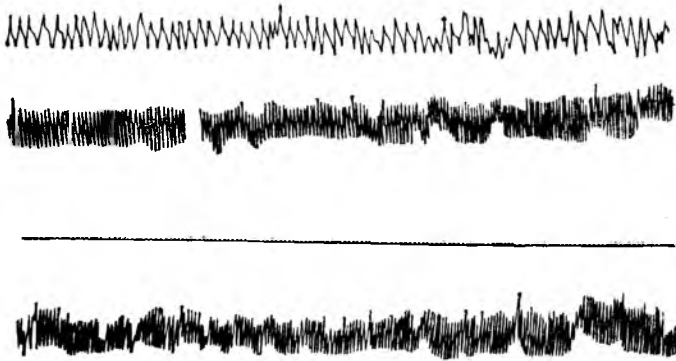


Рис. 33. Условнорефлекторная одышка периодического характера.

Верхняя кривая — нормальное дыхание в „индифферентной“ обстановке. Нижняя кривая — быстро возникающий периодический тип дыхания при переводе животного в камеру („активная“ обстановка), где обычно производились опыты. Дыхание через трубку длиной 180 см и шириной 1 см.

условнорефлекторном стимулировании дыхания агентом, сочетаемые с вдыханием  $\text{CO}_2$ , Бритван уделил главное внимание вопросу о роли коры в генезисе „периодического дыхания“. Им показано, что соот-

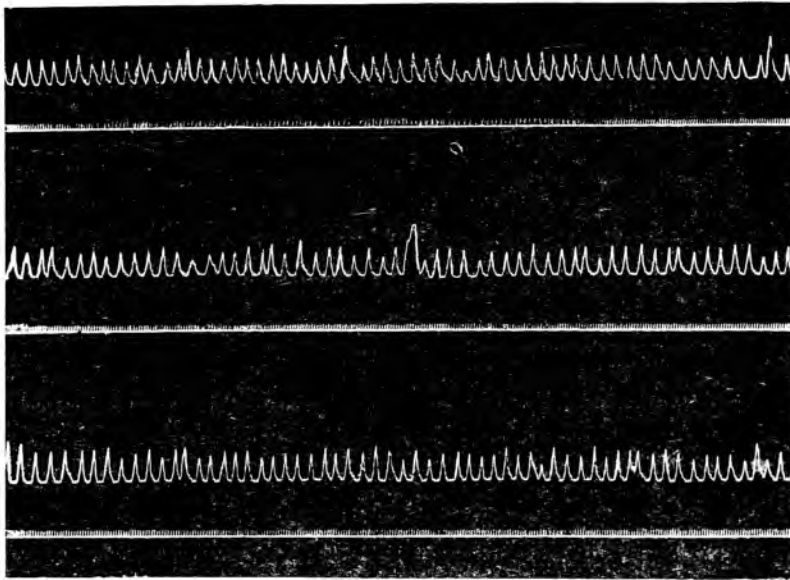


Рис. 34. Угашение условного рефлекса — одышки периодического типа.

ветствующей стимуляцией с мозговой коры можно вызвать типичнейшее периодическое дыхание, не отличимое по кимограммам от чейн-стоксовского дыхания, обусловленного патологическим процессом. У собаки (как и у человека: ср. Холден) легко получить характерную картину чейн-стоксовского дыхания, создавая аноксию путем дыха-

ния через узкую и длинную трубку. Рис. 33 показывает возникновение периодического дыхания у собаки, помещенной в обстановку,

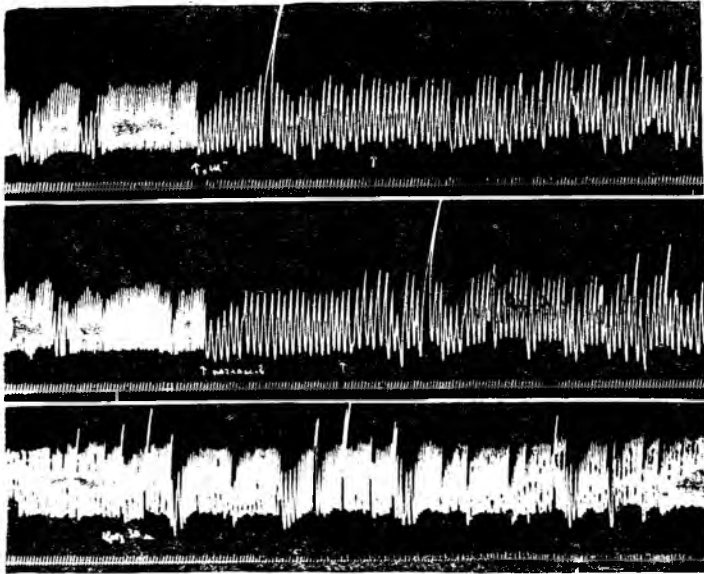


Рис. 35. Внешнее торможение условнорефлекторной реакции. Звук „ш“ или поглаживание животного (п) вызывают замедление дыхания: условнорефлекторная одышка переходит в нормальный тип дыхания.

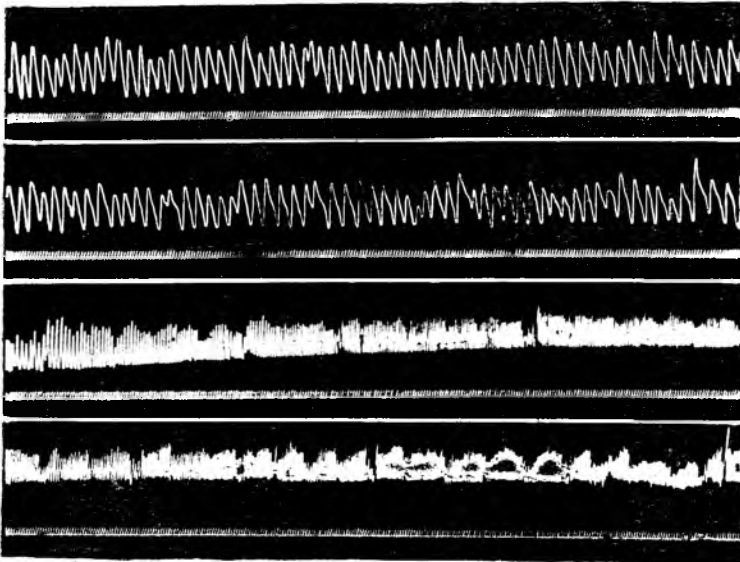


Рис. 36. Образование второй дифференцировки на новую „индифферентную“ обстановку.

Две верхние кривые — запись дыхания во второй „индифферентной“ комнате. Две нижние кривые — запись дыхания в обстановке, где произошло растормаживание первой дифференцировки.

где до этого в течение 15 опытов она дышала через такую трубку. Выработался этот рефлекс на обстановку на 8-м сочетании, стойким стал с 14-го сочетания. Для угасания рефлекса требовалось 8 сеансов

пробывания в камере и свободного дыхания без трубки (рис. 34). Нужно признать, что угасание происходит медленно, так как в течение каждого из этих опытов собака длительное время (не менее

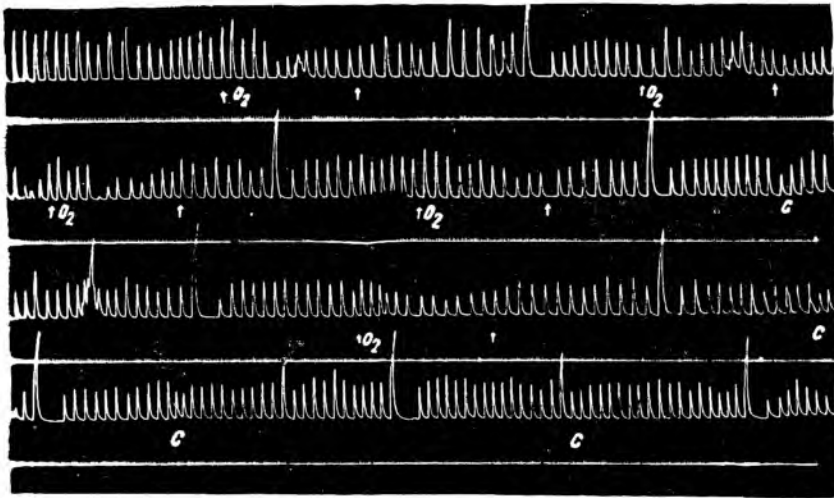


Рис. 37. Выработка периодического типа дыхания повторным вдыханием  $O_2$  через каждые 2 минуты. Появление периодического спонтанного торможения дыхания, наступающего в те сроки, когда должен быть дан  $O_2$ , но который в эти моменты не применялся.

часа) находилась в камере, а дыхание ничем стеснено не было. Несмотря на это, чейн-стоксовский ритм, вызванный как условный рефлекс на обстановку, удерживался в течение часа и дольше. Можно

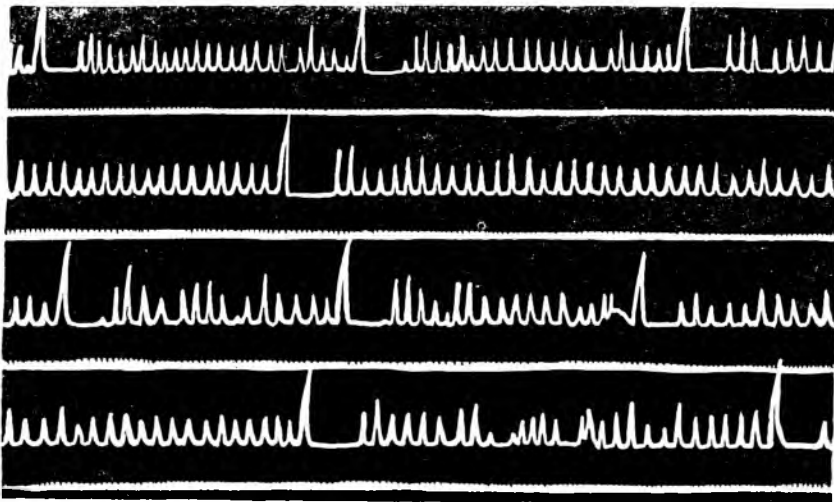


Рис. 38. Условнорефлекторный периодический тип дыхания, возникающий в камере, где обычно производилось вдыхание  $O_2$  (влияние обстановки).

было наблюдать и явление внешнего торможения. Например, при произнесении звука „ш“ или поглаживании животного происходит замедление дыхания (рис. 35). В период нормального дыхания в „индифферентной“ комнате, отдифференцированной от „активной“ камеры, неожиданно возник шум мотора на улице. Сильный экстрараздра-

житель растормозил дифференцировку, причем положительная реакция наблюдалась не только в день действия экстрараздражителя, но и в последующие дни. Потребовалась новая выработка дифференцировки на обстановку. Эта дифференцировка возникла с места, при переводе собаки во вторую „индифферентную“ комнату (рис. 36).

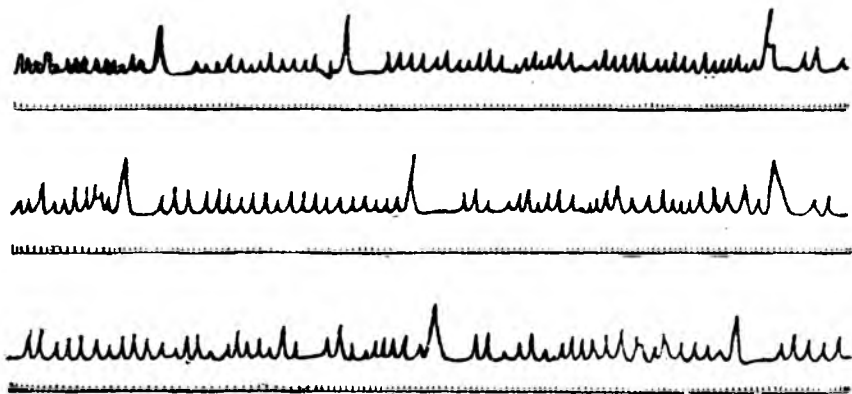


Рис. 39. Первый период образования дифференцировки. Периодический тип дыхания в „индифферентной“ комнате.

В следующей серии опытов Бритван применял (на других подопытных животных) другую вариацию опытов: периодически, через каждые 2 минуты, давалось вдыхание кислорода, приводившее к уменьшению глубины и некоторому урежению дыхания с последу-

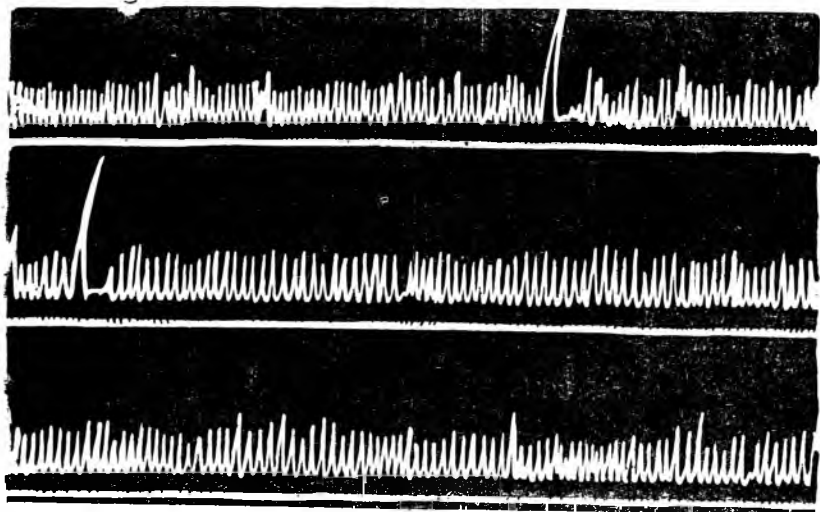


Рис. 40. Полная дифференцировка на „индифферентную“ комнату: периодический ритм дыхания отсутствует.

ющим глубоким вдохом и паузой в 5—15 секунд (вдыхание  $O_2$  продолжалось каждый раз 60 секунд) (рис. 37). После 22 сочетаний обстановка камеры вызвала каждые 2 минуты (рефлекс на время) такие же изменения дыхания, какие характеризовали „безусловное“ действие  $O_2$  (рис. 38). У этой же собаки также была образована дифференцировка на „индифферентную“ обстановку (рис. 39 и 40). Если на фоне периодического ритма дыхания, вызванного самой обстановкой, в которой ранее ритмически вдыхался  $O_2$ , применять метроном

(120 ударов в минуту) — условный раздражитель, сочетавшийся обычно с периодическим вдыханием  $O_2$ , то сразу наступает гиппноэ с последующим вдохом. Таким образом, сближаются промежутки между двумя волнами вдоха: одна волна на обстановочный раздражитель, другая волна на стук метронома. По окончании действия метронома

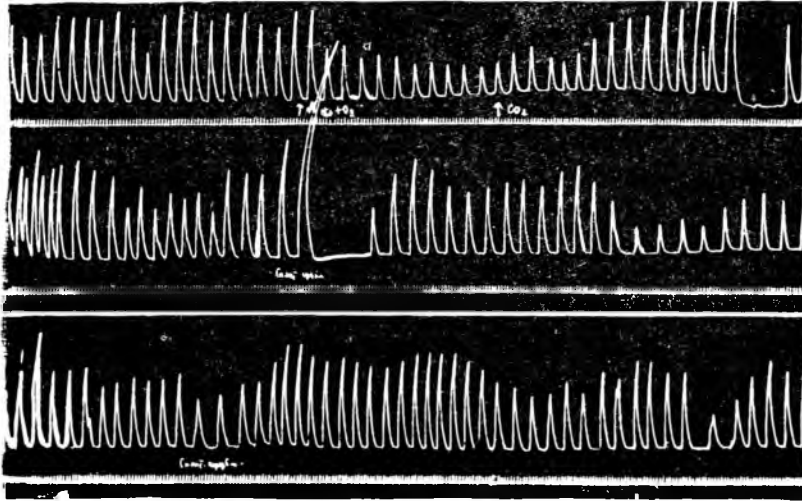


Рис. 41. Образование условного рефлекса при применении периодического вдыхания  $O_2$  и  $CO_2$ .

периодика сохраняется на весь опыт и имеет такой же характер, как и до применения метронома.

На другой собаке создавался периодический ритм дыхания вдыханием  $O_2$  в течение 50—60 секунд, а затем  $CO_2$  (5—8%) в течение

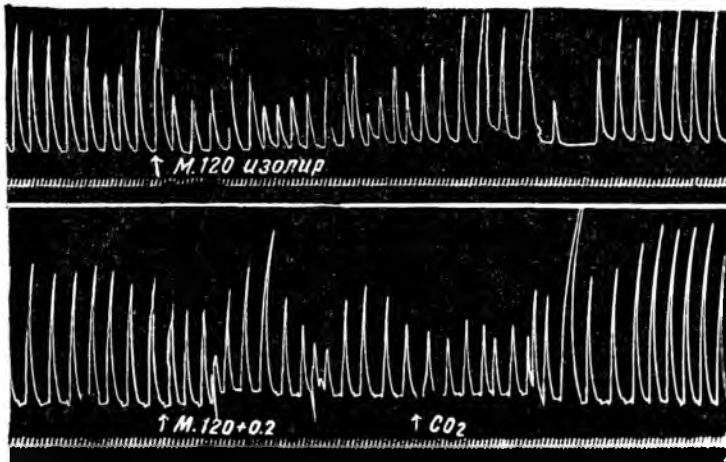


Рис. 42. Условнорефлекторное периодическое дыхание при применении метронома (120 ударов в минуту).

того же времени. Через каждые 5 минут эта комбинация повторялась. В результате повторялся ритмический тип дыхания: через каждые 5 минут пневмограмма начиналась с уменьшения амплитуды дыхания, переходя затем к усиленному, а иногда и учащенному дыханию. Вдыхание газов сопровождалось стуком метронома — 120 ударов в

минуту. После 11 подкреплений появился условный рефлекс на обстановку. В камере без применения газовых смесей собака дышала волнообразно с интервалами в 5 минут. Волнообразные периоды возникали иногда в виде редуцированных форм (рис. 41). Через 33 сочетания появился условный рефлекс на  $M_{120}$ , который укрепился с 55-го сочетания (рис. 42).

Исследования Бритвана показывают, что путем образования условного рефлекса можно вызвать периодический ритм дыхания. Мы, конечно, далеки от того, чтобы сводить возникновение чейн-стоксовского дыхания в случае патологического процесса к выработке условного рефлекса. Несомненно, что это патологически измененное дыхание обычно возникает не только вследствие образования временной связи, но в силу и других причин. Среди этих причин нужно, однако, отвести коре мозга большее место, чем это обычно делается. Это подтверждается тем важным фактом, что Бритван, всегда получавший у слегка наркотизированных собак периодическое дыхание при введении в а. carotis слабых растворов кислот, столь же неизменно наблюдал исчезновение этого типа дыхания при углублении наркоза. Это служит сильным подкреплением точки зрения Моссо, Пашена и др., согласно которой изменение состояния коры мозга играет очень большую, а может быть, и главную роль в возникновении некоторых форм периодического ритма дыхания.

Совсем особую группу кортикальной регуляции дыхания представляет регуляция так называемого терморегуляторного полипноэ, которая специально рассматривается нами в главе IX.

## ГЛАВА V

### УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНЫЕ СВЯЗИ В ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО АППАРАТА

Зависимость функциональной деятельности пищеварительного аппарата высших животных и человека от коры больших полушарий головного мозга была установлена весьма давними наблюдениями клиники и экспериментами на животных. В замечательном исследовании пионера американской физиологии Бомона отчетливо отмечена роль психических состояний в работе желудочных желез. Последующие наблюдения многих врачей говорили о значении „психического фактора“ в деятельности железистого и моторного аппарата желудочно-кишечного тракта. На путь экспериментального изучения эта проблема вступила только с введением в физиологическую науку метода хронических опытов на подготовленных для этой цели хирургической операцией животных. Созданный Павловым метод хронических опытов в первую очередь и получил свое конкретное осуществление при изучении „психического“ отделения желудочного сока и „психического“ отделения слюны. Известное уже давно в физиологии „психическое“ отделение слюны и так ярко выступившее в блестящем опыте „мнимого кормления“ „психическое“ отделение желудочного сока поистине создали новую эпоху в изучении деятельности пищеварительных желез. Кого не поражает удивительный опыт Павлова и Шумовой-Симановской, когда на эзофаготомированном животном при акте еды пища вываливается из отверстия перерезанного пищевода, а из фистулы желудка течет в огромном количестве чистый желудочный сок. И. П. Павлов, сделав этот красивейший опыт, объяснял это явление, исходя из субъективных данных, и в весьма ярких выражениях писал в своих знаменитых „Лекциях о работе пищеварительных желез“ о чувстве, страстном желании еды

и удовлетворении его как о стимулах, вызывающих энергичную работу желез. Физиологическая наука того времени еще не располагала объективным методом определения функционального состояния высших отделов центральной нервной системы. Воззрение на этот предмет исключительно ярко охарактеризовано Павловым в речи на съезде естествоиспытателей в 1909 г. в таких выражениях: „Можно с правом сказать, что неудержимый со времен Галилея ход естествознания впервые заметно приостанавливается пред высшим отделом мозга“.

Павлов преодолел эту задержку хода естествознания и дал объективный метод изучения деятельности высших отделов головного мозга. Убедившись в бесплезности трактовки „психического“ слюноотделения с субъективной точки зрения, Павлов встал на путь строго объективного изучения реакции слюнных желез при раздражениях, действующих на расстоянии. И вскоре же Павлову удалось с несомненностью показать, что „психическое“ слюноотделение — такой же закономерный физиологический процесс, как и отделение желез в тех случаях, когда раздражитель действует с полости рта. Различие заключается в том, что дуга рефлекса при действии раздражителя с полости рта проходит через продолговатый мозг, а при действии раздражителей с глаза, уха, кожи и других рецепторов путь рефлекса лежит через кору головного мозга.

С этого момента начинается новый период в физиологии головного мозга, характеризующийся быстрым развитием учения о высшей нервной деятельности. При изучении динамики процессов, совершающихся в коре мозга, павловская школа проводила исследования, пользуясь в качестве эффектора слюнной железой. Основные закономерности образования и течения условнорефлекторного акта установлены именно при изучении слюнных условных рефлексов.

В настоящее время отделение „психического“ желудочного сока и панкреатического сока, конечно, всеми понимается как условнорефлекторный процесс.

Отделение желудочного сока при действии дистантных раздражителей воспроизведено неоднократно и в экспериментальных условиях. Точно так же сделаны значительные добавления в учение об условнорефлекторной деятельности других пищеварительных желез и моторного аппарата желудочно-кишечного тракта. Я позволю себе остановиться в настоящей главе на тех добавлениях, которые сделаны в этой области нашей лабораторией.

Слюнная железа была использована нами в качестве эффектора при образовании временных связей с рецепторов, заложенных в слизистой желудка и мочевого пузыря. Павловская школа применяла в качестве рецепторов, с которых образовывались условные рефлексы, глаз, ухо, кожу и др., т. е. рецепторы, которые расположены на поверхности тела, непосредственно соприкасающейся с внешней средой. И только в работе Красногорского в качестве рецепторного прибора для образования условного рефлекса были взяты проприорецепторы, заложенные в мышцах и добавочных двигательных аппаратах — суставах, сухожилиях. Красногорский образовал слюнный условный рефлекс на сгибание сустава нижней конечности у собаки, сочетая этот акт с подкармливанием. Через несколько таких сочетаний одно сгибание конечности вызывало слюноотделительную реакцию. В этих опытах было исключено раздражение рецепторов, находящихся в коже. Опыты Красногорского впервые поставили вопрос об объективном изучении так называемого мышечного чувства.

В этой главе мы не будем подробно останавливаться на значении рецепторов, заложенных во внутренних органах, при раздражении которых мы смогли образовать условные рефлексы на деятельность



различных эффекторов. Изложение этого важного предмета будет сделано в дальнейших главах. Сейчас мы приведем экспериментальный материал относительно образования только пищевых условных рефлексов, выработанных на раздражениях рецепторов, заложенных во внутренних органах.

Айрапетянц на 4 собаках со слюнными фистулами и фистулами желудка смог выработать условные слюнные рефлексы при вливании воды в желудок, сочетая орошение водой температуры  $36^{\circ}$  (при помощи специального приборчика) с подкармливанием собак мясо-сахарным порошком как безусловным пищевым раздражителем. При выработке такой связи были, конечно, исключены всякие экстероцептивные раздражения, которые могли совпадать с подкармливанием животных. Вода, попадающая в желудок при орошении слизистой, выпускалась обратно; таким образом, никакое обогащение организма водой, и следовательно, влияние на секрецию слюны не имело места. После нескольких совпадений во времени орошения желудка и подкармливания собак применение одного орошения желудка вызывало отделение слюны. Так выработался условный слюноотделительный рефлекс на раздражение интерорецепторов, заложенных в желудке (табл. 19).

Таблица 19  
Образование интерорецептивного условного рефлекса  
Собака Тузик

Время в минутах	Условный раздражитель	Продолжительность раздражения в секундах	Скрытый период в секундах	Величина условного слюноотделения в деленных шкалах	Примечание
12--25	Вода $36^{\circ}$	45	10	12	Стоит спокойно.
13--00	То же	50	11	17	По окончании вливания устремляется к кормушке
13--05	" "	45	8	24	
13--30	" "	45	8	21	

Оказалось возможным выработать и дифференцирование двух раздражителей, действующих на интерорецепторы желудка. Для этой цели вливание в желудок воды температуры  $15^{\circ}$  сопровождалось подкармливанием животного, а орошение желудка водой температуры  $30^{\circ}$  никогда не сопровождалось подкармливанием. Оказалось, что вливание в желудок воды температуры  $15^{\circ}$  сделалось положительным раздражителем для слюнной железы, а вливание воды температуры  $30^{\circ}$  стало отрицательным, тормозным раздражителем.

Таким образом была выработана дифференцировка на различение двух температурных раздражителей. Этот опыт показал, что интерорецепторы желудка, так же как экстерорецепторы, могут быть базой для образования временных связей, причем интерорецепторы обладают свойством различения близких по своей природе раздражителей, т. е., выражаясь по павловской терминологии, эти рецепторы должны быть отнесены в группу анализаторов, имеющих свое представительство в мозговой коре. В описанных опытах мы еще не задавались целью подробно изучить свойства рецепторов желудка, а также определить диапазон и пределы различения раздражителей, но можно уже сейчас сказать, что благодаря этим опытам открылась возможность изучения нового вида рецепторных аппаратов, до сих пор не известных и объективно не изученных. Вместе с тем старый и волнующий клиницистов и физиологов вопрос о чувствительности внутренних органов мог быть поставлен на объективный путь изучения и всестороннего физиологического анализа.

Наш сотрудник Курцин по ходу опытов с изучением деятельности желудочных желез у гастроэзофаготомированного человека, имевшего и желудочную фистулу, наблюдал интересное явление. Механическое раздражение слизистой желудка введением в желудок баллончика из нежного каучука вызывало у подопытного лица увеличение спонтанного отделения слюны, в 4—7 раз превышавшее норму. За 2—3 часа опыта можно было получить вместо 50—60 см<sup>3</sup> спонтанного отделения 250—300 см<sup>3</sup> слюны. Что это за рефлекс? Есть ли это безусловный рефлекс с желудка на слюнную железу или это условный рефлекс?

Из опытов Болдырева известно, что с желудка можно затормозить условнорефлекторное слюноотделение. Болдырев же показал, что у гастроэзофаготомированных собак условное слюноотделение к концу опыта не только не уменьшено, но даже превышает величину условного слюноотделения, наблюдаемого на тот же раздражитель в начале опыта. У животных с интактным пищеводом это явление имеет обратный характер. Аналогичные данные получены в нашей лаборатории Курциным. Можно было бы думать, что сильная саливация при механическом раздражении слизистой желудка у гастроэзофаготомированного человека протекает по типу безусловного рефлекса. В нашей же лаборатории в опытах Айрапетянца и Балашкиной было показано, что интероцептивное условное раздражение желудка оказывает свое действие на течение экстероцептивных слюнных условных рефлексов. Таким образом, не исключена возможность, что описанная сильная секреция слюны обуславливается сложным комплексом условных и безусловных раздражителей. Этот вопрос требует еще дальнейшего тщательного анализа.

Как уже упоминалось выше, Биддер и Шмидт сделали интересное наблюдение, заметив, что достаточно показать пищу голодной собаке, чтобы вызвать у нее отделение желудочного сока. В 1878 г. Рише на человеке с фистулой желудка произвел подобное же наблюдение. Однако эти интересные факты не привлекли внимания физиологов до того момента, пока Павлов и Шумова-Симановская не сделали опыта „мнимого кормления“. Этот опыт, подтвержденный многими другими, был воспроизведен и на пациентах с эзофаготомией. Многочисленный экспериментальный материал дал исчерпывающие доказательства в пользу признания условнорефлекторной природы отделения желудочного сока. Богену удалось даже у 3½-летнего ребенка образовать после 40 сочетаний звучания рожка с едой мяса условный рефлекс на звук.

Отделение желудочного сока наблюдалось во время гипнотического внушения, причем оказалось, что в зависимости от внушенного пациенту сорта еды изменялось как количество сока, так и его химический состав. Условнорефлекторное отделение может быть легко заторможено. При подробном анализе „мнимого кормления“ в лаборатории Павлова было показано, что отделение желез в этом случае представляет собой сложнорефлекторную реакцию, где, наравне с условными, принимают участие и безусловные рефлексы, возникающие при непосредственном раздражении слизистой оболочки и мышечных рецепторов полости рта. Большинство исследований на эзофаготомированных людях было проведено на детях в возрасте 3—5 лет или на взрослых, страдавших тяжелыми заболеваниями (рак и др.), что, конечно, сильно снижало безупречность полученных данных. Поэтому, имея в своем распоряжении подходящих для хорошо оставленного опыта пациентов, а именно мальчика и девочку в возрасте от 14 до 16 лет с наложенными желудочными фистулами и эзофаготомией после случайного ожога, наши сотрудники Курцин и Слупский выполнили на них ряд опытов с „мнимым кормлением“. В одном

из опытов Курцин наблюдал, как на фоне секреции, вызванной механическим раздражением слизистой желудка, применение условного раздражителя (звонок к обеду, сервировка стола в соседней комнате) вызвало значительное усиление отделения желудочного сока (рис. 43).

На этих же подопытных лицах нам представилась возможность более подробно провести физиологический анализ „мнимой еды“, так как в наших опытах можно было создать совершенное подобие опыта „мнимого кормления“.

Прежде всего было установлено, что 15-минутная „мнимая еда“ вызывает отделение желудочного сока в течение 3—4 часов. Кривые отделения были типичными для каждого сорта пищи. Качественный состав сока находился также в зависимости от качества раздражителя. Отчетливо выступает зависимость количества и качества сока от состояния аппетита подопытного.

В качестве иллюстрации можно провести два опыта — отделение на любимую мальчишкой рыбу и на менее для него приятные мясные блюда (рис. 44).

Сок, выделившийся при „мнимой еде“ рыбы, по кислотности превышал все соки, выделившиеся на другие сорта пищи. Как и у прежних исследователей, в опытах Курцина обнаружилась чрезвычайная тормозимость отделения сока. Во время секреции при мнимой еде пациенту был сделан укол в палец для взятия крови — секреция тотчас же уменьшилась, и только через 20—30 минут скорость ее восстановилась до первоначальной величины. В следующем опыте, через несколько дней, одно приготовление к уколу вызвало уже торможение сокоотделения. Уменьшение количества сока всегда сопровождалось снижением кислотности. Необходимо обратить внимание на то, что раздражение в течение 15 минут вызывает

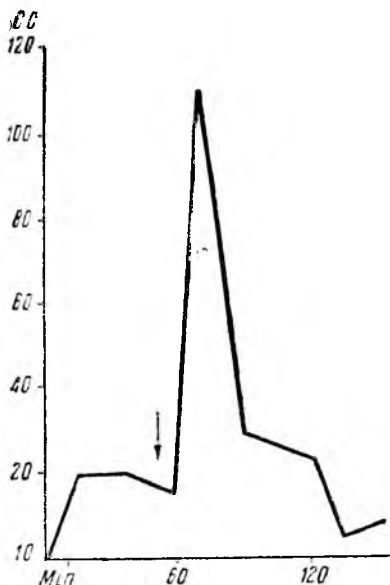


Рис. 43. Условнорефлекторное отделение желудочного сока у человека.

↓ — звонок к обеду, сервировка стола.

3—4-часовое отделение сока. Как и при опытах с почкой и печенью, действие условного раздражителя на протяжении короткого интервала времени вызывает длительный процесс в рабочем аппарате. Разпущенный в ход процесс продолжается часами и медленно затухает. Как будет видно из дальнейшего, корковая стимуляция имеет особенное значение для возникновения процесса и для последующего его протекания.

Необходимо также отметить чрезвычайную подвижность условнорефлекторной реакции: достаточно действия очень слабого агента для того, чтобы затормозить текущий условный рефлекс. Приведенный выше опыт с образованием тормозного условного рефлекса говорит о быстром возникновении торможения в коре мозга. Достаточно было один раз уколоть палец, как на следующий раз уже было отчетливо заметно торможение секреции от одной только обстановки, в которой был произведен укол, вызвавший торможение секреции. Этот факт, как нам кажется, имеет большое значение для изучения патогенеза невротических состояний в секреторных аппаратах.

Нами были проанализированы также открытые в последнее время новые факты о влиянии механического раздражения на работу пепсиновых желез желудка. В лаборатории Разенкова на собаках, а у нас на людях было показано, что секреция на механическое раздражение желудка обусловлена нервнорефлекторным механизмом. При детальном изучении функциональной структуры этого явления мы установили, что рефлекторный ответ желез на механическое раздражение складывается из двух моментов: безусловного рефлекса и условного рефлекса, образующегося от раздражения интерорецепторов, заложенных в стенке желудка. Образование такого интероцептивного условного рефлекса происходит вследствие совпадения по времени безусловного раздражения с полости рта и (в этот же момент) условного раздражения слизистой желудка. Сложнорефлекторный акт механической секреции складывается, таким образом, подобно образованию

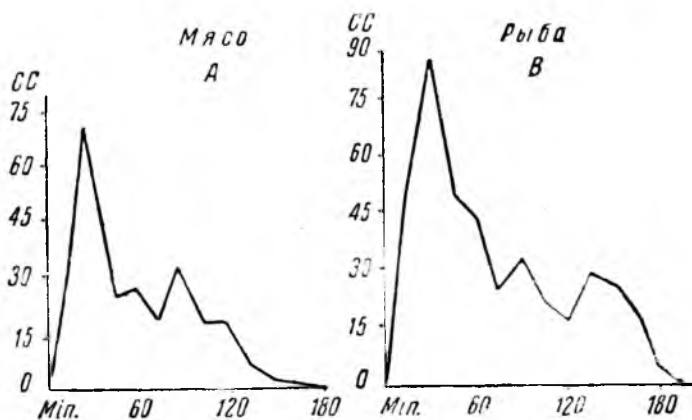


Рис. 44. Секреция желудочного сока при „минимом кормлении“ эзофаготомированного больного: А — мясом; В — рыбой.

натуральных слюнных условных рефлексов в полости рта. В случае секреции пепсиновых желез раздражение интерорецепторов желудка сочетается с одновременным раздражением экстерорецепторов (глаз, ухо, нос). Таким образом, при секреции желудочных желез на механическое раздражение мы имеем образование комплексного экстероинтероцептивного условного рефлекса. Образование условной части сложного секреторного акта при механическом раздражении происходит во время индивидуальной жизни и служит, вероятно, тем физиологическим коррелятом, который лежит в основе образования ощущения голода и сытости.

Совершенно очевидно, что реакция желез при механическом раздражении является сложнорефлекторным актом. Это предположение подкрепляется и опытами Китайгородской (1937 и 1939) на детях. Автору удалось наблюдать зависимость секреции желудочного сока от возрастных особенностей. Оказалось, что у детей до 2 лет не удается вызвать сокоотделение при помощи условнорефлекторного раздражения (дразнение пищей); точно так же и при механическом раздражении слизистой железы желудка в раннем возрасте не секретнируют.

По мере увеличения возраста ребенка реакция желудочных желез на механическое раздражение интерорецепторов возрастает, и у взрослого, очевидно, условная часть сложнорефлекторного акта играет весьма важную роль.

Следовательно, от образования и упрочения временных связей при раздражении интерорецепторов зависит возникновение секреции

на механическое раздражение. Чрезвычайно важно отметить, что столь важный процесс, как рефлекторное отделение желудочного сока, формируется во время индивидуальной жизни в силу образования временных связей. Дальнейший анализ сокоотделения на механическое раздражение показал, что этот процесс нужно считать сложнорефлекторной фазой подобно тому, как происходит отделение и при мнимом кормлении, т. е. весь сложный процесс обусловлен безусловными и условными раздражениями. В подтверждение этого Курцин и Безбородко проделали опыты над здоровыми людьми с изучением секреции на механическое раздражение во время бодрствования и сна, т. е. во время „бодрого“ состояния коры и в период заторможенности корковых клеток. Оказалось, что во время сна, когда высшие отделы центральной нервной системы выключены, количество желудочного сока по сравнению с количеством сока во время бодрого состояния значительно понижено (табл. 20).

Таблица 20  
Секреция желудка при механическом раздражении

Время	Бодрое состояние	Сон
1-й час . .	120	47
2-й час . .	41	24

Подобные же результаты были получены Курциным и Слупским при механическом раздражении слизистой желудка у пациента при наркозе и в нормальном состоянии (табл. 21).

Таблица 21  
Секреция желудка человека при механическом раздражении

Бодрое состояние				Наркоз					
количество сока в см <sup>3</sup>		кислотность		переваривающая сила в мм в часовых порциях	количество сока в см <sup>3</sup>		кислотность		переваривающая сила в мм в часовой порции
за 15 минут	за 1 час	свободная НСІ	общая кислотность		за 15 минут	за 1 час	свободная НСІ	общая кислотность	
95	311	65	85	12	22	54	60	70	12
93		80	100		2		90	100	
83		80	100		5		75	90	
40		80	100		25		85	100	
42	159	70	85	16					
60		85	95						
35		85	100						
22		90	100						

Этими опытами мы смогли до некоторой степени расчленить сложную рефлекторную реакцию и выяснить участие условного и безусловного компонентов реакции на гастроэзофаготомированном мальчике. Одновременно с мнимой едой применялось механическое раздражение. При этом можно было установить, что при комплексном раздражении оба раздражения суммируются и количество отделяющегося сока составляет приблизительно сумму количеств сока, извлекающегося при отдельном применении мнимой еды и механического раздражения. Очевидно, точка приложения того или другого раздражения одна и та же.

Особенно большое значение интероцептивные условные связи, вероятно, имеют в возникновении и течении патологических процессов.

Изучение сложнорефлекторной реакции, открытой и изученной в нашей лаборатории, имеет, как нам думается, очень важное значение для понимания регуляторных приспособлений в деятельности внутренних органов. Благодаря тщательному анализу „механической“ секреции удалось установить природу этого явления и вместе с тем указать путь для дальнейшего исследования нарушений в деятельности секреторных процессов пищеварительного аппарата. Оказалось возможным экспериментально вызвать расстройство деятельности пепсиновых желез и искусственно создать длительное патологическое состояние типа невроза, воздействуя на условную часть сложнорефлекторного акта. Подробно об этом будет упомянуто ниже. Проф. Усиевич предпринял исследование с целью показать влияние образования слюнных условных рефлексов на отделение желудочного сока и установил, что величина секреции сока претерпевает изменение в зависимости от фазовых изменений в кортикальных процессах при образовании временных связей.

Многочисленные наблюдения врачей указывают на возможность изменения в деятельности желудочных желез при гипнотических внушениях, как, например, в упомянутых выше опытах Гайера.

Панкреатическая железа принадлежит к тем внутренним органам, которые обладают исключительной чувствительностью ко всем влияниям. Тем не менее такие блестящие физиологи, как Клод Бернар, Гейденгайн, Ландуа, не могли заметить рефлекторного возбуждения железы, хотя и потратили для изучения этого вопроса „горы трупов“ экспериментальных животных. Только И. П. Павлов со своими сотрудниками (Кудревецкий, Метт, Вальтер, Попельский, Савич, Орбели, Бабкин и многие другие) представил доказательства в пользу рефлекторного механизма в деятельности панкреатической железы. На животных с хроническими фистулами поджелудочной железы было показано и условное рефлекторное отделение при акте еды. Байлис и Старлинг высказывали предположение, не является ли возбуждение рапсгаз в этом случае вторичным процессом, вызванным действием секретина, образовавшегося под влиянием соляной кислоты желудочного сока. Это предположение было опровергнуто остроумными опытами Тонких (1924) на сложно оперированных животных, у которых полости желудка и duodeni были изолированы одна от другой. В настоящее время нервный механизм деятельности панкреатической железы является общепризнанным фактом наравне с гуморальным механизмом.

Помимо очень интересной работы Тонких, в которой были даны доказательства коркового влияния на панкреатическую железу, имеются доказательства кортикальной стимуляции поджелудочной железы и в работе Дионесова (1926). В последнее время Сигешевым на свиньях и Ивановым, Шумаковым и Кузнецовой (1934) на телятах, имевших панкреатическую фистулу, было установлено, что натуральные условные раздражители резко увеличивают спонтанное отделение сока.

На людях также отмечено влияние условных раздражителей на деятельность панкреатической железы (Коган, 1930). Весьма показательные данные о кортикальной стимуляции были получены нами совместно с Горшковым и Давыдовым на пациенте с фистулой панкреатического протока. Нами были проделаны такие опыты: при совершенно нормальной деятельности пищеварительного тракта и вполне здоровом состоянии испытуемого, на фоне резко заторможенной при помощи специальной диеты секреции, при разговоре

о вкусной пище через 1—2 минуты замечалось обильное выделение панкреатического сока, богатого ферментами. Наличие короткого латентного периода сокоотделения исключало участие в этом процессе секретина и полностью опровергает возможность объяснения наблюдаемого явления с точки зрения гуморального механизма.

Мы могли не раз повторить этот опыт с неизменным положительным результатом. Больной представляет такой исключительный объект для наблюдений, что образование временных связей, обычно



Рис. 45. Больной с фистулой протока панкреатической железы.

на человеке чрезвычайно затруднительное, было в нашем случае весьма доступным (рис. 45).

Усиевич, образуя условные рефлексы на собаках со слюнными и панкреатическими фистулами, отмечает изменения в кривых секреции *pancreas* на разные сорта пищи в соответствии с динамикой интракорткальных процессов при выработке пищевых временных связей.

Таким образом, приведенный материал говорит о значительном участии корковых влияний в регуляции внешнесекреторной деятельности панкреатической железы.

Кортикальная регуляция желчеотделительной работы печени была уже рассмотрена в одной из предыдущих глав.

Образование временных связей на деятельность желчевыделительной функции будет изложено нами при разборе процесса поступления желчи в кишечник. В лаборатории Павлова еще в 1898 г. Брюно на собаках с выведенным на кожу живота *ductus choledochus* первый отметил „пси-

хический“ выход желчи, но в дальнейшем этот факт работниками той же лаборатории не был подтвержден. По этой причине создалось мнение, что ни акт еды, ни поступление пищи в желудок не оказывают влияния на выход желчи в кишку.

В соответствии с этим были истолкованы и данные, полученные Грендалл (1931) и Савичем (1917). Однако наблюдения Келл и Клюпфельд (1914), Конгейм и др. дали некоторые подтверждения фактам Брюно о „психическом желчевыделении“. Интересные работы Мак Меттир и Эльман на сложно оперированных животных, дававших возможность наблюдать за изменением давления в желчном пузыре, проксимальном и дистальном отрезках *d. choledochi*, установили, что раздражение пищей и акт еды вызывают увеличение внутривнутрипузырного давления и снижение интрамурального давления. За последнее время Усиевичу (1936 и 1937), Гольдину (1938), Шмулевичу (1938) удалось проследить влияние условных раздражителей как на секрецию желчи, так и на характер эвакуации ее в кишку. Однако решающее доказательство в пользу признания кортикального стимулирования желчевыделения было дано работами нашей лаборатории.

В работе Прокопенко с записью движений желчного пузыря было установлено, что условный пищевой раздражитель влияет на движение желчного пузыря. Этот факт особенно четко был показан в нашей лаборатории Шавериным (1935), а затем Курциным и Горшковой на особо оперированных собаках. Аналогичные результаты были получены и на человеке со свищем желчного пузыря. Не только

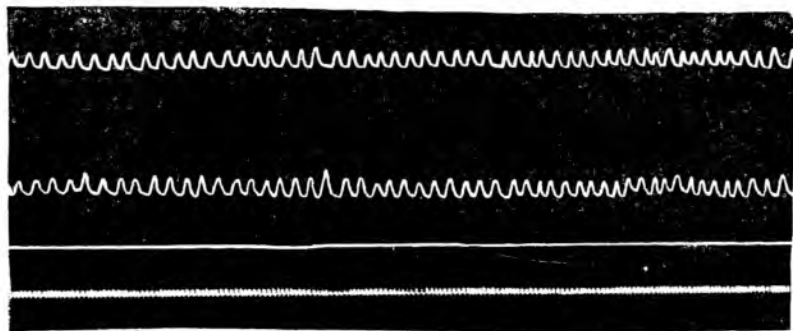


Рис. 46. Запись движений желчного пузыря человека в норме.

жевание и акт еды целиком, но также и вид пищи и разговор о ней вызывали сокращение пузыря (рис. 46 и 47).

Совсем недавно (1940) Курцину и Горшковой удалось записать появление как ритмических, так и тонических сокращений пузыря у голодного животного через несколько секунд от начала поддраз-

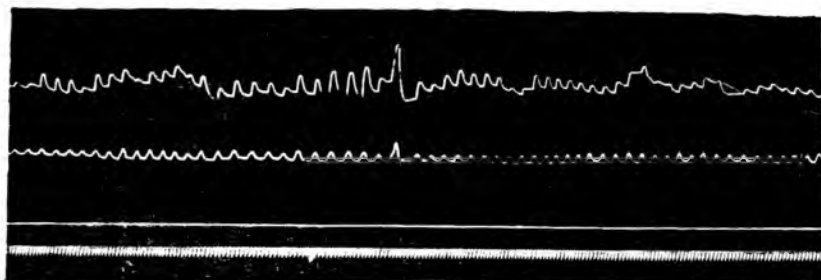


Рис. 47. Запись движений желчного пузыря человека при разговоре о еде.

нивания пищей; повышение сокращений сопровождалось сильной саливацией и положительной двигательной пищевой реакцией (рис. 48).

Результаты многочисленных опытов нашей лаборатории показывают, что под влиянием натуральных условных раздражителей происходит усиление движений желчного пузыря. Эти данные, естественно, снова выдвинули вопрос о рефлекторном выходе желчи в кишку. Проведенное в этом направлении исследование Горшковой (1934, 1938) на собаках, прооперированных по новому способу, разработанному в нашей лаборатории, показало, что при соответствующем наполнении желчевыведительного аппарата печени натуральные условные раздражители в большинстве случаев уже через 1—3 минуты вызывают выход желчи в кишку. Короткий латентный период выхода желчи (1—2 минуты) наблюдался и при кормлении животного. Уже одна постановка собаки в станок, в котором по ходу опытов происходило много раз кормление животного, вызывала эвакуацию желчи в кишку. Эта условнорефлекторная реакция, выработанная на об-



становку, могла быть угашена и снова восстановлена. Сейчас можно считать доказанным положительное влияние кортикальных импульсов на желчевыделительную функцию. Отрицательные результаты, полученные в этом отношении некоторыми авторами, повидимому, объясняются двумя причинами: во-первых, тем, что наблюдения производились на собаках, оперированных по павловской методике, которая при всех своих достоинствах имеет ряд дефектов, отмеченных в свое время Павловым и его сотрудниками Клодницким и Фольбортом; во-вторых, тем, что часть авторов производила „мнимое кормление“ животных сахаром, который для многих животных не является, как нами выяснено, адекватным пищевым раздражителем. Можно считать, что, помимо гуморальной регуляции, осуществляющейся при помощи специального гормона, холецистокинина, в выводе желчи играет зна-

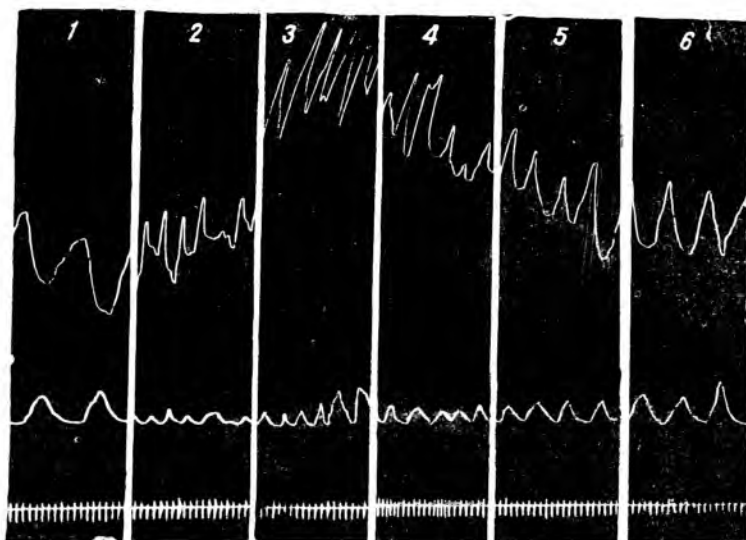


Рис. 48. Запись движений желчного пузыря собаки:

1 — в покое; 2 — через одну минуту от начала дразнения мясом; 3 — через 3 минуты от начала дразнения мясом; 4 — через 1 минуту по окончании дразнения мясом; 5 — через 3 минуты по окончании дразнения мясом; 6 — через 5 минут по окончании дразнения мясом.

Верхняя кривая — запись движений желчного пузыря. Средняя кривая — запись дыхания. Нижняя кривая — отметка времени в секундах.

чительную роль и рефлекторная фаза, причем последняя протекает по типу как безусловного, так и условного рефлекса. Поэтому эта фаза может растормаживаться, как сложнорефлекторная. Условная часть этой регуляторной системы обязана своим происхождением не только экстероцептивным раздражителям, но и интероцептивным, возникающим в рецепторах желудка и в стенках самого желчного пузыря. Опыты Курцина в нашей лаборатории показали, что при длительном, 2—4-часовом механическом раздражении желудка у человека или у собаки отмечается значительное увеличение желчеотделения и сокращение пузыря.

Таким образом, в этих реакциях принимают участие безусловные и условные экстеро- и интероцептивные поля.

Как выяснено работами нашей лаборатории (Горшкова, Шаверина. Инасаридзе и др.), желчевыделение и желчеотделение не могут рассматриваться как процессы, не зависящие друг от друга; оба про-

цесса находятся в теснейшей взаимной зависимости. Прокопенко показал, что для наполнения желчевыведительной системы большую роль играют так называемые клапаны Гейстера, регулирующие поступление желчи в желчный пузырь. Открытие или закрытие их способствует большему или меньшему наполнению пузыря, а это обстоятельство в свою очередь регулирует гидростатическое давление в желчных путях, от которого в значительной степени зависит выход желчи в двенадцатиперстную кишку. Значение кортикальной регуляции желчеотделения и желчевыделения имеет в нормальной деятельности очень большое значение, так как опорожнение пузыря уже в самом начале акта еды создает благоприятные условия для поступления желчи в кишечник во время длительного периода кишечного пищеварения. Нет сомнения, нарушение нормального течения условнорефлекторной фазы выбрасывания желчи в кишечник играет немаловажную роль в возникновении патологических нарушений желчевыделения.

На указанном примере гармонического сочетания условной и безусловной регуляции процессов желчевыделения и желчеотделения мы опять встречаемся с формой регуляторного процесса, состоящей из сложной условно-безусловной части, обеспечивающей как временные, так и локальные отношения сложной физиологической функции. Чем большей подвижностью и разнообразием обладает система регуляции, тем она легче может быть нарушена при дискоординации ее частей, что и наблюдается в действительности при разнообразных патологических нарушениях работы печеночного аппарата. Наши знания в этом вопросе далеко еще не совершенны. Те сложные регуляторные приспособления, которые мы наблюдали, далеко еще не исчерпывают всего физиологического механизма в целом. В дальнейшем мы укажем, что интероцептивные импульсы, которые возникают в пузыре и кишечнике, также оказывают свое влияние на регуляцию желчевыделения и желчеотделения.

В физиологии до последнего времени существовало мнение, что секреторная и моторная функции кишечника стимулируются при помощи местных раздражений пищевыми массами и продуктами пищеварения. Такое воззрение сложилось при наблюдениях над оперированными животными как в павловской лаборатории, так и во многих других лабораториях Советского Союза и за границей. В клинике были проделаны некоторые эксперименты и на людях с кишечными фистулами (Гамбургер и Гекма, 1902; Орбели). Однако можно указать на ряд исследований, не согласующихся с этими представлениями. Так, Савич и Соשתвенский показали, что при электрическом раздражении *p. vagi* начинает выделяться кишечный сок в более обильном количестве, чем до раздражения. Савич уже в 1904 г. отмечал увеличение секреции при поддразнивании собак, имевших хронические фистулы тонкого кишечника. Местные раздражения при этом, конечно, полностью были устранены.

Мы коснемся здесь только влияния коры больших полушарий на моторную функцию кишечника. Несмотря на то, что существовало твердое убеждение о независимости моторики кишечника от влияния высших отделов центральной нервной системы, многие авторы, изучая моторику кишечника при различных экспериментальных условиях, отмечают связь движений кишечника с эмоциональными состояниями, с влиянием различных натуральных раздражителей, с „психическим тонусом“ больного и т. п. К числу работ, посвященных иннервации кишечника, нужно прежде всего отнести работы американского физиолога Кэннона, который, применив рентгеноскопический метод, уже давно установил связь движений кишечника с эмоциональным состоянием животных. Влияние „психических“ раздражителей было

отмечено также в работах Болдырева, Тренделенбурга, Фриденалея и особенно в исследованиях, выполненных в павловских лабораториях. Кроме Болдырева, указания на „психические влияния“ были сделаны Линтваревым (1901), Широких (1911), Чешковым (1902), Эдельманом (1906) и американским исследователем Карлсоном (1919) и в более поздних исследованиях Кэнноном (1920), Бестом, Конгеймом (1910) и др.

Еще с прошлого века исследователи начали заниматься вопросом о роли коры мозга в двигательных реакциях желудка и кишечника. В работах Лепена, Бошефонтена, а также Бехтерева и Миславского было показано, что раздражение окружности sulci cistici у собак вызывает замедление движений желудка и усиление перистальтики кишок. Бехтерев и Миславский получали при раздражении сигмовидной извилины и прилегающей к ней сзади и снаружи второй лобной извилины изменение тонуса и перистальтики толстых и тонких кишок. Этим авторам очень часто удавалось видеть и обратные по характеру изменения в состоянии кишечника. Иногда они отмечали движение толстых кишок при раздражении отдельных пунктов затылочной области коры; изменения в движениях наблюдаются также и при раздражении зрительных бугров. На основании своих работ Бехтерев и Миславский утверждают, что существуют отдельные центры как в коре больших полушарий, так и в зрительных буграх для сокращения и расслабления желудка и кишок. Эти данные были подтверждены сотрудниками указанных ученых — Бари и Белицким. Гервер из клиники Бехтерева высказал мысль о том, что в коре мозга существует и слюноотделительный центр. Однако более поздние исследования Экгарда, Павлова и его сотрудников Тихомирова, Орбели и др. отрицали существование особых центров для пищеварительных органов. В последнее время интерес к вопросу о представительстве висцеральных функций в коре мозга значительно возрос. Так, Попов, Баяндуров, Гринштейн и др. подчеркивают важное значение коры мозга в течении трофических процессов в организме. Уже давно Павловым описаны случаи резких „трофических“ нарушений на кишечном тракте при различных оперативных вмешательствах в полости живота и других частях организма. Нарушение от рубцов по поводу операции на желудочно-кишечном канале отражалось в свою очередь и на „трофических“ функциях других органов.

Сравнительно недавно Разенков описал ряд трофических расстройств в мышцах и других образованиях после сложных оперативных вмешательств. В последние 10 лет вопросу о представительстве висцеральных функций в коре мозга посвятил ряд работ американский неврофизиолог Фултон со своими сотрудниками. На основании своих опытов с Уотсом и опытов Баммеа с экстирпацией премоторной зоны, а также с раздражением коры мозга Фултон приходит к выводу, что в премоторной зоне заложены центры, возбуждающие и тормозящие движение кишечной мускулатуры. Кортиковые элементы, по мнению Фултона связаны, повидимому, с подкорковыми центрами, возбуждающими и тормозящими движения кишечника. Эти данные совпадают с данными Битти, Битти и Шахане, согласно которым раздражение передней части гипоталамуса, являющегося, по их мнению, симпатическим центром, возбуждает, а раздражение задней части — тормозит движения желудочно-кишечного тракта. Фултон отмечает наблюдения Петтерсона и других, согласно которым децеребрация сопровождается усиленной перистальтикой и дефекацией, что указывает на тормозящую роль центров, расположенных выше уровня децеребрации. Эти наблюдения находятся в соответствии с данными Отта и Филда, которые нашли, что зрительный бугор тормозит перистальтику кишок.

Несколько раньше Фултона и Ваттса изменение двигательной функции желудочно-кишечного канала при раздражении лобной коры мозга наблюдали Келлер, Гэйр и Дамур и после них Меттлер, Спиндлер, Меттлер и Комбс. На основании приведенных литературных данных можно сказать, что при экстирпации или раздражении коры мозга наступают изменения в двигательной функции желудка и кишечника. При всей важности данных Фултона никак нельзя согласиться с его толкованием о представительстве функций желудочно-кишечного тракта в строго определенных возбудимых и тормозных участках коры. Метод раздражений и экстирпаций хотя и является необходимым при изучении функции центральной нервной системы, но страдает, как уже говорилось в первой главе, существенным недостатком и не может дать ясного представления о роли кортикальных регуляций в деятельности сложных моторных актов желудочно-кишечного тракта. Поэтому, имея в своем распоряжении метод условных рефлексов, мы предприняли ряд опытов на животных и на людях с целью установить возможность регуляции моторики кишечника с коры мозга. В этом отношении заслуживают внимания наблюдения Карлсона, сделанные на фистульном больном. Ему удалось показать, что так называемые периодические движения желудка человека, аналогичные подобным же сокращениям желудка животных, могут быть заторможены как непосредственными раздражениями слизистой рта, так и путем „психических“ воздействий. Интересные наблюдения проделаны также Даниэлополу на здоровых и больных людях при помощи графической записи. Этот автор показал существование рефлекторных влияний на тонус и перистальтику желудка со стороны других органов и получил полное торможение движений желудка при надавливании на глазное яблоко или на область *sinus caroticus*. Особенно надо заметить, что Даниэлополу отметил значение „психических“ влияний на моторику желудка.

Наши сотрудники, наблюдая движения кишечника в различных его отделах и записывая графически и кинематографически движения кишечника у фистульных больных, смогли изучить связи различных отделов между собой (Быков и Давыдов, Риккль и Глинская, Благодещенский, Герцберг и Рогов и др.). В частности, важно упомянуть о наблюдениях за функциональными связями между илеоцекальной областью и пилорической частью желудка. Эти функциональные отношения имеют, очевидно, большое значение в течении патологических процессов. Вместе с Альваресом нужно признать, что по ходу кишечника имеется градиент возбудимости, проведения возбуждения и т. д., но к этому нужно добавить, что существуют районы кишечника, где эти свойства выражены наиболее резко; это как бы узловые станции с особыми функциональными свойствами, скачкообразно меняющимися. Это положение подтверждается и морфологическими исследованиями Лаврентьева, установившего своеобразную архитектуру нервных приборов.

В работе с Давыдовым мы записали движение кишечника, возникающее при виде пищи. Запись движения была сделана на тонкой кишке при переходе ее в толстую и на слепой кишке. Сочетая прием пищи с разговором о вкусной еде, мы в дальнейшем у этого подопытного получили сильные сокращения тонкой кишки и значительно менее выраженное движение толстой кишки при разговоре о еде (рис. 49). Несомненно, мы имели образование временной связи на базе натуральных условных рефлексов от вида и запаха любимого пациентом блюда. В сытом состоянии подопытного лица этот условный рефлекс был угнетен. Одновременно с записью у пациента движений петли кишки, выведенной на поверхность живота по ходу лечения, регистрировались при помощи введенного

тонкого зонда с баллончиком и движения пилорической части желудка.

Мы могли заметить, что движения тонкой кишки синхронны

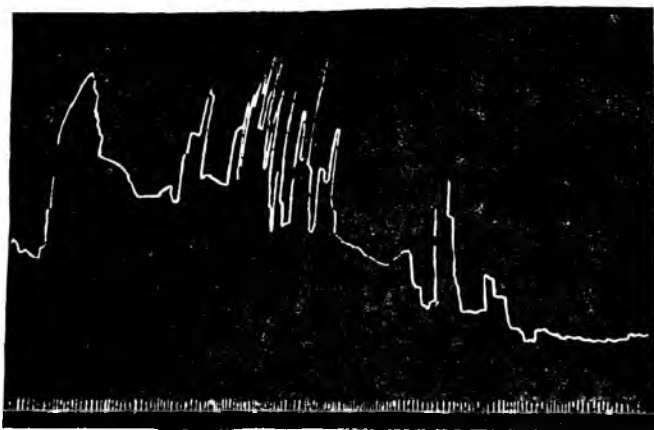


Рис. 49. Усиление перистальтики тонкой кишки человека при разговоре о бульоне.

с движением пилорической части желудка как при глотании, так и под влиянием условных раздражителей, связанных с приготовлением пищи (звон посуды, вилки, ножей).

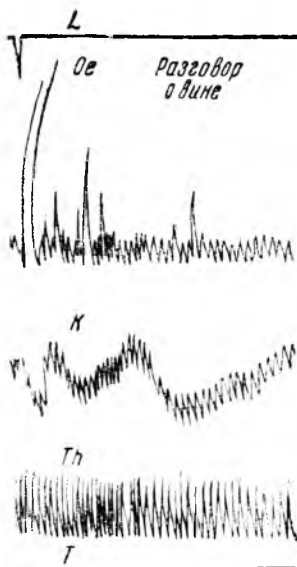


Рис. 50. Усиление перистальтики нижнего отдела пищевода и открытие кардии человека при разговоре о вине.

Ос — запись движений нижнего отдела пищевода; К — запись движений кардии; Th — запись дыхания; T — отметка времени в секундах.

Нужно полагать, что при акте еды и непосредственно после начала еды волна сокращения, пробегающая по всему желудочно-кишечному тракту и затухающая у толстой кишки, обусловлена как безусловными, так и условными раздражителями. В работе Герцберга и Рогова мы смогли образовать временные связи и на движения антрального сфинктера, сочетая действия условного раздражителя с актом глотания (рис. 50). Опять-таки необходимо отметить, что волна сокращений затухает по направлению к cardia. Все наблюдения сделаны над пациентами, которые охотно участвовали в опытах. Можно представить себе, что при всяком пищевом безусловном и условном раздражении весь двигательный аппарат желудочно-кишечного канала приходит в состояние возбуждения, как бы подготавливаясь к передвижению пищи и подготавливая тоническое состояние мускулатуры, особенно в некоторых пунктах, где градиент имеет „выступ“ в виде усиления всех функциональных свойств мышечной и нервной структуры. Эти предположения о предрабочем состоянии моторного аппарата пищеварительной системы подкрепляются опытами нашего сотрудника Булыгина, сделанными над периодической деятельностью пищеварительного аппарата вне акта пищеварения. Как известно из многочисленных исследований на животных и на человеке, начиная с работы Болдырева в павловской лаборатории, при голодном состоянии животного наблюдается периоди-

ческая секреторная и моторная деятельность пищеварительного аппарата, характеризующаяся тем, что на протяжении 10—30 минут происходит секреция некоторых желез и движения желудка и кишечника, а затем следует период „покоя“, продолжающийся 1—3 часа, снова период „работы“ и т. д.

Наблюдая при помощи графической записи движения желудка в области дна и пилорической части, а также движения двенадцатиперстной кишки, Булыгин отчетливо видел, что продолжительность периодов работы и покоя, а также и амплитуда сокращений желудка и кишки зависят от влияния внешней обстановки, в которой производится опыт. Если наблюдать за голодными, как их иначе называют, движениями в обстановке, где производится подкармливание животного при выработке условных пищевых рефлексов, то у всех животных наблюдается в большей или меньшей степени увеличение периода работы и укорочение периодов „покоя“ (табл. 22), а также увеличение амплитуды рабочих сокращений желудка и двенадцатиперстной кишки и увеличение их тонуса.

Таблица 22  
Собака Мориц с фистулой желудка и duodeni

Где проведены наблюдения	Средняя продолжительность периода	
	работы	покоя
В „индифферентной“ обстановке . . .	33 минуты	1 час 14 минут
В „пищевой“ камере . . . . .	59 минут	54 минуты

Начало периодов „работы“ наступает не внезапно, как в обычной „индифферентной“ обстановке, а постепенно, с нарастанием силы

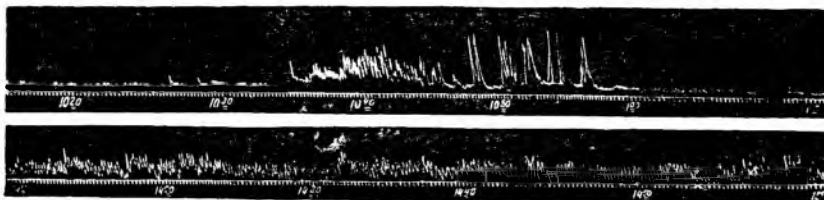


Рис. 51. Переход периодических движений желудка в непрерывные в „индифферентной“ обстановке. Собака Мориц.  
Верхняя запись — начало опыта, нижняя — движение кишки. Переход в непрерывные движения.

сокращений, достигающих к концу периодов работы большей интенсивности, чем в „индифферентной“ обстановке. У некоторых собак в „пищевой“ обстановке периодика совершенно исчезает и заменяется непрерывными слабыми сокращениями, сила и ритм которых одинаковы с таковыми же в „индифферентной“ обстановке (рис. 51).

Различными авторами были высказаны предположения о природе этого интересного феномена, а многими исследователями представлены данные и о влиянии „психических“ моментов на периодическую деятельность. Огромный материал о природе периодической деятельности с несомненностью указывает на участие в возникновении и ходе этого явления нервной системы.

Сопоставляя данные о голодных движениях желудка в „пищевой“ и „индифферентной“ обстановке, можно прийти к заключению, что условные пищевые раздражители изменяют ритм и характер перио-

дических явлений, то усиливая, то уменьшая периоды и высоту сокращений, а иногда и совсем прекращая периодику. Характер влияния коры мозга зависит от типа нервной системы подопытного животного. По своей природе эти длительные воздействия коры нужно, повидимому, считать тоническими, но с меняющейся интенсивностью в зависимости от обстановки внешней среды и от временных отношений, связанных в предшествующих опытах с раздражением пищевыми безусловными раздражителями. Можно представить себе периодические сокращения таким образом: длительное раздражение, создавая в коре изменение ее тонуса (Павлов часто об этом говорил), переходит в фазное возбуждение (период работы) и через некоторое время угасает — наступает период покоя. Известно, что в регуляции периодических движений принимают участие и гуморальные раздражители, но это не исключает того, что возникновение периодики связано с деятельностью коры мозга, а кора в свою очередь стимулируется текущими явлениями внешнего мира. Мир живых существ дает много примеров периодически текущих реакций в организме, несомненно связанных с влиянием внешнего мира через рецепторы животного.

О том, как меняется периодическая деятельность органа, будет подробно изложено в специальной главе о влиянии кортикальных стимулов на текущую работу органов.

Чтобы закончить изложение данных о влиянии кортикальных импульсов на движение пищеварительного аппарата, нужно указать на образование условных связей на акт дефекации.

У одной из собак, стоящих спокойно в экспериментальной обстановке на станке, мы выработали условный рефлекс на дефекацию таким образом: ежедневно в определенный час, незадолго до обычного кормления животного, вводили *per rectum* около 100 см<sup>3</sup> воды комнатной температуры при помощи баллончика с каучуковым накопчиком. Животное было приучено на некоторое время задерживать введенную воду. Как введение воды, так и период задержки воды сопровождались свистком губной гармошки. Через 10—15 минут собака выводилась на двор и опоражнивалась. После 10—12 таких сочетаний одно раздражение свистком вызывало опоражнивание кишечника без введения воды, как только собака выводилась на двор. Через несколько сеансов действие выработанного на свисток опоражнивания угасало. Подкрепляя угашенную временную связь, снова можно было получить дефекацию при изолированном действии свистка. Из обыденных жизненных наблюдений всем хорошо известно, что дефекация или позывы на опорожнение могут наступать при общем возбуждении от неожиданной опасности (так называемая медвежья болезнь).

Бахрах и Морен сообщают об удачной попытке образования условнорефлекторной дефекации у котенка.

Совершенно очевидно, что рефлекторное опорожнение кишечника связано не только с действием безусловных раздражителей от растяжения кишечника и давления фекальных масс, но и с действием условных раздражителей на время.

## ГЛАВА VI

### КОРРИГИРУЮЩИЕ ВЛИЯНИЯ КОРЫ МОЗГА

Мы рассматривали в предыдущем изложении такие влияния коры больших полушарий, которые можно обозначить как пусковые. Эти влияния, осуществляющиеся вследствие образования временной связи, либо переводят орган из состояния покоя в состояние деятельности,

либо резко усиливают деятельность, которая протекает на низком уровне под влиянием автоматических раздражителей.

Кора больших полушарий может влиять на все эффекторы не только тем, что приводит их в деятельное состояние. Работами нашей лаборатории (а позднее также работами Усиевича, Долина, Галкина и др.) показано, что корковые импульсы, доходя до работающего органа, который уже пущен в ход либо с коры, либо непосредственной („безусловной“) стимуляцией этого органа, изменяют его текущую работу. При этом сдвиг в коре, сказывающийся на работе функционирующего органа, может быть вызван разными способами, одним из которых может быть обычный пусковой механизм, т. е. действие раздражителя, из которого выработан условный рефлекс, на деятельность данного органа. Разница с обычным пусковым влиянием здесь только в том, что корковые влияния застают в этом случае эффектор в уже деятельном состоянии. Но различие в эффектах, обусловленных корковыми импульсами в тех случаях, когда они падают на покоящийся орган, и в тех случаях, когда они воздействуют на уже работающий орган, часто очень разительно. Поэтому мы и выделяем все случаи, когда импульсы с мозговой коры влияют на орган в период его деятельного состояния, в особую группу корригирующих влияний коры мозга<sup>1</sup>. Такое разделение оказалось для нас во всяком случае удобным, позволяя лучше группировать материал.

Обзор корригирующих влияний мозговой коры на эффекторы удобнее начать с простейшего случая, а именно с исследования влияния выработанного условного раздражителя на какой-либо орган, предварительно приведенный в деятельное состояние безусловным раздражителем.

В этом отношении особенно показательны опыты, поставленные на классическом объекте исследования условных рефлексов — на слюнной железе. Приведу прежде всего опыты, сделанные мною при участии О. Ивановой.

Обстановка наших опытов была следующая. У собаки со слюнной фистулой околоушной железы введением 1—3 мг пилокарпина вызывается усиленная секреция, которая учитывается регистрацией капель слюны за каждые 2 минуты. У собаки заранее выработана система пищевых положительных и отрицательных условных рефлексов. Задача исследования заключалась в том, чтобы проследить изменение пилокарпиновой секреции при воздействии положительного или отрицательного условного пищевого раздражителя.

Чтобы не усложнять дела вмешательством безусловного (и натурального условного) рефлекса, положительные условные раздражители не подкреплялись в тот день, когда изучалось их влияние на пилокарпиновую секрецию. Поэтому эти раздражители в опытах с пилокарпином применялись не больше 1—2 раз за опыт (во избежание угасания). Кроме того, опыты с инъекцией пилокарпина чередовались с днями, когда положительные условные раздражители подкреплялись, как обычно, подкармливанием.

Основной факт, установленный нашими исследованиями, заключается в следующем: если к слюнной железе, находящейся в деятельном состоянии под влиянием пилокарпина, приходят импульсы, возникающие в коре больших полушарий в результате применения положительного условного раздражителя, то пилокарпиновая секреция

<sup>1</sup> Совершенно ясно, что не всегда и не везде можно провести резкую грань между покоем и деятельностью. Случаи, когда почка под влиянием корковых импульсов резко усиливает спонтанный диурез, я отношу, например, к пусковым влияниям. Думается, что это оправдывается тем, что такие органы, как печень, почка, сердце, никогда не находятся в состоянии покоя.



слюнных желез закономерно, и часто очень резко, уменьшается. Если же во время секреции слюнных желез в коре возникает очаг торможения вследствие применения хорошо отдифференцированного раздражителя, то пилокарпиновая секреция слюнных желез резко возрастает. Приведу некоторые примеры из числа многочисленных опытов, подтверждающие это положение.

В опыте от 11/IV 1938 г. применение положительного метронома сразу дало резкий эффект — слюноотделение на протяжении 2 минут совершенно приостановилось.

*Опыт от 11 IV 1938 г. Собака Дунай*

Выработаны слюнные условные рефлексы на метроном 160 ударов в минуту ( $M_{160}$ ), электрический звонок и дифференцировка — метроном 80 ударов в минуту ( $M_{80}$ ).

12 час. 35 мин. введено под кожу 1 см<sup>3</sup> 0,1% раствора пилокарпина

12 час. 47 мин.	1	капля слюны
12 " 49 "	2	капли "
12 " 51 "	3	" "
12 " 53 "	4	" "
12 " 55 "	5	" "
12 " 57 "	4	" "
12 " 59 "	4	" "
1 " 01 "	3,5	" "
1 " 03 "	3,0	" "
1 " 05 "	2,5	" "
1 " 07 "	2,0	" "
1 " 09 "	2	" "
1 " 11 "	1,5	" "
1 " 13 "	2	" "
1 " 15 "	2	" "
1 " 17 "	2	" "

Раздражение —  $M_{160}$  — 30 секунд

1 час. 19 мин.	0	капель слюны
1 " 21 "	2	капли "
1 " 23 "	0,5	" "
1 " 25 "	0,0	" "
1 " 27 "	0,0	" "
1 " 29 "	0,0	" "
1 " 30 "	0,0	" "

В опыте от 20/IV 1938 г. применение метронома дало эффект только через 2 минуты; в том же опыте применение другого положительного раздражителя — звонка — также не сразу дало эффект.

*Опыт от 20 IV 1938 г. Собака Джек*

Выработаны положительные условные пищевые слюнные рефлексы на метроном 160 ударов в минуту ( $M_{160}$ ) и на электрический звонок. Последний дает всегда большой эффект.

К положительному  $M_{160}$  выработана дифференцировка на метроном 80 ударов в минуту ( $M_{80}$ ).

12 час. 30 мин. под кожу введено 2 см<sup>3</sup> 0,1% раствора пилокарпина.

Слюна начала выделяться в 12 час. 36 мин.

12 час. 38 мин. 8	капель	1 час 18 мин. 1,5	капли
12 " 40 " 6	"	1 " 20 " 2	"
12 " 42 " 7	"	1 " 22 " 2,5	"
12 " 44 " 6,5	"	1 " 24 " 1,5	"
12 " 46 " 7	"	1 " 26 " 1,5	"

Раздражение $M_{160}$ —30 секунд		1 час 28 мин. 1,5	капли
12 час. 48 мин. 8	капель	1 " 30 " 1	капля
12 " 50 " 5	"	1 " 32 " 1,5	капли
12 " 52 " 4	"	1 " 34 " 1	капля
12 " 54 " 4	"	1 " 36 " 0,5	капли
		1 " 38 " 0,5	"
Звонок—30 секунд		1 " 40 " 0,5	"

(Продолжение на стр. 89)

12 час. 56 мин. 3 капли	1 час 42 мин. 1 капля
12 " 58 " 4,5 "	1 " 44 " 1,5 капли
1 " 00 " 4 "	1 " 46 " 1 капля
1 " 02 " 3,5 "	1 " 50 " 0,5 капли
1 " 04 " 3 "	1 " 52 " 0,5 "
1 " 06 " 3,5 "	1 " 54 " 0,5 "
1 " 08 " 3,5 "	1 " 56 " 0,0 "
1 " 10 " 3,5 "	
1 " 12 " 3,5 "	

Рис. 52, А и В, иллюстрирует тот же факт на основании опытов В. Н. Черниговского.

Торможение пилокарпиновой секреции при действии положительных импульсов с коры может быть очень значительным и длительным. Нам с Ивановой удалось показать, что значительная (но не максимальная) секреция, вызванная пилокарпином, может быть нацело оборвана применением сильного пищевого условного раздражения.

Если на фоне пилокарпиновой секреции применять тормозной

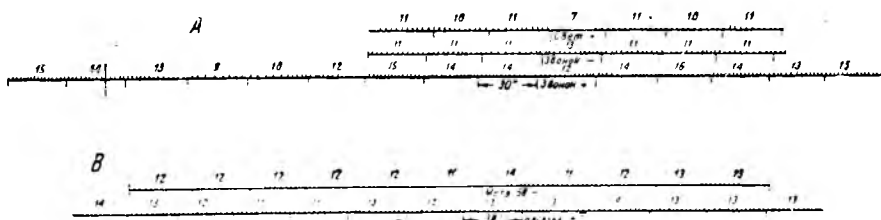


Рис. 52. Влияние условных раздражителей на пилокарпиновую секрецию слюны.

А — собака Пудик. Введено под кожу 2 мг пилокарпина. Начало записи через 23 минуты после введения. Расстояние между черточками, направленными вниз, соответствует интервалу времени в 30 секунд. (Свет +) — условный положительный раздражитель. (Звонок +) — то же. (Звонок —) — дифференцировка, тормозной раздражитель. Кривую читать справа налево. В — собака Като. Введено под кожу 2,5 мг пилокарпина. Начало записи через 18 минут. (Метроном 60 —) — дифференцировка, тормозной условный раздражитель. (Касалка +) — положительный условный раздражитель. Читать кривую справа налево.

условный раздражитель (выработанный дифференцировочный раздражитель), то в большинстве случаев пилокарпиновая секреция увеличивается. Увеличение слюноотделения после применения условного тормозного раздражителя может быть как кратковременным, так и довольно продолжительным.

Таким образом, нам казалось, что кортикальные стимулы — положительные и отрицательные — оказывают неоднозначное влияние на ход работы органа.

Подобные же результаты были получены в работе Прибытковой и Гальперина.

Можно иногда наблюдать и увеличение пилокарпиновой секреции при применении пищевых положительных (а не только отрицательных) условных рефлексов, если они применяются на низком уровне пилокарпиновой секреции (опыт от 17/I 1938 г. и от 10/IX 1938 г.) и если условный пищевой рефлекс является не особенно сильным.

*Опыт от 17/I 1938 г. Собака Дунай*

В 12 час. 20 мин. введен 1 см<sup>3</sup> 0,1% пилокарпина

12 час. 44 мин. 5 капель	1 час 18 мин. 0 капли
12 " 46 " 8 "	1 " 20 " 0 "
12 " 48 " 6 "	1 " 22 " 0 "
12 " 50 " 7 "	1 " 24 " 0 "
12 " 52 " 7 "	1 " 26 " 1 капля

Раздражение—M<sub>160</sub>

12 час. 54 мин. 0 капли	1 час 20 мин. 0 капли
12 " 56 " 0 "	1 " 26 " 0 "
12 " 58 " 4 "	1 " 28 " 1 капля
1 " 0 " 6 капель	1 " 30 " 0 капли
1 " 02 " 4 капли	1 " 32 " 0 "
1 " 04 " 3 "	1 " 34 " 0 "
1 " 06 " 3 "	1 " 36 " 0 "
1 " 08 " 0 "	1 " 38 " 0 "
1 " 10 " 0 "	1 " 40 " 0 "

Раздражение—M<sub>160</sub>

1 час 14 мин. 8 капель
1 " 16 " 0 "
1 " 18 " 0 "

*Опыт от 10/IX 1938 г. Собака Дунай*

В 12 час. 1 мин. введено под кожу 1 см<sup>3</sup> 0,1% раствора пилокарпина

12 час. 11 мин. 5 капель слюны	12 час. 43 мин. 2,5 капли
12 " 13 " 1 капля	12 час. 45 мин. 2,6 "
12 час. 15 мин. 1,5 капли	12 " 47 " 1,5 "
12 " 17 " 3,7 "	12 " 49 " 2 "
12 " 19 " 4 "	12 " 51 " 1,5 "
12 " 1 " 4 "	12 " 53 " 1 "
12 " 23 " 4 "	12 " 55 " 1 "
12 " 25 " 4 "	12 " 57 " 1,5 "
12 " 27 " 4 "	12 " 59 " 0,5 "
Раздражение—звонок 30 секунд	1 " 1 " 0,5 "
12 час. 29 мин. 11 капель	1 " 3 " 0,5 "
12 " 31 " 5 "	1 " 5 " 0,0 "
12 " 33 " 4 капли	1 " 7 " 0,5 "
12 " 35 " 4 "	1 " 9 " 0,0 "
12 " 37 " 4 "	1 " 11 " 0,5 "
12 " 39 " 3 "	1 " 13 " 0,0 "
12 " 41 " 3 "	1 " 15 " 0,0 "

Мы уже имеем в своем распоряжении примеры аналогичных влияний на деятельность других органов. Рис. 53, *a* и *b*, показывает кривую сокращений желчного пузыря. Применение положительного пищевого раздражителя несколько угнетает, а применение тормозного агента несколько усиливает сокращение желчного пузыря (опыты В. Г. Прокопенко). Эти эффекты, однако, менее выразительны, чем на пилокарпиновой секреции слюнных желез.

Интересные данные получены в нашей лаборатории И. А. Булыгина при изучении периодических движений пищеварительного тракта.

В опытах Булыгина весьма ярко выступил факт изменения периодических движений пищеварительного аппарата под влиянием корковых импульсов. Характер влияния кортикальных импульсов на голодные сокращения желудка и двенадцатиперстной кишки зависит, во-первых, от того, какой условный раздражитель — пищевой или кислотно-оборонительный — применяется во время „голодной“ периодики, во-вторых, какого характера стимул доходит к работающему органу — положительный или отрицательный — и каков район, куда направляется кортикальный стимул.

Применяя положительные условные пищевые раздражители, Булыгин получал остановку или ослабление голодных сокращений желудка и повышение тонуса мускулатуры двенадцатиперстной кишки (рис. 54).

Отрицательные условные пищевые раздражители вызывают в большинстве случаев усиление (а при „покое“ желудка — появление) сокращений желудка и повышение тонуса и сокращений двенадцатиперстной кишки (рис. 55 и 56).

Положительные и отрицательные условные раздражители, выработанные на кислотнооборонительных безусловных рефлексах, в большинстве случаев усиливают сокращения и тонус желудка, иногда с предварительным кратковременным понижением тонуса.

Изменения периодических движений можно вызвать и безусловным раздражением, например, вливанием в рот собаке кислоты. Нужно отметить следующий чрезвычайно важный момент: эффект от условного раздражителя наступает быстрее, выражен резче и скорее заканчивается, чем от безусловного раздражителя. Мы еще увидим и в дальнейшем пример того, что условные раздражители действуют сильнее соответствующих безусловных.

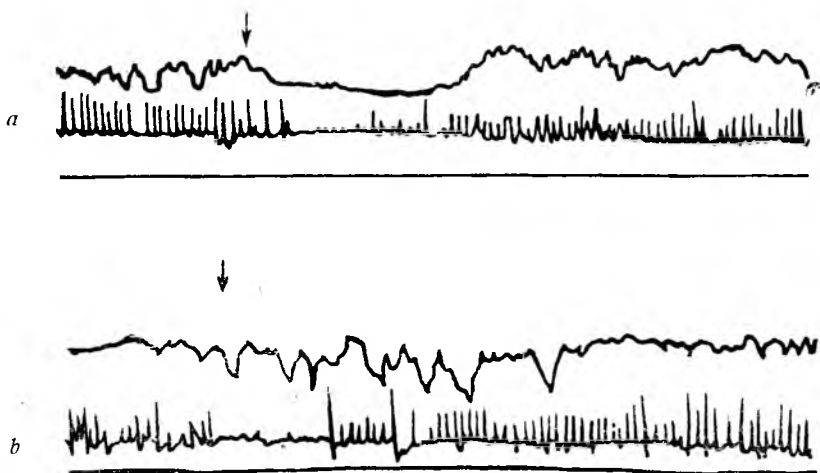


Рис. 53. Влияние условных пищевых рефлексов на моторику желчного пузыря собаки (а и б).

*a* — ослабление тонуса желчного пузыря при действии положительного условного раздражителя;  $\Upsilon$  — стук метронома, 120 ударов в минуту; *b* — усиление моторики желчного пузыря при действии дифференцировки;  $\Upsilon$  — метроном, 60 ударов в минуту.

Очень важно отметить, что влияния кортикальных импульсов могут быть весьма длительными. Если животное находится в камере, где выработывались пищевые условные рефлексы („пищевая“ камера), то у собак сильного типа нервной системы периодические движения исчезают и заменяются непрерывными движениями. У собак слабого типа голодные периодические движения усиливаются, при этом соотношения между периодами „работы“ и „покоя“ изменяются в сторону удлинения первых и укорочения последних.

Приведенные данные Булыгина, как мне кажется, иллюстрируют то положение, которое неоднократно высказывалось И. П. Павловым о значении тонуса больших полушарий головного мозга для формирования текущей реакции. Возбудимость клеток мозговой коры меняется, вероятно, значительно легче, чем клеток какой-либо другой части центральной нервной системы, и след от раздражения остается в корковых клетках значительно дольше, чем в клетках нижележащих отделов центральной нервной системы. Тонус больших полушарий поддерживается сложным комплексом раздражений, поступающих как через экстеро-, так и через интерорецепторы. Вновь приходящие в кору импульсы из внешнего и „внутреннего“ мира по законам межцентральных отношений взаимодействуют с тем состоянием, которое возникло в коре благодаря длительному действию компонентов экспериментальной обстановки („пищевая“

комната, „водная“ комната и т. п.) или интенсивных условий жизненной обстановки.

Изучение механизма тонического возбуждения корковых клеток возможно при наблюдении за целостной реакцией животного. Только в условиях хронического опыта можно было обнаружить физиологи-

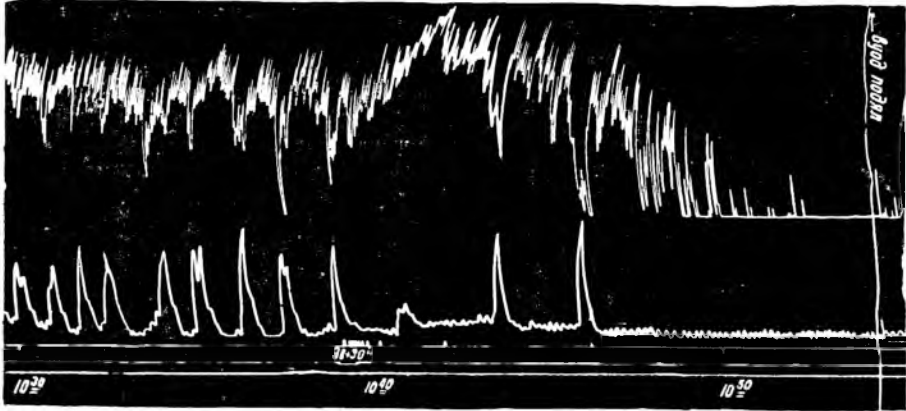


Рис. 54. Влияние положительного пищевого условного раздражителя (звонок) на движения желудка (вторая кривая) и двенадцатиперстной кишки (первая кривая) в конце периода „работы“.

ческое состояние коры мозга и результат раздражений, приходящих через экстеро- и интерорецепторы. Потребуется еще большая работа с постановкой экспериментов в вышеописанной форме, чтобы вскрыть закономерности корригирующего механизма коры мозга

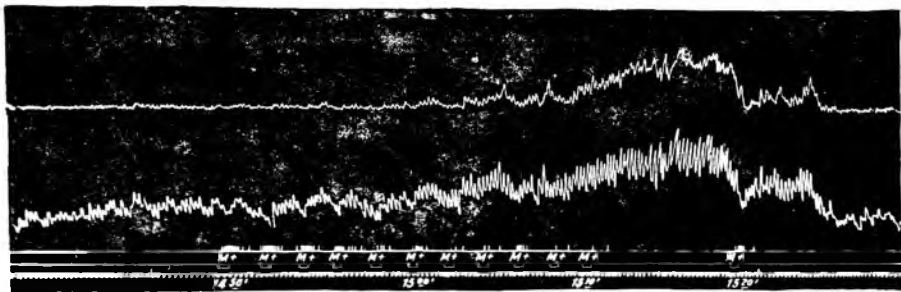


Рис. 55. Влияние угашения пищевого условного рефлекса (метроном, 120 ударов в минуту) на движения желудка собаки.

Верхняя кривая — фундальная часть желудка. Нижняя кривая — пилорическая часть желудка.

несомненно имеющего большое значение в протекании всех реакций высших животных.

Если пытаться анализировать приведенные факты корригирующих влияний коры мозга, то прежде всего обращает на себя внимание то, что в данном случае воздействие, вызвавшее возникновение в коре процесса возбуждения или торможения, было совершенно таким же, как и в том случае, когда покоящийся орган в силу образования временной связи переходил в рабочее состояние. Когда же импульсы приходят в орган, уже находящийся в работе, то они оказывают в большинстве случаев другое влияние: положительные импульсы угнетают текущую деятельность органа, вызванную гуморальными — в случае пилокарпина — агентами. Тормозные агенты,

наоборот усиливают эту деятельность. Надо, значит, признать, что состояние самого работающего аппарата резко влияет на характер его реакции в ответ на импульсы, приходящие из коры. Хотя механизм возникновения импульсов в коре в случае, когда они влияют на деятельный орган, таков же, как и тогда, когда эти импульсы пускают в ход покоящийся орган, однако характер ответа эффектора качественно отличен, что позволяет говорить об особенном биологическом значении кортикальных импульсов для органа, находящегося в деятельном состоянии.

Если попытаться объяснить причину угнетающего влияния, оказываемого положительными корковыми импульсами на уже разыгравшуюся деятельность слюнных желез, то мысль естественнее всего обращается к концепции Н. Е. Введенского. Можно допустить, что действуя на деятельные клетки слюнных желез, нервные импульсы, пришедшие из коры по эфферентным нервам, доводят это возбуждение слюнных желез до степени *pessimum*. Можно думать (хотя здесь

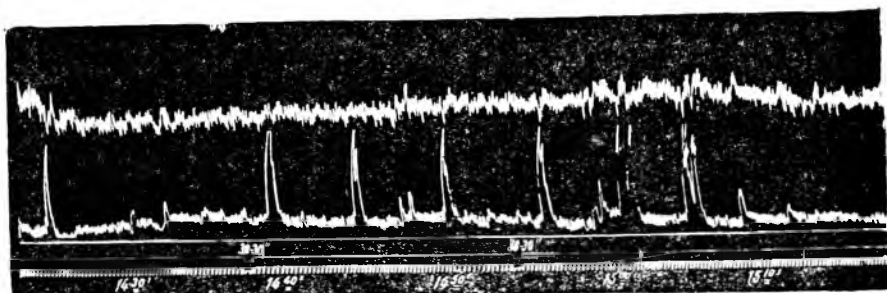


Рис. 56. Влияние дифференцировки (звонок) на движения желудка (нижняя кривая) и двенадцатиперстной кишки (верхняя кривая) в период „покоя“.

есть элемент произвольности), что по *chorda tympani* к слюнным железам, а для желудка и желчного пузыря по *p. vagus* идут все время как бы тонические импульсы, поддерживающие деятельность органа на определенном уровне (сравни с фактом паралитической секреции). Погашение этих импульсов вспышкой в коре тормозного процесса вызывает тогда усиление работы железы. Усиление этих импульсов стимулированием коры вызывает еще более резкое угнетение. Опыты мои с Ивановой очень хорошо поддаются такому объяснению, так как слабое раздражение, приходя к слабо деятельной железе, усиливало ее работу, тогда как сильное раздражение ее угнетало. Но нельзя отрицать, что мы еще слишком мало знаем суть явления, чтобы настаивать на этой гипотезе. При дальнейшем изучении корректирующего влияния, может быть, станет возможно иное толкование описанных факторов.

Другую форму корректирующих влияний коры больших полушарий на деятельность различных систем организма представляют те, в которых корковые импульсы не являются нарочито связанными с работой данного эффектора образованием временной связи. Однако и в этом случае корковые импульсы вторгаются в работу уже деятельного органа.

Разбор конкретных примеров этой формы корректирующих влияний коры пояснит только что сказанное.

Мы подробно рассмотрели в главе II условнорефлекторные влияния на деятельность почек. Если какой-либо (индифферентный по отношению к деятельности почек) агент сочетался с введением в организм воды, то мы обозначали такое образование временной связи как пусковое влияние коры на деятельность почек. Дрягин,

однако, показал, что при наличии сильного диуреза, вызванного введением в организм либо воды (450 см<sup>3</sup> + 50 см<sup>3</sup> молока), либо соли (0,35 г на 1 кг веса), положительный пищевой условный рефлекс характерным образом меняет этот диурез. Столь же закономерны, но противоположны по характеру изменения диуреза, если в коре мозга развивается процесс торможения при применении дифференцировочного раздражителя или угасания (многократного неподкрепления) пищевого раздражения.

Приводим сводную таблицу из опытов Дрягина, иллюстрирующую только что сказанное (табл. 23).

Мы видим из этой таблицы, что положительные пищевые условные рефлексы уменьшают диурез и понижают содержание хлора в моче, тогда как возникновение в мозговой коре процесса торможения ведет к усилению диуреза и увеличенному выделению хлора.

Таблица 23

*Изменение диуреза при действии положительного и отрицательного пищевых условных раздражителей*

Подопытные животные	Диурез			Выделение хлора (в мг)		
	фон (диурез вво применения условных раздражителей)	при действии положительного условного раздражителя	при действии отрицательного условного раздражителя	Фон	при действии положительного условного раздражителя	при действии отрицательного условного раздражителя
Альма . . .	311,4 (290—331) <sup>1</sup> Колебание ± 14%	171,4  (-45%)	460,6  (+47,9%)	488	321	729
Бета . . .	404,6 (390—415) Колебание ± 6,3%	313,9  (-22,4%)	+12,9%	321	197	415
Гая . . . .	435,3 Колебание ± 4,8%	322,3  (-20%)	+16,6%	374	270	403

Определяя коэффициент Реберга  $C = \frac{C^1_{кр. м}}{C^2_{кр. п.л.}}$ , где  $C^1_{кр. м}$  — концентрация креатинина в моче, а  $C^2_{кр. п.л.}$  — концентрация креатинина в плазме, количество клубочкового фильтрата ( $C$  — количество выделенной мочи) и количество реабсорбированной мочи, Дрягин установил, что импульсы, возникающие в коре мозга по поводу положительных и отрицательных пищевых условных рефлексов, воздействуют на диурез главным образом путем изменения реабсорбции (обратного всасывания) мочи в канальцах. В этой постановке опытов значение фильтрации нельзя было учесть так отчетливо, как это можно было сделать по отношению к реабсорбции. Во всяком случае на первое место выступает, несомненно, реабсорбция, обуславливающая значительное изменение выделяемой мочи.

Здесь же укажем, что обнаруженные Дрягиным сдвиги в деятельности почек под влиянием пищевых (положительных и отрицательных) условных рефлексов не исчезают после денервации почки, но исчезают на денервированной почке в случае нарушения нервных связей гипофиза с мозгом. Следовательно, занимающие нас сдвиги в коре мозга

<sup>1</sup> Цифры в скобках означают пределы колебаний в отдельных опытах.

могут влиять на деятельность почек вследствие изменения функционирования гипофиза, как уже указывалось об этом в главе II по поводу опытов Балаксиной. Подробнее этот вопрос будет разобран в главе XVIII.

Какие выводы можно сделать из приведенных фактов Дрягина? Надо прежде всего подчеркнуть, что пищевой условный раздражитель (как положительный, так и отрицательный) не связан непосредственно с деятельностью почки. Эти раздражители не вызывают того мощного усиления диуреза, которое обуславливается пусковыми корковыми влияниями, возникающими вследствие сочетания любого индифферентного агента с введением в организм воды. Характер влияния коргирующих импульсов на почку своеобразен: возникающий на базе пищевых раздражений очаг возбуждения ведет к угнетению диуреза, а возникновение в коре очага торможения действует на диурез стимулирующим образом. Должны ли мы считать это результатом непосредственного воздействия коры мозга на регуляцию деятельности почек? Может возникнуть мысль, что при изменении деятельности почек, вследствие действия положительного пищевого условного рефлекса, импульсы с коры мозга не играют роли фактора, непосредственно воздействующего на регуляцию почек. Можно толковать наступающее здесь уменьшение диуреза как результат изменения кровообращения и содержания воды в организме, причем это изменение можно приписать пищевой реакции и секреции пищеварительных соков, вызванной пищевым условным раздражителем (последний у Дрягина не подкреплялся в тех опытах, где специально изучался диурез, так как иначе ему пришлось бы столкнуться с влиянием приема пищи как такового). Нельзя, конечно, отрицать значение для деятельности почек всего комплекса изменений, связанных с пищевой реакцией, вызванной с коры мозга, однако действие положительного пищевого раздражителя на почку исчезало после наложения стеклянного кольца на гипофиз, в то время как слюноотделительная реакция, которую мы в данном случае регистрируем при действии условных раздражителей, от этого совершенно не изменялась. Поэтому надо считать, что изменения деятельности почек в ответ на положительные пищевые условные рефлексы не являются вторичными и не могут быть следствием изменения водного баланса или сдвига в кровообращении. Тем более трудно истолковать с последней точки зрения появление сдвигов в диурезе при действии импульсов коры мозга вызываемых пищевыми условными раздражителями.

Как я уже указал, положительные условные пищевые раздражители усиливают реабсорбцию, а отрицательные ослабляют ее, в то время как фильтрация в клубочках заметным образом не изменяется. Таким образом, изменение диуреза — уменьшение его при положительных условных раздражителях и увеличение при отрицательных — не может быть истолковано в согласии с концепцией Введенского, как это можно было думать по отношению к опытам с влиянием коргирующих импульсов на работу слюнной железы.

Опыты Дрягина подтверждены в нашей лаборатории Комендантовой.

Можно было предполагать, что под влиянием импульсов с коры головного мозга изменяется и количество клубочкового фильтрата. Однако процесс фильтрации в клубочках остается без существенных изменений, что видно из того, что количество клубочкового фильтрата в опытах с применением пищевых условных раздражителей скольконибудь заметным образом не изменяется. Поэтому эти изменения в наших опытах не могли быть обнаружены. Изменения же процесса реабсорбции настолько значительны, что небольшие колебания фильтрации при нашем способе наблюдения могут быть замаскированы.

Особенно рельефно выступило влияние корковых импульсов в



опытах с денервированной почкой, когда весь процесс разворачивается во времени значительно медленнее.

Таким образом, в исследовании Дрягина и Комендантовой с полной ясностью обнаружилось корригирующее влияние кортикальных импульсов, изменяющих в значительной степени работу органа во время его деятельности. Кортикальная стимуляция деятельности почки осуществляется так, что положительный условный раздражитель усиливает процесс реабсорбции, тогда как тормозной условный раздражитель угнетает ход реабсорбции. То объяснение „парадоксального“ действия положительных и отрицательных стимулов, которое было выше описано в опытах со слюнной железой, не может быть применимо к почке.

После обнаружения фактов, полученных в опытах с почкой, можно высказать предположение, не происходит ли процесс секреции слюны с участием реабсорбции некоторых ингредиентов, профильтровавшихся из крови. В таком случае было бы понятно, почему при действии тормозящих условных раздражителей происходит увеличение секреции слюны, а при действии положительных условных раздражителей, наоборот, угнетение секреции слюны. Может быть, и во всех случаях парадоксальных на первый взгляд эффектов мы имеем изменение или преобладание одного из двух одновременно идущих процессов, как это с очевидностью выступило при изучении кортикальной регуляции деятельности почки.



Рис. 57. Уменьшение интенсивности всасывания глюкозы при действии натуральных условных раздражителей. Собака Рикан.

сывания глюкозы не только в течение опытного сеанса (рис. 57), но и на протяжении последующих 2—3 дней (рис. 57). Аналогичное действие оказывают и искусственные положительные условные раздражители (рис. 58). Применение же тормозного пищевого условного раздражителя усиливает всасывание не только во время опытного сеанса, но и в последующие несколько дней (рис. 59). Опыты со всасыванием, так же как и опыты с изучением диуреза, могут быть истолкованы, как уже указывалось, допущением изменения двух взаимнопротивоположных процессов в ходе сложного явления всасывания в кишечнике. Риккл обратила внимание на то, что изменения скорости всасывания после применения пищевых условных раздражителей имеют длительный характер, и едва ли это влияние может быть связано с изменением циркуляции крови в сосудах кишечника.

Наличие корригирующих влияний коры головного мозга дает основание предполагать, что формирование сложного функционального отправления внутренних органов складывается в различных этапах головного мозга. Импульсы, рождающиеся в коре мозга, влияют на ближайшие подкорковые центры, где и складывается форма и сила тех стимуляций, которые доходят до рабочих, эффекторных аппаратов. Иначе трудно было бы понять, каким образом пищевой

условный раздражитель, положительный или отрицательный, мог бы изменить процесс мочеотделения или всасывания. Очевидно, в подкорковых образованиях, где начинается рабочий эфферентный путь, происходит борьба за конечный путь импульсов, пришедших из клеток коры. Мне кажется, что представление Шеррингтона о конечном общем пути для импульсов, направляющихся к скелетной мускулатуре, может быть перенесено и на импульсы коры мозга, направляющиеся к внутренним органам.

Вся разнообразная и многосложная деятельность внутренних органов находится в зависимости от множества рецептивных полей, и каждое рецептивное поле рефлекторным путем воздействует на целый ряд рабочих органов. По этим путям связывается данная рецептивная точка или целое поле с различными внутренними органами, расположенными в разных частях тела и выполняющими своеобразную функцию. Рефлекторные дуги, принимающие участие в многочисленных и самых разнообразных рефlekсах, начинаются из одного источника, и таким источником служит рецепторный нейрон,

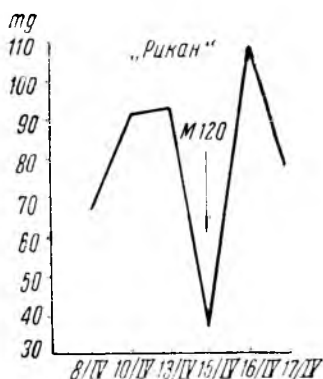


Рис. 58. Уменьшение интенсивности всасывания глюкозы при действии пищевого условного раздражителя  $M_{120}$  (метроном, 120 ударов в минуту). Собака Рикан.

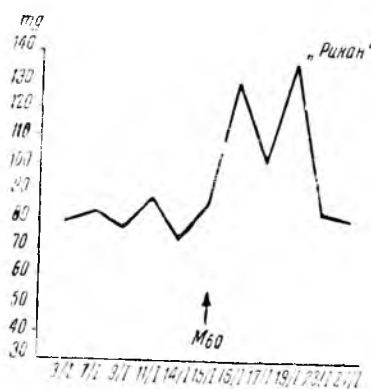


Рис. 59. Усиление интенсивности всасывания глюкозы при действии тормозного условного раздражителя  $M_{60}$  (дифференцировка, метроном 60 ударов в минуту). Собака Рикан.

связывающий рецептивное поле с центральной нервной системой. Мы разумеем в нашем случае огромную корковую рецепторную поверхность. И. П. Павлов представлял всю кору мозга как концевой отдел периферических рецепторов.

Рефлексы, имеющие начало в различных экстеро- и интерорецепторах, нередко обнаруживаются в деятельности одного и того же органа. Поэтому всякий внутренний орган нужно считать ответчиком на разнообразные запросы.

По рабочему эфферентному пути должны пройти все импульсы, идущие к внутренним органам, откуда бы эфферентные импульсы ни исходили. По отношению к внутренним органам нужно еще сказать, что один и тот же рабочий аппарат может являться мультифункциональным; очевидно, нужно специальное формирование сложной функциональной компоненты в базальных ганглиях головного мозга, чтобы каждый раз созданные там компоненты могли послужить к обеспечению необходимого функционального проявления какого-либо одного висцерального органа или целой сложной функциональной системы органов.

По отношению к скелетной мускулатуре дело обстоит иначе, чем по отношению к висцеральным органам. Двигательная зона коры, этот конечный пункт рецепторного пути, имеет непосредственно идущий к мышцам эффекторный путь, тогда как эффекторный путь для висцеральных органов начинается в подкорковых образованиях. Значит, формирование компоненты возбуждения происходит не в самих клетках коры головного мозга, а в ниже расположенных подкорковых ганглиях или, лучше сказать, при участии подкорковых областей головного мозга. С этой точки зрения нельзя говорить о представительстве в коре мозга того или иного органа и рассматривать какую-либо область коры как вегетативный центр, навсегда зафиксированный, подобно центрам скелетной мускулатуры. Кортикальную связь коры с внутренними органами, нам кажется, нужно рассматривать как событие, которое может повторяться в новых комбинациях и каждый раз образовывать в клетках мозга сложную компоненту возбуждения в зависимости от разнообразных афферентных стимуляций из внешнего и „внутреннего“ мира.

Если действительно кортикальные импульсы, доходя до подкорковых ганглий, могут изменять интенсивность возбуждения подкорковых центральных аппаратов, то можно полагать, что кортикальная стимуляция меняет возбудимость приведенных в рабочее состояние субкортикальных образований, усиливая или угнетая их. Эту мысль мы проверили в нескольких вариациях опытов Риккль. Действуя через кровь различными раздражителями, как, например, морфином, в таких дозах, которые в первую очередь возбуждают субкортикальные нервные образования, Риккль применяла ранее выработанные у животного пищевые условные сигналы. Оказалось, что реакции, вызванные введением морфина, — слюнотечение, рвота, сонливость и сон — могут быть при помощи тормозного условного раздражителя значительно ослаблены или совсем подавлены. Примером могут служить опыты с угашением, которые показали, что торможение, развиваемое в коре головного мозга при угашении положительного условного рефлекса, распространяясь на нижние этажи подкорковых областей, тормозит действие безусловного раздражителя.

Если действие морфина (5 см<sup>3</sup> 1% раствора) сказывалось обычно на 1—2-й минуте после введения под кожу в виде небольшого слюноотделения околоушной железы, то инъекция тех же количеств морфина в той же концентрации после угашения условного рефлекса сопровождалась слюноотделением, начиная лишь с 4—7-й минуты после инъекции.

Рвотные движения развивались в контрольном опыте, т. е. без применения угашения, через 6—7 минут после инъекции морфина. Если же морфин вводился на фоне угашенного условного рефлекса, то рвотные движения появлялись позднее на 2—3 минуты и рвота наступала на 8—10-й минуте (табл. 24).

Процесс слюноотделения при инъекции морфина без применения угасания условного рефлекса почти всегда продолжался 18—20 минут. В случае же угашения условного рефлекса слюноотделение на ту же дозу морфина прекращалось через 12—14 минут. В качестве примера привожу протоколы опытов (опыт от 9/IV и 11/II 1940 г.).

Итак, тормозящее влияние коры головного мозга на определенные центры несомненно. Тормозящее влияние коры сказывается более резко при меньших дозах морфина. У двух собак (Анрик и Рикан) при введении 2—3 см<sup>3</sup> морфина в концентрации 0,2—0,3% удавалось угашением условного пищевого рефлекса не только отсрочить реакцию на морфин и сократить срок слюноотделения, но и вовсе избежать рвотных движений. Подобные наблюдения о возможности задерживающего действия коры мозга на процессы, текущие в под-

корковых областях, обнаружены также в исследованиях А. И. Долина.

Второе подтверждение возможности изменения состояния клеток субкортикальных ганглиев нам удалось наблюдать в совместной с несколькими сотрудниками работе по изучению влияния длительного лишения сна у собак на деятельность коры мозга.

Таблица 24

*Сравнительные данные морфинного отравления до и после угашения условного пищевого рефлекса*

Характер опыта	Начало отделения слюны через:	Начало рвоты через:	Окончание слюноотделения через:
Контроль		Собака Рикан	
22/X 1940 г. Морфин 0,5% 5 см <sup>3</sup> . . . . .	2 мин.	6 мин.	19 мин.
29/X 1940 г. Угашение M <sub>120</sub> +морфин 0,5% 5 см <sup>3</sup> . . . . .	7 "	6 "	12 "
Контроль		Собака Анрик	
22/XI 1940 г. Морфин 0,5% 4,5 см <sup>2</sup> . . . . .	3 мин.	5 мин.	20 мин.
15/II 1940 г. Угашение M <sub>120</sub> +морфин 0,5% 5 см <sup>3</sup> . . . . .	4 "	7 "	12 "

*Опыт от 9.IV 1940 г. Собака Бульба*

Контроль

Время	Условный рефлекс	Безусловное слюноотделение в деленных шкалах	Примечание
3 часа 43 мин. . . . .	Введен морфин	17	Облизывается, беспокойен
3 " 45 " . . . . .	морфин	11	
3 " 47 " . . . . .	1% 3 см <sup>3</sup>		Рвота
3 " 48 " . . . . .			
3 " 49 " . . . . .		11	Облизывается, вялый
3 " 51 " . . . . .		19	
3 " 53 " . . . . .		6	Вялый
3 " 55 " . . . . .		6	
3 " 57 " . . . . .		6	
3 " 59 " . . . . .		7	
4 " 01 " . . . . .		12	
4 " 03 " . . . . .		17	
4 " 05 " . . . . .		Следы	
4 " 07 " . . . . .		0	
4 " 09 " . . . . .		0	
4 " 11 " . . . . .		0	
4 " 13 " . . . . .		0	

Слюноотделение на морфин через 1½—2 минуты. Рвота через 5 минут. Окончание слюноотделения через 25 минут.

Оказалось, что искусственные условные рефлексы исчезают на вторые-третьи сутки непрерывного бодрствования, а натуральные условные сигналы (вид, запах пищи) еще продолжают сохраняться. В то время, когда натуральные условные рефлексы еще вызывают слюноотделение, безусловные раздражители (вкладывание пищи — колбаса, хлеб — в рот) оказываются недействительными.

Таким образом очевидно, что кора мозга, несомненно, функционально связана с внутренними органами через подкорку, но эта связь является посредственной и имеет совершенно особую форму, отличную от связи скелетной мускулатуры с корой головного мозга. Может

быть, в этом и кроется принципиальное отличие процессов, субъективно переживаемых (сознательных) от тех, которые текут бессознательно, хотя они и связаны с деятельностью коры мозга. Филогенетически это тоже находит свое объяснение. Только сравнительно небольшая часть рецепторных путей связана с неосотех, тогда как другая, бо́льшая часть рецепторных кортикальных путей связана с древней корой. Однако между „вегетативной“ и „соматической“ частью, несомненно, существует тесная функциональная связь: при действии, например, условного раздражителя приводится в рабочее состояние не только скелетная мускулатура, но и другие рабочие вспомогательные аппараты— сердце, дыхательная система и др., которые меняют свою деятельность раньше, чем начинается сокращение мускулатуры. Фултон говорит о перекрытии, но это представление едва ли соответствует действительности. На этом я еще подробно остановлюсь, когда буду разбирать вопрос о топическом представительстве внутренних органов в коре.

Опыт от 11/II 1940 г. Собака Бульба  
Угашение звонка — морфин

Время	Условный раздражитель	Продолжительность условного раздражителя в минутах	Скрытый период сек.	Условный рефлекс	Безусловный рефлекс	Примечание
				в делениях шкалы		
4 часа 31 мин. . .	Звонок	30		17		Облизывается, двигательная реакция
4 " 33 " . . .	"	30	3	14		То же
4 " 35 " . . .	"	30	4	6		Спокоен
4 " 37 " . . .	"	30	3	2		Двигательная положительная реакция
4 " 39 " . . .	"	30	2	4		Отвернулся от кормушки
4 " 41 " . . .	"	30	2	1		То же
4 " 43 " . . .	"	30	5	1		"
4 " 45 " . . .	"	30	2	2		"
Введен морфин 1% 5 см <sup>3</sup>						
4 " 47 " . . .	"	30		0		
4 " 48 " . . .	"				2,5	
4 " 49 " . . .	"				21	Облизывается
4 " 50 " . . .	"				10	Урчание в животе, облизывается
4 " 51 " . . .	"				2	
4 " 52 " . . .	"				4	Слюна изо рта
4 " 53 " . . .	"				1	
4 " 55 " . . .	"				2	Рвота
4 " 56 " . . .	"				4	
4 " 57 " . . .	"				0	
5 " 58 " . . .	"				0	
4 " 59 " . . .	"				0	
5 " 00 " . . .	"				0	
5 " 01 " . . .	"				0	
5 " 02 " . . .	"				0	
5 " 03 " . . .	"				0	
5 " 04 " . . .	"				0	
5 " 06 " . . .	"				0	

Слюноотделение на морфин через 3 минуты. Рвота через 10 минут. Окончание слюноотделения через 11 минут.

Как уже раньше было указано, корригирующий механизм нельзя объяснить влиянием на кору мозга различных раздражителей наподобие внешнего торможения, так как положительный и тормозной условные раздражители специфически влияют на течение какого-либо процесса, осуществляющегося в данный момент в органах; и, кроме того, агент должен быть весьма большой силы, чтобы индифферентный раздражитель мог оказать по типу внешнего торможения влияние, например, на диурез или на общий метаболизм.

Корригирующий механизм коры мозга нужно признать особой формой связи коры мозга с внутренними органами, хотя в его основе и лежат те же основные проявления нервной деятельности — взаимодействие процессов возбуждения и торможения и их противоположные отношения.

## ГЛАВА VII

### КОРКОВЫЕ ИМПУЛЬСЫ И ОБМЕН ВЕЩЕСТВ

Вопрос о существовании или отсутствии иннервационных влияний, первично воздействующих на обмен веществ, принадлежит к числу очень старых вопросов физиологии. В попытках его решения научная мысль постоянно колебалась то в сторону признания наличия подобных воздействий, названных трофическими (Мажанди, Пфлюгер, Павлов, Гаскелл), то в сторону их категорического отрицания. Не вдаваясь в подробное обсуждение этой большой проблемы, отметим лишь основные моменты.

Иннервационными влияниями, первично воздействующими на обмен веществ, можно считать только такие, которые вызывают изменение метаболизма без изменения рабочей функции данных клеток. Это разграничение необходимо совершенно твердо иметь в виду, так как изменение обмена, наступающее в результате изменения деятельности ткани, происходит всегда. Вся трудность решения вопроса о „нервной трофике“ и заключалась именно в доказательстве того, что изменение обмена может наступать в результате нервных импульсов, которые совершенно не влияли бы на внешний результат деятельности ткани (например, на степень мышечного напряжения, на уровень секреции и т. д.). С этой точки зрения и нужно вкратце рассмотреть некоторые основные исследования, посвященные изучению этого вопроса. Мы вправе при этом ограничиться в основном рассмотрением некоторых новых работ, так как ряд более ранних исследований, в том числе и классическое по богатству идей исследование И. П. Павлова, по возможностям химической методики того времени не могли дать точного ответа о наличии или отсутствии химических сдвигов в тканях в ответ на нервные стимулы, подозреваемые как трофические.

В настоящее время изучение химизма органов и тканей позволяет с вероятностью, граничащей с достоверностью, считать, что в ответ на нервные импульсы обмен ткани может изменяться без сколько-нибудь явственного изменения ее специфической рабочей функции. Определенно можно об этом говорить лишь в отношении воздействия симпатических нервных волокон на скелетную мышцу, ибо здесь тканевой обмен изучен лучше всего, и здесь мы наиболее легко дифференцируем покойное состояние от деятельного. Замечательные работы лаборатории Л. А. Орбели установили, что при возбуждении п. *sympathici* в скелетной мышце происходит изменение систем окислительно-восстановительных ферментов (Орбели), изменение электропроводности и других физико-химических свойств (Лебединский), изменение выхода молочной кислоты. Ряд иностранных иссле-

дователей доказал, что симпатические импульсы (так же как их вероятный „медиатор“ — адреналин) ведут к увеличению процессов гликолиза и, повидимому, к увеличенному ресинтезу креатинфосфата (Oshoа и др.), к увеличенному отщеплению аммиака от адениловых производных (Бюттнер). Работы Вертгеймера установили, что денервированная мышца не способна ни отдавать при общем голодании своих запасов жиров и углеводов, ни накапливать этих веществ при усиленном питании голодавшего животного. В этих же исследованиях подчеркнута значимость симпатической иннервации для всего протекания мышечного химизма, и симпатический нерв называется Вертгеймером „истинным трофическим нервом скелетных мышц“.

В настоящее время совершенно бесспорно установлено (Фрейнд и Янсен, Орбели и Тонких, Ашер), что увеличение обмена в ответ на охлаждение (химическая терморегуляция; глава IX) происходит благодаря импульсам, приходящим к мышцам и к печени по симпатическим нервным волокнам. Мышца, лишенная соматической иннервации, но сохранившая иннервацию симпатическую, способна резко увеличивать обмен при охлаждении тела.

Эти и им подобные, уже довольно многочисленные факты свидетельствуют, что возможны иннервационные влияния, непосредственно воздействующие на обмен веществ, на все физико-химическое состояние клеток. В этом отношении предвидение И. П. Павлова вполне оправдалось, и учение о нервной трофике за последние годы значительно разрослось, проникая и в медицинскую практику благодаря работам А. Д. Сперанского и др., поставивших своими опытами ряд вопросов, требующих дальнейшего физиологического анализа.

Возможно, однако, что теперь пришла пора пересмотреть самое содержание понятия о трофических влияниях как о влияниях *sui generis*, качественно отличных от пусковых влияний на рабочую деятельность клеток. Дело в том, что нельзя представить себе такого изменения обмена клетки, которое не вело бы к изменению ее состояния, к изменению ее возбудимости, к изменению „готовности к работе“. Вместе с тем немыслимо такое воздействие на внешнюю деятельность клетки, которое не вело бы к изменению ее химизма. Мы знаем, что на различных фазах филогенеза (например, у медуз) и в филогенетически древних тканях высших животных нервные импульсы только регулируют протекание рабочей деятельности, усиливают ее и ослабляют, но не являются фактором, необходимым для пуска в ход этой деятельности. Таково, например, влияние на сердечную мышцу экстракардиальных нервов и такова же, вероятно, роль заложенных в сердце нервных узлов; таковы соответственно иннервационные влияния на гладкую мускулатуру сосудов и т. д. Здесь пусковой механизм обусловлен агентами, образующимися в самой клетке, или внешними гуморами, а нервные влияния только регулируют состояние ткани, изменяя, возможно, ее возбудимость. Нам кажется вполне вероятным, что такое регулирующее влияние осуществляется путем первичного воздействия на тканевой обмен. С этой точки зрения можно наметить постановку знака равенства между так называемыми трофическими импульсами и импульсами, осуществляющими регулирование рабочей функции клетки.

По мере того как возникает так называемая соматическая иннервация, обеспечивающая срочное, быстрое реагирование ткани на нервные импульсы в форме специфической для данной ткани рабочей деятельности, возбудимость клеток по отношению к продуктам ее обмена снижается. Автоматизм ткани подавляется. Огромным вкладом в науку, сделанным Орбели, является доказательство того, что и на этих высших фазах развития сохраняется регулирующее воздействие

на функциональные свойства клеток (и, в частности, на их обмен веществ) нервной системы, причем эта регуляция осуществляется симпатической нервной системой. Это регулирующее влияние симпатической системы Орбели называет адаптивно-трофическим, проводя этим, как нам кажется, ту же мысль о ненужности глубокого противопоставления трофических влияний влияниям, регулирующим интенсивность рабочей деятельности клеток.

Мне представляется допустимым сделать еще дальнейший шаг, предположив, что и противопоставление регуляторно-трофических влияний влияниям пусковым полезно лишь дидактически, для более удобной группировки материала, но не является отражением действительной обособленности этих типов нервных воздействий друг от друга. Импульсы, приходящие, например, к скелетной мышце по двигательным нервным волокнам, не только вызывают сокращение мышцы, но безусловно также оставляют за собой изменение возбудимости мионевральной передачи, несомненно первоначально воздействуя на процессы ее обмена, так как невозможно представить себе, чтобы без изменения обмена (в широком смысле слова) происходил переход от покоя к деятельности. Если образование ацетилхолина действительно является фактором, приводящим миофибриллы к сокращению (Дэл, Гинецинский и др.), то различие между механизмом действия „регулирующих“ и „пусковых“ нервных волокон сгладится еще более. Если же для пуска в ход деятельности скелетной мышцы необходимым является разряд быстрого электрического потенциала двигательного окончания (Лапик, Линдгард, Икклс и др.), то способность двигательных нервных волокон передавать и воспроизводить в конечном аппарате быстрые колебания электрических потенциалов окажется лишь количественным развитием свойств, присущих вегетативным волокнам. Ведь и в последних колебания электрических потенциалов также несомненно сопутствуют их деятельности. Многие специфические черты в механизме воздействия „пусковых“ импульсов на эффектор объясняются с точки зрения намечаемой здесь гипотезы не появлением совершенно нового типа действия, а развитием, усложнением и модифицированием более древнего (Орбели) регуляторного трофического механизма в филогенетически более юный пусковой. Изменение в характере и строении субстрата („синапса“ между нервным волокном и эффектором), вероятно, в большой мере ответственно за это модифицирование характера ответа эффектора на нервные импульсы.

Допуская существование переходов между „типично трофическими“ (например, воздействием *n. sympathici* на гликолиз в печени) и „типично пусковым“ (например, воздействием соматических волокон на электрический орган) влиянием нервов на эффектор, мы тем более настаиваем на недопустимости выделения первых в группу явлений „вегетативной“, а вторых в группу явлений „анимальной“ жизни.

Вся наша работа диктовалась мыслью о том, что головной мозг — высший орган регуляции поведения животного во внешней среде — регулирует также отправления всей деятельности тела в связи с воздействиями внешней среды на организм. Эта мысль заставила нас уже в 1930 г. приступить к исследованию влияний коры мозга на протекание обмена веществ, причем пока наше внимание было направлено главным образом на изучение общего газообмена.

Нужно отметить, что проведение этих работ в большой мере осуществлено трудами моей долголетней сотрудницы Р. П. Ольнянской, исследованием которой я руководил сперва как консультант лаборатории по физиологии труда на заводе „Красный треугольник“ и в Ленинградском институте гигиены труда. Группа тогдашних сотрудников этих учреждений (П. А. Некрасов, А. Д. Слоним,



Г. П. Конради) оказала большое содействие в проведении этой линии наших исследований. Интерес к ним поддерживался у нас сознанием того, что действительное изучение состояния организма человека при работе немисливо без вскрытия роли головного мозга в регуляции процессов обмена веществ.

Эта проблема кортикальной регуляции обмена веществ организма в целом была ко времени начала наших работ не затронута. Вся проблема нервных влияний на общий энергетический баланс, проблема, которую в общей форме ставили Кл. Бернар, Пфлюгер, Моссо и др., была на некоторое время как бы выключена из круга исследований физиологических лабораторий. Исследования Рубнера, а за ним американских и других исследователей (Этуотер, Бенедикт, Цунц, Тигерштедт и др.), давшие физиологии возможность с физической точностью изучать *баланс энергии* в организме<sup>1</sup>, направили физиологическую мысль главным образом по линии определения своего рода констант расхода энергии. Результатом этой линии работ было положение Рубнера о том, что расход энергии определяется только: а) величиной теплоотдачи (пропорциональной поверхности тела), а значит, и температурой окружающей среды, б) уровнем мышечной активности, в) химическим состоянием организма и особенно питанием (специфически-динамическое действие).

В большой мере отражает эту концепцию понятие об „основном“ обмене как о константной для данного субъекта величине. Значение и практическая важность этого понятия служат достаточной мотивировкой тому, что физиологи на некоторое время поставили в центр своего внимания термодинамический, если так можно выразиться, подход к изучению общего обмена веществ. Учение о балансе энергии оказалось при этом несколько оторванным от учения о промежуточном обмене.

При всем значении рубнеровской концепции надо учитывать ряд отдельных фактов, показывающих, что самая установка обмена энергии на относительно постоянном при данных условиях уровне является итогом регуляторных процессов в целом организме. Почти забытые и несомненно подлежащие повторению опыты Рише показали, что характерное для крупных животных по сравнению с мелкими снижение величины обмена, рассчитанного на 1 кг веса тела, исчезает после подавления функции головного мозга хлоралгидратом. Результаты, полученные в одной серии опытов Рише, представлены в табл. 25.

Таблица 25

Животные или возраст	Величина образования CO <sub>2</sub> (в г/час)		
	до наркоза		во время наркоза
	на 1 кг веса	на 1 дм <sup>2</sup> поверхности	на 1 кг веса
Крупные собаки (вес в среднем 28 кг) . . . . .	0,92	0,250	0,55
Мелкие собаки (вес в среднем 4 кг) . . . . .	1,75	0,245	0,61

<sup>1</sup> Я хочу воспользоваться случаем, чтобы подчеркнуть, что именно нашей отечественной науке принадлежит приоритет в разработке современных методов непрямой калориметрии (принцип этих методов дали Лавуазье и Лаплас). В замечательной диссертации проф. А. А. Лихачева, а также и в других работах лаборатории Пашугина впервые даны точные цифры, основанные на сравнении методов прямой и непрямои калориметрии. Рубнер, Цунц, Этуотер, уточнившие и развившие принципы калориметрических исследований, шли в очень многом по следам Лихачева—факт, признаваемый Рише, но не указанный другими иностранными авторами и, к сожалению, до сих пор не отмеченный в русской научной литературе.

Мы видим, что поразившее Рубнера (и одновременно Рише) постоянство обмена на единицу поверхности тела исчезает после отравления хлоралгидратом, т. е., надо думать, после выключения деятельности головного мозга.

В этом же духе следует, вероятно, толковать факты Графе, показавшего довольно значительное постоянство обмена (на единицу веса) различных изолированных тканей разных животных при резких отличиях обмена веществ этих же органов *in situ*. Точно так же Мейергоф отметил разный уровень гликолиза в мускулатуре у целых лягушек и лягушек обезглавленных (при приблизительно одинаковом в обоих случаях окислительном обмене), а Крог указал, что сезонные изменения обмена веществ у лягушки исчезают под уретановым наркозом.

В этих фактах Рише, Графе, Крога нельзя не найти указания на регуляцию общего обмена веществ, регуляцию при участии нервной системы. Однако, повторяем, эти исследования в общем стояли несколько в стороне от основной линии изучения энергетических балансов в зависимости от факторов питания, различного типа мышечной работы и конституции.

В последнее время появились исследования лаборатории Бенедикта о возможности в редких случаях изменения обмена веществ при полном мышечном покое и работы Графе об изменениях газообмена при поражениях центральной нервной системы. Несмотря на несомненный интерес, который представляют исследования, посвященные изучению газообмена при психических потрясениях (Бенедикт), при душевных болезнях (Графе), подобные исследования по всей своей установке не могут ничего сказать о механизме иннервационных влияний на обмен.

Наши исследования о регуляции общего газообмена начались с того, что по тому же принципу, по которому мы вырабатывали корковые временные связи, изменяющие в порядке условного рефлекса деятельность почек и печени, мы решили попытаться изменить величину общего газообмена.

Отправным пунктом наших исследований послужили опыты Ольнянской, в которых у человека изучались изменения газообмена под влиянием раздражителей, предшествующих мышечной работе. Конкретно эти опыты заключались в том, что испытуемые совершали определенную мышечную работу (в течение 2 минут поднимались 40 раз на табурет высотой в 40 см), причем ритм работы определялся стуком метронома с ритмом 80 ударов в минуту. Газообмен определялся за короткие (полуминутные и минутные) отрезки времени в следующие периоды: а) до работы, когда испытуемый спокойно стоял перед табуретом; б) во время работы; в) в течение нескольких минут после работы („восстановление“). За 5 секунд до начала работы давалась команда „приготовиться к опыту“, за 2 секунды до начала работы пускался метроном, а самая работа начиналась по команде „начинайте работу“.

На рис. 60 и в табл. 26 и 27 представлены результаты первых опытов Ольнянской.

Мы видим, что с первых же дней, когда команда „приготовиться к опыту“ и действие метронома были применены за 2 минуты до команды „начинайте работу“ и соответственно до начала подъема на табурет, газообмен под влиянием этих сигналов работы резко повысился. Это значит, что звук метронома и первая („подготовительная“) команда стали условным раздражителем, под влиянием которого потребления кислорода и легочная вентиляция резко возрастали. (Потребление  $O_2$  превышало в  $2\frac{1}{2}$  раза уровень  $O_2$  в состоянии покоя.) Вместе с тем эти же опыты дали доказательство того, что

Таблица 26  
Испытуемый К.<sup>1</sup>

	Стоя в покое	Метроном + работа			
		30 секунд	30 секунд	30 секунд	30 секунд
Легочная вентиляция в л. . . . .	3,40	5,65	7,66	8,80	9,01
Потребление O <sub>2</sub> в см <sup>3</sup>	111	223	335	409	435
Дыхательный коэффициент (Д. К.) . . . .	0,86	0,79	0,75	0,77	0,76

перед нами — истинный механизм условного рефлекса. Ольнянская в этой серии опытов 7 дней подряд проводила опыт таким образом, что отставление подготовительной команды и действия метронома от начала работы составляло 120 секунд. И мы видим, что с каждым последующим опытом рост газообмена под влиянием условных раздражителей, сигнализирующих работу, все уменьшается, причем этот

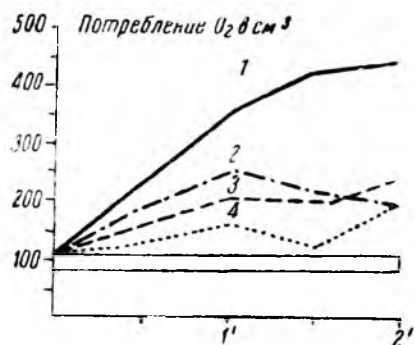


Рис. 60. Влияние работы (1) и влияния изолированного действия условного раздражителя (2, 3, 4) на газообмен.

По абсциссе — время. По ординате — количество O<sub>2</sub> в кубических сантиметрах. Толстая незатененная линия — обмен покоя (средняя величина).

1 — работа, сопровождаемая стуком метронома; 2 — первое применение изолированного действия метронома; 3 — второе применение изолированного действия метронома; 4 — третье применение изолированного действия метронома.

рост к 6-му дню оказывается приуроченным только к последним 30 секундам двухминутного периода изолированного действия наших условных раздражителей. Налицо типичное запаздывание, изученное Завадским для пищевых условных рефлексов. Вряд ли может быть более яркое доказательство того, что газообмен повышался здесь под влиянием выработанной в коре временной связи. К этому выводу мы и пришли на основании первых же опытов Ольнянской (впервые доложенных мной в марте 1931 г. на конференции по энергетике в Москве). Чрезвычайно большое впечатление оставляли также те опыты Ольнянской, где не удавалось получить постоянных цифр предрабочего (т. е. условнорефлекторного) повышения газообмена. Это наблюдалось у одного испытуемого, в большей мере догадывавшегося о целях исследования. У этого лица при изолированном применении сигнала к работе (команда „приготовиться к опыту“ + метроном) повышение газообмена наступило в одном-двух опытах, а затем исчезло, несмотря на продолжавшееся подкрепление. Заподозрив, что временные связи были здесь заторможены, мы решили попытаться растормозить их малыми дозами кофеина (0,05—0,1 г) или спирта (7см<sup>3</sup> в стакане слабого чая). Результаты этих опытов полностью подтвердили нашу мысль. После дачи указанных веществ, которые в этих концентрациях сами по себе на обмен совершенно не влияли, условнорефлекторное повышение газообмена проявилось в полной мере (табл. 28 и 29). Тем самым еще более четко обнаружилась корковая природа предрабочего повышения газообмена.

Когда мы убедились, что условнорефлекторные стимулы, возникающие в мозговой коре, изменяют протекание газообмена, перед нами встала задача выяснить, в какой мере это изменение обусловлено

<sup>1</sup> В таблице приводятся средние величины.

Таблица 27  
Испытуемый К.

Дата		Стоя в покое	Метр оном				Примечание
			30 секунд	30 секунд	30 секунд	30 секунд	
17/X 1930 г.	Легочная вентиляция в л . . . . .	3,30	4,7	6,6	5,85	4,77	} Подкрепляется работой
	Потребление O <sub>2</sub> в см <sup>3</sup>	108	186	266	222	200	
	Д. К. . . . .	0,88	0,76	0,72	0,82	0,70	
18/X 1930 г.	Легочная вентиляция в л . . . . .	3,26	4,3	5,3	4,76	5,47	} Подкрепляется работой
	Потребление O <sub>2</sub> в см <sup>3</sup>	109	175	209	202	236	
	Д. К. . . . .	0,83	0,725	0,76	0,74	0,73	
19/X 1930 г.	Легочная вентиляция в л . . . . .	3,1	3,6	4,03	3,03	4,47	} Подкрепляется работой
	Потребление O <sub>2</sub> в см <sup>3</sup>	103	130	156	122	198	
	Д. К. . . . .	0,855	0,82	0,76	0,85	0,72	
20/X 1930 г.	Легочная вентиляция в л . . . . .	3,2	3,4	3,6	3,4	4,41	} Подкрепляется работой
	Потребление O <sub>2</sub> в см <sup>3</sup>	111	127	132	130	149	
	Д. К. . . . .	0,82	0,77	0,77	0,815	0,83	
22/X 1930 г.	Легочная вентиляция в л . . . . .	3,3	3,3	3,15	3,43	4,46	} Подкрепляется работой
	Потребление O <sub>2</sub> в см <sup>3</sup>	107	109	104	113	145	
	Д. К. . . . .	0,88	0,77	0,85	0,87	0,86	
23/X 1930 г.	Легочная вентиляция в л . . . . .	3,3	3,2	3,3	3,42	3,98	} Подкрепляется работой
	Потребление O <sub>2</sub> в см <sup>3</sup>	115	114	118	118	137	
	Д. К. . . . .	0,82	0,84	0,83	0,81	0,70	

изменением тканевого обмена (надо думать, изменениями в области мускулатуры). Прежде всего нужно было исключить значение усиленной легочной вентиляции, так как можно было допустить, что все наблюдавшееся Ольянской предрабочее повышение обмена зависело от вызванного в порядке условного рефлекса изменения легочной вентиляции. Однако проверка этого предположения показала его неосновательность. При произвольном усилении легочной вентиляции до тех величин, которые ее характеризовали при действии рабочих сигналов, т. е. приблизительно вдвое, потребление O<sub>2</sub> растет только на 20—30% (1 л избыточной — против уровня покоя — легочной вентиляции соответствует, по Ольянской и по Шнеку, 7—10 см<sup>3</sup> избыточного потребления O<sub>2</sub>). У тех же лиц при условнорефлекторном росте обмена на фоне сигналов работы, когда легочная вентиляция росла максимум вдвое, потребление O<sub>2</sub> росло не на 20—30%, а на 100—150% против величин покойного состояния, т. е. вне действия рабочих сигналов. Рис. 61, показывая, что при гипервентиляции рост потребления O<sub>2</sub> был много меньшим, чем при изолированном действии предрабочего условного раздражителя, иллюстрирует это положение. Изменение легочной вентиляции ни в какой мере не обуславливает повышения обмена веществ при действии агентов, на которые выработана временная связь как на сигналы работы.

Таблица 28

Влияние изолированного действия условного раздражителя на газообмен  
Испытуемый Р. До применения кофеина

Дата	Стой в покое 30 секунд	Стой, под влиянием действия метронома — 80 ударов в минуту				Примечание	
		30 секунд	30 секунд	30 секунд	30 секунд		
17/X 1930 г.	Легочная вентиляция в л . . . . .	4,1	3,5	4,0	4,1	4,0	) Подкрепляется работой
	Потребление $O_2$ в см <sup>3</sup>	159	132	161	172	165	
	Д. К. . . . .	0,78	0,85	0,79	0,78	0,79	

Таблица 29

Влияние изолированного действия условного раздражителя на газообмен  
в продолжение 1 минуты

Испытуемый Р. За 15 минут до начала опыта дан кофеин 0,05 г

Дата	Стой в покое 30 секунд	Стой, под влиянием действия метронома		Примечание	
		30 секунд	30 секунд		
19 III 1920 г.	Легочная вентиляция в л . . . . .	4,6	5,3	5,0	) Подкрепляется работой
	Потребление $O_2$ в см <sup>3</sup>	170	210	222	
	Д. К. . . . .	0,87	0,87	0,81	

Объяснить увеличение общего газообмена при действии рабочих сигналов нельзя, следовательно, ни увеличенной, вследствие усилен-

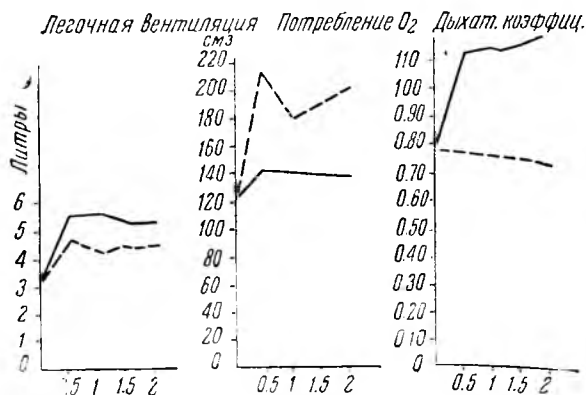


Рис. 61. Влияние действия изолированного условного раздражителя (пунктирная линия) и влияние гипервентиляций (сплошная линия) на газообмен.

ной легочной вентиляции, работой дыхательных мышц, ни увеличенной (тоже в порядке условного рефлекса) работой сердца, так как обмен последнего ни при каких условиях не составляет более 5—8% общего обмена веществ. Правда, увеличенная деятельность сердца может в коротком опыте сказаться на величине газообмена вследствие увеличения количества венозной крови, притекающей к сердцу. По этому поводу полезно привести расчет, произведенный в работе Конради и Бебешинной. Предположим, что в классических условиях

определения основного обмена сердце выбрасывает в малый круг ежеминутно 4 л крови, насыщенной кислородом на 70%. Примем содержание в крови гемоглобина соответствующим 20 см<sup>3</sup> O<sub>2</sub> емкости. В этом случае потребление кислорода при неизменности истинного тканевого обмена веществ должно возрасти с 240 до 360 см<sup>3</sup>. Если (что вполне возможно) при действии рабочих сигналов в кровотоке выбрасывается кровь, застоявшаяся в депо и поэтому особенно богатая эритроцитами и бедная оксигемоглобином, то увеличение связывания O<sub>2</sub> в легких кровью даже при неизменности тканевого обмена выступит еще резче. Однако, если тканевой обмен совершенно не изменился, а поглощение O<sub>2</sub> в легких возросло лишь за счет большого поступления к ним с кровью восстановленного гемоглобина, то результатом обязательно должно быть последующее падение поглощения O<sub>2</sub>. Поскольку количество крови в организме максимум в полтора раза выше величины минутного объема сердца, надо ожидать, что если в организме увеличится содержание оксигемоглобина, то при неизменности тканевого обмена поглощение O<sub>2</sub> в легких снизится самое позднее через 1½—2 минуты. Интересно и несколько загадочно то, что в опытах Ольнянской, где действие метронома не сопровождалось работой (угасание), потребление кислорода действительно падало после прекращения действия метронома ниже исходного уровня (табл. 30). Но этого не наблюдалось на 6—7-й минуте после действия метронома и, значит, не могло быть объяснено тем механизмом, который мы только что разобрали.

Эти опыты подъемом на табурет не сопровождалась (по Ольнянской).

Т а б л и ц а 30

*Потребление O<sub>2</sub> в см<sup>3</sup> в одну минуту*

До действия метронома	1-я минута	2-я минута	1-я минута	2-я и 3-я минуты	4-я и 5-я минуты
	действия метронома		после действия метронома		
206	422	394	348	194	184

Ясно поэтому, что рост потребления O<sub>2</sub> при действии рабочих сигналов не мог быть обусловлен только тем, что через легкие за единицу времени могло протекать увеличенное количество венозной крови. Свое значение этот момент, вероятно, имеет, и мы склонны думать, что именно это обстоятельство обуславливало снижение дыхательного коэффициента, которое всегда под действием сигналов наблюдалось в исследованиях Ольнянской при росте газообмена под влиянием рабочих сигналов<sup>1</sup>. Но, наряду с изменением количества крови, притекающей к легким при действии агентов, сигнализирующих работу, несомненно происходит истинное увеличение интенсивности окислительных превращений в организме.

Каков механизм этого роста окислительных процессов под влиянием импульсов, имеющих исходной точкой кору мозга? Трудно дать на этот вопрос окончательный ответ, так как мы еще далеки от возможности с полной точностью изучать промежуточный и энергетический обмен различных органов в той обстановке опыта на нормальном животном, которая необходима для исследования нормальной регуляции корой больших полушарий всех сторон деятельности организма. Проще всего, конечно, считать, что при действии пред-

<sup>1</sup> Этот факт, кстати сказать, совершенно исключает возможность предполагать в этих опытах гипервентиляцию.

рабочих сигналов увеличивается напряжение мускулатуры. Шеминский действительно показал возникновение (или рост амплитуд) токов действия в скелетных мышцах при команде „приготовиться к работе“. Но у Шеминского это происходило за несколько секунд до начала работы, а у нас сдвиг процессов обмена тянулся 2, 3, 4 минуты. Надо подчеркнуть, что никаких признаков движения, которые могли бы быть уловлены самым придирчивым наблюдателем, подметить при действии рабочих сигналов у наших испытуемых не удалось. А обмен возрастал на 100% и более! Можно, конечно, и здесь (как это часто делалось в физиологии) сослаться на возможность увеличенного мышечного тонуса. Если, однако, понимать этот термин строго и точно как меру напряжения мышцы при неизменной ее длине, то надо вспомнить, что сильнейшие произвольные изометрические напряжения (так называемая статическая работа) никогда не вызывают такого роста газообмена, который приближался бы к его росту при сокращениях, чередуемых с расслаблениями мышц („динамическая работа“). Достаточно сказать, что при неподвижном стоянии с грузом в 80 кг потребление  $O_2$  устанавливается на цифрах, близких к тем, которые Ольянская постоянно видела у спокойно стоящего человека, услышавшего звук метронома, сигнализирующего предстоящую работу. Не высказываясь поэтому окончательно, мы все же думаем, что в только что изложенных опытах Ольянской происходила перестройка тканевого обмена на новый уровень, причем этот новый уровень обмена не является, по нашему мнению, простой функцией внешней эффективной деятельности тканей.

Опыты Ольянской с предрабочим повышением газообмена дают подтверждение уже высказанной здесь мысли о том, что условный рефлекс не является изолированным звеном той или иной реакции организма. Методически нам удобно изучать условный рефлекс „в чистом виде“, в виде реакции, осуществляемой лишь до момента подкрепления безусловным раздражителем (в классической павловской методике в виде количества слюны, выделившейся до момента дачи пищи). Нет, однако, решительно никаких оснований считать, что влияние коры на процесс, пущенный ею в ход, прекращается с того момента, как вступает в ход стимуляция данного процесса под влиянием безусловного раздражения. Опыты павловской лаборатории показывают, что величина условного рефлекса может меняться в зависимости от того, продолжается ли действие условного раздражителя во время действия безусловного или же оно прекращается вместе с его началом.

Мы же на очень многих (далее они будут продемонстрированы) примерах видели, что влияние коры мозга на тот или иной процесс сохраняется и после того, как вступила в действие его безусловная стимуляция. В занимающих нас сейчас опытах Ольянской это сказало следующим образом: мы имели величины, характеризующие протекание газообмена во время работы и восстановления в той (большой) серии опытов, где мы вырабатывали условный рефлекс, т. е. там, где работа начиналась через 5 секунд после словесной команды и через 2 секунды после метронома. Здесь не было времени для того, чтобы предрабочие условные рефлексы могли сказаться резко; это опыты, которые, пользуясь терминологией И. П. Павлова, можно назвать опытами с коротко отставленным условным раздражителем. Сопоставим полученные в этих опытах величины потребления  $O_2$  с величинами тех опытов, где между пуском метронома и началом самой работы проходила одна минута, та минута, в течение которой и проявлялось предрабочее условнорефлекторное повышение обмена. Самая работа в обоих случаях была совершенно одинакова. Потребление же  $O_2$  во время работы и кислородный долг после работы, т. е.

общий расход энергии, много выше в том случае, когда выполнению работы предшествует отрезок времени, в течение которого успевают разыгрываться предрабочие, вызванные импульсами с коры, сдвиги.

Коэффициент полезного действия, т. е.  $\frac{A}{E}$  (где  $A$  — общий расход энергии на работу, а  $E$  — энергия, перешедшая во внешнюю механическую работу), ниже в том случае, когда выполнению данной (короткой длительности) работы предшествуют сдвиги, вызванные предрабочими сигналами. Соответствующие данные, показывающие величину коэффициента полезного действия, даны в табл. 31.

Т а б л и ц а 31

Испытуемый	Коэффициент полезного действия	
	при работе, которой не предшествуют условные раздражители	при работе после предварительного действия условных раздражителей
К. . . . .	15,5%	14,1%
К. . . . .	9,0%	8,7%

Можно, конечно, истолковать факт изменения рабочего и после рабочего потребления  $O_2$  как результат того, что работа после минутного действия предрабочих сигналов начинается с иного уровня потребления  $O_2$ . Иными словами, можно понимать этот факт как следствие того, что изменившийся химизм тканей создал иные условия протекания обмена веществ. Категорически возражать против такой гипотезы мы не можем, но заметим, что она совершенно противоречит всей концепции Гилла, концепции, в общих чертах (но не во всех частностях) весьма солидно обоснованной в той мере, в какой Гилл вправе рассматривать обмен как итог химического баланса анаэробных и аэробных реакций. Действительно, по Гиллу кислородный долг обусловлен недостаточным притоком  $O_2$  к мышцам в начале их работы до того момента, когда успела развернуться увеличенная деятельность дыхательно-циркуляторного аппарата. У нас налицо несомненное улучшение в снабжении мышц  $O_2$  к началу работы после минуты действия предрабочих сигналов, увеличивших потребление (а значит, и доставку к мышцам)  $O_2$ . Кислородный же долг вопреки этому увеличен. Нам кажется поэтому более правильным считать, что изменение характера обмена при работе, следующей за периодом действия сигнализирующих ее агентов, зависит от того, что в этом случае импульсы с коры мозга по-иному воздействуют на обмен мышц (а может быть, и печени). Конечно, это влияние многообразное, связанное с изменением всего химизма тела, изменением кровообращения и изменением дыхания, но мы склонны считать, что и во время самой работы обмен в тканях определяется не только характером работы и величиной кровотока, но и нервными или нервно-гуморальными влияниями на обмен, которые возникают в наших экспериментах под влиянием коры головного мозга.

Здесь же отмечу, не вдаваясь в подробности, что, по моему мнению, измененным нервно-гуморальным фоном следует объяснить и тот факт, что обмен веществ при работе, выполняемой через некоторое время после предшествовавшей, оказывается измененным. Это было показано как в опытах Г. Е. Владимирова и других сотрудников, так и в опытах Г. П. Конради (совместно с Слономом, Понугаевой и Марголиной). Все эти авторы видели, что обмен веществ при работе (как потребление, так и выход в кровь молочной кислоты) зависит не только от характера работы и не только от ее интенсивности за единицу времени, но и от факторов, изменявших состояние организма в предшествовавшие отрезки времени.



## ГЛАВА VIII

### КОРКОВЫЕ ИМПУЛЬСЫ И ОБМЕН ВЕЩЕСТВ

(Окончание)

Повышение газообмена при действии сигналов, связанных с мышечной работой, было также доказано в условиях производственной обстановки. Соответствующие опыты были поставлены на шинном заводе „Красный треугольник“ в 1932—1933 гг. на двух рабочих из бригады (8—12 человек), надевающей автокамеры на металлические болванки, имеющие форму незамкнутого овала („дорны“). Работа членов этой бригады заключалась в том, что рабочий, надевая край автокамеры на дорн, быстрым и сильным движением рук и всего корпуса натягивает на него камеру (камера при этом раздувается сжатым воздухом). Физическое напряжение, связанное с этой работой, велико, так как потребление кислорода за пятиминутный период работы составляет около 5 л, хотя около 60—70% всего этого времени падает на микропаузы и проводится при спокойном состоянии или ходьбе.

Газообмен, определявшийся в этих опытах у всегда совершенно спокойно стоявших испытуемых, исследовался за отрезки времени, соответствовавшие следующим событиям, совершавшимся в цехе: 1) сначала бригада выполняла так называемую подсобную работу (приготовление материала, проверка установок с сжатым воздухом и т. д.); 2) после окончания подсобной работы бригада бралась за основную работу; 3) если это требовалось опытом, то в то время, когда вся бригада вела работу, к неподвижно стоявшим испытуемым (у которых определялся газообмен) подходил (по нашей просьбе) бригадир или мастер цеха со словами: „кончайте опыт, надо итти работать“ или „пора на работу, начинайте опыт раньше“ и т. д. Мы, однако, задерживали испытуемых на опыте и после этих замечаний. В течение всего определения газообмена испытуемые рабочие некоторое время стояли, ничего не делая, не производя ни малейших движений, в то время как на них влиял ряд раздражителей, связанных с их производственной работой. Во все это время взятые для исследования фракции выдыхаемого воздуха по возможности разделялись соответственно 1) выполнению остальной бригадой подсобной работы, 2) началу бригадой основной работы и 3) „стимуляции“ со стороны бригадира. Подобные опыты у рабочего места испытуемых проводились как в начале рабочего дня, так и после обеденного перерыва, когда работа начиналась вновь в только что описанном порядке.

Изучая таким образом обмен у неподвижно стоящих рабочих в разные моменты производства, Ольнянская подметила интересный факт градуировки иннервационных влияний на газообмен. Приводим результаты ее опытов (табл. 32).

Мы видим, что потребление кислорода у испытуемых тем выше, чем непосредственнее обстановка опытов связана с их производительной работой.

В той же работе Ольнянской влияние предрабочего повышения обмена было показано еще в другой форме: испытуемые рабочие часто имеют небольшие перерывы в работе, длительностью 5—7 минут. Этот период отдыха является как бы периодом восстановления от предыдущего периода работы; соответственно с этим потребление  $O_2$  в течение отдыха падает. Но в последнюю минуту перед началом нового периода работы потребление  $O_2$  (и легочная вентиляция) резко растут, а дыхательный коэффициент падает (рис. 62), так

Таблица 32

Величина потребления  $O_2$  у спокойно стоящих испытуемых  
(средние цифры ряда опытов в  $см^3$  за 1 минуту)

	Испытуемые	
	Х.	П.
До начала рабочего дня, когда в цехе еще работает „чужая“ бригада предыдущей смены . . . . .	372	373
В перерыв между сменами, когда предыдущая бригада ушла и в цехе работы нет . . . . .	317	315
В начале рабочего дня, когда „своя“ бригада подготавливает рабочее место . . . . .	357	378
В начале работы, когда „своя“ бригада начинает подсобную работу . . . . .	369	412
В следующий период, когда „своя“ бригада уже начала основную работу . . . . .	396	461
В период интенсивной работы бригады, когда бригадир торопит со скорейшим окончанием опыта . . . . .	483	491
В цехе, при полном отсутствии работы в общезаводской выходной день . . . . .	281	307

как конец минутного периода всегда соответствовал началу следующего периода работы.

В последнее время основные факты Ольнянской были подтверждены также Н. С. Савченко и Смирновым в опытах на собаках. Савченко, а также Смирнов обнаружили, что собаки, которых ежедневно заставляли бегать в топчаке, имеют при полном мышечном покое в комнате, где находится топчак, более высокий обмен (большое потребление  $O_2$ ), чем в комнате, где собак бегать никогда не заставляли (рис. 63). Очевидно обстановка, в которой собаку ежедневно заставляют работать, вызывает повышение обмена, несмотря на полный мышечный покой лежащего животного.

При этом, когда животное лежит на топчаке, его газообмен еще выше, чем в том случае, когда оно лежит на полу в комнате, где стоит топчак. Савченко показал также, что в периоды, когда собака ежедневно бегала в топчаке со скоростью 7,5 км в час, влияние обстановки бега на обмен покоя сказывается резче, чем в периоды, когда собаке задавалась скорость бега в 3,5 км час. Это иллюстрирует рис. 64.

Когда мы убедились, что интенсивность расхода энергии может регулироваться импульсами, возникающими в мозговой коре, мы встали перед необходимостью некоторого пересмотра взглядов на так называемый „основной обмен“. Если величина энергетических трат зависит не только от степени мышечного покоя (или деятельности) и не только от условий температуры и питания, если эта величина может в большей мере определяться также иннервацион-

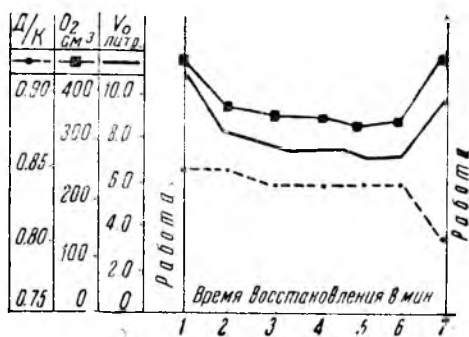


Рис. 62. Опыт от 28/X 1932 г. Испытуемый Х. Газообмен в мастерской завода по вулканизации автокамер.

$V_0$  — легочная вентиляция;  $O_2$  — потребление кислорода; Д. К. — дыхательный коэффициент во время восстановительного периода сразу по окончании работы (1—6 минут). На 7-й минуте начинается предработный период, после которого испытуемый приступил к работе.

ными воздействиями с коры больших полушарий, то величина обмена веществ покоя не может расцениваться вне связи со всем комп-

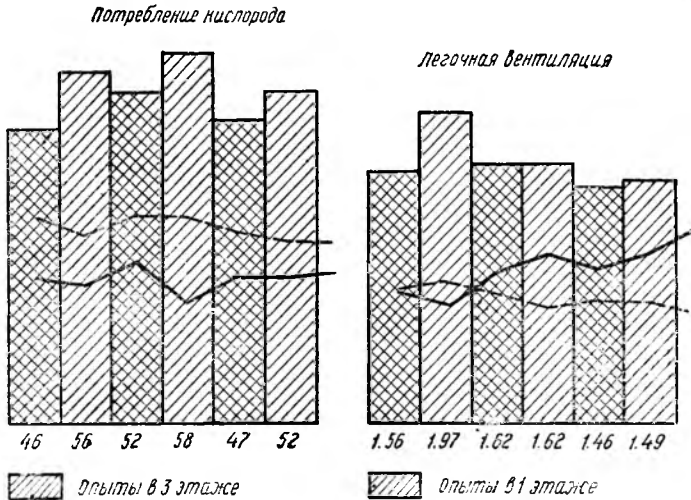


Рис. 63. Влияние обстановки опыта на газообмен в покое в течение 4 месяцев. Каждый столбец представляет среднюю величину из недельных опытов.

лексом раздражителей, действующих на нервные центры и при так называемом покое. В правильности такого взгляда нас особенно убедили те опыты Ольнянской, где было показано, что величина обмена покоя может под влиянием нервных импульсов значительно измениться не только на короткий период „предрабочего“ повышения обмена, но и на весьма длительный отрезок времени. Эти опыты были проведены в связи с уже упомянутым изучением „предрабочего“ обмена в производственной обстановке и заключались в тщательном определении исходного („дорабочего“) газообмена в лаборатории. Последняя представляла собой отдельную комнату, находящуюся этажом выше того цеха, где работали испытуемые, но отделенную от коридора, соединяющего ряд цехов, тонкой перегородкой, через которую проникали все звуки заводской жизни. При этом определение газообмена производилось по всем правилам определения основного обмена (сидя, а также и стоя, всегда натощак через полчаса после спокойного лежания). Мы были поэтому сначала даже несколько поражены сравнительно высокими цифрами обмена у наших подопытных. Эти цифры приведены в табл. 33.

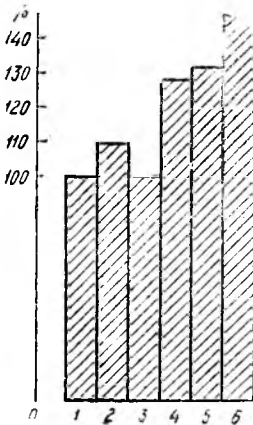


Рис. 64. Влияние обстановки опыта на потребление  $O_2$  в покое.

1 — основной обмен на полу, в покое, в отдаленной комнате; 2 — основной обмен на полу, в покое, в комнате с третбаном, где собака совершила бег; 3 — основной обмен на полу, в покое, в комнате, расположенной рядом с комнатой, где стоит третбан; 4 — обмен в покое, на третбане, в дни бега со скоростью 3,5 км/час; 5 — обмен в покое, на третбане, в дни бега со скоростью 7,1 км/час; 6 — обмен в покое на третбане, в дни бега со скоростью 13 км/час.

Сопоставляя 2-й и 3-й столбцы табл. 33 с 4-м столбцом этой же таблицы, мы видим, что при исследовании в лаборатории обмен

повышен не только за 30—40 минут до начала работы, но и за 5—6 часов до начала работы. Наряду с этим в общезаводской выходной день, когда на заводе полная тишина, обмен в лаборатории (а в эти дни и в цехе; см. последний столбец табл. 29) приближается к величинам, рассчитанным по стандартам Бенедикта-Гарриса.

Таблица 33

*Потребление кислорода у рабочих шинного завода в различных условиях (средние цифры)*

Испытуемый	Расчет по стандартам Бенедикта	В лаборатории				В цехе в выходной день	
		за 30—40 минут до работы		за 5—6 часов до работы в рабочий день		сидя	стоя
		сидя	стоя	сидя	стоя		
А. . . . .	242	302	329	318	331	255	278
П. . . . .	257	344	365	355	367	291	297

На основании этого факта мы должны признать, что в зависимости от каких-то процессов, без сомнения обусловленных деятельностью высших отделов головного мозга, обмен веществ может длительно устанавливаться на повышенном уровне. Естественнее всего допустить, что весь комплекс раздражителей заводской жизни: отдаленный шум машин, стук провозимых по коридору тележек с материалом, а также, видимо, ожидание работы, действует на нервную систему таким образом, что обмен веществ устанавливается на большей высоте, чем это соответствует обстановке действительно полного „покоя“.

Эта возможность длительных установок обмена покоя<sup>1</sup> на уровне, зависящем от агентов, действующих на кору мозга, кажется нам, пожалуй, еще более существенной, чем возможность кратковременного сдвига обмена, когда условный раздражитель лишь на короткое время предшествует агентам, приуроченно изменяющим обмен. Мы считали поэтому необходимым сосредоточить внимание на исследовании длительных установок обмена веществ на различных уровнях, зависящих от импульсов, возникающих в коре мозга. Это было сделано как путем изучения сдвигов обмена в связи с терморегуляцией (см. ниже), так и путем изучения (у собак) газообмена в той обстановке, в которой до этого многократно происходило введение в организм тироксина.

Тироксин, как известно, является гормоном, уже в очень малых дозах повышающим обмен веществ, причем этот рост обмена развивается постепенно и резко всего выражен через несколько дней после введения гормона. В опытах Ольнянской исследование газообмена велось ежедневно на здоровых собаках через 18—22 часа после их кормления. Исследование газообмена проводилось по методу Цунтца-Холдена.

Определение основного обмена производилось у совершенно спокойно лежащих, нефиксированных собак. После 30 минут спокойного лежания животному надевалась специально сконструированная для собак дыхательная маска, выдыхательный вентиль которой был соединен при помощи резинового шланга с газовыми часами, через которые и происходило дыхание. Подопытное животное было отделено от всей газообменной установки и экспериментатора экраном (рис. 65).

<sup>1</sup> И здесь, и в дальнейшем под покоем понимается отсутствие мышечной деятельности.

Основной обмен определялся в течение 2—6 часов. Фракции выдыхаемого воздуха забирались каждые 15 минут. Одновременно с учетом выдыхаемого воздуха производилось наблюдение и за частотой дыхания. Материал обрабатывался по методу средних цифр. В помещаемых ниже таблицах все данные представлены за 1 минуту.

Само собой разумеется, что исследованию „основного обмена“ предшествовал очень длительный период подготовки животного ко всей обстановке опыта, особенно к дыханию через маску. Для определения основного обмена на собаках в условиях спокойного лежания в течение нескольких часов необходимо обращать особое внимание на возможно полное изолирование подопытного животного от посторонних раздражителей и на максимальное постоянство условий опыта. После очень длительной тренировки (2—4 месяца) удавалось получать у собак в нормальных экспериментальных условиях почти

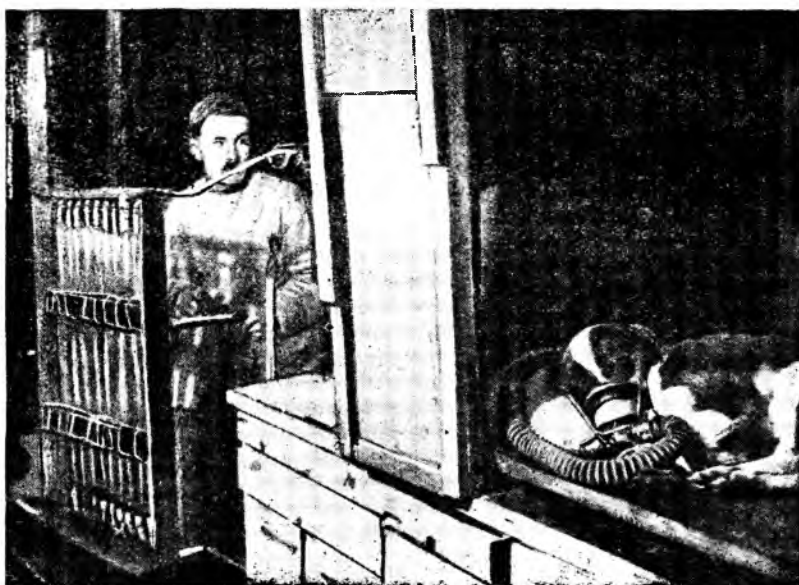


Рис. 65. Обстановка опыта по исследованию газообмена у собаки.

постоянные цифры основного обмена. За пятичасовой опыт потребление  $O_2$  колебалось в сторону плюса и минуса от средней цифры максимум на 2—3%; колебания день ото дня также не выходили за эти пределы. Однако сильные шумы и вообще посторонние раздражители это постоянство несколько нарушали (обмен мог при этом возрастать на 15—20%). Далее были поставлены контрольные опыты с целью выяснения действия укола иглой шприца и влияния введенного под кожу животного раствора Рингера на газообмен. Результаты этих опытов (табл. 32) показывают, что введение раствора Рингера после нескольких проб не оказывало никакого влияния на изменение величины потребления  $O_2$ , легочной вентиляции ( $V_0$ ) и дыхательного коэффициента ( $D. K.$ ) в условиях определения основного обмена.

После этих предварительных опытов Ольнянская стала вводить животным тироксин (0,3—0,45 мг на 1 кг веса) под кожу, причем каждой инъекции за 2 минуты предшествовало зажигание лампочки в затемненной комнате (рис. 66). Кривая А показывает изменение обмена под влиянием тироксина. Максимум повышения обмена наступает, как видно, на 2—3-й день после введения гормона (факт, согласующийся с данными литературы).

Инъекции тироксина в приведенных выше дозах и в сопровождении вышеуказанных раздражителей были проведены у одной из таких собак 3 раза, а у другой 5 раз (повторная инъекция производилась, конечно, лишь после того, как исчезало действие предыдущей инъекции на обмен). После этого собакам была сделана инъекция физиологического раствора (сама по себе, как мы видели из табл. 34, на обмен не влияющая). Эта инъекция была произведена в обстановке введения тироксина (т. е. сопровождалась зажиганием лампочки при затемненном окне). Оказалось, что введение раствора Рингера под кожу животного (в сочетании с вышеуказанным добавочно действовавшим агентом) подействовало как условный комплексный раздражитель. Этот раздражитель (инъекция и вся обстановка инъекции физиологического раствора) вызвал типичную волну повышения основного обмена, длящуюся примерно то же самое время, что и волна роста обмена от тироксина (рис. 66, В).

Из рис. 66, В видно, что величина потребления кислорода собакой на другой день после применения условного раздражителя сильно возрастает. Повышение это равняется 31,7% исходной величины. Легочная вентиляция также повышается на 21,2%. На 3-й день после применения инъекции раствора Рингера наблюдаются более низкие величины газообмена. Потребление  $O_2$  повышено в среднем на 14,6% против исходного уровня, а легочная вентиляция — на 6%. На 4-й день

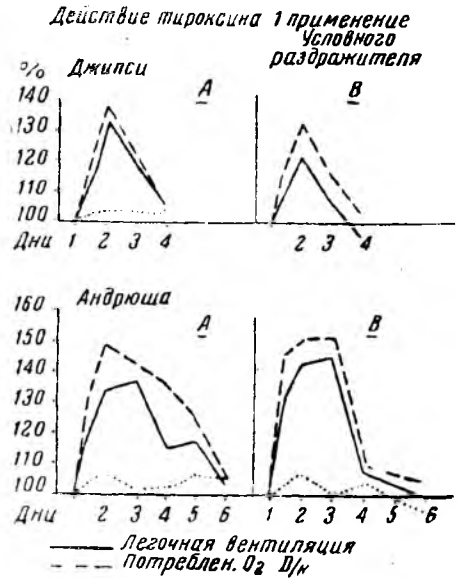


Рис. 66. Действие тироксина и влияние условного раздражителя на газообмен.



Рис. 67. Влияние тироксина и действие условного раздражителя на величину легочной вентиляции (сплошная линия) и потребление  $O_2$  (пунктирная линия).

размерами легочной вентиляции и потребления  $O_2$  по величине те же, что наблюдались до применения условного раздражителя. Дыхательный коэффициент под влиянием действия условного раздражителя изменяется очень незначительно. Когда обмен вернулся к тому уровню, на каком был раньше, т. е. к своей более или менее постоянной величине, был опять введен рингеровский раствор в сочетании с зажига-

нием света и одновременным затемнением комнаты, где ставились опыты. В результате снова наблюдалось повышение величины основного обмена, особенно величины потребления  $O_2$  на протяжении нескольких дней, максимальное — на 2-й день после условного раздражения (рис. 67).

При возвращении величины основного обмена к норме (в третий

Таблица 34

Классы собак	Дата	До введения раствора Рингера						После введения раствора Рингера						Среднее		
		1-й час			2-й час			1-й час			2-й час					
		I	II	III	IV	I	II	I	II	III	IV	I	II			
Джинси	15/VII	3,0	3,0	2,8	2,9	2,8	2,9	2,9	2,8	2,9	2,8	2,9	2,9	3,0	2,9	
	1933 г.	105	107	105	109	107	108	107	107	106	108	108	106	106		107
	Д.К.	0,73	0,74	0,72	0,73	0,72	0,73	0,73	0,73	0,72	0,74	0,73	0,72	0,72		
20, XI	$V_0$ в л . . .	2,9	2,9	2,9	3,0	2,9	2,9	2,9	2,9	3,0	3,0	2,9	2,9	2,9	3,0	
	$O_2$ в см <sup>3</sup> . . .	108	106	104	107	108	104	106	104	108	108	110	106	105		108
	Д.К. . . . .	0,74	0,75	0,73	0,72	0,71	0,72	0,72	0,73	0,72	0,71	0,72	0,73	0,72		
Андрюши	28/V	3,1	3,0	2,9	2,9	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	2,9	3,0	3,0	3,0	3,0	
	$O_2$ в см <sup>3</sup> . . .	110	111	107	106	107	110	108	110	112	111	115	110	111		112
	Д.К. . . . .	0,75	0,75	0,72	0,72	0,71	0,72	0,73	0,73	0,72	0,73	0,73	0,74	0,75		
17/VI . . .	$V_0$ в л . . .	2,9	3,0	2,9	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	2,9	2,9	2,9	2,8	2,9	2,9	
	$O_2$ в см <sup>3</sup> . . .	112	111	114	110	109	112	111	111	114	116	109	114	110		114
	Д.К. . . . .	0,74	0,75	0,75	0,74	0,72	0,72	0,74	0,74	0,72	0,71	0,73	0,72	0,72		

раз) инъекцией физиологического раствора была опять вызвана волна повышения основного обмена, как и прежде длящаяся несколько дней. Во всех опытах с применением действия условного раздражителя, так же как и в опытах с действием тироксина, величина окислительных процессов повышается больше, чем величина легочной вентиляции (рис. 66).

Выработанный условный рефлекс оказался чрезвычайно стойким и почти равным по величине безусловному (рис. 67). Угасание этого условного рефлекса, как видно из того же рисунка, наступило только после 9 применений условного раздражителя без подкрепления его безусловным. При этом следует подчеркнуть, что при применении условных раздражителей вначале, как указывалось выше, давался полный комплекс, затем, начиная с 6-го применения условного раз-



Рис. 68. Влияние тироксина и действие условного раздражителя на потребление O<sub>2</sub>.

дражителя, производилось только лишь зажигание света в затемненной комнате, где ставились опыты (без инъекции).

Эти результаты были получены на 6 собаках. При этом у 2 собак обмен исследовался в закрытой системе (в камере Реньо-Шатерникова), т. е. без надевания маски, и исследование проводилось и утром, и вечером (тироксин или его „условное“ введение всегда производилось по утрам). Здесь, значит, исследование обмена производилось не в той обстановке, в которой вводился тироксин. Несмотря на это, результат совершенно тот же: после воспроизведения обстановки инъекции тироксина обмен веществ на 3—4-е сутки устанавливается на повышенном уровне (рис. 68).

После того как основные результаты вышеизложенных работ были опубликованы, появились по этому поводу некоторые исследования и высказывания. На страницах оппенгеймеровского Handbuch о наших опытах было сказано Леманом, что они чрезвычайно важны, если они правильны. Думаю, что безупречная строгость фактического материала Ольнянской, так же как и нижеизлагаемых фактов о кортикальных влияниях на теплопродукцию, сомнений вызвать не может. Каждое из положений, которое мы здесь обосновали, подтверждено длительными сериями опытов, не менее чем на 4—5 людях или 4—5 животных (только опыты на производстве проведены лишь на 2 лицах). Если просмотреть все протоколы опытов Ольнянской (как опубликованные, так и неопубликованные), то приходится прямо поражаться тому исключительному постоянству обмена (при строго постоянных условиях, конечно), которое достигнуто в ее опытах. Это показывает полное владение всеми условиями опыта, позволяющее получать совершенно точно и неизменно повторяющиеся величины обмена. Вместе с тем занимающие нас здесь изменения обмена под влиянием корковых импульсов воспроизводились при соответствующих условиях всегда без исключения с полной точностью, приближая нас к осуществлению того требования, которое 100 лет назад выдвинул Иоганн Мюллер: „Хороший физиологический опыт характери-



зует то, что он, подобно хорошему физическому опыту, в любом месте, в любое время при постоянных условиях должен давать один и тот же, недвусмысленный, всегда подтверждаемый результат“.

Если толкование механизма занимающих нас явлений может вызывать некоторое разноречие (этим вопросом мы подробно займемся в главе XX), то самый факт кортикальных влияний на обмен должен быть, мне кажется, признан как бесспорный.

Полного повторения опытов Ольянской в других лабораториях еще не произведено. Я должен, однако, с удовлетворением отметить, что в согласии с нашими фактами стоят исследования Василевского и Кагана и особенно Д. И. Шатенштейна.

Эти исследования установили резкое изменение в протекании газообмена во время работы под влиянием гипнотического внушения, сводившегося к внушению выполнения либо более тяжелой, либо более легкой работы, чем та, которая выполнялась фактически. В первом случае газообмен возрастал, во втором снижался. Различные, интересно задуманные вариации опытов Шатенштейна убедительно говорят за то, что изменения газообмена при внушении могут зависеть от влияния нервных центров на обмен веществ (таковы, например, опыты Шатенштейна, где газообмен спокойно лежащего человека возрастал под влиянием внушения, что им окончена тяжелая мышечная работа<sup>1</sup>).

Я считаю полезным остановиться в этом аспекте на том значении, которое могут иметь опыты с применением гипнотического воздействия для решения вопросов о регуляторной роли коры больших полушарий. Гипнотическое воздействие, вызывая фокус возбуждения в определенном (функционально понимаемом) центре коры, конечно, является одним из способов стимулирования кортикальных влияний на все процессы в теле. В отдельных случаях подобный прием действительно позволяет в ясной форме продемонстрировать существование кортикальных влияний на тот или иной процесс (например, в опытах Шатенштейна, а также Бритвана). Мне хочется, однако, предостеречь от чрезмерного увлечения этим приемом исследования, и я бы позволил себе даже сказать, что исследование изменений „вегетативных“ функций во время гипнотических воздействий, может быть, больше даст для анализа явлений гипноза, чем для анализа механизма кортикальных регуляций.

Когда мы пользуемся гипнозом, то в область, и без того трудную для исследования вследствие сложного переплетения ряда разнообразных и сталкивающихся факторов, мы вводим еще один, физиологически почти не изученный фактор. Это состояние, которым мы все же владеем недостаточно, которое мы не умеем градуировать, которое первично вызывает сдвиги не только в коре мозга. Очень возможно, что гипнотическое состояние само по себе, независимо от характера суггестивного воздействия, вызывает резкие (и еще не изученные) пертурбации во всей иннервации вегетативных процессов. Состояние подкорковых центров при гипнозе также нельзя приравнивать к их состоянию при нормально функционирующей мозговой коре.

На этом основании мне представляется, что завещанный нам Павловым метод исследования образования, значения и свойств кор-

---

<sup>1</sup> Отрицательные результаты в опытах подобного же характера, как у Шатенштейна и Василевского с Каганом, были получены Левиным и Эголинским, говорящими об „ограниченной амплитуде“ вмешательства коры в вегетативные функции. Факты, представленные этими авторами, однако, совершенно неубедительны. Цифровые результаты опытов наших уважаемых критиков также далеко не во всем подкрепляют их выводы (см. убедительное опровержение этих опытов у Шатенштейна).

ковых временных связей является наиболее могущественным орудием для разработки всех вопросов физиологии головного мозга. Понятно, что этим, как уже говорилось, отнюдь не исключается целесообразность применения в отдельных случаях других методов исследования в сопоставлении с результатами изучения временных связей. Не следует только, как мне думается, необоснованно усложнять проблему, внося в нее вопросы, мало помогающие физиологическому анализу роли мозговой коры. Таким не совсем оправданным на мой взгляд осложнением является предпринятое Ефимовым исследование газообмена при „воображаемой“ работе. Ефимов доказал, что у спящего лежащего человека газообмен увеличивается при виде работы. Это вполне подтверждает наши данные. Кроме того, Ефимов показал, что когда испытуемый „воображал“ исполнение им работы, то его обмен довольно резко возрастал. Что может дать этот факт? Доказывает ли он, что кора мозга способна изменять обмен? Если в доказательстве самого факта (а не в анализе его механизма) есть дальнейшая необходимость, то почерпнуть это доказательство в опытах Ефимова трудно, ибо при „воображении“ работы почти невозможно избежать развития мускулатурой ритмических напряжений того же характера, что и при работе (известно, что все фокусы с „угадыванием мыслей“ основаны на выполнении движений, соответствующих мысленно осуществляемому акту). Если же считать, что исследование газообмена при „воображаемой“ работе может содействовать анализу физиологических механизмов, лежащих в основе психических явлений, то это значит встать на путь недопустимого упрощения.

Позволяя себе эти критические замечания, я, само собой разумеется, не хочу переоценивать результаты исследований моих лабораторий. Наоборот, я считаю, что нами сделаны только самые первые шаги в изучении влияния коры мозга на обмен веществ (и другие разбигаемые свойства тканей), и я горячо надеюсь, что дальнейшие исследования ряда работников смогут многое дополнить, а может быть, и изменить в развиваемых здесь представлениях. Механизм влияния коры мозга на обмен, пути этих влияний, их значение (нормальное и патологическое) — вот вопросы, разработка которых едва начата и ответ на которые может дать много неожиданного. Думается только, что эта разработка не должна отвести нас в сторону от испытанного пути физиологического анализа.

## ГЛАВА IX

### КОРА МОЗГА В ЕЕ ЗНАЧЕНИИ ДЛЯ РЕГУЛЯЦИИ ОБМЕНА ТЕПЛА

(терморегуляции)

Температура тела является, как хорошо известно, итогом двух противоположно влияющих факторов — выработки тепла (теплопродукции) и отдачи тепла в наружную среду (теплоотдачи). Хотя оба эти явления — теплопродукция и теплоотдача — свойственны всякому живому (а теплопередача и неживому) объекту, но регуляция этих явлений, обеспечивающая постоянство температуры тела, является результатом тонких нервно-гуморальных колебаний в выработке и отдаче тепла. При этом изучение регуляции температуры тела представляет особый интерес как изучение одной из филогенетически наиболее молодых функций организма. В то время как регуляция дыхания, кровообращения, пищеварения обнаруживается у всех позвоночных животных, регуляция отдачи и выработки тепла, которая обеспечивает поддержание постоянной температуры тела, обнаружи-

вается только у птиц и млекопитающих. Все остальные живые организмы этой регуляцией не обладают (пойкилотермные животные).

Явления терморегуляции основываются, как известно, на том, что увеличение выработки тепла в организме или нагревание организма извне высокой температурой среды сопровождается ростом теплоотдачи. Наоборот, при действии низкой температуры среды, могущей вызвать охлаждение тела, наступает рост теплопродукции и уменьшение теплоотдачи. Так как выработка тепла зависит единственно от интенсивности химических реакций обмена веществ, то регуляцию последнего, регуляцию, которая обеспечивает рост обмена при охлаждении тела, называют химической терморегуляцией. Так как, с другой стороны, отдача тепла осуществляется физическими процессами излучения тепла, проведения тепла и испарения воды с поверхности тела, то регуляцию теплоотдачи (ее рост при нагревании и падение при охлаждении) называют физической терморегуляцией.

Исследованиями физиологов второй половины прошлого века (Клод Бернар, Рише, Аронсон и Сакс и др.) твердо установлено, что нормальное протекание физической и химической терморегуляции возможно лишь при целостности и нормальной дееспособности нервных центров промежуточного мозга и мозгового ствола. Гомойотермное животное (животное с постоянной температурой) становится пойкилотермным, если его большие полушария вместе с промежуточным мозгом удалены. Работы Креля и Изеншмидта и других авторов установили, что областью, имеющей ближайшее отношение к регуляции теплообмена, являются центры подбугровой области (*hypothalamus*), особенно, повидимому, области ее серого бугра (*tuber cinereum*). Эти центры в свою очередь могут получать импульсы от *corp. striatum* (Рише, Аронсон и Сакс), раздражение которого (уколом, так называемый „тепловой укол“) вызывает рост температуры тела. Основным фактором, определяющим возникновение (или изменение) импульсов, регулирующих температуру тела, является изменение температуры крови. Уже очень незначительное повышение температуры крови, притекающей к промежуточному мозгу, вызывает такое изменение в его центрах, в результате которого наступает увеличение теплоотдачи и (иногда) длительное снижение теплопродукции. Итогом является снижение температуры тела. Наоборот, падение температуры крови вызывает такое изменение состояния терморегуляторных центров, при котором наступает рост теплопродукции и снижение теплоотдачи. Следствием является рост температуры тела. Нужно представить себе, что терморегуляторные центры как бы „установлены“ на поддержание определенной температуры тела; падение температуры тела (крови) ниже этого уровня вызывает, вследствие воздействия на соответствующие центры, процессы, обеспечивающие рост температуры тела. Повышение температуры тела выше этого уровня вызывает противоположные изменения, снижающие температуру.

Мы не можем осветить здесь ряд важных вопросов, относящихся к критике учения о локализации этих центров (см. Тауэр, Тернер, Изеншмидт и др.) и о тех механизмах, посредством которых изменение состояния центров терморегуляции обеспечивает изменение теплоотдачи и теплопродукции. Напомним лишь, что изменение теплопродукции осуществляется главным образом путем изменения обмена в печени и в скелетных мышцах. Эти изменения обмена зависят (если отвлечься от изменений тонуса мышц и от их увеличенной деятельности, например, вследствие дрожания) от воздействия, оказываемого симпатической нервной системой и адреналином на обмен веществ печени и мускулатуры. Лишение мышц и печени их симпа-

тической иннервации делает невозможным, или почти невозможным, увеличение их обмена в ответ на охлаждение тела (Фрейд, Янсен, Орбели и Тонких, Ашер, Кэннон). Таким образом, центры терморегуляции при соответствующей стимуляции изменяют состояние вегетативной нервной системы (главным образом ее симпатического отдела), благодаря чему устанавливается зависимость между уровнем теплопродукции и уровнем температуры тела. Наряду с этим центры терморегуляции влияют на выработку адреналина надпочечниками и тироксина щитовидной железой таким образом, что падение температуры тела ведет к увеличенной выработке (или увеличенному переходу в кровь) этих гормонов, стимулирующих теплопродукцию вследствие увеличения процессов тканевого обмена (Кэннон, Изеншмидт мл.). Что касается физической терморегуляции (регуляции теплоотдачи), то она осуществляется, во-первых, путем изменения кровообращения в коже и слизистых оболочках (увеличенный приток крови к поверхности тела увеличивает теплоотдачу), а во-вторых, путем изменения количества воды, испаряемой с поверхности тела. Чем больше испарение жидкости с поверхности тела, тем больше теплоотдача. У человека и некоторых животных (копытных, обезьян) наибольшую роль играет в этом отношении потоотделение; у животных же, не имеющих потовых желез, место потоотделения занимает явление терморегуляторного полипноэ. Последнее заключается в очень частом дыхании, сочетаемом с обильным слюноотделением, обеспечивающим испарение больших количеств воды (т. е. большую теплоотдачу) с поверхности дыхательных органов и с полости рта.

Сделанные здесь очень беглые и схематизированные указания на основные положения физиологии терморегуляции преследуют одну цель: показать, что поддержание постоянства температуры тела осуществляется благодаря сопряженным действиям целого ряда систем организма, действиям, которые объединяются, интегрируются в механизм терморегуляции с помощью иннервационных влияний, главным образом на процессы обмена, кровообращения и потоотделения (или дыхания).

Иннервационные влияния на только что указанные функции существуют у всех позвоночных, но только у высших животных они стоят с температурой тела в такой закономерной связи, которая обеспечивает выравнивание температурных сдвигов. Важным результатом работы ряда физиологов конца прошлого и начала текущего века является положение о зависимости процессов терморегуляции от деятельности аппарата промежуточного мозга. Применяемая нами методика изучения нормальных функций организма в их зависимости от работы высшего этажа головного мозга поставила вопрос и о роли корковых влияний на теплообмен. Уже работы лаборатории проф. Синельникова установили, что процессы теплоотдачи могут стимулироваться вследствие образования временных связей. Наши же исследования специально посвящены вопросу зависимости всех сторон терморегуляторных процессов и температуры тела от деятельности мозговой коры. В проведении этих исследований основную роль сыграл один из моих ближайших сотрудников А. Д. Слоним с группой работников газообменной лаборатории нашего отдела и лаборатории Сухумского питомника.

Когда перед нами встала проблема изучения кортикальной регуляции теплообмена, мы уже располагали данными Ольнянской, показывающими возможность условнорефлекторного повышения интенсивности окислительных превращений, т. е. выработки в организме тепла. Было также показано (Александров), что у собак раздражитель, несколько раз сочегавшийся с мышечной работой, ведет к повышению температуры тела.

Эти опыты ставились следующим образом. Собаки в течение  $\frac{1}{4}$  часа держали на спине груз (16 кг дробы, насыпанной в повешенный на спину мешок). Регистрировалась температура тела. До начала навешивания груза и несколько раз в течение мышечной работы производились раздражения звуком (свистком). Под влиянием работы (пока животное не было тренировано) температура его тела возрастала (на  $0,3-0,8^\circ$ ). Когда после 3 опытов (3 дня подряд), в течение которых многократное применение свистка сочеталось с работой, свисток был применен изолированно, без навешивания собаке груза, температура тела поднялась. Это тем более показательно, что вне работы (или связанного с ней свистка) температура тела от начала к концу опыта падала, а не повышалась. Значит, здесь опять налицо возможность коркового стимулирования обмена (именно выработки тепла), что ведет к повышению температуры. Это состояние сохраняется до тех пор, пока не наступает увеличение теплоотдачи, соответствующее росту теплопродукции (см. об этом ниже).

Чтобы перейти к изучению высших форм регуляции баланса тепла, надо было показать, что, во-первых, временные связи могут быть образованы не только на базе повышения обмена при мышечной работе и введении тироксина, как у Ольянской, но также на базе того роста энергетических затрат, который наступает в порядке безусловного рефлекса в ответ на охлаждение тела. Нужно было установить, можно ли в результате возникновения импульсов с коры мозга получить не только повышение обмена, но и его понижение. Необходимо было изучить кортикальную регуляцию теплоотдачи и весь этот материал проанализировать с учетом того конечного результата, который в данном случае является важнейшим, т. е. с учетом изменений температуры тела. Это и послужило предметом наших исследований, при обсуждении которых мы начнем с изложения кортикальной регуляции теплоотдачи.

В смысле удобства изучения и демонстративности наиболее благодарным объектом для изучения кортикальной регуляции теплоотдачи является, пожалуй, так называемое терморегуляторное полипноэ, т. е. учащенное дыхание, обуславливающее испарение больших количеств воды с поверхности полости рта и дыхательных путей. Полипноэ, правда, не играет никакой роли у человека, у которого оно вообще не встречается, но у собак и всех млекопитающих, не имеющих потовых желез, оно представляет важнейший способ борьбы с перегреванием.

В настоящее время бесспорно, что осуществление терморегуляторного полипноэ происходит главным образом в результате импульсов, возникающих в иннервационных аппаратах серого бугра и переднего мозга (Рэнсон, Бард). Мезэнцефалический (Рэнсон и др., Стелла) и бульбарный дыхательные центры сами по себе не могут обеспечить осуществления этой реакции. Изменения химизма крови, играющие столь важную роль в обычной регуляции дыхания, не имеют почти никакого значения в осуществлении полипноэ (Рише, Уилсон и Хаммуда, Анреп и Хаммуда). При этом терморегуляторное полипноэ является реакцией чрезвычайно тонкой, чрезвычайно быстро прекращающейся (скорее всего, благодаря торможению) при всяком незначительном воздействии на животное [например, при надевании дыхательной маски, при окрике, при болевом раздражении (Рише)].

Более того, исследованиями нашей лаборатории было показано, что при терморегуляторном полипноэ имеется скачкообразный переход к качественно иному дыхательному ритму по сравнению с нормальным дыханием, уже несколько учащенным вследствие повышения температуры среды (или роста теплопродукции). Спокойное дыхание у собаки характеризуется 18—25 дыхательными в минуту; дыха-

ние при незначительном нагревании может доходить до 80—100, даже 120 в минуту. При переходе же к полипноэ всегда имеется крутой скачок к частоте дыханий 200—250 в минуту (по Рише до 400 в минуту). Частоты дыханий, лежащей в промежутке 100—120 и 200—240 в минуту, нам никогда видеть не удавалось, несмотря на большое количество опытов на многих собаках (Слоним и Нестеровский, Попова-Царева). Рис. 69 иллюстрирует это положение и не оставляет сомнения в том, что при терморегуляторном полипноэ мы действительно имеем переключение дыхательной иннервации на новый ритм и, можно считать, качественно иной тип деятельности.

Процесс этого переключения (временное синхронное существование обоих механизмов) можно было наблюдать на многих опытах.

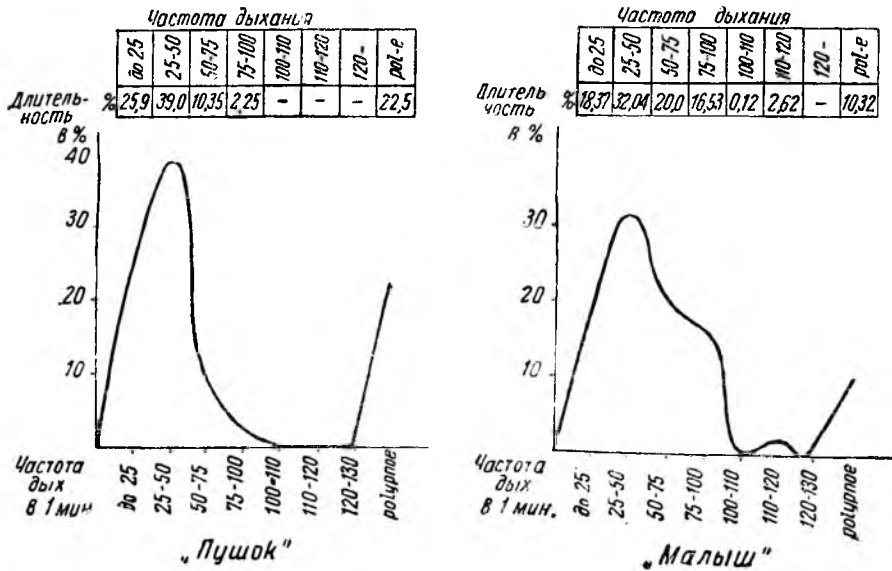


Рис 69. Средняя длительность различных периодов дыхания в процентах по отношению к длительности опыта.

При частоте дыхания 45—50 дыхательных движений в минуту на фоне вдоха появляются дополнительные, более учащенные поверхностные дыхания (рис. 70, 1), продолжающиеся всего несколько секунд и имеющие частоту дыхания, наблюдаемую при тепловой одышке. При частоте дыхания 75—100 в минуту наблюдается новый тип записи: линия, соединяющая верхние точки кимограммы, описывает довольно правильные волны (рис. 70, 2А и 2Б). Такое периодическое увеличение и уменьшение емкости легких дополнительно воспроизводит, повидимому, вдох и выдох, что при одновременно существующем поверхностном учащенном дыхании осуществляет две функции легочного дыхания: функцию газообмена и функцию теплоотдачи. Полное же переключение на механизм тепловой одышки мы имеем с появлением отчетливо выделяющихся, более или менее длительных приступов истинного полипноэ, описанного и изученного Рише.

Эти особенности терморегуляторного полипноэ делали заманчивым специальное изучение вопросов о роли корковых импульсов в осуществлении и поддержании полипноэ. Эта задача в известной степени разрешена работой Слонима и Нестеровского и особенно весьма обстоятельным исследованием Т. В. Поповой-Царевой.

В исследованиях этих авторов было совершенно точно показано, что терморегуляторное полипноэ чрезвычайно легко воспроизводится

вследствие выработки условного рефлекса. Обстановка, в которой полипноэ несколько раз возникало под влиянием увеличенного теплообразования, начинает вызывать полипноэ и „само по себе“, без того, чтобы было применено воздействие, непосредственно затрагивающее теплообмен. Этот факт не является новым, так как уже работами лаборатории проф. Синельникова (Молдавский, Великанов) и Хаммуда была установлена возможность воспроизведения типичного терморегуляторного полипноэ вследствие образования условного рефлекса. Там же было показано, что в обстановке перегревания, даже без всякого перегревания, происходит изменение секреции слюны, а не

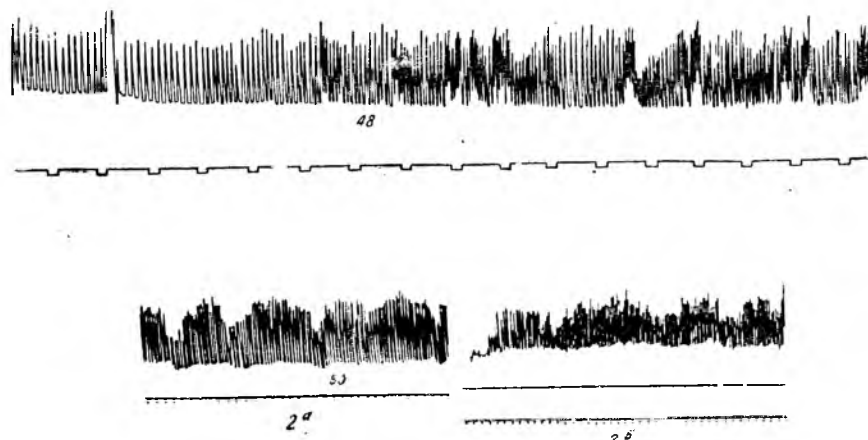


Рис. 70. Кривая записи дыхательных движений собаки при развитии полипноэ (объяснение в тексте).

только резко учащенное дыхание. Изученная Парфеновым (в лаборатории И. П. Павлова) безусловная реакция слюнных желез в ответ на перегревание тоже, следовательно, может воспроизводиться импульсами с мозговой коры (Синельников).

Мы поставили себе целью более углубленно изучить механизм этого явления в его значении для терморегуляции в целом. Это нам казалось особенно существенным потому, что вышеизложенными фактами была доказана возможность кортикальной регуляции расхода энергии, т. е. выработки тепла. Это заставило поставить вопрос об условнорефлекторном терморегуляторном полипноэ как о реакции, могущей возникать в ответ на условнорефлекторное же повышение теплопродукции. Иными словами, возник вопрос о роли кортикальных временных связей во всем балансе тепла в организме.

В то время как наши предшественники в изучении терморегуляторного полипноэ почти всегда вызывали его, применяя высокую внешнюю температуру, мы в связи с только что указанным кругом мыслей решили применить более тонкие и по существу более физиологические приемы воздействия на теплообмен. Г. В. Нестеровский и А. Д. Слоним подтвердили наблюдения Тигерштедта, нашедшего, что у собаки (при температуре внешней среды в  $22^{\circ}$ ) приступы полипноэ всегда наступают после предшествовавшей (за  $1-1\frac{1}{2}$  часа) дачи мяса (из расчета 50 г на 1 кг веса). Полипноэ в этих условиях никогда не длится непрерывно, а осуществляется как бы вспышками, являясь ответом на рост теплопродукции вследствие специфически-динамического действия пищи. Как показала Царева, оно всегда наступает только после того, как увеличенная специфически-динамическим действием теплопродукция вызывала некоторое (порядка десятых долей градуса) повышение температуры тела. Наступление каждого

приступа полипноэ обрывает (или сглаживает) рост температуры. Это и определяет терморегуляторное значение полипноэ.

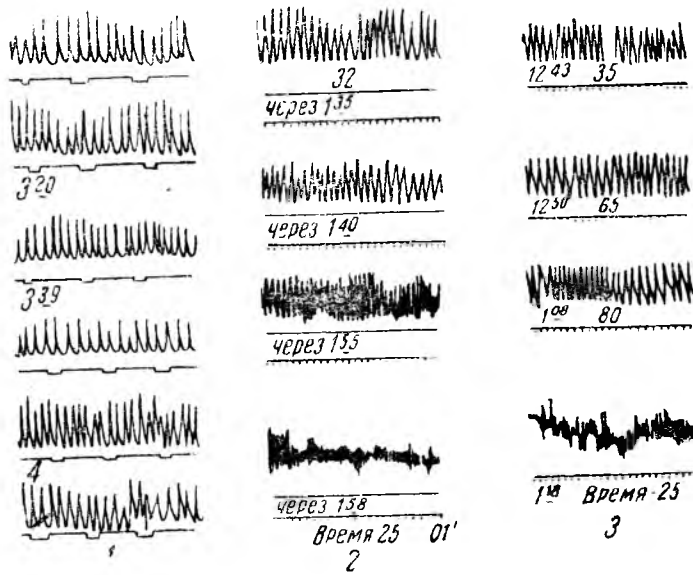


Рис. 71. 1 — частота дыхания в норме; 2 — безусловное полипноэ; 3 — условнорефлекторное полипноэ.

В дальнейших опытах Слоним и Нестеровский убедились, что обстановка, в которой собака несколько раз находилась после дачи

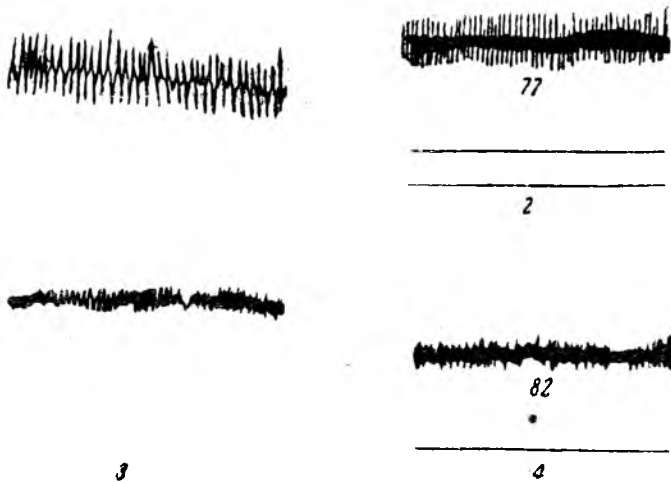


Рис. 72. 1 и 2 — безусловное полипноэ. Дыхание через 30 минут после кормления мясом (1) и через 120 минут после кормления мясом (2). 3 и 4 — условное полипноэ. Дыхание через 30 минут после того, как животное было помещено в ту же камеру, но без кормления мясом (3). Дыхание через 120 минут после того, как животное было помещено в камеру, но без кормления мясом (4).

мяса, вызывает типичные приступы полипноэ и без того, чтобы мясо было дано. Дальнейший анализ этого факта произведен Т. В. Поповой-Царевой. Изучив безусловное полипноэ, вызванное ростом теплопродукции от специфического действия пищи, Царева поставила



своей целью подробнее исследовать условнорефлекторное полипноэ. При этом условным раздражителем в первой серии опытов Поповой-Царевой опять-таки служила вся обстановка камеры условных рефлексов, в которую собаки ежедневно помещались после дачи мяса. В дни опытов, служивших для изучения условнорефлекторного полипноэ, животное мяса, конечно, не получало, а съедало за 7—8 часов углеводную пищу.

Рис. 71 и 72 показывают типичную для опытов Поповой-Царевой, Слонима и Нестеровского картину условнорефлекторного полипноэ в сопоставлении с безусловным полипноэ и с нормальным дыханием. Рис. 69 демонстрирует значительное сходство между распределением в течение опыта приступов полипноэ и учащенного дыхания в случае безусловного, так и условнорефлекторного полипноэ. Дальнейший материал к анализу условнорефлекторного полипноэ дает табл. 35.

Таблица 35

*Длительность полипноэ (в минутах) за получасовые отрезки времени в течение 3 часов пребывания собаки в камере*

Собака	Характер опыта	Время после опыта в минутах					
		0-30	30-60	60-90	90-120	120-150	150-180
№ 1	Безусловное полипноэ . . . . .	—	5,0	10,5	13,5	11,0	6,0
	Условнорефлекторное полипноэ . . . . .	2,5	4,0	4,5	4,0	2,0	1,5
№ 2	Безусловное полипноэ . . . . .	0,5	3,5	10,0	16,0	12,0	5,0
	Условнорефлекторное полипноэ . . . . .	3,0	8,0	6,0	4,0	1,0	—

Из этой таблицы выступает тот интересный и важный факт, что условнорефлекторная реакция (как это и соответствует ее биологическому значению) опережает во времени безусловную, но и затухает (как неподкрепленная) скорее. Так как полипноэ не может быть осуществлено вне стимуляции подкорковых аппаратов, то этот факт уже наводит на мысль, что в процессе выработки временных связей возбудимость подкорковых аппаратов увеличивается. Необходимо было специально разобраться в этом вопросе и установить, со стимуляцией какой именно функции мы прежде всего имеем дело. Можно было допустить, что условнорефлекторное полипноэ осуществляется за счет импульсов, всецело направляемых на дыхательную иннервацию, вне зависимости от процессов выработки тепла. В этом случае рост теплоотдачи привел бы к падению температуры тела и вся реакция оказалась бы нарушающей терморегуляцию. Опыты Поповой-Царевой показали, что подобного парадокса не бывает. И безусловное, и условнорефлекторное полипноэ, как правило, наступает лишь тогда, когда налицо уже имеется некоторое повышение температуры тела. Деятельность аппаратов терморегуляции (в данном случае рост теплоотдачи) включается лишь тогда, когда налицо определенный раздражитель, достигший пороговой интенсивности. Этим раздражителем является повышение температуры тела. Правильность этого положения доказывается рис. 73 и 74.

На рис. 75 мы видим, что температура тела собаки поднимается под влиянием обстановки, в которой до этого ее температура не-

сколько раз возрастала вследствие вызванного специфически-динамическим действием пищи добавочного освобождения тепла. Отсюда следует, что эффект специфически-динамического действия пищи

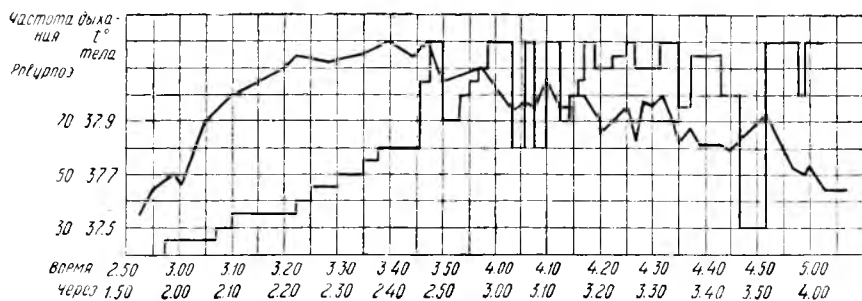


Рис. 73. Изменение температуры тела и частоты дыхания при специфически-динамическом действии.

также может быть воспроизведен и вне дачи пищи за счет импульсов, возникающих в коре мозга, и это еще раз подтверждает пра-

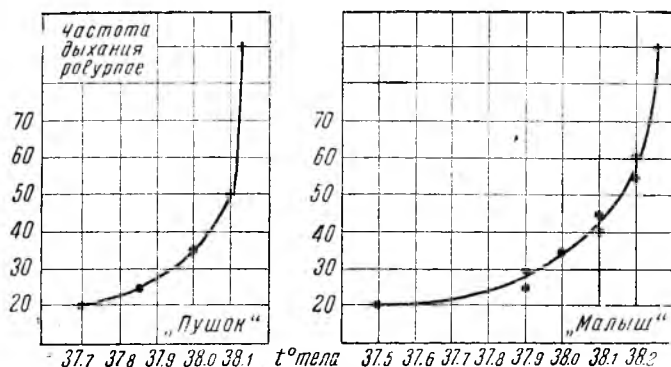


Рис. 74. Зависимость частоты дыхания от температуры тела.

вильность выводов о возможности регуляции обмена веществ высшим органом центральной нервной системы.

Подтверждением сказанному служат также уже упоминавшиеся

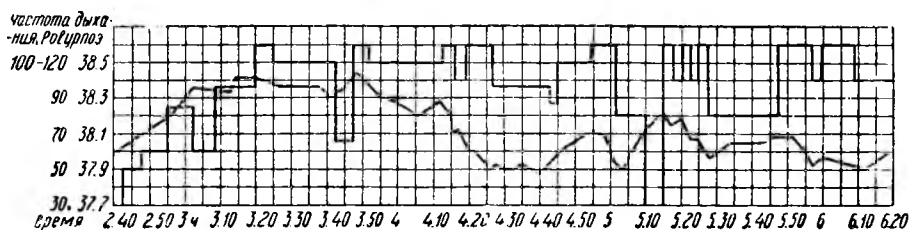


Рис. 75. Условнорефлекторное изменение температуры тела и развитие полипноэ.

опыты Александрова. Мы говорили, что в этих опытах раздражитель, связанный с работой, вызвал повышение температуры тела. Однако после ряда повторных сочетаний свистка с работой увеличение температуры тела при изолированном применении свистка перестало отмечаться. Зато у этих собак под влиянием свистка, сигнализирую-

вашего работу, наступало слюноотделение — свидетельство роста процессов теплоотдачи, устранявших повышение температуры тела.

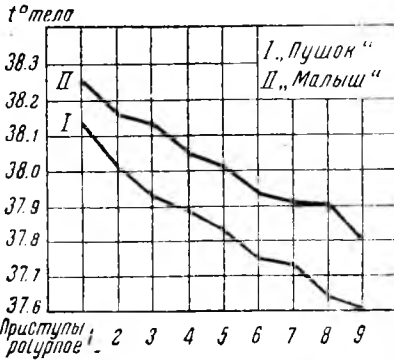


Рис. 76. Снижение уровня температуры тела при повторных приступах полипноэ.

Полипноэ, возникавшее в опытах Слонима, Александрова и Поповой-Царевой вследствие образования условного рефлекса, нужно, следовательно, признать результатом условнорефлекторного же повышения теплопродукции и обусловленного этим повышения температуры тела. Существенно, однако, что собранный этими работниками материал убеждает в существовании кортикальных влияний и на аппараты теплоотдачи, и на иннервацию терморегуляторного полипноэ. Последнее, как уже указывалось, наблюдается (при применяемых нами стимуляциях) не непрерывно, а вспышками длительностью в 1, 2, 3 минуты, причем каждый из этих приступов

полипноэ наступает тогда, когда температура тела несколько возросла;

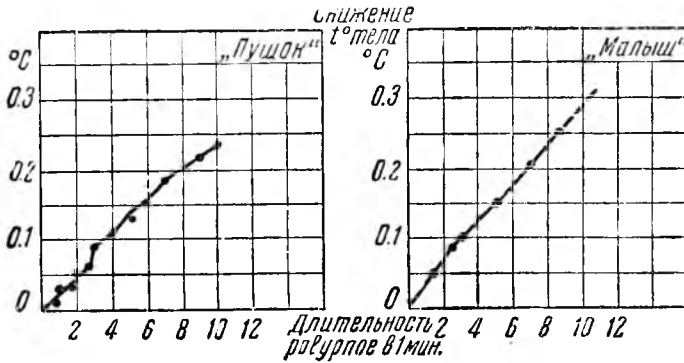


Рис. 77. Зависимость снижения температуры тела от длительности условнорефлекторного полипноэ.

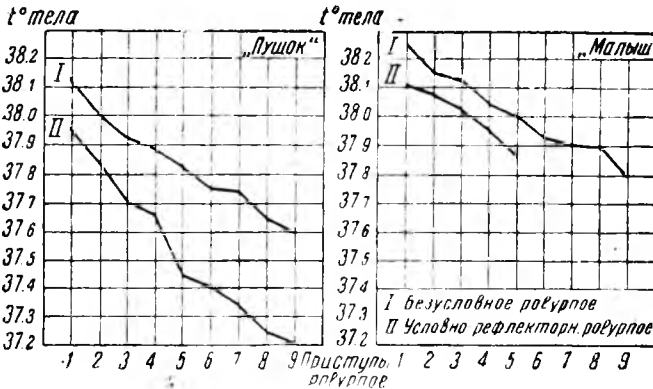


Рис. 78. Уровень температуры тела при приступах безусловного и условного рефлекторного полипноэ (средние величины).

каждый из них приостанавливает рост температуры или ведет к ее снижению (рис. 76 и 77). Попова-Царева установила, что уже первый приступ условнорефлекторного полипноэ в каждом опыте наступает

(рис. 78) при меньшем повышении температуры тела, чем безусловное полипноэ. Дальнейшие приступы полипноэ в течение каждого опыта развиваются при все меньшем повышении температуры тела (как при безусловном, так и при условнорефлекторном полипноэ). Вследствие этого кривые (рис. 78), показывающие температуру тела, при которой наступают вспышки полипноэ, спускаются вниз слева направо (по ординате отложена та температура тела, при которой наступил первый; второй и т. д. приступ полипноэ). Так как, однако, условнорефлекторное полипноэ начинается при меньшем росте температуры тела, чем безусловное, то вся кривая для первого случая располагается ниже, и ее ход, пожалуй, несколько круче.

Эти факты обязывают, как нам кажется, признать, что в процессе выработки условного рефлекса импульсы с коры больших полушарий повышают возбудимость подкорковых центров терморегуляции. Порог возбудимости этих центров по отношению к их адекватному раздражителю (температуре крови) снижается. Так как то же самое повышение возбудимости центров терморегуляции по ходу их деятельности наступает, как установил уже Рише, и при безусловном полипноэ, мы вправе предположить, что кора больших полушарий повышает возбудимость центров терморегуляции и во время „безусловного“ роста теплоотдачи при повышении температуры среды или росте теплопродукции (например, при работе или специфически-динамическом действии пищи). Для нас несомненно, что образуемые корой временные связи пронизывают и безусловные врожденные реакции, могущие быть выделенными в группу *suī generis* лишь в условиях экспериментального анализа, а не в сложной картине нормального, целостного поведения.

Условный рефлекс, искусственно отделенный от подкрепления безусловным, обычно слабее последнего по интенсивности. У Поповой-Царевой общая длительность условнорефлекторного полипноэ была ниже, чем безусловного, и его эффект был соответственно меньше, как видно из табл. 36.

Таблица 36  
Интенсивность безусловного и условнорефлекторного полипноэ

Собака	Условия опыта	Длительность полипноэ в минутах	Количество воды (в г), отданное животным	Теплоотдача (в б. калориях)	Теплоотдача в % к теплоотдаче в контрольном опыте	Эффект условного рефлекса (различия теплоотдачи в % к безусловному)
1	Контрольный опыт . . . .	—	11,7	6,7	—	—
	Безусловное полипноэ . .	45	28,1	16,1	240	—
	Условнорефлекторное полипноэ . .	28	20,0	11,5	171	71
2	Контрольный опыт . . . .	—	10,6	6,6	—	—
	Безусловное полипноэ . .	33	25,1	14,4	218	—
	Условнорефлекторное полипноэ . .	14	16,0	9,1	138	63

Примечание. Контрольный опыт показывает теплоотдачу в условиях покоя животного, без предварительного кормления его мясом.

Расчет воды производился по изменению влажности после опыта в камере, где находилось животное. Представлены средние величины.

Слономом и Нестеровским, а также в дальнейшем Поповой-Царевой поставлен был также ряд опытов, в которых каждый приступ полипноэ сочетался со звучанием метронома. В этих опытах была, значит, сделана попытка сочетать наступление полипноэ не с длительно влияющим в течение всего опыта комплексом раздражений (обстановкой), а с коротко действующим звуковым сигналом. Правда, технически эти опыты представляли трудность потому, что экспериментатор не мог знать заранее, в какой момент начнется и когда закончится приступ полипноэ. Поэтому не удается так подогнать действие метронома, чтобы его звук был сигналом, предшествующим полипноэ, и не всегда удается избежать положения, при котором этот агент оказывается совпадающим не с началом, а с прекращением полипноэ. Не входя в обсуждение ряда интересных деталей

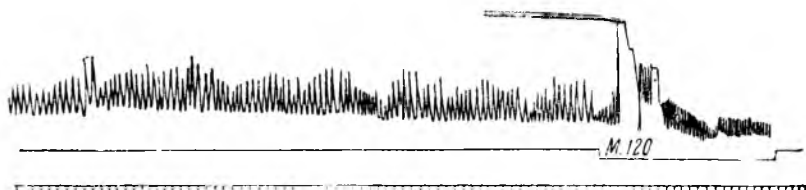


Рис. 79. Положительный условный раздражитель ( $M_{120}$ ) вызывает полипноэ.

в исследованиях вышеуказанных авторов, остановлю внимание на том факте, что агент, до того совершенно не влиявший на дыхание (метроном), после ряда (190 и 275) сочетаний с наступлением полипноэ сам вызывал типичное полипноэ. Ярким доказательством этого служит рис. 79 из работы Поповой-Царевой. В аналогичном по методу исследовании Нестеровского и Слонома были получены такие же результаты. Интересной деталью при этом было то, что, выработав



Рис. 80. Образование дифференцировки ( $M_{60}$ ).

из метронома условный раздражитель на полипноэ, Нестеровский и Слоном, перейдя на применение через каждые 5 минут метронома в течение 1 минуты, добились приурочения приступов полипноэ к строго определенным интервалам времени. Полипноэ совершенно точно наступало через пятиминутные отрезки времени. Наступило как бы усвоение центрами терморегуляции того ритма деятельности, который задавался ритмом стимуляции коры больших полушарий.

Если сопровождение полипноэ до того индифферентным раздражителем делает из последнего условный раздражитель, вызывающий огромное учащение дыхания, то прекращение действия метронома к моменту окончания полипноэ должно тормозить эту реакцию. Вероятно, этим и нужно объяснить наблюдавшиеся у Поповой-Царевой случаи, когда вслед за прекращением стука метронома полипноэ немедленно обрывалось.

Здесь же отметим, что, применяя другую частоту стучания метронома вне приступов полипноэ, Попова-Царева выработала на этот ритм метронома типичную дифференцировку. Применение соответствен-

ного темпа ударов метронома (60 в минуту) после ряда подкреплений (4—5 раз) перестало вызывать полипноэ (рис. 80).

Нами уже подчеркивалось, что в нормальных условиях корковые импульсы воздействуют на все процессы в организме в едином комплексе с безусловной (спинальной, бульбарной, мезэнцефалической

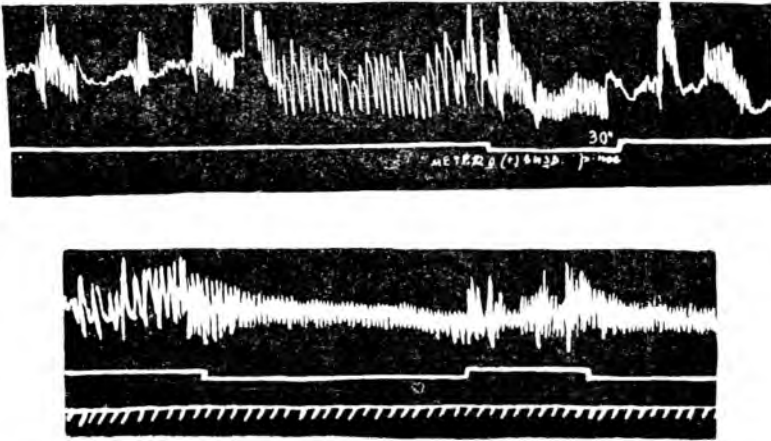


Рис. 81. Развитие полипноэ у собаки (описание в тексте).

и таламически-стриарной) иннервацией их. Опыты Поповой-Царевой служат этому дальнейшим подтверждением.

Когда метроном уже стал вызывать четкую условнорефлекторную реакцию полипноэ, Поповой-Царевой было удлинено время его звучания, и метроном давался через произвольно выбранные проме-

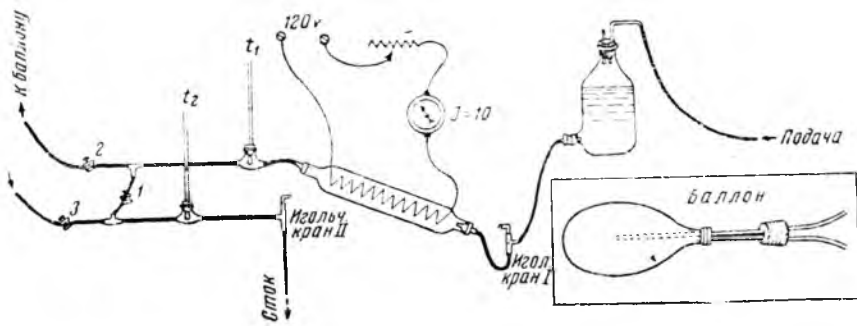


Рис. 82. Схема установки животного для нагревания и охлаждения вливанием в желудок теплой и холодной воды.

жутки времени. При этом полипноэ, не сочетаемое с действием условного раздражителя, становилось коротким и вялым.

Во время же звучания метронома отдельные приступы тепловой одышки начали сливаться вместе, в результате чего было получено длительное непрерывное полипноэ, резко выделяющееся на фоне умеренно учащенного дыхания. Таким образом, индифферентный раздражитель, после того как из него образована временная связь на какую-нибудь деятельность, не просто пускает ее в ход, а влияет и на последующую безусловную реакцию. Импульсы с коры мозга могут не только пустить в ход тот или иной процесс, заменяя собой действие безусловного агента. Эти импульсы изменяют также (как упоминалось уже и ранее — см. протекание безусловной реакции)

и постоянно корректируют текущие процессы в организме независимо от того, вызваны они кортикальными или другими влияниями. На рис. 81 видно, например, как отличаются друг от друга приступы терморегуляторного полипноэ (разыгрывающиеся здесь на фоне специфически-динамического действия пищи) в том случае, когда этот приступ корректируется корковыми импульсами (сопровождается звуком метронома, до этого сочетавшегося с полипноэ) (верхняя кривая), и в том, когда этот приступ разыгрывается вне нарочитой стимуляции из коры (нижняя кривая).

Полипноэ, вызванное ростом теплопродукции при специфически-динамическом действии пищи, является примером совершенно есте-

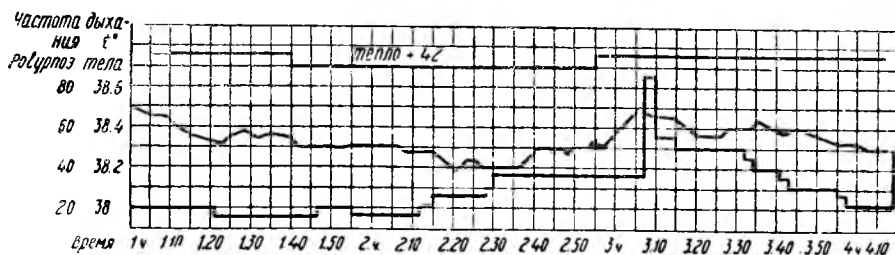


Рис. 83а. Полипноэ при нагревании стенок желудка.

ственной, физиологической реакции организма, и именно поэтому корковые влияния на эту реакцию представляли для нас особый интерес.

Однако почти несомненно, что аналогичную картину можно получить, изучая полипноэ, вызванное любым другим способом внутреннего нагревания животного. Попова-Царева получала типичную кар-

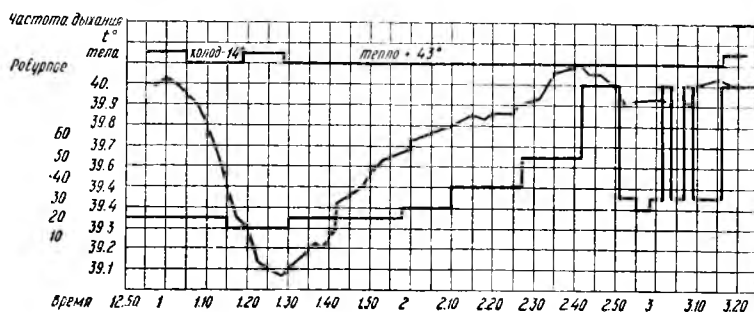


Рис. 83б. Полипноэ при нагревании стенок желудка после предварительного его охлаждения.

тину полипноэ при увеличении притока тепла в организм путем пропускания через баллон, введенный (через фистулу) в желудок, воды, нагретой до 42—43° (схему установки для этих опытов см. на рис. 82). Когда в этих условиях, вследствие увеличенного притока тепла, температура тела собаки возрастала, то возникали типичные приступы полипноэ (рис. 83а и 83б). Введение в баллон вместо теплой воды воздуха, т. е. имитация опыта с увеличенным притоком тепла без самого действия последнего, вызывало по принципу условного рефлекса учащение дыхания и повышение температуры тела (рис. 84). Воспроизведение в порядке условного рефлекса полипноэ здесь не имело места (вследствие других задач, вставших перед исследователем), так как до раздувания желудочного баллона воздухом введение в баллон теплой воды было произведено лишь 13 раз. Трудно

думать, однако, чтобы при продолжении опыта мы не могли бы и здесь наблюдать полной картины условнорефлекторного полипноэ.

Вышеизложенный материал убеждает в том, что корковые импульсы воздействуют как на выработку, так и на отдачу тепла и, таким образом, способны очень резко влиять на весь тепловой баланс, определяющий величину температуры тела. Отсюда у нас возникла мысль о возможности создания такого положения, при котором корковые импульсы окажутся в состоянии полностью извратить типичную „безусловную“ реакцию на действие высокой и низкой температуры. Можно было предполагать, что животное, которое многократно подвергалось в определенной обстановке действию высокой температуры, покажет в этой обстановке, вследствие образовавшихся временных связей, увеличенную теплоотдачу даже тогда, когда на него будет действовать низкая температура. Можно было также ожидать, что под влиянием условных рефлексов, выработанных на базе увеличения теплопродукции, наступающей при охлаждении комнаты, в которой производилось охлаждение, произойдет увеличение теплопродукции, несмотря на то, что животное фактически будет

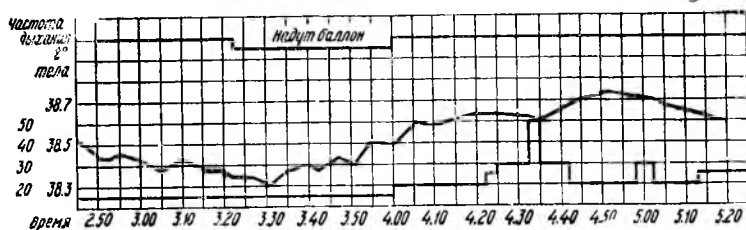


Рис. 84. Условнорефлекторное изменение температуры тела и частоты дыхания.

в обстановке, ранее совпадавшей с охлаждением, подвергаться действию тепла. А. Д. Слоним и Р. П. Ольнянская показали, что так оно в действительности и есть.

На рис. 85 сверху слева показано изменение потребления кислорода (теплопродукции) у собаки, помещаемой на 5 часов в комнату при температуре 22° (до этого собака находилась в комнате с „нейтральной“ температурой 15—16°, где у нее определялся основной обмен). Мы видим, что при пребывании в условиях температуры 22° у собаки, как это хорошо известно из классического учения о терморегуляции, теплопродукция от первого к пятому часу понижается (со 126 см<sup>3</sup> O<sub>2</sub> до 97 см<sup>3</sup>). Видно также, что теплопродукция вновь увеличивается в последний час пребывания в камере, т. е. в период времени, регулярно предшествующий возвращению животного в более прохладное помещение. Уже этот факт нельзя истолковать иначе, как следствие образования условного рефлекса. Температура тела при пребывании в среде с температурой 22° падает (за счет, конечно, увеличенной теплоотдачи) и растет в последний час. После десяти таких пятиминутных пребываний собаки в комнате с температурой в 22° она была, при всех прочих равных условиях, помещена в эту же комнату при температуре в 10°. На нижнем графике того же рис. 85 показано потребление O<sub>2</sub> и температура тела животного в течение этого опыта. Мы видим, что хотя животное подвергается некоторому охлаждению, потребление O<sub>2</sub> изменяется в течение опыта в направлении, как в предшествующие опыты с действием температуры в 22°. Несмотря на охлаждение, обмен падает. Результатом, конечно, является падение температуры тела, сменяющееся, так же



как в предшествовавших опытах, ростом в конце опыта вследствие роста обмена веществ. Такие результаты были получены на 3 собаках с совершенно поразительным постоянством. Очевидно, что кортикальные влияния, выработанные на обстановку нагревания, полностью взяли верх над безусловным влиянием охлаждения.

Если теперь, как сделали это Ольнянская и Слоним, повторять изо дня в день опыты с охлаждением ( $10^{\circ}$ ), то тепловой условный рефлекс угасает и в конце концов устанавливается характерный для действия низкой температуры рост обмена веществ (теплопродукции). Благодаря этому температура тела более не понижается (рис. 85, график 3 и 4). Теперь обстановка камеры делается сигналами

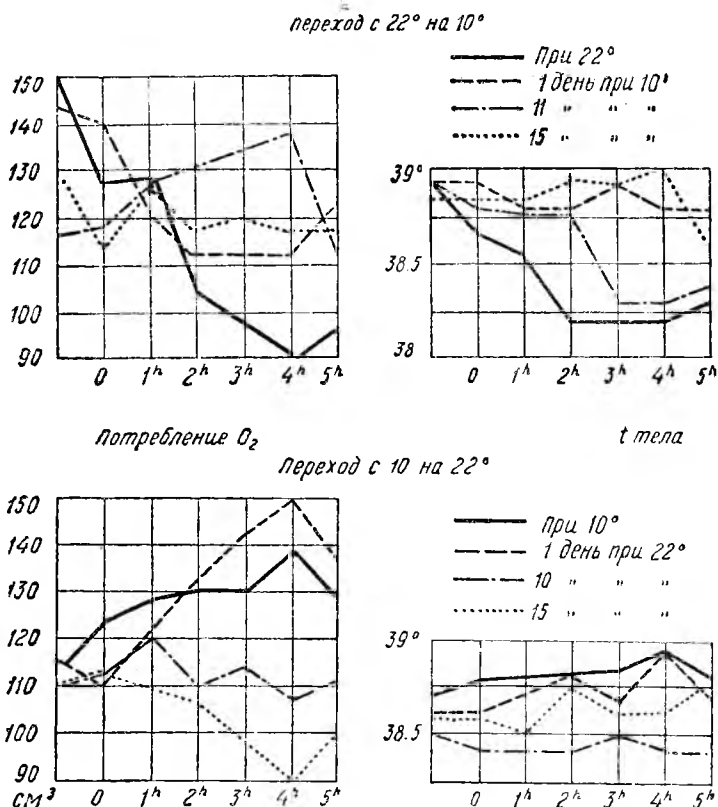


Рис. 85. Потребление  $O_2$  и температура тела у собаки при изменении окружающей среды (переход с  $10^{\circ}$  на  $22^{\circ}$  и с  $22^{\circ}$  на  $10^{\circ}$ ).

лом охлаждения, и если после ряда опытов с температурой камеры  $10^{\circ}$  перейти на температуру в  $22^{\circ}$ , то мы снова видим все могущество кортикальных влияний на теплообмен (рис. 85, нижний график). Несмотря на действие тепла, обмен веществ в течение опыта все время растет, животное перегревается, так как условные рефлексы воспроизводят реакцию предыдущих опытов, т. е. реакцию на охлаждение.

Из рис. 85 видно также, что к концу пребывания в „теплой“ среде обмен веществ снижается, а к концу пребывания в „холодной“ среде повышается. В первом случае животное после опыта направляется в собачник, где температура ниже, чем в камере. Во втором случае температура собачника оказывается выше температуры, где проводился опыт. Мы имеем поэтому полное право считать, что

изменения обмена к концу каждого опыта также являются результатом условных связей. Эти связи выработались на определенный интервал времени, предшествующий переходу в собачник, где у животного обмен веществ устанавливается соответственно температуре среды. Этот обмен в собачнике будет выше, чем в комнате, если в последней ставились опыты с „охлаждением“ ( $10^{\circ}$ ), но он окажется ниже обмена камеры, если в ней ставились опыты с нагреванием ( $22^{\circ}$ ). Такая же зависимость обнаруживалась в комнате с нейтральной температурой ( $15-16^{\circ}$ ), где у животного определялся „основной“ обмен перед тем, как оно переводилось в камеру. Если в камере в течение нескольких дней ставились опыты с пребыванием животного при температуре  $22^{\circ}$ , то к концу пребывания в „нейтральной“ среде обмен снижался (рис. 85, нижний график). Если ставилась серия опытов с охлаждением, то в „нейтральной“ среде обмен к моменту перехода в камеру возрастал (здесь, конечно, речь идет о тех стадиях опыта, в которых безусловная тепловая или холодовая реакция вступила в свои права и животное уже не показывает следов влияния обстановки предшествующей серии опытов).

Аналогичные по замыслу опыты с изучением кортикальных влияний на терморегуляцию были поставлены Слонимом на целом ряде животных. Во всех этих опытах животное многократно подвергалось действию температуры или несколько повышенной ( $20-22^{\circ}$ ), или несколько пониженной по сравнению с температурой помещения, где определялся обмен, условно принятый за норму. После многократного воздействия в определенной опытной обстановке (в камере для определения газообмена), скажем, „повышенной“ температурой животное в этой же обстановке подвергалось действию „низкой“ температуры (или же, наоборот, после ряда опытов при „низкой“ температуре подвергалось в той же обстановке воздействию „высокой“ температуры). Если, несмотря на действие температуры, отличной от той, в которой животное до этого находилось в камере несколько раз, обмен веществ протекает так же, как в предшествующих опытах, и не отражает влияния температуры среды данного момента, то это является бесспорным доказательством изменения всего баланса тепла вследствие образования типичного натурального условного рефлекса. На рис. 86а и 86б показаны результаты соответствующих опытов на голубях (рис. 86а и 86б).

Из этих рисунков видно, что интересующие нас условные рефлексы у голубей вырабатываются очень легко. После  $10-15$  сеансов трехчасового пребывания в холодном помещении ( $10-11^{\circ}$ ) у голубя, помещенного в тепло ( $39^{\circ}$ ), наблюдается в течение нескольких опытов (по 3 часа каждый) тот же высокий обмен, который возник у него в этой обстановке вследствие воздействия холода.

Лишь постепенно начинает проявляться специфическая терморегуляторная реакция на нагревание.

После ряда пребываний в теплой обстановке ( $30^{\circ}$ ) голубь в той же камере, снова имеющей низкую температуру ( $10^{\circ}$ ), первые дни показывает низкий обмен, характерный для предыдущих 3 опытов с нагреванием. И опять у голубя лишь постепенно наступает характерное для действия холода повышение обмена.

Известно, что голуби со времени Флуранса являются классическим объектом для наблюдений за результатом удаления больших полушарий. Этим мы отчасти и руководствовались, приступая к исследованию на голубях, так как было очень интересно установить, в какой мере у такого сравнительно низко организованного животного влияние обстановки на явления терморегуляции зависит именно от кортикальных влияний. Мы ожидали, конечно, что эти влияния после экстирпации больших полушарий исчезнут. Опыт наши ожидания

оправдал. Бесполушарный голубь ведет себя (речь здесь идет о газообмене) так, как будто для него не существует предшествующей истории. Сколько раз он ни подвергался в определенной обстановке действию холода (вызывающего увеличение обмена), как только в этой обстановке создавалась высокая температура, он сразу же показывал снижение обмена. После ряда опытов с теплом он на холоде сразу дает рост обмена, как будто никаких предшествовавших опытов не было. Это служит лишним подтверждением основного тезиса И. П. Павлова, гласящего, что все (или, скажем осторожно ради,

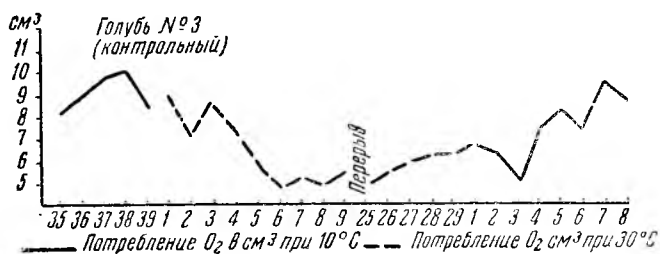


Рис. 86а. Потребление O<sub>2</sub> у голубя при изменении температуры окружающей среды.

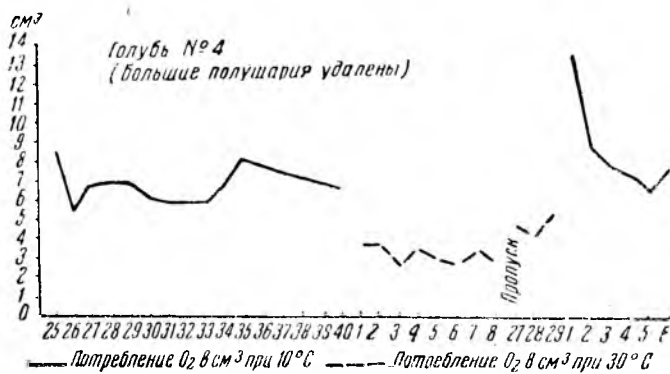


Рис. 86б. То же, что на рис. 86а. У голубя удалены большие полушария.

почти все) реакции животного, которые могут изменяться в зависимости от условий существования, вырабатываются благодаря временной связи, замыкаемой в высшем, филогенетически самом молодом и наиболее совершенном отделе нервной системы.

В несколько иной модификации опыты, посвященные кортикальной регуляции теплопродукции, были проведены Слонимом на мышках. Здесь Слоним попытался выработать не естественные (на обстановку охлаждения или нагревания), а искусственные условные рефлексы, могущие изменять баланс тепла. Животное, содержащееся вне опыта при температуре 20°, помещалось для эксперимента в небольшую герметически закрытую банку (методика Пембрея). Через банку воздуходувкой продувался воздух, проходивший затем в поглотители для CO<sub>2</sub>. Банка с мышью находилась в ванне с водой. Весовое количество CO<sub>2</sub>, образовавшееся за 30 минут, служило мерой интенсивности обмена. В каждом опыте температура воды, окружавшей банку с мышью, равнялась сначала в течение 2 часов 30°. Затем сменой воды устанавливалась температура ванны в 10°, и при такой темпе-

ратуре мышь выдерживалась 30 минут. Это изменение температуры сопровождалось зажиганием электрической лампочки, горевшей в течение всего периода охлаждения, и действием звонка, звонившего в течение этого времени по 1 минуте через каждые 5 минут. После получасового охлаждения температура ванны опять устанавливалась в 30°. На рис. 87 жирная черная линия показывает образование CO<sub>2</sub> за получасовые отрезки времени при температуре в 30 и 10°. Пунктирная линия показывает образование CO<sub>2</sub> в опыте, в котором никакого охлаждения произведено не было, температура ванны все время равнялась 30°. Но в промежуток времени, обычно соответствовавший охлаждению, было произведено в течение получаса обычно его сопровождавшее зажигание света и звучание звонка. Мы видим, что под влиянием сигналов охлаждения образование CO<sub>2</sub> возросло. Этот рост менее значителен, чем при самом охлаждении, но в достаточной мере характерен, чтобы можно было говорить об изменении теплообмена по принципу временной связи. Надо, однако, подчеркнуть, что

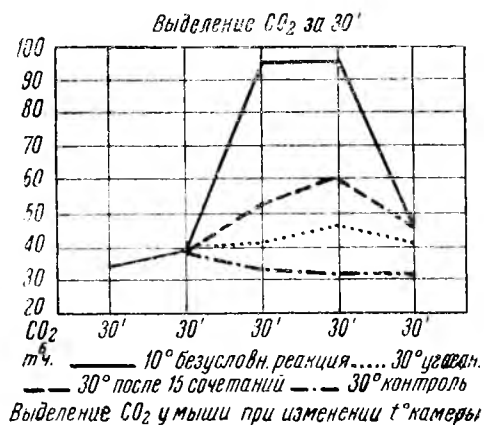


Рис. 87. Выделение CO<sub>2</sub> у мыши при изменении температуры камеры.

у мышей при такой постановке опыта условные рефлексы на газообмен угасают при неподкреплении довольно быстро.

В свете всех вышеприведенных данных благодарной казалась задача выяснить, какова роль кортикальных влияний на терморегуляцию в организме человека. Удачную форму опыта для ответа на этот вопрос нашел Слоним вместе с А. В. Понугаевой. Они исследовали газообмен и температуру тела у людей в той обстановке, где они постоянно подвергались охлаждению. В качестве таковых Слоним избрал кондукторов товарных поездов, проводящих в любую погоду по многу часов на тормозной площадке. Оказалось, что у них газообмен на тормозной площадке в холодное время года возрастает, но только в продолжение пути от Ленинграда до Любани. Когда у того же самого кондуктора газообмен при той же температуре воздуха определяется на обратном пути в Ленинград, то обмен у него падает (рис. 87а). В первом случае налицо сигналы предстоящего охлаждения на длинном перегоне до Любани. Во втором случае налицо сигналы перехода в теплое помещение при приближении к Ленинграду. И далее: кондуктор, который, оказавшись на тормозной площадке, показывает увеличенный обмен (т. е. рост теплопродукции), не дает этого увеличения теплопродукции, подвергаясь, при всех прочих равных условиях (при той же температуре воздуха, той же одежде и т. д.), действию холода на тормозной площадке в городе

и во дворе здания лаборатории. На площадке вагона он проводит целые часы, не страдая от холода, а во дворе не мог вынести и двухчасового опыта. Контрольная группа испытуемых, лица, обычно работающие в закрытом помещении, не дали таких четких результа-

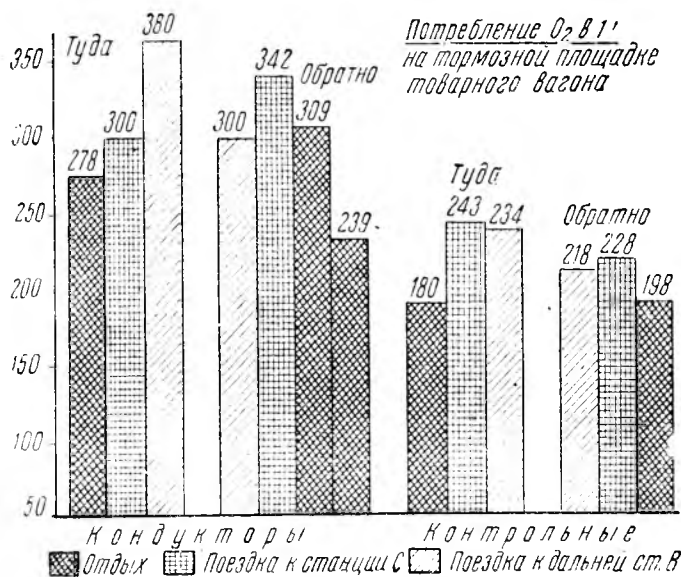


Рис. 87а. Потребление  $O_2$  в 1 минуту на тормозной площадке товарного вагона.

тов. Контрольная же группа испытуемых дала ту же картину изменений, что и кондуктора, в условиях, более привычных для них,—это поездки в пассажирском вагоне на том же маршруте при той же длительности; в направлении от дома обмен увеличивается, в направлении к дому — обмен уменьшается (рис. 87б). Оказывается, что врож-

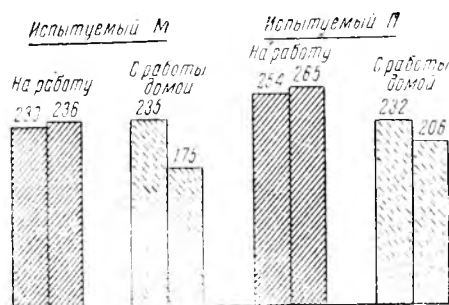


Рис. 87б. Потребление  $O_2$  в пассажирском вагоне за 1 минуту.

денной, подкорковой, так сказать, терморегуляции недостаточно. Корковые импульсы, властно вмешиваясь в протекание теплообмена, в большой мере содействуют сохранению постоянства температуры внутренней среды при изменениях внешних жизненных ситуаций.

## ВЛИЯНИЕ КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА НА ТКАНЕВЫЕ ПРОЦЕССЫ

Возможность изменения обмена веществ под влиянием импульсов, возникающих в коре мозга, показывает, что соответствующие нервные влияния способны воздействовать на самые интимные, самые, если можно так выразиться, скрытые от глаза наблюдателя стороны жизнедеятельности клеток. Как ни мало мы знаем о связи между уровнем обмена веществ в клетках и физико-химическим состоянием клеточного вещества, мы все же можем быть уверены, что обмен веществ клетки, ее возбудимость, состояние ее коллоидов, дисперсность ее мембран являются звеньями одной неразрывной цепи, а вернее, даже различными сторонами одного и того же, в своей глубине нам еще не ясного явления, которое можно назвать динамикой клеточного существования. Очень правдоподобна мысль, что энергия, черпаемая в процессе обмена, служит для постоянного воссоздания некоей структуры клеточных мицелл, а структура в свою очередь (может быть, путем создания поверхностей раздела между ферментами и субстратом) определяет уровень обмена веществ. Это все такие вопросы, при обсуждении которых нельзя быть чересчур точным, если не хотеть строить схемы карикатурной упрощенности, да эти вопросы и выходят по существу за рамки тех задач, которые мы себе на сегодняшний день ставили и ставим. Мне хочется лишь указать, что, столкнувшись с нервными и нервно-гуморальными воздействиями на обмен веществ, мы не могли уже фиксировать внимания лишь на таких физиологических процессах, которые обнаруживаются как внешняя деятельность клеток. Логикой исследования мы были приведены к попытке заглянуть в характер влияний, могущих изменять внутреннее состояние клетки. Отсюда мы и пришли к мысли проследить, нельзя ли влияниями с коры мозга изменить такую важную характеристику клеточных свойств, как проницаемость ее мембран, или, говоря осторожнее, ее поверхностей раздела.

В литературе имеются отдельные указания клеточной проницаемости в таких органах, как слюнная железа, эндотелий капилляров, почка, слизистая кишечника, при изменении иннервационных воздействий на эти органы. Сюда относятся, например, данные лаборатории Чермака, показавшие возможность изменения прохождения красок через легочный эпителий при перерезке блуждающих нервов (Вейзер, Ринмюллер), и данные Альперна, показавшие рост проницаемости клеток слюнной железы к *neutralrot* после десимпатизации железы. Школа Ашера установила сдвиги в проницаемости сосудов передней камеры глаза при нарушении симпатической иннервации. Вероятно, что сдвиги проницаемости лежат также в основе тех изменений электропроводности, которые открыты в лаборатории акад. Орбели А. В. Лебединским при раздражении п. *sympathici*. Сюда же примыкают исследования изменения проницаемости сосудов и проницаемости кишечника при применении таких вегетативных ядов, как атропин, ацетилхолин, физостигмин (Гельгорн и сотрудники).

Для нас такие факты важны в том отношении, что они показывают возможность иннервационных влияний на проницаемость. Нашей же задачей являлось не изучение механизма сдвигов проницаемости, а выяснение возможности наступления этих сдвигов под влиянием импульсов, которые возникают в коре больших полушарий мозга. Первым объектом для такого исследования мы избрали слюнную железу, где соответствующие опыты были поставлены М. Я. Михельсоном, В. Н. Черниговским и Г. А. Ковалевой.

Чрезвычайно удобной методикой для изучения проницаемости слюнной железы является анализ выведения со слюной ионов иода, введенного *per os*, в виде иодистого калия в количестве 0,5 г. Выведение иода со слюной начинается через 20 минут после его приема, в течение 1—1½ часа нарастает, а затем в течение 6—10 часов остается постоянным, оставляя 0,20—0,25 мг иодистого калия в 1 см³ слюны (это постоянство в выведении иода отмечается лишь тогда, когда слюна выделяется через равномерные интервалы времени; после большого интервала концентрация иода в слюне на короткое время резко возрастает, очевидно, вследствие вымывания иода, скопившегося в железе).

Из условий опыта очевидно, что, пользуясь определением выведения иода, мы могли изучать проницаемость клеток слюнной железы лишь при стимулировании ее деятельности каким-нибудь раздражением, так как при покое железы из нее слюна не выделяется.

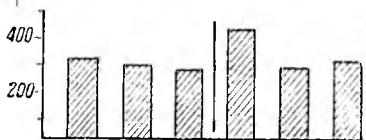
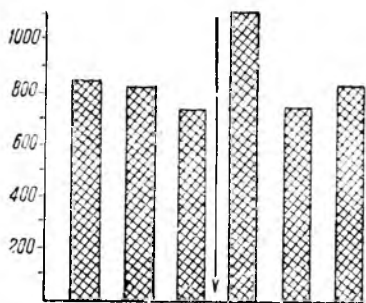


Рис. 88. Изменение проницаемости железистой ткани для иода под влиянием тормозного условного раздражителя.

По оси ординат — количество иода в граммах. По оси абсцисс — отдельные пробы слюны. Черные столбики — количество иода в 1 см³ слюны. Заштрихованные столбики — концентрация иода в слюне. Действие тормозного условного раздражителя.

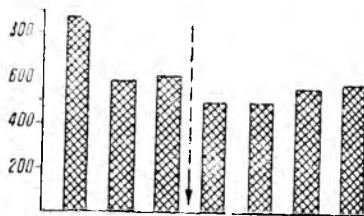


Рис. 89. Изменение проницаемости железистой ткани для иода под влиянием положительного условного раздражителя.

Обозначения те же, что и на рис. 88.

Установив „фон“ выделения иода в слюне при чередующихся друг за другом через строго равномерные промежутки времени подкармливаниях, Михельсон проследил, как отражается на выделении иода применение положительного или тормозного пищевого условного раздражителя. Результат оказался следующий: когда даче пищи предшествует тормозный раздражитель, выделение иода при последующем подкармливании отчетливо возрастает; наоборот, если пищевому безусловному раздражителю предшествует очень короткий (5 секунд) период действия положительного искусственного условного раздражителя, то выделение иода слюной уменьшается. Иными словами, в слюне, собранной в ответ на комплексное действие искусственного условного и безусловного раздражителя, содержание иода уменьшено по сравнению со слюной, собранной в ответ на одно безусловное раздражение (и неизбежно связанное с ним, но как можно более кратковременное действие натурального условного раздражения).

Эти результаты Михельсона иллюстрируются рис. 88 и 89. И здесь, как почти во всех случаях, наши выводы обоснованы опытами не

на одном, а на нескольких (у Михельсона двух) животных; полученные им факты подтверждены исследованиями В. Н. Черниговского и Г. А. Ковалевой.

В. Н. Черниговский в качестве „фона“ избрал секрецию слюны в ответ на инъекцию пилокарпина (8 — 10 мг), производившуюся через 2 — 3 часа после съедания собакой 0,5 г иодистого калия. Если не считаться со слюной, отделяющейся в первые 10 — 15 минут пилокарпиновой секреции (в этой слюне содержание иода очень высоко), то в дальнейшем выделение иода в слюне, отделяемой под влиянием пилокарпина, держится на довольно постоянных цифрах. На фоне этого более или менее постоянного выделения иода Черниговский применял (никогда его при этом не подкрепляя) несколько раз подряд пищевой условный раздражитель — звонок или свет. Производилось, значит, угашение временной связи, вследствие чего в коре мозга создавался очаг торможения. При этом звонок или свет применялся 14 — 16 раз через каждые 2 минуты (по 8 секунд каждый раз), причем с 10 — 14-го раза слюнной условный рефлекс был уже угашен. Изучая выделение иода в слюне, отделяемой во время применения не подкрепляемого едой (угашаемого) условного раздражителя, Черниговский нашел следующее: при первых применениях условного раздражителя, когда он еще действует как положительный агент, результатом его применения является закономерное снижение выделения иода в слюне. По мере же угашения рефлекса, т. е. по мере превращения раздражителя из положительного в тормозной, эффект меняет свой знак: когда звонок (или свет) угашен, его применение увеличивает выделение иода слюнной железой. Эти положения иллюстрируются рис. 90, а и б.

Те же самые отношения выявились в работе Г. А. Ковалевой, которая, как и Михельсон, подтвердила, что при воздействии положительного условного рефлекса выделение иода в слюне растет (по сравнению с содержанием иода в слюне, собранной при даче безусловного раздражителя — мясо-сухарного порошка). При применении же во время дачи мясо-сухарного порошка тормозного раздражения (дифференцировки) содержание иода в слюне возрастало. Ковалева, далее, показала, что в слюне, собранной при действии условного раздражителя, плотный остаток выше, чем в слюне, выделенной в результате безусловного рефлекса. Наоборот, в слюне, собранной при применении во время еды тормозного агента, плотный остаток уменьшен. Этот факт хорошо согласуется с более ранним наблюдением, которое еще в 1923 г. в лаборатории проф. Фольборта сделали Г. П. Конради и А. М. Никитина. Ими было отмечено, что в слюне, собранной при съедании собакой сухарного порошка, содержание плотного остатка и процент органических веществ выше, чем в слюне, собранной при всыпании в рот того же сухарного порошка. Очевидно, и здесь большое участие коры мозга в секреции слюны вело к увеличению плотного остатка в слюне. Повидимому, увеличенное расщепление гранул секрета в результате положительных корковых стимулов протекает параллельно с падением проницаемости железы, тогда как тормозные импульсы с коры, ведущие к росту проницаемости железистых клеток в отношении иода, связаны с одновременным уменьшением гранулообразования и грануловыделения.

Какое толкование можно дать только что изложенным фактам, констатирующим изменения в выделении иода в слюне при действии пищевых положительных и тормозных условных раздражителей? Может возникнуть мысль, что эти изменения в выделении иода зависят либо от изменения кровенаполнения железы, либо от колебания уровня секреции слюны. Если бы это было так, то процент



иода в слюне не должен был бы изменяться. Между тем из вышеприведенных рисунков видно, что при изменении состояния мозговой коры в результате действия условных раздражителей меняется и концентрация иода в слюне, а не только общая величина его влияния.

Нам кажется поэтому правильным рассматривать закономерные колебания выведения иода в слюне при действии положительных

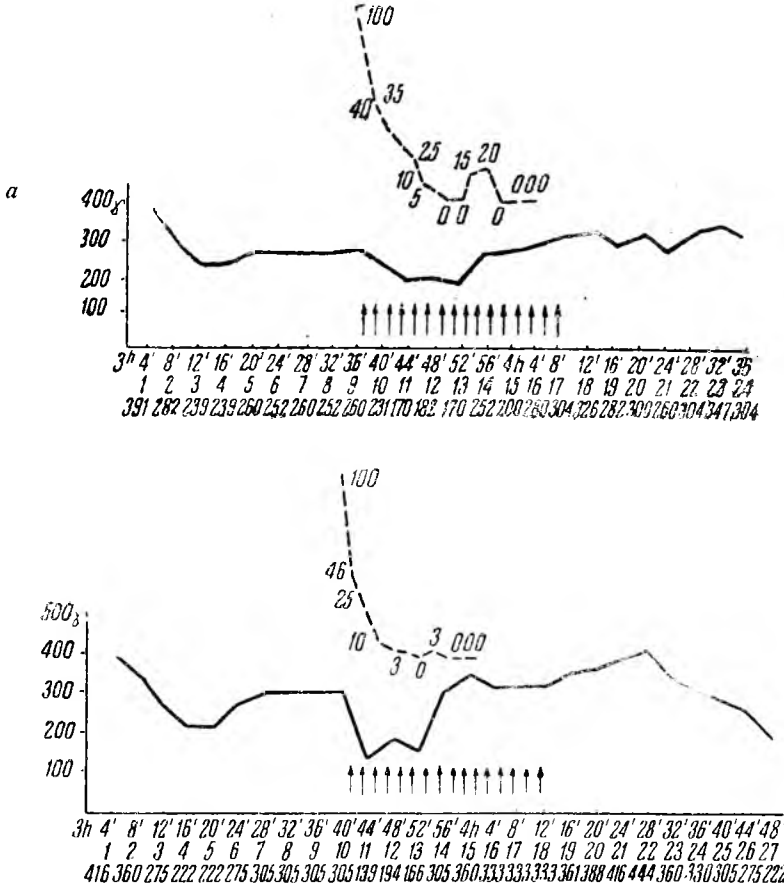


Рис. 90, а и б.

Сплошная черная линия — количество иода в 1 см<sup>3</sup> слюны в гаммах за четырех-минутные интервалы времени. Пунктирная линия — ход угасания рефлекса на звонок и свет в день опытов (29 IV и 11 V). Цифры возле пунктирных линий — слюноотделение в миллиграммах. Стрелками указано время применения угасавшего условного раздражителя (звонок и свет). Цифры на ординате — количество иода в гаммах. Цифры на абсциссе: первая строка сверху — время, вторая строка — номера проб слюны и третья строка — количество иода в гаммах в 1 см<sup>3</sup> слюны данной пробы.

или тормозных корковых стимулов как следствие изменений проницаемости клеток слюнной железы (или клеток эндотелия сосудов железы, что менее вероятно). Да и вообще трудно было бы думать в свете всех фактов, сообщенных в предыдущих главах, что такое свойство клеток, как проницаемость, может оставаться неизменным при изменении состояния мозговой коры. Мы видели, что корковые импульсы воздействуют решительно на все изученные нами органы; мы видели, что под влиянием корковых импульсов может меняться тканевой обмен, а всякая деятельность органа, всякое изменение его обмена не может не быть связано с изменением проницаемости клеточных мембран. Если вначале, когда

Михельсону было поручено изучить изменения проницаемости под влиянием корковых импульсов, казалось важным получить новое доказательство разносторонности кортикальных влияний на состояние тканей, то теперь, когда этот вопрос представляется уже решенным, наиболее важным в результатах изложенных исследований представляется другое: не столько установление самого факта корковых влияний, сколько анализ механизма этих влияний, установление их биологической роли, выяснение их возможного значения в патогенезе различных заболеваний. Сейчас нас уже не удовлетворяет констатирование зависимости того или иного процесса от мозговой коры. Перед нами встает огромная задача раскрытия характера нормального протекания различных деятельностей организма в тех естественных условиях, в которых они находятся при постоянно меняющемся состоянии коры мозга. Выведение иода, например, вовсе не является характерной функцией слюнной железы. Но это выведение, как и все состояние клеток железы, меняется, когда в коре мозга возникает очаг торможения.

Мы еще не успели изучить один очень важный вопрос: является ли специфичным в отношении изученных нами органов торможение, выработанное в коре вследствие неподкрепления пищевых условных раздражителей, или же (что, пожалуй, вероятнее) аналогичный эффект вызовет тормозный агент, выработанный путем неподкрепления раздражителя, сигнализирующего деятельность, не имеющую никакого отношения к слюнным железам (например, при действии дифференцировки к электрокожным раздражениям). Пока мы, повторяю, не успели еще поставить соответствующих опытов. Однако, как мы сейчас увидим, тормозные агенты, выработанные путем неподкрепления пищевых условных рефлексов, оказывают на работу почек влияние, сходное с влиянием на работу слюнных желез. А к почечной деятельности пищевые условные рефлексы вряд ли имеют непосредственное отношение.

Я только что указывал, что перед нами все более настойчиво встает задача установить роль мозговой коры в нормальной деятельности различных органов и установить, какое значение имеют кортикальные влияния в патологии. С этой точки зрения мы вновь и вновь возвращаемся к деятельности почек, к органу, изучая который, я и пришел в свое время к постановке вопроса о роли корковых регуляций во „внутреннем хозяйстве“ организма.

Теперь нам казалось существенным изучить, как изменение мозговой коры отразится на выведении почками сахара при алиментарной гликозурии. Во-первых, было важно установить зависимость выделительной функции почек от такого изменения состояния коры мозга, которое наступает при столь естественном процессе, как кортикальная стимуляция или торможение пищевых рефлексов. Во-вторых, хотелось выяснить, какую роль мозговая кора может играть в возникновении гликозурии, явлении, которое в клинике играет столь важную роль. Соответствующие исследования провел Н. П. Коханович.

Коханович проводил исследование на двух собаках, имевших каждая слюнную фистулу и фистулу мочеточников. Был выработан пищевой условный рефлекс на стук метронома (120 ударов в минуту) и дифференцировка к нему (метроном 60 ударов в минуту). Дифференцировка была полная. Был подробно изучен диурез после питья собакой 250 см<sup>3</sup> воды с сахаром, причем количество даваемого сахара составляло 5 г на 1 кг веса тела. После этой водно-сахарной нагрузки диурез, конечно, возрастал и всегда возникала гликозурия, ход которой был довольно постоянным. После этого изучалось, как отражается на диурезе и на выведении почкой

сахара однократное применение (без подкрепления) положительного пищевого условного раздражителя ( $M_{120}$ ), дифференцировки ( $M_{60}$ ) и угашения ( $M_{120}$ ).

Результатом этого исследования явилось следующее: при применении (однократном) положительного пищевого условного раздражителя происходит небольшое снижение диуреза и непостоянное (у одной из двух собак) увеличение процента содержания сахара в

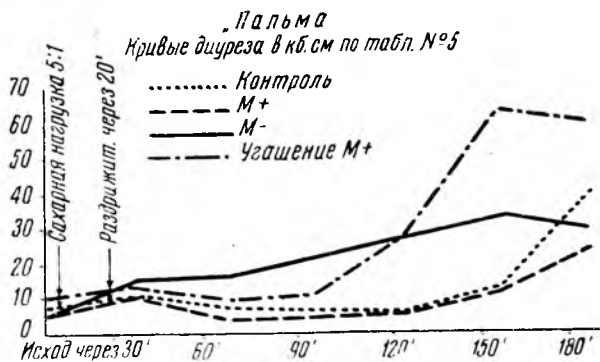


Рис. 91. Изменение диуреза после сахарной нагрузки в опытах контрольных и с применением условных раздражителей. Собака Пальма.

моче. Применение же тормозного агента вызывает очень значительный рост диуреза и резкое увеличение процента содержания сахара в моче. Общее количество выделенного с мочой сахара благодаря этому сильно растет, причем максимум выделения сахара сдвигается

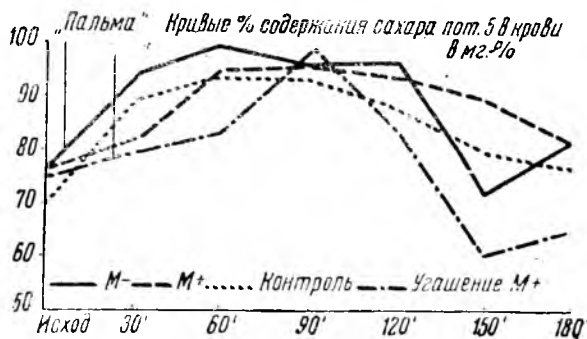


Рис. 92. Изменение процента содержания сахара в крови в опытах контрольных и с применением условных раздражителей. Собака Пальма.

к более ранним промежуткам времени по сравнению с контрольными опытами, где давалась лишь водносахарная нагрузка.

Совершенно такой же (но у одной собаки более резкий), как и однократное применение тормозного агента, результат вызывает создание в коре очага торможения путем многократного применения без подкрепления (угашения) положительного раздражителя. При этом также наблюдается рост диуреза, рост процента содержания сахара в моче и сильное увеличение общего количества выведенного сахара.

Эти результаты в части, касающейся увеличения содержания сахара в моче при создании в коре мозга торможения, иллюстри-

руются рис. 91, рис. 92 и табл. 37. Данные, касающиеся диуреза и абсолютных количеств выведенного сахара при действии положительных и тормозных агентов, показаны на рис. 93.

Чрезвычайно важно, что содержание сахара в крови при воздействии на кору положительных и тормозных агентов не изменяется. Оно колеблется в общем в тех же пределах, что и при контрольных опытах с одной сахарной нагрузкой. Следовательно, несомненно, что сдвиг в характере гликозурии при создании в коре очага торможения зависит от изменения состояния почек. Происходит ли здесь уменьшение обратного всасывания сахара в извитых канальцах или избирательный рост проницаемости эпителия клубочков по отношению к сахару плазмы, сказать в настоящее время нельзя. Излагаемые далее опыты Дрягина делают вероятным, что кортикальные влияния на выведение почками воды, хлора, креатинина приурочены главным образом к сдвигам в процессах реабсорбции в канальцах. Этот вывод совпадает с общим направлением современной физиологии почек, которая склонна (на наш взгляд, несколько односторонне) рассматривать процессы в клубочках как простую ультрафильтрацию плазмы (минус белки) через мембрану боуменовской капсулы. Возможно, что в опытах Кохановича сдвиги реабсорбции играли главную роль. Так или иначе, самый факт установлен твердо: возникновение в коре очага торможения может вести к резкому усилению гликозурии. Факт, вряд ли безразличный для клиннки болезней почек.

Рис. 93. Изменение абсолютных количеств сахара мочи в опытах контрольных и с применением условных раздражителей. Собака Пальма.

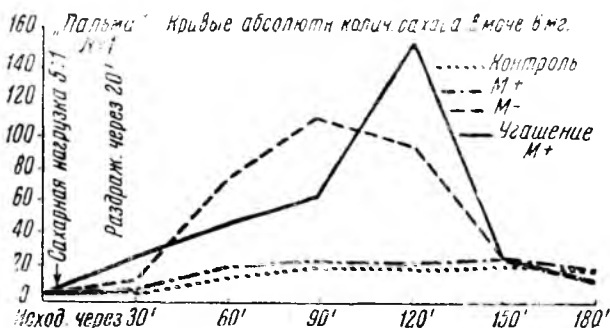


Таблица 37

Концентрация сахара в моче (в миллиграмм-процентах) при одной сахарной нагрузке (5 г на 1 кг веса тела) и при сахарной нагрузке вместе с применением агентов, вызывающих торможение в коре мозга

Данные для 2 собак. Средние цифры (опыты Кохановича)

Условия опыта	№ собак	Время, прошедшее после дачи сахара с водой, в минутах				
		30—60	60—90	90—120	120—150	150—180
Контрольный опыт без применения стимуляции коры . . . . .	1	249	358	310	238	71
	2	36	89	54	81	92
При однократном применении тормозного раздражителя на 20 минут после дачи сахара . . . . .	1	490	519	407	81	35
	2	40	79	106	153	147
При угашении (7—8-кратное неподкрепление положительного раздражителя на 20—30 минут после дачи сахара) . . . . .	1	506	573	499	39	23
	2	67	84	96	94	95

**КОРА МОЗГА И ПЕРИОДИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ФУНКЦИИ**

Мы занимались до сих пор вопросом о тех влияниях, которые кора головного мозга оказывает на целый ряд процессов в организме. Мы видели, что импульсы, возникающие в коре мозга, могут изменять деятельность дыхательно-циркуляторного и выделительного аппаратов, могут влиять на все органы пищеварительного тракта, могут, влияя на тканевой обмен, вести к изменениям обмена веществ, могут изменять, по-видимому, такие общие свойства клеток, как их проницаемость и т. д. В этой же связи было важно проследить, нельзя ли обнаружить влияние коры мозга на такие явления в нашем теле, которые характеризуются периодической повторяемостью в течение определенного времени. Возможность выработки временных связей на определенную последовательность интервалов времени доказана классическими опытами лаборатории Павлова. Вместе с тем изученные нами корковые влияния на процессы, совершающиеся в каком-либо органе, конечно, не ограничиваются сдвигом, вызываемым в том органе или в том процессе, который подвергался изучению в соответствующем опыте. Для выработанных в коре временных связей характерна именно обобщенность их влияния на целый ряд процессов, находящихся в функциональной связи. Если, например, мы имеем пищевой рефлекс, о котором судим по секреции слюнных желез, то этот пищевой рефлекс в более или менее выразительной форме сказывается также на секреции желудка, расцеас, изменениях моторики пищеварительного тракта, на двигательных пищевых реакциях и т. д. (глава V). «Предрабочие» условные рефлексы сказываются не только в усиленной легочной вентиляции, но и в повышенной деятельности сердца, вероятно, и в изменениях состояния мускулатуры. Таким образом, для кортикальных влияний на «внутреннее хозяйство» организма характерна значительная обобщенность воздействий на целый ряд процессов, воздействий, могущих включать в себя как возбуждающие, так и тормозящие стимулы и влекущих за собой, кроме того, целый ряд вторичных изменений (если, например, при пищевом условном рефлексе изменяется деятельность почек, то это может быть обусловлено как непосредственно корковыми влияниями на почку, так и изменением кровоснабжения почки и состава крови при секреции соков). Коротко говоря, импульсы, идущие с коры мозга, одновременно охватывают своим воздействием целый ряд систем организма. В процессе исследования (так же как в процессе изложения его результатов) мы почти всегда фиксируем мысль на одном каком-либо частном явлении. Условием диалектического, т. е. действительно научного, познания является, однако, умение рассматривать частный процесс в его значении для всего организма и в его связанности с другими явлениями. Эта взаимосвязь и сочетанность всех физиологических функций находят, между прочим, яркое выражение в явлениях так называемой суточной периодики.

Известно, что чуть ли не все физиологические процессы испытывают ритмические колебания своей интенсивности. Эта суточная периодика, находя свое ярчайшее выражение в сменах сна и бодрствования, проявляется также в хорошо изученных суточных колебаниях температуры тела (Моссо, Юргенс, Бенедикт и Снелл, Лингардт, Симпсон и Гильбрет, Руддер и Петерсен и др.), колебаниях кровяного давления (Аррак, Цабель, Моок и Шарерр), изменениях просвета сосудистого русла (Моссо, Вебер, Гюстен), колебаниях частоты пульса, таких же колебаниях кислотнощелочного равновесия (Эндрс, Басс и Герр, Кунце, Крауссе), колебаниях содержания в крови сахара (Трэмль и Меддок),

адреналина (Эулер и Гольмквист), кальция (Гольмквист, Кэворт). Суточная периодика отмечается также в величине диуреза (Штовиз, Орбели, Быков и Лидская), в составе мочи (Форегрэн, Герритцен), в гликогенообразовательной функции печени (Жорес), в объеме веществ (Фолькер, Розенблюм, Смакаул), в скорости оседания эритроцитов (Жорес), величине кожных потенциалов (Регельсбергер), в кривой смертности (Коккируото, Жорес) и даже... в скорости роста волос (Фуке). Этот список (далеко, кстати, неполный) дается только для того, чтобы показать, насколько многообразно отражается на всех сторонах деятельности организма суточная периодика изменения его состояния. Картина этой суточной периодики изучена достаточно подробно, но до сих пор мало выяснен ее механизм и имеется значительное разногласие во взглядах на причину (или причины), обуславливающую суточную периодику.

Наиболее простое объяснение суточной периодики сводится к тому, что она толкуется либо как смена сна и бодрствования, либо как результат гораздо меньшей двигательной активности ночью, чем днем. В столь простой форме это объяснение явно недостаточно по той простой причине, что обычная (неизвращенная) картина суточной периодики наблюдается и при круглосуточном пребывании в постели (Йогансен), и у лихорадящих больных, проявляющих ночью обычно большую активность, чем днем (Гессер), и у лиц, подвергавшихся с экспериментальной целью бессоннице в течение нескольких суток (Клейтман). Весьма существенно также то, что при работе ночью и сне днем суточная периодика физиологических функций в большинстве случаев сохраняется такой же, как при обычном образе жизни. Это показано на ночном стороже Бенедиктом и Снеллом, на пекарях Егером, на работниках хлебозавода Конради и Щербаковой, на ночных сиделках Полиманти [существуют, впрочем, описания происшедшего в этих случаях полного извращения температурной кривой (Полиманти, Тулуз и Пьерон)]. Нет поэтому достаточных оснований считать, что вся суточная периодика физиологических функций просто следует за сменой состояния сонного торможения и бодрствования в коре больших полушарий и за соответствующим этим сменам сдвигам в состоянии центров *mesencephalon* и *diensephalon*.

Еще менее обоснованы гипотезы, отводящие для объяснения суточной периодики физиологических функций главную роль «космическим факторам» (Бон, Фелькер) или приписывающие эту периодику свойствам, изначально присущим живому веществу (Цвардемакер, Пьерон). Первая из этих точек зрения апеллирует к фактам, влияние которых на организм почти совершенно не изучено, вторая является неприкрыто виталистической и ничего поэтому не объясняющей.

Нам казалось, что наиболее правильно истолковать явление суточной периодики как явление, в основном регулируемое с коры больших полушарий, но зависящее не непосредственно от смены сна и бодрствования, а от всей массы раздражителей, которые, действуя на экстерорецепторы, определяют степень возбудимости как подкорковых центров, так и мозговой коры. Это предположение (близкое к гипотезе Изеншмидта) подкрепляется тем, что в тех случаях, когда сон днем и бодрствование ночью сопровождались соответствующим изменением всех условий окружающей среды (т. е. созданием ночных условий днем и дневных ночью), «извращение» суточной периодики физиологических функций достигалось довольно легко (хотя и не сразу). Так, такого извращения достиг в условиях Гренландской экспедиции Лингард (в полярной ночи), когда все условия жизни диктовались почти всецело условиями, произвольно устанавливаемыми коллективом экспедиции. Удавалось также экспериментально извращать ритм суточной

периодики Симпсону и Гильбрету путем освещения клетки ночью и затемнения днем (на обезьянах), а также некоторым другим авторам.

Нами была намечена к постановке большая серия опытов по изучению кривой суточной периодики у обезьян, собак и других животных в зависимости от деятельности коры мозга. Первым этапом этой работы, установившей некоторые зависимости суточной периодики, является исследование О. П. Щербаковой. Это исследование, проведенное с большой точностью на очень большом материале (обезьянах различных пород, шакалах, медведях, барсуках, собаках-динго, енотовидных и домашних собаках, кошках, кроликах, морских свинок, дикобразов, крысах, мышах, петухах и совах — всего 67 животных, изучавшихся по 2—20 месяцев каждое ежедневно), установило, во-первых, чрезвычайную зависимость суточной периодики от биологических условий существования. Наиболее выражена эта периодика для температуры тела у обезьян и человека, менее четко — у грызунов. Слабо, но с большим постоянством она отмечается у кошек и птиц и почти отсутствует у собак, барсуков, шакалов, хотя кривая двигательной активности и у этих животных отличается весьма характерной периодич-

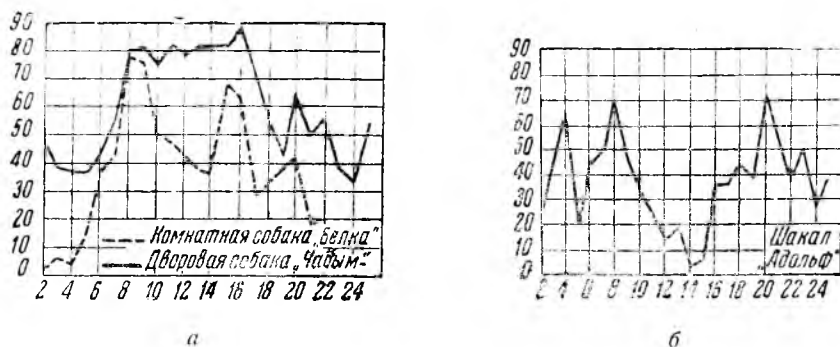


Рис. 94, а и б Суточная периодика двигательной активности у различных животных.

По ординате — условные обозначения частоты и силы движений; по абсциссе — часы суток.

ностью (рис. 94, а). Даже у животных с почти не выраженной суточной периодикой колебания температуры условия существования накладывают резкий след на двигательную активность; так, барсук, воспитанный в неволе с первых дней после рождения, имеет дневной ритм активности, соответствующий массе раздражителей, которые действуют днем в лабораторной обстановке, тогда как шакал, пойманный взрослым, и в этих условиях сохраняет ночной тип активности, свойственный ему на воле (рис. 94, б).

Основное положение, которое удалось доказать Щербаковой, заключается в том, что ритмика физиологических процессов у обезьян может полностью определяться внешними условиями. Переделывая день в ночь, т. е. систематически освещая клетку ночью и затемняя ее днем и приурочивая к ночи также время кормлений, Щербакова сумела перенести максимум температуры, максимум двигательной активности и даже более высокое рН мочи с дневного на ночное время (рис. 95, 96, 97, 98). Создав укороченный день (освещение клетки и питание лишь с 8 до 16 часов), Щербакова добилась отражения этого на актограмме. Создавая в течение астрономических суток два «дня» и две «ночи» (т. е. производя освещение клетки и кормление обезьян с 9 до 13 часов и с 19 часов до 1 часа), Щербакова получила два периода двигательной активности (рис. 99), два температурных максимума и два максимума частоты дыхания.

«Переделка» суточной периодики в опытах Щербаковой достигалась с различной легкостью — легче всего при переделке ночи в день, труднее — при создании в течение астрономических суток двух «ночей» и двух «дней». В первом случае полная переделка суточной периодики достигалась на 7—8-й день, во втором — на 14—15-й. После возвращения от извращенного образа жизни к нормальному суточная периодика возвращается к норме не сразу, а через 2—5 суток, т. е. несколько скорее, чем происходит ее установка на извращенный образ жизни.

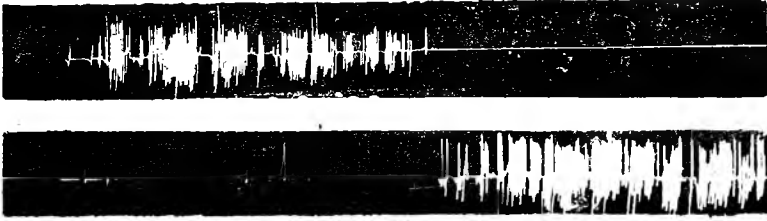


Рис. 95. Изменение двигательной активности обезьяны при нормальном и «извращенном» образе жизни.

Из факторов, создающих переделку суточной периодики физиологических функций для обезьян, доминирующую роль играет освещение. Когда Щербакова, освещая клетку ночью и затемняя ее днем, производила кормление в дневное время (или, наоборот, кормила обезьян ночью при освещении клетки), то суточная кривая изученных ею функ-

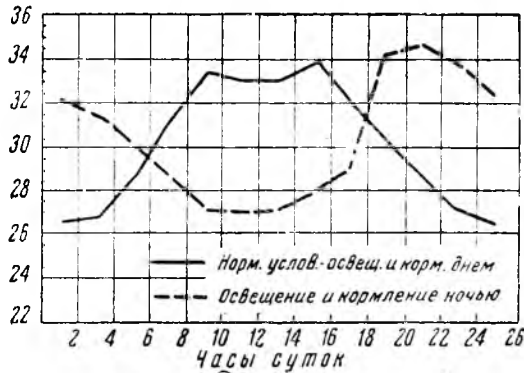


Рис. 96. Изменение частоты дыхания у обезьян при различном образе жизни.

По ординате — частота дыхания; по абсциссе — часы суток.

ций отражала почти исключительно влияние освещения. Любопытно, что подобный режим отражался на состоянии животных, которые, получая еду в то время суток, которое соответствовало «ночи», не съедали всей пищи и сильно теряли в весе. Это хороший пример того, какое значение имеет для обеспечения нормального состояния организма объединенность всех физиологических процессов и их регуляция высшими отделами центральной нервной системы.

Опыты Щербаковой, особенно ее оригинальный (по сравнению с Симпсоновским) опыт с созданием двухвершинной кривой суточной периодики, показали, что поток афферентных импульсов, падающих на экстерорецепторы (у обезьян — особенно на зрительный рецептор), соз-



дает ту повышенную возбудимость головного мозга, которая ведет к установке на более высоком уровне ряда функций организма.

Как анализировать эти факты с точки зрения роли различных участков головного мозга? Хотя непосредственных экспериментов по этой проблеме у нас еще не сделано, но материал, изложенный в предыдущих главах, позволяет предположительно набросать следующую картину явлений: можно считать весьма вероятным, что импульсы, приходящие к бульбарным и мезэнцефалическим центрам от экстерорецеп-



Рис. 97. Изменение суточной температуры тела у обезьяны при нормальном и „извращенном“ образе жизни.

По ординате — температура; по абсциссе — часы суток.\*

торов (особенно важны здесь импульсы от сетчатки), повышают возбудимость центров среднего и, что в данном случае существеннее, промежуточного мозга. Создается повышение возбудимости вегетативных центров области *hypothalamii* (в частности, «центра» терморегуляции).

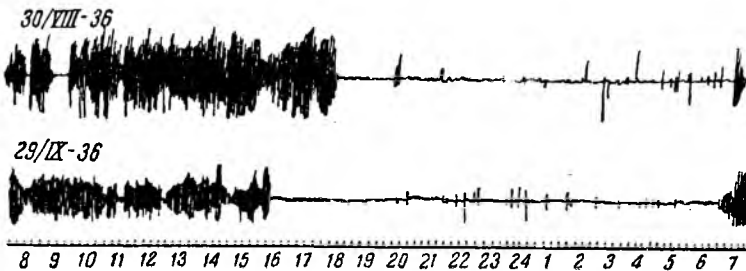


Рис. 98. Изменение двигательной активности обезьяны при нормальном образе жизни и укороченном дне.

Цифры на нижней линии обозначают часы суток.

Благодаря этому суточная периодика может создаваться и независимо от деятельности коры мозга. Однако одновременно с действием афферентных импульсов на диэнцефалические и мезэнцефалические центры они воздействуют и на проекцию всех рецепторов в коре. В результате происходит следующее: обстановка, в которой происходило воздействие импульсов, определяющих суточную периодику, сочетается с определенным состоянием низших вегетативных центров и со связанным с этим уровнем ряда физиологических функций. В результате, когда афферентные раздражения, непосредственно определяющие суточную периодику, уже изменены, но какой-либо компонент обста-

новки, в которой они влияли раньше, еще налицо, кора мозга, вследствие выработавшейся временной связи, определяет, несмотря на изменение условий жизни, прежнюю суточную периодику. Иными словами, последствие, которое проявляется в сохранении прежней суточной периодики в течение первых суток после извращения образа жизни, мы толкуем как проявление корковых временных связей, выработанных на базе сдвига вегетативных центров. Мы видели, что голубь и собака сохраняют несколько дней повышенный обмен веществ в обстановке, где до этого многократно производилось охлаждение (рис. 85 и 86), несмотря на то, что налицо теперь уже не охлаждение, а нагревание. Также и обезьяна уже после возвращения к нормальной смене дня и ночи сохраняет несколько суток суточную периодику, созданную в предшествовавший период путем освещения ночью и затемнения днем. Очевидно, нужно время для угасания выработанной корковой связи. Можно полагать, что у обезьян без коры больших полушарий искусственно созданный извращенный образ жизни сопровождался бы не медленным переходом к новому, соответствующему условиям освещения циклу суточной периодики. «Историзм», вероятно, почти или совершенно исчез бы (см. на стр. 138 данные о бесполушарном голубе).

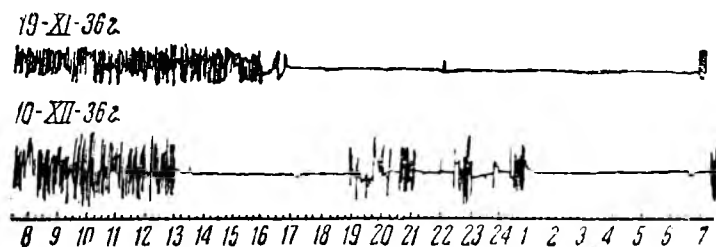


Рис. 99. Изменение длительной активности у обезьяны при нормальном образе жизни и при „извращенном“ (двуфазные сутки).

Цифры на нижней линии означают часы суток.

При обсуждении вопроса о возникновении в коре временных связей, распределяющих суточную периодику, надо учесть значение еще одного весьма важного фактора — способности коры вырабатывать временную связь на определенный интервал времени. Этот факт хорошо доказан для микроинтервалов (порядка 5—10 м) в лаборатории И. П. Павлова (исследования Стуковой, Феокритовой, Дерябина). В наших исследованиях мы четко видели установку коры больших полушарий на определенный «отсчет времени» в уже описанных опытах Слонима и Нестеровского, Слонима и Ольнянской. В первой работе было показано, что если условный раздражитель, сигнализирующий полипноэ, применяется каждый раз через 5 минут, то все приступы полипноэ приурочиваются (даже после того, как метроном отставлен) также к интервалам, разделенным пятиминутными перерывами (см. стр. 132). Слоним и Ольнянская наблюдали, что у собаки, помещенной в теплую камеру, как правило, обмен повышался (а у собаки в холодной камере, понижался) к последнему часу полувосьми часового пребывания в камере, и это может быть объяснено только тем, что интервал в три часа соответствовал периоду, к концу которого собака переводилась в более холодное (resp. в более теплое) помещение собачника. Следовательно, длительность интервалов сама может быть сигналом для возникновения в мозговой коре импульсов, меняющих комплексы тех или иных процессов. В связи с этим мне кажется вполне логичным принять, что чередование через определенные интервалы смены дня и ночи (все равно — естест-

венных, астрономических или созданных для обезьян искусственной сменой периодов освещения) также создает в коре мозга условный рефлекс на время. Когда, например, от режима двух «дней» и двух «ночей» в течение суток Щербакова перешла к нормальному, диктуемому солнцем режиму, то даже при отсутствии каких-либо раздражителей, действовавших при обстановке извращенного ритма, в коре все же сохранились временные связи, ранее образованные на длительность периодов освещения и затемнения.

Я должен сказать, что изложенное здесь представление нуждается еще в экспериментальной проверке путем опытов на животных с разрушенной корой мозга, а также путем изучения влияния различных компонентов обстановки измененного режима суток на кривую суточной периодики после возвращения к нормальному режиму. Эти опыты у нас намечены, и впредь до их проведения вышесказанное должно рассматриваться как гипотеза, хотя, на мой взгляд, и весьма вероятная.

## ГЛАВА XII

### ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ О ВРЕМЕННЫХ СВЯЗЯХ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ

Давно уже в физиологии головного мозга чувствовалась потребность противопоставить строгую дисциплину четкого метода и незатуманенной мысли чрезвычайно спутанным и туманным представлениям. В этом пункте естествознания с древних времен сходятся две ветви единого знания о природе самых высших проявлений жизни. До самого последнего времени две науки — физиология и психология, — теснейшим образом связанные предметом исследования, не могут провести разграничительную линию. Методы исследования, применявшиеся физиологом, ставили его перед необходимостью толковать полученные факты как процессы психического характера; вместе с тем, психолог, наблюдая сложные психические процессы, ищет их объяснения в физиологическом корреляте, что не может быть выполнено при интроспективном наблюдении. С тех пор как И. П. Павлов нашел «такое элементарное психическое явление, которое целиком с полным правом» может считаться вместе с тем и чистым физиологическим явлением, появилась возможность «получить объективную физиологическую картину всей высшей нервной деятельности животных». Аналитические данные, собранные к настоящему времени, — говорит И. П. Павлов, — «раздражениями, экстазированиями и другими приемами изучения коры, естественно, должны занять место после описания нормальной работы».

Если вспомнить, что творец метода условных рефлексов в ясной форме высказал мысль, что всякое изменение как внешней, так и внутренней среды организма может стать условным раздражителем для коры мозга, то будет понятно, что изложенный на предыдущих страницах материал служит установлению более полной и точной, соответствующей действительности картины работы коры больших полушарий головного мозга.

Изучение зависимостей в деятельности целого ряда внутренних органов от коры больших полушарий дало нам новые представления о работе головного мозга и вместе с тем обогатило наши знания о регуляторных приспособлениях в деятельности внутренних органов, которые были или совершенно неизвестными, или чрезвычайно скудными.

Анализируя на настоящем этапе полученный нашими лабораториями большой экспериментальный материал, необходимо осветить теоретические предпосылки экспериментов и наметить руководящие идеи для

дальнейших поисков и более углубленного анализа сложнейших регуляторных приспособлений животного организма.

Образование временных связей в экспериментальных условиях возможно для всех органов. Нужно полагать, что нет реакции целого организма на воздействие внешней или внутренней среды, в которой не участвовала бы кора головного мозга. Наши теоретические предположения о том, что высший регуляторный аппарат — головной мозг — должен оказывать влияние на все органы тела, полностью подтвердились. Нет рефлекторной реакции, которая не включала бы в себя, кроме безусловных, также и условных рефлексов. В нормальной деятельности целого организма можно найти ряд примеров, где сложная реакция может быть расшифрована и разложена на составляющие ее отдельные рефлекторные процессы. Я писал выше, что рефлекторная фаза в деятельности желудочных желез состоит из цепи условных и безусловных рефлексов. Вся сложная секреция и моторика желчной системы приводится в действие условнорефлекторным механизмом: регуляция сердечно-сосудистого аппарата пускается в ход импульсами с коры мозга; легочная вентиляция, обеспечиваемая работой дыхательных мышц, всецело зависит от мощной работы скелетной мускулатуры, приводимой в действие кортикальной стимуляцией; сокращения селезенки, связанные с повышением дыхательной функции крови, обязаны своим возникновением и скоростью осуществлению кортикальным импульсам. Общий метаболизм и отдельные клеточные процессы зависимы от деятельности коры мозга. Эти примеры можно умножить во много раз.

Подобно тому как в патологических условиях первый удар от всякого ноцицептивного раздражения падает на нервную систему и особенно на ее высшие отделы, так и при нормальном течении физиологических процессов начальным пунктом регуляторной машины (да будет позволено так выразиться) является кора головного мозга. Почему же мы постоянно при обычных наблюдениях за реакциями высших животных не замечаем условного компонента сложной условнорефлекторной реакции? Мне кажется, это объясняется тем, что это явление настолько банально, что оно не вошло в круг научного исследования, и в то же время условная часть сложного рефлекторного акта так скрыта безусловной частью этого механизма, что наблюдатель и не догадывается о присутствии условной части, которая протекает очень быстро и следы которой заглушены.

При наших двигательных актах мы не замечаем статико-моторной части какого-либо движения, а между тем известно, что мобильная часть двигательного акта невозможна без предварительной статической установки. Также и при отделении слюны, желудочного и панкреатического сока, при движении мускулатуры пищеварительного тракта, при выработке мочи и желчи и при всех других отправлениях внутренних органов первичным стимулирующим моментом является корковый импульс.

Корковый импульс имеет характер пускового механизма. Достаточно очень кратковременного действия условного раздражителя (даже 0,01—0,1 секунды), чтобы реакция продолжалась несколько часов, в некоторых случаях и дней. Эта форма действия корковой стимуляции приложима ко всем исследованным нами условным связям. Если физиология до настоящего времени занималась микроэлементами времени, то при изучении деятельности внутренних органов под влиянием кортикальной стимуляции открывается возможность чрезвычайно доступного познания макроэлементов времени и их значения в физиологических процессах. Рассматривая эти реакции под углом зрения категорий времени, мы можем констатировать новые формы реагирования, когда заведенный «запальным» корковым стимулом механизм продолжает действовать длительный отрезок времени, иногда обнимающий промежуток в несколько дней. Возможно предположить, что вызванная кортикальным импульсом

реакция может продолжаться и более длительный срок. Можно напомнить здесь, что достаточно действия на слуховой рецептор животного какого-либо условного раздражителя в течение 0,1—0,01 секунды, чтобы реакция почки, например, продолжалась несколько часов. Все наши опыты говорят за то, что длительность действия условного раздражителя не играет роли в дальнейшем разворачивании процесса. Коровое влияние ограничивается приведением в действие рабочих механизмов, расположенных, вероятно, в большинстве случаев в ближайших подкорковых образованиях. И, как дальше будет показано, в дальнейшей стадии процесс разыгрывается не только по нервным, но и по гуморальным путям.

В зависимости от характера эффекторного аппарата скрытый период может быть то очень коротким, то более длительным; это, несомненно, связано с функциональной и морфологической структурой исполнительного аппарата. Например, латентный период условного рефлекса на мочеподделение равняется минутам, а для сокращения селезенки — долям секунды. Инерция эффектора и его связь с другими функциями определяет время перехода его из состояния покоя в состояние деятельности. Можно сказать, что каждый орган по-своему отсчитывает время, хотя начало процесса имеет одно и то же место, а именно — кору головного мозга. С точки зрения временных отношений весьма важно отметить, что в создании интегративной функции какого-либо органа кортикальная стимуляция играет существенную роль, ибо скорость пуска вход различных звеньев сложного процесса (например, фильтрации и реабсорбции в почке) определяет целостный процесс рабочего аппарата. Впоследствии я подробно обрисую, как может быть нарушена хронаксическая слаженность отдельных моментов процесса при нарушении деятельности коры мозга.

Скорость образования временных связей для различных органов значительно варьирует: чем орган меньше связан со средой непосредственно или посредственно через другие функциональные системы, тем меньше возможность быстрого образования рефлекса. Соответственно самому принципу образования условного рефлекса, именно совпадения во времени двух раздражителей — безусловного и индифферентного агента, требуется более частая повторяемость событий «внутренней» жизни органа и сочетание ее с действием одних и тех же агентов внешней среды. Повторяемость этих совпадений для почки значительно реже, чем для селезенки, ближе связанной с внешней средой в целях быстрого изменения дыхательных факторов крови; в силу этого и скорость образования временных связей для почки иная, чем для селезенки. Образовавшаяся временная связь на деятельность почки угасает весьма медленно, тогда как условный рефлекс на селезенку угасает очень быстро. Можно говорить поэтому о различной инерции рабочих систем. Чем система функционально менее подвижна, тем она более консервативна. Этим, повидимому, и обеспечивается устойчивость поведения организма во внешней среде при более постоянном и инертном «внутреннем хозяйстве» организма.

Агентами, которые могут сделаться условными раздражителями, являются прежде всего все колебания внешней среды, могущие воздействовать на экстерорецепторы; число их безгранично. Условным раздражителем может стать и безусловный раздражитель, вызывающий ту или иную безусловную реакцию. Например, тактильное раздражение кожи так называемой касалкой (касалка служит в павловских лабораториях удобным агентом, из которого легко образуется условный раздражитель) может вызывать сужение кровеносных сосудов в порядке действия безусловного раздражителя (рис. 100). Оказывается, что на фоне действия касалки звучание ударов метронома может сделаться сосудистым условным раздражителем. Предварительное испытание изолированного действия метронома никакой сосудистой реакции не вызывает. На рис.

101 можно видеть, что метроном сам по себе дает нулевую плетизмограмму. После того как метроном сочетался несколько раз с действием касалки, изолированное его применение вызывает сужение сосудов. При соединении к метроному касалки, т. е. подкрепление, усиливает появившееся сужение сосудов (рис. 102). Таким образом, касалка является в данном случае безусловным раздражителем.

Касалка, часто применяемая как безусловный раздражитель без сопровождения термическими раздражителями, с течением времени начинает угасать, но, будучи подкреплена несколько раз термическим раздражением, может стать снова активным, уже условным раздражителем. И так, в зависимости от условий применения касалки этот раздражитель может быть или условным, или безусловным.

Можно предполагать, что и другие агенты в зависимости от условий их применения, а также от истории их связи с организмом могут стать или условными, или безусловными раздражителями. Например, бо-

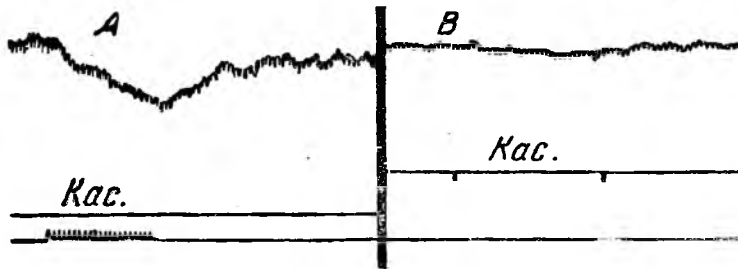


Рис. 100. А — сосудистый рефлекс на касалку; В — угасание рефлекса после многократного применения касалки.

левой раздражитель, являясь сам по себе безусловным раздражителем, может сделаться и условным. Точно так же вкусовой раздражитель, обычно воздействуя как безусловный, при известных условиях может быть превращен в условный.

Значит, безусловный раздражитель при определенных условиях неизбежно становится условным агентом, и каждая нормальная реакция целостного организма стимулируется условно-безусловными раздражениями, т. е. является сложным условнорефлекторным актом. Помимо образования экстероцептивных связей, выработанных с экстерорецепторов, можно выработать, как показали наши опыты, и интероцептивные условные связи, т. е. условные рефлексы с рецепторов, заложенных во внутренних органах. Как будет показано в дальнейшем, такие интероцептивные условнорефлекторные связи во многом подобны экстероцептивным, но в то же время имеют свои специфические особенности.

Интероцептивные условные связи могут быть выработаны на раздражение рецепторов того органа, который в то же время будет являться и эффектором, т. е. в данном органе может быть сосредоточено и начало, и конец рефлекторной дуги.

Например, механическое раздражение рецепторов желудка может являться стимулом условнорефлекторного отделения желудочного сока.

Условная связь образуется и через гуморальную систему, или, как принято обычно выражаться, на автоматическом раздражении<sup>1</sup>.

Изменение физического или химического состояния жидкостных систем организма (кровь, тканевый сок и лимфа) при одновременном раздражении, падающем на кору мозга с любого рецептора, может быть базой для образования условного рефлекса. Всякие колебания в жидкост-

<sup>1</sup> Нужно сказать, что термин „автоматическое раздражение“ не соответствует реальному положению вещей. Автоматическим можно назвать такое раздражение, которое возникает в самой возбудимой клетке в силу изменившихся условий обмена. Раздражение же, передающееся через кровь, следует называть гуморальным.

ных системах организма, таким образом, могут служить основой для образования нервно-гуморальной связи.

Выше уже указывалось, что базой для образования мочеотделительного условного рефлекса служит гидремия крови. При этом в ответ на приложение условного раздражителя происходит изменение водного состава мочи, отражающее соответствующие изменения водного состава крови. Таким образом, условный рефлекс является точной копией

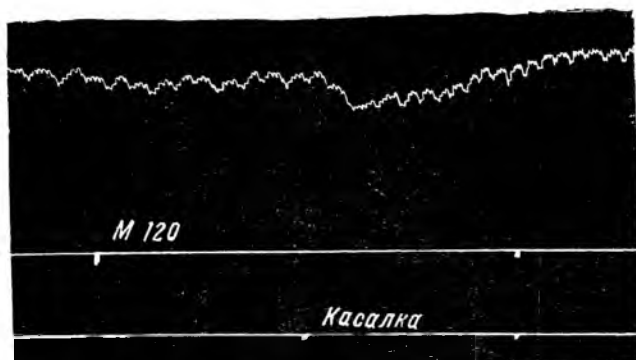


Рис. 101. Сосудистый рефлекс на первое сочетание метронома (120 ударов в минуту) ( $M_{120}$ ) + касалка.

безусловного рефлекса не только в количественном, но и в качественном отношении.

Если же при образовании условного рефлекса изменения касаются других ингредиентов мочи, то и применение условного раздражителя вызывает изменения в том же направлении. Это отражение через кору мозга состояния, возникающего при безусловном раздражении, будет

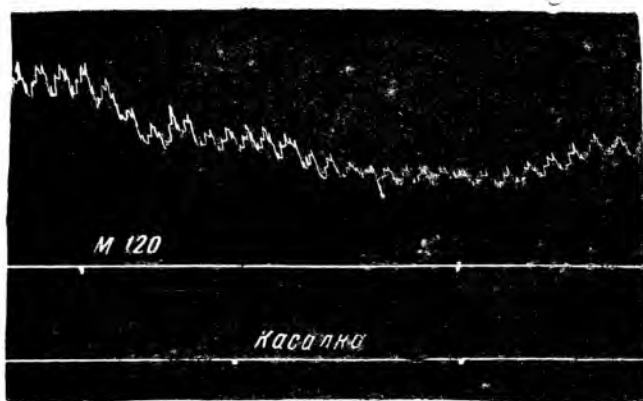


Рис. 102. Сосудистый условный рефлекс на 68 сочетаний метронома (120 ударов в минуту) + касалка.

совершенно точным и в том случае, когда условный раздражитель ведет к деятельности не только отдельного органа, но и целой функциональной системы органов.

Наблюдение за образованием и течением условнорефлекторных реакций по гуморальным путям имеет большое значение не только для более углубленного познания деятельности коры и ее связи с внутренними органами, но открывает пути для уточнения и всестороннего изучения нормальной деятельности жизненно важных органов и взаимоотношения

различных функциональных систем организма. О роли гуморального звена и механизма кортикального стимулирования будет сказано более подробно в дальнейшем.

Временные связи внутренних органов примечательны тем, что они, благодаря особым свойствам корковых клеток, осуществляются с необычайной легкостью и воспроизводят весь комплекс явлений, текущих иногда длительное время. Можно думать, что передача возбуждения с коры на подкорковые центральные приборы совершается очень быстро. Есть основание предполагать, что диффузно идущее от корковых клеток возбуждение перекладывается в подкорковых образованиях на подготовленные и более восприимчивые в данный момент пути. Может быть, импульсы мозговой коры более эффективны для подкорковых рабочих центров, чем непосредственное возбуждение самих подкорковых станций. Нельзя не вспомнить, как мощны бывают реакции различных органов и тканей, когда они возникают в реальной действительности под влиянием каких-либо сильных раздражений экстеро- или интерорецепторов.

Я уже упоминал, что иногда условный рефлекс более действителен, чем безусловный. В то время как безусловный раздражитель уже не дает эффекта, условный раздражитель еще способен вызвать реакцию. Я склонен думать, что торможение условнорефлекторных реакций осуществляется вследствие блокирования парабактериального типа, возникающего на местах перехода возбуждения с корковых образований на ближайшие подкорковые центры. В этих же пунктах разыгрываются и другие функциональные проявления, которыми мы объясняем явления в органах и тканях. Нам неясно, каким образом может длительно протекать реакция, раз начавшаяся благодаря импульсам коры мозга. Можно только сделать допущение, что длительное возбуждение в каком-либо рабочем органе зависит от тонуса коры мозга.

Под влиянием временных связей меняется уровень состояния тканей и органов, а не только вовлекается в деятельность эффекторный аппарат. Выше было показано, что влияние коры мозга простирается на самые основные проявления жизнедеятельности — на тканевые окисления, прохождение веществ через животную перепонку и др. При этом поразительна длительность влияния стимулов головного мозга, например, на ссмен.

То, что называли и теперь называют трофической иннервацией, может при настоящем способе исследования найти свое конкретное выражение. Я уже указывал, что влияния со стороны коры мозга могут создавать изменения в ткани во время ее так называемого физиологического покоя.

Можно представить себе каждую ткань, настроенную в каждый данный момент на определенный уровень без перехода ее в состояние возбуждения. Об этом некоторые физиологические школы давно уже говорят, называя различный уровень покоя то как «состояния парабактериоза» то как «ссподчиненную хронаксию». Для нас важно сейчас констатировать, что первичным моментом, изменяющим уровень состояния, может являться кортикальный стимул.

И. П. Павлов в своих замечательных «Лекциях о работе коры» неоднократно говорил о тонусе клеток больших полушарий. Совершенно очевидно, что этот тонус может измениться, а с изменением тонуса мозговых клеток меняется и состояние эффекторных аппаратов. Понятие о длительном состоянии возбуждения занимает мысли современных физиологов, но пока что не вяжется с каноническими устоями науки наших дней.

Нам кажется, что разрешение этого вопроса будет возможно только тогда, когда будет обследовано соотношение нейрогуморальных факторов и их связь с рабочими органами.

Методика обычного физиологического наблюдения крайне ограничена во времени и не позволяет видеть изменения, продолжающиеся



длительное время. Метод же хронических опытов дает возможность непрерывно наблюдать ход реакции в течение сколь угодно большого отрезка времени. Мне кажется, что теперь перед физиологом открывается возможность познания природы таких физиологических механизмов, которые до сих пор были вне учета экспериментальной науки. Проблема тонуса коры мозга, несомненно, теснейшим образом связана с представлениями Павлова о работоспособности корковых клеток.

Кортикальные рефлексы, обнимающие обе регулирующие системы — нервную и гуморальную, — обеспечивают сложнейшую реакцию организма, вовлекая в работу не только одну систему органов, но и весь организм в целом. Совпадение во времени работы различных органов и связь рабочего состояния с периодически текущими явлениями внешнего мира дают возможность выработать так называемую привычную деятельность. Несомненно, что в основе периодических процессов многих органов лежит кортикальная стимуляция, способствующая отражению периодики внешнего мира в периодике внутреннего хозяйства организма.

Факт образования интероцептивных условных рефлексов служит доказательством того, что в коре мозга представлен внутренний мир животного. Кора мозга приспосабливает его к условиям внешней среды в каждый момент. Таким образом, кора мозга отражает в себе не только внешний, но и «внутренний» мир животного. Нельзя понимать отражение как пассивный процесс. Отражение обуславливает активную деятельность органов целостного организма, направленную не только на уравнивание организма с внешней средой, но и изменяющую в свою очередь эту внешнюю среду. Импульсы с коры мозга, как уже указано, не только приводят в деятельное состояние тот или иной орган, но вовлекают в работу многочисленные системы органов, создавая в одних пунктах очаги возбуждения, в других — очаги торможения. Коровый стимул, ничтожный по своей силе, может вызывать грандиозные сдвиги во всех органах и тканях. Корректирующий механизм направлен на непрерывную и тончайшую регуляцию всех физиологических процессов применительно к меняющимся для животного условиям как внешней, так и внутренней среды.

Пусковой и корректирующий механизм коры — это чрезвычайно чувствительные аппараты всех реагирующих аппаратов не только в смысле изменения их деятельности в количественном и качественном отношении, но и во времени. Стимулы с коры мозга удивительным образом способны изменить скорость реагирования, планировать последовательность событий и, если требуется по условиям момента, затормаживать ход любого процесса. Фиксирование корой мозга последовательности событий имеет огромное значение для жизни организма, ибо позволяет при определенных обстоятельствах повторить имевшую место в прошлом цепь событий. Даже в пределах одного органа история событий воспроизводится, как указано выше, в совершенном и точном порядке, создавая интегративную деятельность отдельного органа. Здесь дело, очевидно, заключается в том же свойстве коры образовывать временные связи на уровне состояний корковых клеток, как и на всякий пришедший в кору через экстеро- или интероцепторы раздражитель. Изучение условных рефлексов внутренних органов позволяет мне утверждать, что нельзя для раскрытия законов высшей нервной деятельности разрывать две задачи и ставить их независимо и самостоятельно, а именно, с одной стороны, изучать закономерности соотношений организма с внешней средой, а с другой, — пользуясь условным рефлексом как функциональной единицей, познавать закономерности интракортикальных процессов, придавая им самоовлающее значение. Эта проблема одна, и только сочетая то и другое, можно проникнуть в закономерности кортикальных процессов как высшего ганглиозного аппарата, регулирующего сношения со средой, равно как и высшее управление всеми жизненно важными

процессами самого организма. Только изучая по различным показателям многосложную динамику коры, можно понять как функциональную структуру самой коры мозга, так и ее значение в соотношении организма как целого со средой. Филогенетически кора мозга отразила в себе все, что имеется в низших этапах нервной системы, и создала те новые и своеобразные качества, которые могут быть поняты только при постановке проблемы сразу во всем ее объеме. Все функциональные проявления организма у высших животных смогли достигнуть совершенства в деле тонкого и точного приспособления к внешней среде и в своей внутренней среде только потому, что их головной мозг стоит на самой высокой ступени развития жизни.

Метод временных связей дал возможность не только установить зависимость деятельности внутренних органов от коры мозга, но и поставить на очередь вопрос, каким образом осуществляется корковая регуляция функций нижележащих частей нервной системы.

Полученный нами фактический материал показывает, что в основе корковой регуляции работы внутренних органов лежит тот же условно-рефлекторный механизм, но имеющий свои отличительные черты. Остается нерешенным вопрос о том, существуют ли специальные, точно локализованные центры для регулирования деятельности внутренних органов или же со стороны коры мозга осуществляется общетрофическое влияние на состояние органов особым, специальным образом. На оба эти вопроса мы дадим ответ, когда приведем весь материал о кортикальной обусловленности общих состояний и тканевых процессов.

## ГЛАВА XIII

### ИНТЕРОРЕЦЕПЦИЯ

Классическая физиология, давшая нам представление о рефлекторной дуге, тем самым установила, что если какой-нибудь орган обладает эфферентной иннервацией, то в начальной части афферентной половины соответствующей рефлекторной дуги должны существовать рецепторы, раздражение которых рефлекторно и стимулирует данный эффектор. Исследование иннервации различных органов в течение XIX века в основном, можно сказать, сводилось к выяснению того, какие эфферентные нервные волокна воздействуют на данный орган и с каких именно воспринимающих поверхностей, с каких рецепторов возникает рефлекторное возбуждение этого органа. Эта линия исследования восходит к Уитту, Легаллуа, Беллу, Маршалу Галлю, Иоганну Мюллеру, Пфлюгеру и свое развитие получила у Клода Бернара, Людвига, Гольца, Циона, Шеррингтона, Магнуса, И. П. Павлова и целого ряда невропатологов. В итоге этих исследований в значительной мере и сформировалась рефлекторная теория. Различные воспринимающие поверхности были достаточно подробно охарактеризованы в своем значении для возникновения той или иной группы рефлексов (учение о рецептивных полях рефлексов). При этом, как известно, обнаружилось, что, кроме рецепторов, заложенных на поверхности тела и воспринимающих исключительно раздражения, падающие на организм из окружающей среды, имеются многочисленные рецепторы в сосудах, в пищеварительной трубке, в брыжейке, в мочеполовой и в костно-мышечной системе. Первая группа рецепторов включает рецепторы известных уже древним ученым пяти органов чувств (зрения, слуха, вкуса, обоняния и осязания; в последнее нужно включить тактильную, температурную и болевую чувствительность). Эти рецепторы возбуждаются, как сказано, почти исключительно раздражениями из внешней среды и получили от Шеррингтона название экстерорецепторов. Все рецепторы второй группы, т. е. те, которые заложены во внутренних органах (кроме

полости рта, носа и глотки), в сосудах, мышцах, костях и сухожилиях, рецепторы, которые в нормальных условиях возбуждаются только раздражителями, возникающими в самом организме, целесообразно обозначить термином **интерорецепторы**.

Очень долгое время исследования экстерорецепторов, с одной стороны, и интерорецепторов — с другой, шли в значительной мере различными путями. Раздражения экстерорецепторов всегда четко и ясно оцениваются субъективно; эти раздражения являются источником нашего основного познания внешнего мира, и недаром эти рецепторы издревле обозначались как органы чувств. Раздражение экстерорецепторов (особенно глаза и уха, в меньшей мере кожи и еще в меньшей мере рецепторов полости рта и носа) ведет к реакциям, которые физиолог долгое время считал себя бессильным заранее предсказать. Раздражение этих рецепторов служит источником сложнейших психических переживаний и в значительной мере определяет всю сложность физиологических актов. Такое состояние вопроса повело к тому, что исследование высших органов чувств как бы разделилось между физиологией и психологией. Неотъемлемой частью физиологии в этой области было лишь изучение свойств периферического воспринимающего прибора и анализ тех сравнительно немногих элементарных рефлексов, которые с чрезвычайной закономерностью наступают при раздражении высших органов чувств. Таково расширение зрачка при действии света, таковы пищевые, оборонительные и дыхательные рефлексы с вкусовых и обонятельных рецепторов, таковы некоторые рефлексы с поверхности кожи. Эти простые рефлексы, а также результат действия повреждающих (ноцицептивных) раздражителей, ведущих к ощущению боли, вследствие их клинического значения были всегда предметом исследования физиологов. Но наиболее сложные стороны деятельности высших органов чувств, проявляющейся в многообразных субъективных переживаниях и поведении, оказались предметом исследования психологов.

Роль экстерорецепторов в существовании организма как целого оказалась тем самым на многие десятилетия вне анализа естествоиспытателей.

Совершенно иначе сложилось дело с исследованием интерорецепторов. Их возбуждение, в значительном большинстве случаев не сопровождающееся ясно очерченными субъективными ощущениями, в то же время с большой закономерностью ведет к определенным рефлекторным ответам. Уловил это с гениальной интуицией уже Декарт (см. у Шеррингтона) и особенно Чарльз Белл, которые совершенно определенно указывали, что мышечная чувствительность «машинообразно» направляет двигательные акты. С развитием учения о рефлексе в 30—40-х годах прошлого века интерорецепторы были изучены как воспринимающая поверхность, играющая первую роль в регуляции деятельности сердечно-сосудистой, дыхательной, пищеварительной и мышечной системы. Шеррингтон и его школа, а также Магнус и его школа, Самойлов, Ферстер, Гофман, Беритов с исключительной точностью разработали главу о значении мышечных рецепторов (и лабиринтов) в координации двигательных актов. Еще до этого Людвиг и Цион изучили значение рецепторов дуги аорты в регуляции кровообращения, Геринг и Брейер показали роль рецепторов легких в регуляции дыхания. Школа Павлова показала значение рецепторов желудка и кишок для деятельности пищеварительного тракта<sup>1</sup>.

Если теперь, исходя из основных, наиболее важных исследований в этой области, попытаться охарактеризовать роль интерорецепторов в сопоставлении с экстерорецепторами, то основное различие между ними (если это различие проводится) сведется к следующему:

<sup>1</sup> Понятно, что я даю здесь не обзор вопроса, а только называю имена начинающих и крупнейших мастеров.

А. Раздражение и конечный эффект возбуждения экстерорецепторов в значительном большинстве случаев сопровождаются определенными, вполне точно учитываемыми субъективными ощущениями. Раздражение и конечный эффект возбуждения интерорецепторов в значительном большинстве случаев субъективно или же совершенно не учитывается, или во всяком случае не сопровождается точно локализуемым определенным ощущением.

Б. Раздражение экстерорецепторов обыкновенно ведет к сложным формам поведения, которые не предопределяются ни характером раздражения, ни местом его возникновения (любое зрительное, слуховое, тактильное раздражение может явиться поводом к какой угодно реакции организма). Раздражение интерорецепторов ведет к рефлекторному ответу, характер которого в большой мере предопределен характером раздражителя и свойствами возбужденного рецептора, хотя в сочетании с экстероцептивными и интероцептивные служат стимулом для сложных актов поведения.

Все эти характерные особенности интеро- и экстерорецепторов и служили в течение многих десятилетий поводом к их изучению с различных позиций.

Во всем, начиная с терминологии и кончая изложением материала в руководствах, начиная с методов исследования и кончая трактовкой результатов, видно, что физиология высших органов чувств и физиология рецепторов внутренних органов до сих пор изучаются с разных позиций и составляют в значительной степени предмет различных глав нашей науки.

Однако в настоящее время пришла, думается, пора, когда такому состоянию вопроса должен быть положен конец. Несмотря на различные частные особенности деятельности различных рецепторов, несмотря на субъективное различие возникающих при этом ощущений, несмотря на заслоненность от сознания импульсов с интерорецепторов, несмотря на различный характер возникающих с них реакций, как экстерорецепторы, так и интерорецепторы должны изучаться с единых позиций нашей физиологической науки.

Причины для противопоставления функций экстеро- и интерорецепторов исчезли прежде всего потому, что И. П. Павлов научил нас рассматривать результат возбуждения экстерорецепторов как условные рефлексы, столь же детерминированные, как и безусловные рефлексы. Павлов в едином учении об аналитической деятельности объединил главу о деятельности периферических воспринимающих приборов—рецепторов, или, по старому, органов чувств, и главу о восприятии импульсов, приходящих в нервные центры. В огромной, Павловым созданной отрасли нашего знания, в физиологии организма как единого целого не может быть места принципиальному разделению процессов, порождаемых при раздражении рецепторов, воспринимающих импульсы из внутренней среды организма, и рецепторов, воспринимающих импульсы с окружающей этот организм среды. Вот первая установка, которая сформировалась у нас при работах в этой области.

При такой установке вопрос стал для нас в следующей плоскости: нужно ли считать, что раздражение интерорецепторов служит поводом только к простым безусловным рефлексам, прежде всего к таким, которые ведут к изменению деятельности той же системы органов, где данные интерорецепторы заложены; нужно ли в этом отношении сохранять противопоставление интерорецепторов экстерорецепторам, которые (особенно дистантные рецепторы) служат основным рецептивным полем к условным рефлексам?

Многие физиологи (во главе с Шеррингтоном) и многие клиницисты охотно приняли бы такую точку зрения, которая вновь отделила бы друг от друга рецепторы, устанавливающие поведение организма во внешней

среде, и рецепторы, определяющие действие организма в ответ на изменения в его внутренней среде.

Весь материал, изложенный в предыдущих главах этой книги, заставил нас отнестись к такой возможности с большим скептицизмом. Мы видели, что кора мозга, орган, который, конечно, ведает всем поведением организма в окружающем его мире, одновременно воздействует и на все «внутреннее хозяйство» организма. Мы пытались и настойчиво пытаемся обосновать тот взгляд, что именно этим обеспечивается высший контроль сохранения того «постоянства внутренней среды», которое обеспечивает «свободную жизнь организма» (Клод Бернар). Но в таком случае было бы невероятно, если бы в организме не существовало и обратной связи. Было бы невероятно (теперь, имея факты в руках, я, конечно, говорю увереннее, чем тогда, когда задумывался весь круг этих исканий), если бы процессы, происходящие в глубине нашего тела, не могли быть восприняты корой и вызвали соответствующего изменения его поведения во внешней среде. Если кора мозга путем выработки временных связей регулирует поведение организма во внешней среде и одновременно, благодаря тем же механизмам (и в соответствии с происходящей внешней реакцией), меняет деятельность и состояние внутренних органов, то естественно было ждать и обратного. Естественно было ждать, что изменение состояния и деятельности внутренних органов через кору мозга может в свою очередь изменять и поведение организма в окружающем его мире. С этими мыслями мы и приступили к исследованиям, о которых сейчас пойдет речь.

Когда мы хотели установить, что корковые импульсы могут воздействовать на скрытые от глаза субъективно не осознаваемые явления во внутренних органах, то мы, как читатель уже знает, применили следующий прием: любой индифферентный раздражитель, возбуждающий экстерорецепторы, сочетали во времени с таким избираемым в качестве безусловного раздражителя агентом, который первично воздействует на данную функцию внутреннего органа (сочетали, например, какой-нибудь звук с обогащением организма водой для выработки кортикальных стимулов на почку; определенную обстановку опыта сочетали с нагреванием или охлаждением животного для выработки «терморегуляторных» условных рефлексов и т. д.). Теперь перед нами стояла задача постановки опытов в обратном порядке. Применяя то или иное воздействие на рецепторы внутренних органов (на интерорецепторы), нам надо было сочетать это раздражение, фигурирующее теперь в качестве условного, с любым раздражителем, вызывающим какой-нибудь безусловный рефлекс. Если после нескольких раздражений внутреннего органа это раздражение начнет вызывать ту же реакцию, как и безусловный раздражитель, то ясно, что с интерорецепторов мы смогли выработать условный рефлекс.

Я и Е. С. Иванова (это было первое проведенное нами в 1928 г. исследование по образованию интероцептивных временных связей) показали, что после ряда введений в желудок физиологического раствора одно орошение слизистой желудка вызывает такое же примерно увеличение диуреза, как действительное обогащение организма водой. Опыты эти заключались в следующем. Вводя в желудок 200 см<sup>3</sup> физиологического раствора (через фистульную трубку), мы получали резкое увеличение диуреза. Диурез регистрировался по истечению мочи изшитых в брюшную стенку мочеточников. После 20—25 таких вливаний жидкости в желудок, сделанных при очень строгом исключении всех экстерорецептивных раздражений, мы произвели «мнимое вливание» жидкости, т. е. сразу после вливания жидкости в желудок выпускали ее из желудка. Хотя никакого увеличения содержания воды в организме в этих условиях быть не могло, диурез после «мнимого вливания» увели-

чился, как это показано на рис. 103. Объяснить это можно только как следствие выработки условного рефлекса на раздражение интерорецепторов желудка, раздражение, которое многократно сочеталось со сти-

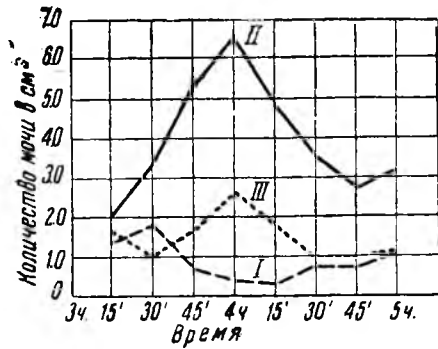


Рис. 103. Образование условного рефлекса с интерорецепторов желудка на диурез.

I — спонтанный; II — при введении физиологического раствора в желудок; III — при минимуме вливания физиологического раствора в желудок.

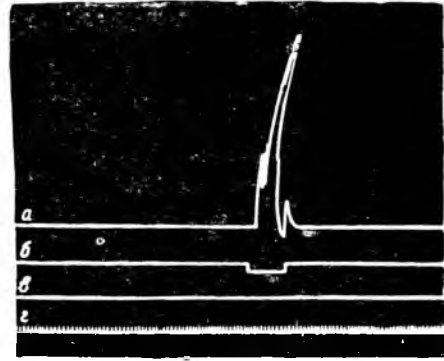


Рис. 104. Интероцептивный условный рефлекс с желудка.

a — запись движений левой задней лапы; б — отметка раздражения (условного); в — отметка раздражения (безусловного) — электрический ток; г — отметка времени в секундах.

мулирующей деятельностью почек гидремией (конечно, условнорефлекторные влияния обстановки были нами в этих опытах угашены).

Дальнейшие эксперименты выполнены нашими сотрудниками по университетской лаборатории. Если введение воды в желудок сочетать с раздражением правой задней лапы электрическим током, то можно увидеть, что само орошение слизистой оболочки желудка водой начнет вызывать подъем ноги (рис. 104). Ни одна собака на вливание в желудок через фистульную трубку воды задней лапы закономерно не поднимает и оборонительной реакции не показывает. А если эта реакция неизменно наступает после того, как раздражение слизистой желудка сопровождалось раздражением лапы электрическим током, то это могло случиться только в силу выработки временной связи. Временная же связь может выработаться только на раздражение, воспринимаемое корой мозга. Значит, слизистая оболочка желудка обладает интерорецепторами, импульсы с которых могут доходить до мозговой коры, что и требовалось доказать.

Рассмотрим подробнее соответствующие опыты.

Методика и обстановка опытов по выявлении пищевых интероцептивных временных связей с желудка заключались в следующем. У собаки имелась желудочная и слюнная фистула. В желудочную трубку вставлялись еще две трубочки; через одну из них вода втекала, а через другую вытекала из желудка (рис. 105). Вода, орошающая слизистую, входит в желудок из склянки, находящейся на высоте 1,5 м над уровнем желудка собаки. Впускание воды в желудок регулируется специальными зажимами, соединенными воздушной передачей с резиновой

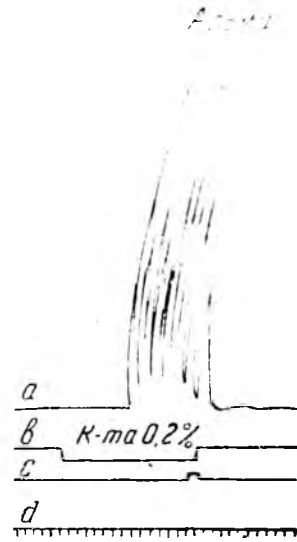


Рис. 105. Образование интероцептивного условного рефлекса на орошение слизистой оболочки кишки раствором 0,2% соляной кислоты.

Сверху вниз: запись движений лапы; отметка раздражения — введение кислоты; отметка раздражения — электрический ток; отметка времени в секундах.

грушей. Нажимая на грушу, экспериментатор, находящийся вне камеры, пускает воду в желудок. Выходящая из желудка вода по маленькой металлической трубке, переходящей в резиновую, стекает в сосуд по его стенкам. Сосуд находится под станком. Вход и выход воды в желудок и из желудка производится без каких-либо звуков. Само собой разумеется, были исключены и все другие экстероцептивные раздражения в связи с манипуляцией орошения водой слизистой желудка. Вливание воды в желудок подкреплялось едой — мясо-сухарным порошком, подаваемым животному из автоматической кормушки. Слюноотделение регистрировалось на обычной шкале (горизонтальный водяной манометр), принятая в павловских лабораториях. Вода продолжала раздражать внутренность желудка, пока собака ела из кормушки; орошение прекращалось с окончанием кормления. Через несколько таких сочетаний оказалось, что если пустить струю воды в желудок и отставить это раздражение на 20 секунд подкреплением едой, то в ответ на это раздражение собака начинает облизываться, поворачивать голову в сторону кормушки, а из слюнной железы тотчас же обильно выделяется слюна. Значит, условный рефлекс образовался; иначе говоря, импульсы с рецепторной поверхности желудка доходят до коры головного мозга и, вступая во взаимодействие с корковыми представителями пищевого центра, превращаются в сигнал для слюноотделения. Это и есть интероцептивная условная связь.

Приводим пример одного из таких опытов Айрапетянца (табл. 38).

Таблица 38  
Образование интероцептивного рефлекса

Начало раздражения	Условный раздражитель	Продолжительность раздражения в секундах	Скрытый период в секундах	Условное слюноотделение в делениях шкалы	Примечание
Опыт от 4/III 1934 г.					
2 час. 35 мин.	Вода 36°	50	8	4	Стоит спокойно ест хорошо
2 " 40 "	" 36°	45	6	8	
Опыт от 5/III 1934 г.					
12 час. 35 мин.	Вода 36°	45	10	12	Стоит спокойно Тотчас же после вливания поворачивает морду к кормушке
13 " 00 "	" 36°	50	11	17	
13 " 05 "	"	45	8	24	
13 " 10 "	"	45	8	21	

В этой же работе было показано, что условные интероцептивные рефлексы могут быть дифференцированы: если вливание в желудок воды температуры 36° подкреплять едой, а вливание воды температуры 26° едой не подкреплять, то на неподкрепляемое раздражение вырабатывается дифференцировка, т. е. оно перестает вызывать эффект вследствие выработки процесса торможения. Примером является опыт, представленный в табл. 39.

Дифференцировка полная. Для контроля в тот же опыт вводится новый раздражитель (свисток), вызывающий растормаживание (табл. 40).

Условные рефлексы на интероцептивные раздражители вырабатываются несколько медленнее, чем на экстероцептивные раздражители (Айрапетянц, Пышина). Если на одной и той же собаке сравнивать выработку экстеро- и интероцептивных рефлексов, то видно, что признаки появления временных связей на экстероцептивные раздражения обнаруживаются со 2—4-го сочетания, а на интероцептивные — через 6—10

сочетаний. Прочной условная связь становится в первом случае после 6—12 сочетаний, а во втором случае — лишь после нескольких десятков сочетаний. В скорости появления первых признаков временной связи

Т а б л и ц а 39  
Опыт от 17/III 1934 г.

Начало раздражения	Условный раздражитель	Продолжительность раздражения в секундах	Скрытый период в секундах	Условное слюноотделение в делениях шкалы	Примечание
12 час. 20 мин.	Вода 26°	50	21	2	
12 " 15 "	" 26°	50	20	0	
12 " 34 "	" 26°	50	26	0	

(непрочных условных рефлексов) особенно резкой разницы между экстеро- и интерорецепторами нет, но условные рефлексы с интероре-

Т а б л и ц а 40

Начало раздражения	Условный раздражитель	Продолжительность раздражения в секундах	Скрытый период в секундах	Условное слюноотделение в делениях шкалы	Примечание
12 час. 40 мин.	Вода 26°	50	7	18	Возбуждена, визжит, лает
12 " 45 "	+ свисток	50	9	21	
12 " 52 "	То же	50	10	14	

цепторов очень долгое время (до 100—150 сочетаний) являются нестойкими. Они то налицо, то исчезают, обнаруживая (надо думать) в этом периоде чрезвычайно легкую тормозимость.

Опыт от 23/V 1937 г.  
Собака Верный

Начало раздражения	Условный раздражитель	Число сочетаний	Время усиленного действия условного раздражителя в секундах	Латентный период в секундах	Условное слюноотделение в делениях шкалы	Примечание
10 час. 09 мин.	V <sub>инт.</sub> <sup>1</sup>	4	10	—	0	Через 3 секунды оглянулась на кормушку
10 " 18 "	V <sub>инт.</sub>	5	5	—	0	
10 " 25 "	M <sub>120</sub>		15	3	24	
10 " 35 "	Звонок		15	2	27	
10 " 41 "	V <sub>инт.</sub>	6	10	4	11	
10 " 49 "	V <sub>инт.</sub>	7	10	5	3	

Условные рефлексы с интерорецепторов легко вырабатываются как на пищевой безусловный раздражитель, так и на безусловные оборонительные рефлексы, например, в ответ на электрокожное болевое раздражение. Рис. 106 и дает пример таких оборонительных условных рефлексов с интерорецепторов.

<sup>1</sup> Интероцентивный раздражитель — орошение желудка водой. Рефлекс появился на 6 м сочетаниях.



Условные рефлексы с интерорецепторов выработаны нами не только со слизистой оболочки желудка, но также со слизистой оболочки кишок. В этих опытах были использованы собаки с фистулой кишки по Тирри-Велла. Небольшой кусок кишки, вырезанный из общего кишечного тракта с сохраненной системой нервных и кровеносных путей, пришивается концами к наружной поверхности кожи. Изолированная таким образом кишечная петля представляет рецепторный аппарат определенного отдела кишечника. В опытах Айрапетянца был взят участок тонкой кишки длиной в 15—18 см поблизости от двенадцатиперстной кишки. Интероцептивным раздражителем служил резиновый баллончик, в который вливалась вода температуры 6°. По истечении необходимого срока действия данного раздражителя вода автоматически выливалась. Впускание воды температуры 6° в баллончик, передававший термическое раздражение стенкам кишечной петли, сочеталось с электрокожным раздражением задней лапы. Через несколько сочетаний лапа стала подниматься каждый раз, как только рецепторы слизистой кишки получали термический сигнал. Условный рефлекс был образован.

Образование интероцептивных условных связей с рецепторов кишечника подробно исследовано сотрудницей Н. Василевской.

На собаке с тирри-велловской фистулой были выработаны слюнные рефлексы при сочетании орошения кишечника 0,2% раствором соляной кислоты с подкармливанием мясо-сахарным порошком. Рефлекс выработался через несколько десятков сочетаний и стал прочным.

На этой же собаке была выработана дифференцировка. В качестве дифференцировочного агента было применено вливание водопроводной воды той же температуры, что и кислота. Привожу протокол опыта Василевской от 28/IX 1940 г.

*Опыт от 28/IX 1940 г.*

Орошение кишечной петли 0,2% соляной кислотой. Собака Бобик

Сочетания	Время раздражения	Условный раздражитель	Время изолированного действия условного раздражителя	Латентный период в секундах	Слюноотделение в делениях шкалы
342-е	11 час. 05 мин.	Кислота 0,2%	Совпадение		
343-е	11 " 12 "	" 0,2%	20 секунд	6	17
68-е	11 " 19 "	Вода	15 "	5	8
69-е	11 " 20 "	"	15 "	—	0
344-е	11 " 21 "	Кислота 0,2%	20 "	5	15
345-е	11 " 31 "	" 0,2%	20 "	6	13
346-е	11 " 35 "	" 0,2%	15 "	4	13
70-е	11 " 41 "	Вода	15 "	—	0
347-е	11 " 43 "	Кислота 0,2%	20 "	6	12
348-е	11 " 46 "	" 0,2%	20 "	4	14

Дифференцировка выработалась уже на 10—12-м применении воды, но стала абсолютной через 30—40 проб воды. Полная дифференцировка получалась в отдельных опытах только при втором или третьем применении дифференцировочного раздражителя.

На других подопытных животных, имеющих тирри-велловскую фистулу, Василевская выработала оборонительный интероцептивный рефлекс. Вливание кислоты было условным раздражителем и сочеталось с электрокожным раздражением задней левой лапы животного индукционным током такой силы, которая не вызывала общей болевой реакции, а была достаточна только для того, чтобы вызвать отдергивание раздражае-

мой лапы. Привожу кривую движений лапы при вливании 0,2% соляной кислоты в кишку (рис. 105).

Так же, как и при образовании пищевых интероцептивных рефлексов, на оборонительном рефлексе была выработана дифференцировка на вливание воды. У этих же животных был выработан и экстероцептивный условный рефлекс на метроном. Дифференцировка выработалась уже через несколько проб вливания воды и была достаточно прочной (рис. 106).

Для доказательства выработки условной связи при раздражении рецепторов кишки Василевская применяла в отдельных опытах после первой пробы условного раздражения орошение кишки новокаином, чтобы

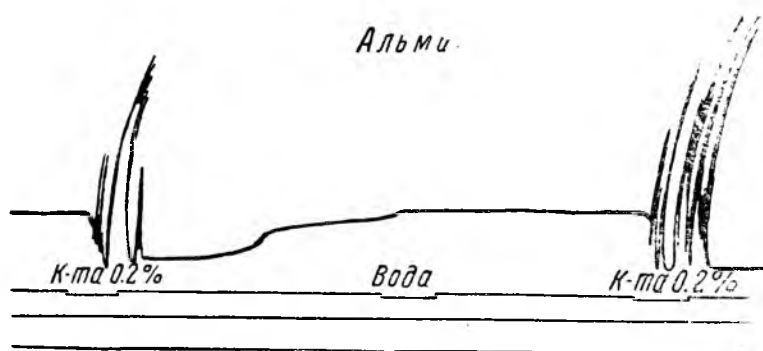


Рис. 106. Образование дифференцировки на орошение слизистой кишки водой.

парализовать рецепторы, и тогда оказывалось, что, пока продолжается действие новокаина, применение условного интероцептивного раздражения эффекта не дает (рис. 107).

Во время паралича интерорецепторов от новокаина применение метронома давало ясно выраженную условную реакцию — поднятие лапы. Через 45 минут после применения новокаина рефлекс на вливание кислоты полностью восстанавливался. Дифференцировочное торможение

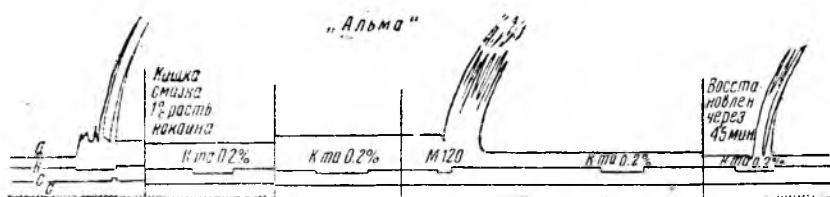


Рис. 107. Отсутствие условного интероцептивного рефлекса после смазывания слизистой кишки раствором 1% кокаина.

было образовано на двигательном интероцептивном рефлексе такого же характера, как я упоминал, описывая опыты Айрапетянца. Раздражение баллончиком при вливании в него воды температуры 7° в кишку подкреплялось электрокожным раздражением задней левой лапы. В качестве дифференцировки применялась вода температуры 28—30°.

В результате такого эксперимента собака реагировала поднятием лапы на холодную воду и задержкой движения лапы на теплую воду. Дифференцировка выработалась, но представляла некоторые особенные черты (рис. 108).

Как видно на кривой, собака дважды подняла лапу при начале пуска воды, затем в течение 15 секунд лапа оставалась неподвижной, и вновь дважды лапа поднялась при прекращении действия тормозного раздражителя. Как объяснить это явление? Баллончик, который вкладывался в кишку для заполнения водой, являлся комплексным раздражителем, состоящим из двух компонентов: механического соприкосновения со слизистой кишечника (при раздувании) и температурного. Механического компонента раздражения мы не угадали, потому что он сопровождал вливание воды при температуре 6—7° и 28°. Отдифференцировалась только температура 28°, при которой подкрепления не производилось. Механический компонент должен был сохраниться при обоих температурных раздражителях — в одном случае вместе с положительным раздражением, в другом случае вместе с тормозным раздражением. В обоих случаях он мог выступать как сигнал к поднятию лапы. Очевидно, в коре мозга происходит сложный нервный процесс, осуществляемый в двух противоборствующих направлениях: а) возбуждение от механического раздражителя и б) торможение от температурного раздражителя в 28°. В данном случае мы имеем картину двойного interoцептивного анализа сложной дифференцировки.

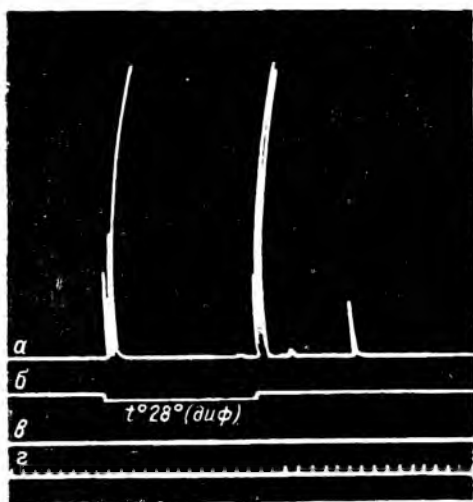


Рис. 108. Торможение interoцептивного условного рефлекса. Обозначения те же, что на рис. 104.

Приведенный опыт показывает, что рецепторный аппарат кишечника, а вероятно, и других органов включает и терморецепторы. Принцип выработки условнорефлекторного interoцептивного торможения оказался в общем таким же, как и при экстероцептивных раздражениях.

Положительную interoцептивную условную связь мы образовали и на базе гуморальных безусловных раздражений. Известно, что опытами Подкопаева и Крылова была доказана возможность получения условного рефлекса на весь симптомокомплекс, связанный с впрыскиванием животному апоморфина или морфина. Вид шприца, ранее несколько раз связывавшийся с введением морфина, теперь и без морфина вызывал рвоту. Можно ли образовать такую же сигнализацию с коры на пуск этого цепного рефлекса (слюноотделение, тошнота, рвота, резкое нарушение двигательной координации, наконец, сон) благодаря interoцептивным импульсам? Такие исследования были проведены Айрапетянцем. Сначала он исключил влияние экстероцептивных раздражителей, связанных с впрыскиванием морфина: болевого, тактильного, оптического (обстановка, вид шприца, экспериментатора и т. д.). Для этого в продолжение нужного времени собаке в камере делались уколы в самые различные места одним и тем же лицом, причем вместо морфина впрыскивался физиологический раствор. В конце концов животное никак не реагировало на всю эту повторяющуюся обстановку и манипуляции со впрыскиванием. Для суждения о состоянии собаки, кроме обычного наблюдения за поведением, была использована регистрация слюноотделения и запись дыхания. После этого мы пускали струю воздуха в желудок, сочетая это interoцептивное раздражение с действием морфина. Слизистая желудка полу-

чала раздражение: а) спустя 1½—2 минуты после впрыскивания морфина; б) за несколько секунд до первых позывов тошноты; в) в момент тошнотных реакций и акта рвоты. Дозу морфина с каждым разом мы уменьшали, доводя ее от 2,5 до 0,2 см<sup>3</sup> 1% раствора. На 4-м сочетании мы могли уже наблюдать без впрыскивания морфина в ответ на первую порцию струи воздуха беспокойство, облизывание, обильное слюноотделение. Подкрепление в это время раздражения струей воздуха введением 0,5 см<sup>3</sup> морфина через 2—3 минуты вызывает рвоту. По прекращении рвоты собака стоит спокойно в течение нескольких минут. При пуске снова струи воздуха (без морфина) возобновляется вначале тошнота, а потом рвота.

В следующих опытах состояние морфинного отравления вплоть до сонного состояния вызывалось с самого начала изолированным действием струи воздуха, а акт рвоты мог повторяться по нескольку раз с перерывами от 1 до 3 минут в ответ на раздражение слизистой желудка.

Следовательно, интероцептивную условную связь и в отношении сложных нервно-гуморальных реакций надо считать выявленной и доказанной.

Пусковой механизм коры, приведенный в действие импульсами с внутреннего органа, оказался действенным по поводу некоторых патологических реакций. У одной собаки при сочетании раздражения слизистой желудка струей воздуха и электрокожного подкрепления выработал прочный условный рефлекс. Собака в течение целого года не получает подкрепления, однако интероцептивный рефлекс продолжает стойко держаться и никогда не проявляет признаков угасания. На этом фоне слабыми пороговыми раздражениями электрическим током лапы (обычное безусловное подкрепление) у животного было создано сложное невротическое состояние. После перерыва работы (в несколько месяцев) изолированное действие интероцептивного условного раздражения вызывало весь симптомокомплекс невротического состояния. В ответ на первые же потоки воздуха, попадающие в полость желудка, животное буквально «срывалось с цепи»: начинался резкий и непрерывающийся визг, приседания на задние лапы, переходящие потом в общее возбуждение с обильным слюноотделением, с судорогами всего тела. Это характерное состояние, первоначально созданное раздражениями, вызывающими оборонительную реакцию, теперь можно было вызвать с коры мозга по поводу однажды связывавшихся с ней интероцептивных стимулов со слизистой желудка.

В многочисленных работах павловских лабораторий накопился огромный материал о движении процессов возбуждения и торможения в коре больших полушарий. Перед нами стояла задача проследить движение процессов возбуждения и торможения, возникшее в коре мозга благодаря интероцептивным условным рефлексам. О движении основных кортикальных процессов будут приведены факты возникновения сонного торможения и разнообразных форм взаимодействия интеро- и экстероцептивных условных раздражителей. Сигналы с интероцептивных полей оказывают влияние не только друг на друга, но и на экстероцептивные условные связи. Одной из форм такого влияния является процесс иррадиации волны возбуждения по корковой массе в зависимости от места и времени действующего раздражителя.

Приведу данные из работы Айрапетянца. У подопытного животного имеются: 1) положительные двигательные экстероцептивные условные рефлексы на звонок и метроном; 2) положительный двигательный интероцептивный условный рефлекс на орошение слизистой желудка водой температуры 18°; 3) интероцептивная дифференцировка на орошение слизистой желудка водой температуры 4—5°. Холодная вода специальными приемами превращена в прочный тормозной раздражитель.

Опыт ведется в следующем порядке. Сначала проверяется наличие положительных условных рефлексов, после перерыва включается тор-

мозный раздражитель и после прекращения его в разные сроки пробуются реакции задней левой лапы на положительные условные раздражения.

I. Опыт по влиянию тормозного условного интероцептивного раздражителя на положительный условный интероцептивный рефлекс.

На орошение водой температуры  $18^{\circ}$  в течение 25 секунд собака отвечает мгновенным резким поднятием лапы (рис. 109).

После перерыва в 10 минут пускаем тормозной агент — орошение водой температуры  $5^{\circ}$  в течение 15 секунд. Собака стоит спокойно. Конечности не двигаются.

Через 3 минуты пробуются положительный условный рефлекс на температуре  $18^{\circ}$  в течение 30 секунд. Собака стоит спокойно. Двигательная реакция исчезла. Действие условного сигнала подкрепляется под конец электрическим током.

Еще через 3 секунды пробуются действие орошения температуры  $18^{\circ}$  в течение 30 секунд. Тот же результат. Реакция тормозная. Подкрепление током.

Снова через 4 минуты пробуются раздражитель — температура  $18^{\circ}$  в течение 40 секунд. Со скрытым периодом в 10 секунд восстанавливается

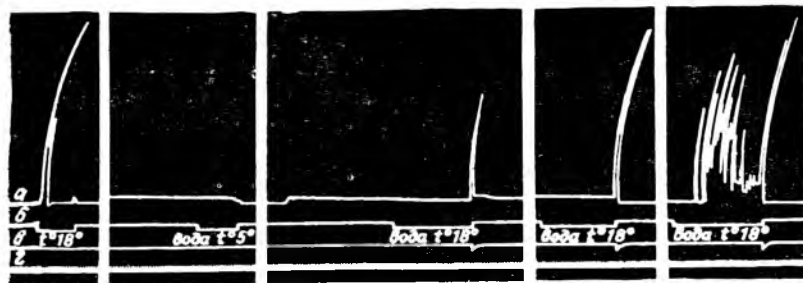


Рис. 109. Влияние интероцептивной дифференцировки на интероцептивный положительный условный рефлекс. Обозначения те же, что на рис. 104.

двигательная реакция задней левой лапы, протекающая очень бурно по сравнению с контрольной.

Перед нами отчетливая картина длительного влияния (в течение 10 минут) тормозной волны, вызванной интероцептивной дифференцировкой, на развившееся торможение в определенном пункте коры больших полушарий.

II. Опыт по влиянию тормозного условного интероцептивного раздражения на положительные экстероцептивные рефлексы.

Звонок и метроном превращены, каждый в отдельности, в сигналы электрокожного раздражения задней лапы. Реакция собаки на раздражители выражается в многократных поднятиях лапы. После проверки наличия этих рефлексов, спустя 10—15 минут, пускаем тормозной агент — орошение водой температуры  $4^{\circ}$ . Торможение прочное. Собака стоит спокойно, без каких-либо движений конечностей.

Через 3 минуты пробуем действие звонка. Двигательная реакция исчезла. Подкрепляем током. То же самое получается и с действием метронома (рис. 110).

Следовательно, торможение, возникшее при интероцептивном раздражении, распространилось по коре, оказалось способным охватить своим влиянием пункты звукового анализатора, затормозить имевшееся там возбуждение, выключить на определенный промежуток времени (в наших опытах на 3—5 минут) положительную сигнализацию из внешней среды.

Известно, что движение процессов возбуждения и торможения в коре больших полушарий связано с явлением взаимной индукции. Положительные условные рефлексы резко повышаются от предшествующего действия тормозного агента, и, наоборот, процессы торможения значительно углубляются от только что испробованного положительного раздражения. По аналогии с явлениями, открытыми Шеррингтоном в спинном мозгу, в школе Павлова, по инициативе проф. Фурсикова, этим сопряженным реакциям дали и соответствующие названия положительной и отрицательной индукции.

Процессы в коре мозга, возникшие от интероцептивных раздражений, оказались способными развить индуцирующее влияние на пункты,

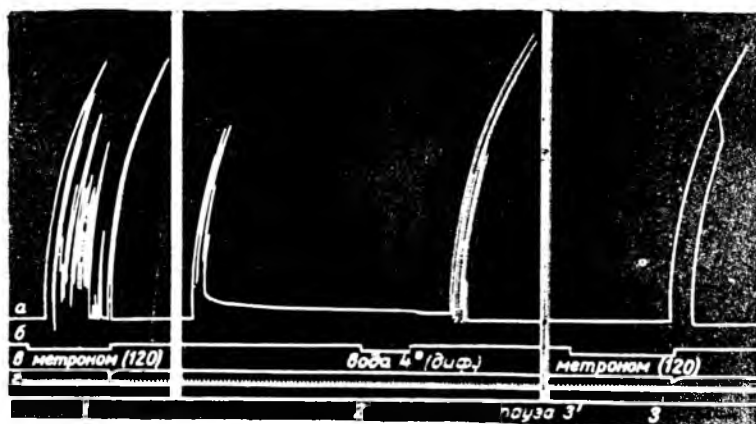


Рис. 110. Влияние интероцептивной дифференцировки на положительный экстероцептивный условный рефлекс.

Обозначения те же, что на рис. 104.

связанные с условнорефлекторными импульсами из внешней среды. Приведу пример из опытов Айрапетянца.

У собаки (Верный, 1938 г.) среди прочих рефлексов образована интероцептивная дифференцировка на орошение слизистой желудка водой температуры 5° и положительный пищевой условный рефлекс на метроном 120 ударов в минуту.

Таблица 41

Время раздражения	Условный раздражитель	Продолжительность действия в секундах	Скрытый период реакции в секундах	Условно-секреторное отделение в делениях шкалы
10 час. 15 мин. . . . .	Метроном	30	19	10
10 " 25 " . . . . .	Орошение температуры 5°	30	—	0
10 " 30 " . . . . .	Орошение температуры 6°	30	—	0
10 " 31 " . . . . .	Метроном	30	5	20

Условный рефлекс, испробованный через 30 секунд после прекращения тормозного агента, вдвое увеличился. Факт положительной индукции налицо.

Нужно обратить внимание на одно интересное обстоятельство, связанное с последствием дифференцировочного тормозного раздражения: всякий раз после прекращения действия дифференцировочного агента, вызывающего торможение двигательной реакции, закономерно проис-

ходит поднятие лапы. Во время действия тормозного раздражителя лапа неподвижна; как только прекращается действие раздражителя, спустя 3—5 секунд, проявляется возбуждение в виде нескольких поднятий лапы.

Нам представляется, что этот процесс, разыгрывающийся в коре больших полушарий головного мозга, аналогичен тому, который был открыт Шеррингтоном в спинном мозгу и назван им «возбужденным вслед за торможением». Ввиду особого интереса к этой реакции специально пускались в ход и экстероцептивные, и интероцептивные дифференцировки, и каждый раз явление воспроизводилось с машинообразной точностью.

В опытах Пышиной обнаружилось, что применение экстероцептивного условного раздражителя на длительное время изменяет величину интероцептивных условных рефлексов.

Угашение интероцептивного условного рефлекса оказывало тормозящее влияние на экстероцептивные условные рефлексы.

Приводим протокол из опытов Пышиной от 16/VII 1938 г.

*Опыт от 16/VII 1938 г.*

Влияние угашения интероцептивного условного рефлекса на экстероцептивный условный рефлекс. Собака Верный

Время	Условный раздражитель	Время изолированного действия в секундах	Латентный период в секундах	Условное слюноотделение в каплях	Примечание
12 час. 08 мин.	M <sub>120</sub> <sup>1</sup>	30	12	4,5	В перерыве стоит спокойно, голова опущена. Смотрит в кормушку, визжит. Отвернулся от кормушки
1 " 13 "	V <sub>инт.</sub>	30	8	4	
1 " 17 "	То же	30	5	5	
1 " 22 "	" "	30	13	3	
1 " 27 "	" "	30	28	1	
1 " 32 "	" "	30	—	0,5	
1 " 37 "	" "	30	—	0	
1 " 42 "	" "	30	—	0	
1 " 47 "	M <sub>120</sub>	30	25	1	

Эти данные показывают, что экстероцептивный слюнный условный рефлекс на метроном после угашения интероцептивного условного рефлекса был сильно заторможен. Приведенный опыт, а также ряд других подобных экспериментов, несомненно, говорят за то, что последовательное торможение, возникшее в определенном пункте, распространяется по коре полушарий и на другие пункты.

Последовательное торможение в опытах Пышиной можно было обнаружить и на двигательных условных рефлексах. Опыт от 13/IV 1938 г. (рис. 110) показывает, что испытанный экстероцептивный условный рефлекс на метроном 120 ударов в минуту после угашения интероцептивного рефлекса был заторможен. В данном опыте торможение метронома было неполное. Если же применять угашенный интероцептивный рефлекс несколько раз, а затем испробовать экстероцептивный рефлекс на метроном, то торможение будет полное (рис. 111).

Мы еще не смогли точно определить границы корковых полей и времени распространения интероцептивного последовательного торможения при угасании, а также и при других видах торможения. Наши опыты должны послужить материалом для более детального изучения этой важной стороны предмета. Несомненно, в самой коре происходит взаимо-

<sup>1</sup> Интероцептивный раздражитель: орошение желудка водой.

действие между экстеро- и интероцептивными импульсами. Это положение подтверждается и индукционными отношениями между двумя родами сигналов, на что я уже указывал, приведя опыт Айрапетянца. Вот еще пример индукционных влияний. Если положительный экстероцеп

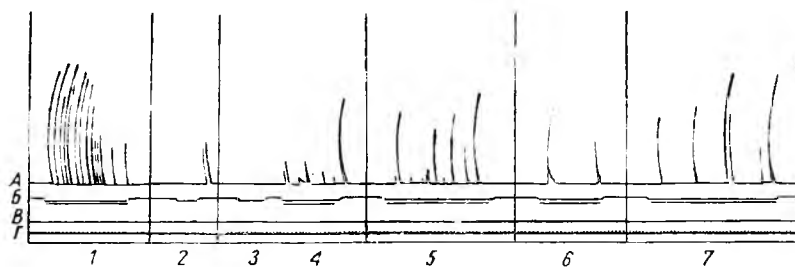


Рис. 111. Влияние угашения интероцептивного условного рефлекса на положительный экстероцептивный условный рефлекс.

А — запись движений задней левой лапы; В — отметка условного раздражения; В — отметка безусловного раздражения — электрический ток; Г — отметка времени в секундах; 1 — контрольная проба условного экстероцептивного рефлекса на метроном 120 ударов в минуту; 2—3 — применение угашенного интероцептивного условного рефлекса; 4 5—6 — проба условного экстероцептивного рефлекса на метроном; 7 — применение звумера в момент действия метронома.

тивный метроном применить непосредственно после пробы угашенного интероцептивного рефлекса, то мы получим усиление реакции на метроном (опыт от 19/VI 1938 г.).

Опыт от 19 VI 1938 г.

Собака Верный

Время	Условный раздражитель	Число сочетаний	Время изолированного действия условного раздражителя в секундах	Латентный период в секундах	Слюноотделение за время изолированного действия условного раздражителя в каплях	Примечание
10 час. 15 мин.	M <sub>120</sub>		30	19	2,5	Спокоен. После действия В <sub>инт.</sub> заснул
10 " 25 "	В <sub>инт.</sub>		30			При действии В <sub>инт.</sub> заснул
10 " 30 "	В <sub>инт.</sub>		30			В течение первых 20 секунд действия M <sub>120</sub> выделилось 4 капли и за следующие 10 секунд — 2 капли
10 " 31 "	В <sub>инт.</sub>		30	5	5	

На основании этого опыта и подобных других опытов, проведенных на нескольких собаках с различными типовыми особенностями, нужно признать, что мы имеем дело с наличием интероцептивной положительной индукции. Тормозной процесс при экстероцептивном раздражении под влиянием тормозного интероцептивного раздражения держится различное время. Продолжительность последовательного интероцептивного торможения зависит, видимо, от интенсивности угасательного торможения и от силы испробуемого экстероцептивного рефлекса. Борьба этих двух процессов и решает конечный результат.

Иррадиация торможения при интероцептивном раздражении распространяется и при дифференцировочном торможении. Из опытов Пыщиной



приведу два примера. При образовании дифференцировки, в основе которого, как известно, лежит развитие процесса торможения, можно было отчетливо констатировать, что ранее выработанные у животного интероцептивные условные рефлексы были заторможены и латентный период удлинен (рис. 112).

Экстероцептивные условные рефлексы после применения интероцептивной дифференцировки заторможены в той или иной степени в зависимости от того, через какой промежуток после дифференцировки применяется экстероцептивный условный раздражитель. Из опытов Пышиной можно видеть, что после интероцептивной дифференцировки на двигательном оборонительном рефлексе применение экстероцептивного раз-

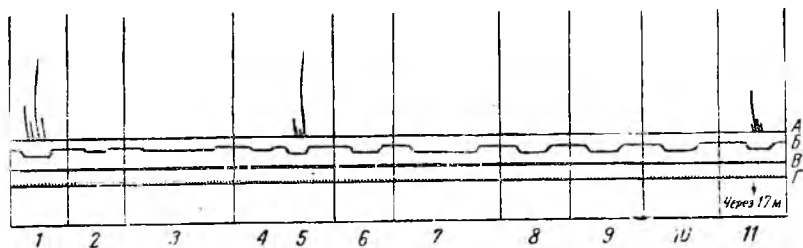


Рис. 112. Влияние многократного применения угашенного интероцептивного рефлекса (суммирование торможения) на экстероцептивный условный рефлекс.

Обозначения те же, что на рис. 111.

1 — контрольная проба экстероцептивного условного рефлекса — метроном 120 ударов в 1 минуту; 2, 3, 4 — применение угашенного интероцептивного условного рефлекса; 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11 — пробы экстероцептивного условного рефлекса.

дражения (метроном 120 ударов в минуту) не дает эффекта и только по прекращении действия раздражителя наблюдается однократное поднятие лапы (рис. 112).

Из опыта явствует, что экстероцептивный условный рефлекс заторможен по сравнению с величиной контрольной пробы.

У нас еще мало фактического материала о движении процессов в коре мозга при бомбардировке корковых клеток со стороны интероцептивных полей, и, мне кажется, эта часть работы представляет большой теоретический и не меньший клинический интерес.

## ГЛАВА XIV

### ИНТЕРОРЕЦЕПЦИЯ

(Продолжение)

Кроме пищевого и оборонительного, с интерорецепторов были выработаны в нашей лаборатории условные рефлексы на органы и процессы, кортикальная эфферентная иннервация которых была установлена нашими же сотрудниками.

Конради и Бебешина, применяя раздражение слизистой мочевого пузыря некоторыми химическими агентами или механическим раздражением (наполнение пузыря через фистульную трубку физиологическим раствором), показали, что, во-первых, раздражение интерорецепторов мочевого пузыря путем его растяжения введением воды резко тормозит диурез и что, во-вторых, обстановка, в которой несколько раз произошло раздражение мочевого пузыря, тоже приобретает в силу выработки временной связи тормозящее влияние на мочеотделение (табл. 42).

Опыты эти ставились на нормальном животном с хронической фистулой мочевого пузыря и мочеточников, так что здесь мы опять-таки имеем хороший пример значения интерорецепторов в условиях, постоянно возникающих в естественной, жизненной обстановке.

Таблица 42

Ход мочеотделения из левого мочеточника в см<sup>3</sup> и наполнение пузыря после питья 300 см<sup>3</sup> жидкости

Время, прошедшее после питья жидкости в минутах	Фон <sup>1</sup> . Среднее из 10 опытов		28 III		29 II		Примечание
	пузырь	мочеточник	пузырь	мочеточник	пузырь	мочеточник	
25	—	—	3,5	3,5	—	—	
40	3,1	3,5	4,5	3,5	4,5	2,5	
55	8,3	8,3	14,5	9,5	5,5	3,5	
В пузырь введен 7,5% резорцин—80 см <sup>3</sup> на 8-й минуте							
70	15,4	14,3	6,5	4,5	10,0	7,5	Задержка мочеотделения с того же времени, как и накануне после введения резорцина,
85	17,6	6,9	14,0	6,0	6,5	4,5	
100	15,7	14,7	15,5	5,5	5,5	4,5	
115	10,1	8,3			2,5	2,0	
130	5,7	5,1			4,0	3,5	
145	3,8	3,4			1,5	0,5	

Напомню также, что Т. Н. Попова-Царева вызывала тепловое полипноэ введением теплой (45°) воды в баллон, который через фистульную трубку был введен в желудок. Здесь появление полипноэ отчасти, мо-

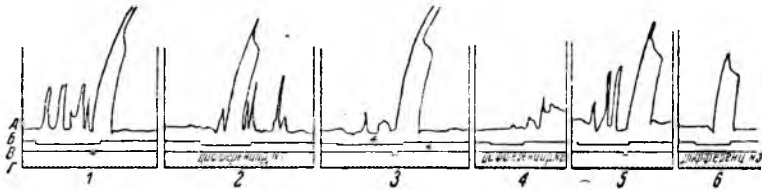


Рис. 113. Образование дифференцировки на interoцептивный раздражитель.

Обозначения те же, что на рис. 111.

1, 3, 5 — применение положительного interoцептивного условного раздражителя — орошение желудка водой температуры 18—20°; 2, 4, 6 — применение interoцептивного дифференцированного раздражителя — орошение слизистой желудка водой температуры 4°.

жет быть, зависело от некоторого избыточного притока в организм тепла, от введения в желудок нагретой воды, но в основном это полипноэ, конечно, вызывалось рефлекторно от раздражения interoцепторов (вероятно, особых терморепторов). Но далее Поповой-Царевой было показано, что после ряда введений в желудок нагретой воды одно раздувание находящегося в желудке баллона воздухом уже само по себе вызвало полипноэ (рис. 113).

Изложенные факты уже показывают, что самые разнообразные условнорефлекторные реакции могут возникать с interoцепторов. Раздражение interoцепторов может служить поводом к закономерным (определяемым законами выработки временных связей) изменениям поведения организма. При этом с interoцепторов могут не только «пускаться в ход» различные цепи условнорефлекторных реакций.

<sup>1</sup> Собака имела фистулу мочевого пузыря, который был связан только с правой почкой. Левый мочеточник выведен наружу.

Условные рефлексы, возникшие по поводу экстерорецептивных раздражений, могут изменяться под влиянием импульсов, которые в это время (иногда по ходу осуществляемого условного рефлекса) возникают в интерорецепторах. Это тот механизм, который, как уже говорилось, удобно, по-моему, называть *корректирующим*. В отношении такого корректирования условных рефлексов с интерорецепторов материал собран в моей лаборатории по моему заданию сначала Г. И. Прибытковой, а потом ею же совместно с С. И. Гальперинным, которому я в свое время разрешил использовать этот материал в его докторской диссертации. Я просил этих работников выяснить, как изменяются пищевые слюнные условные рефлексы, выработанные на экстерорецептивные раздражения, если во время осуществления этих условных рефлексов производится раздражение интерорецепторов желудка или duodeni вливанием в них (через фистулу) воды. Протоколы этих опытов от 28/V, 9/IV и 10/IV 1934 г. приведены ниже.

Из этих протоколов мы видим, что результаты раздражения интерорецепторов duodeni и желудка различны. Это различие выступило в опытах Прибытковой и Гальперина довольно закономерно, но должен оговорить, что раздражение слизистой желудка и duodeni производилось не на одних и тех же подопытных животных, а на разных. Кроме того, бывали отдельные опыты, результаты которых не совсем совпадали с приведенными данными. Поэтому я не решаюсь категорически утверждать, что раздражения интерорецепторов двенадцатиперстной кишки, с одной стороны, и желудка — с другой, всегда различно влияют на условнорефлекторную деятельность. Специфичность таких влияний вполне возможна; для клиники этот вопрос весьма интересен, но на сегодня я особенно настойчиво фиксирую внимание на факте самого наличия влияний с интерорецепторов на работу коры больших полушарий мозга. Я считаю, что возможность изменения высшей нервной деятельности импульсами, возникающими при искусственном раздражении интерорецепторов, позволяет умозаключить о наличии таких же импульсов, возникающих по поводу естественной, нормальной работы внутренних

*Опыт от 28/V 1934 г.*  
Собака Тоби (контроль)

№ п/п	Время	Условный раздражитель	Время изолированного действия условного раздражителя в секундах	Латентный период в секундах	Условный рефлекс в каплях	Безусловный рефлекс в каплях
1	10 час. 00 мин.	M <sub>120</sub>	30	3	10	32
2	10 " 06 "	Звонок	30	3	12	34
3	10 " 11 "	M <sub>120</sub>	30	4	11	32
4	10 " 17 "	M <sub>120</sub>	30	—	0	0
5	10 " 23 "	M <sub>120</sub>	30	4	8	31
6	10 " 36 "	Звонок	30	3	10	33
7	10 " 36 "	M <sub>120</sub>	30	2	10	34
За 4 минуты до опыта в желудок влито 200 см <sup>3</sup> воды						
1	9 час. 40 мин.	M <sub>120</sub>	30	10	4	32
2	9 " 46 "	Звонок	30	7	6	34
3	9 " 53 "	M <sub>120</sub>	30	4	7	32
4	9 " 58 "	M <sub>60</sub>	30	12	4	0
5	10 " 04 "	M <sub>120</sub>	30	10	9	32
6	10 " 10 "	Звонок	30	6	6	30
7	0 " 15 "	M <sub>120</sub>	30	5	7	34

Опыт от 9.IV 1934 г.  
Собака Шакал (контроль)

№ пп	Время	Условный раздражитель	Время изолированного действия условного раздражителя в секундах	Латентный период в секундах	Условный рефлекс в каплях	Безусловный рефлекс в каплях
1	9 час. 30 мин.	M <sub>120</sub>	30	3	8	30
2	9 " 36 "	Звонок	30	2	10	33
3	9 " 41 "	M <sub>120</sub>	30	3	9	31
4	9 " 46 "	M <sub>60</sub>	30	--	0	0
5	9 " 52 "	M <sub>120</sub>	30	12	3	31
6	9 " 57 "	Звонок	30	7	6	30
7	10 " 03 "	M <sub>120</sub>	30	5	7 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	32

10/IV 1934 г. за 4 минуты до опыта в duodenum влило 20 см<sup>3</sup> воды

1	9 час. 30 мин.	M <sub>120</sub>	30	3	12	32
2	9 " 36 "	Звонок	30	2	16	34
3	9 " 41 "	M <sub>120</sub>	30	3	11	30
4	9 " 46 "	M <sub>60</sub>	30	20	2	0
5	9 " 53 "	M <sub>120</sub>	30	10	7	34
6	9 " 59 "	Звонок	30	5	10	32
7	10 " 0,7 "	M <sub>120</sub>	30	3	11	34

органов. Для того чтобы доказать возможность возникновения импульсов, направляющихся от интерорецепторов деятельного органа к головному мозгу, я предложил следующий опыт, поставленный по моему заданию С. И. Гальпериным (при участии Прибытковой) и явившийся наиболее ярким моментом в его докторской диссертации: я просил Гальперина определить ход секреции слюны из подчелюстной железы в ответ на инъекцию пилокарпина и, когда секреция достигнет приблизительно постоянного уровня, подвести под барабанную струну тампончик, пропитанный слабым раствором новокаина. Оказалось, что анестезия хорды в значительном большинстве случаев уменьшает отделение слюны в ответ на влияние пилокарпина (см. протокол опыта от 16/IV 1935 г.).

При этом нужно отметить, что концентрация новокаина подбиралась так, что эфферентные секреторные волокна барабанной струны не парализовались: раздражение хорды выше места анестезии вызывало изменения секреции; для эфферентных импульсов нерв был, значит, проходим. Естественнее всего поэтому считать, что изменение новокаиновой секреции при кокаинизации барабанной струны было вызвано невозможностью действия на нервные центры тех импульсов, которые в норме, возникая в интерорецепторах деятельной железы, рефлекторно изменяют уровень активности эффектора. Я не отрицаю возможности и других толкований этого опыта, но предлагаемое здесь является во всяком случае вполне законным.

Эти изменения условных рефлексов при раздражении интерорецепторов с точки зрения своего механизма не являются чем-то неожиданным. Уменьшение величины условных рефлексов в ответ на стимуляцию интерорецепторов, может быть, следует толковать как механизм внешнего торможения (отрицательной индукции). Их увеличение может быть отнесено в группу явлений facilitation<sup>1</sup>. По правде сказать, я не считаю, что мы подвинулись в знании предмета, применив термин, обозначающий неясное по своему характеру, а может быть, не всегда однородное явление. Но надо сказать, что целиком подвести уменьшение

<sup>1</sup> Термин американских авторов для обозначения усиления процесса возбуждения

Опыт от 16/IV 1935 г.

Кошка. Введено 2 мг пилокарпина. Слюноотделение (в делениях шкалы) началось после 3 минут

Время	Опытная сторона	Контрольная сторона
13 час. 47 мин.	9	9
13 " 51 "	9	9
13 " 53 "	10	9
	Подкладывание фитиля под хорду	
13 " 57 "	5	8
14 " 01 "	4	8
14 " 03 "	4	9
	Фитиль вынимается. Хорда смачивается физиологическим раствором	
14 " 06 "	8	8
14 " 08 "	9	9
14 " 10 "	8	8
	Подкладывание фитиля под хорду	
14 " 13 "	4	7
14 " 15 "	4	6
14 " 17 "	3	8
	Фитиль вынимается. Хорда смачивается физиологическим раствором	
14 " 20 "	7	8
14 " 22 "	8	8
14 " 24 "	7	6
	Перерезка chordae tympani	
14 " 27 "	6	6
14 " 38 "	Раздражение хорды индукционным током. Расстояние спиралей 8 см	

условных рефлексов при действии интерорецептивных раздражений под явления внешнего торможения нельзя, так как внешние тормоза являются обычно гаснущими тормозами, а для случаев, изученных Прибытковой с Гальпериным, этого нет. Скорее это уменьшение можно аналогизировать с описанным Болдыревым падением величины пищевых условных рефлексов у некормленного животного.

Должен заметить, что вообще разработка проблемы корригирующих влияний имеет у нас один пробел: они у нас изучались лишь на пищевых и почечных условных рефлексах. Перед нами стоит задача изучать влияние раздражения различных интерорецепторов на условные рефлексы, выработанные у одного и того же животного на различных безусловных (пищевом и электрокожном или электрокожном, «почечном» и пищевом и т. д.). Сделать это придется более детально, чем в ориентировочной работе Прибытковой и Гальперина. Только тогда я смогу сказать, какие влияния с интерорецепторов зависят от притока в нервные центры «залпов» соответствующих импульсов (тогда все условные рефлексы изменятся однозначно) и какие влияния зависят от того, что данные интерорецепторы (например, желудка по отношению к пищевому акту) функционально вклинены специфическим образом в строго определенную деятельность организма.

Другой путь доказательства залпов импульсов, направляющихся от интерорецепторов, был нами применен с использованием электрофизио-

логической регистрации. Этот испытанный путь изучения природы импульсов от рецепторных аппаратов, так блестяще разработанный Кэمبرиджской школой, а также американскими исследователями, был испытан в последнее время в моей совместной с Деловым и Черниговским работе при изучении токов действия п. depressoris.

Черниговским были найдены особые рецепторы в перикарде (об этом буду говорить в следующей главе), природа которых была по некоторым физиологическим показателям отлична от тех рецепторов, которые уже изучены со времени Чермака.

Пользуясь катодной осциллографией с предварительным усилением токов действия, мы имели в виду, наряду с уточнением электрофизической характеристики импульсов в депрессорном нерве, сделать попытку

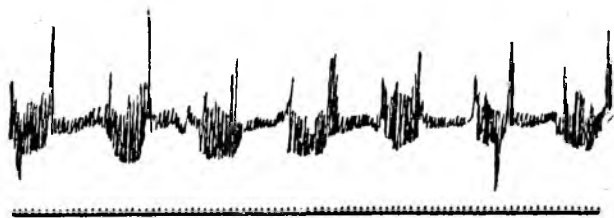


Рис. 114. Осциллограмма токов действия с депрессорного нерва.

дифференцировать отдельные группы импульсов по месту их возникновения в различных рецепторных аппаратах.

При отведении с периферического конца перерезанного на шее депрессорного нерва у кролика, находящегося под легким уретановым наркозом, токи действия представляются в виде характерного цикла колебаний, повторяющегося закономерно в ритме сердечных сокращений. В каждом цикле, длящемся 0,20—0,25 секунды, различаются такие фазы: вслед за начальным высоким зубцом наблюдается вспышка импульсов, имеющих высокую частоту (до 500 в 1 секунду) и затухающих через 0,1 секунды. Далее следует новый, хотя и небольшой, подъем осцилляций, предваряемых небольшой вспышкой (рис. 114).

Чтобы убедиться, какая часть осцилляций падает на перикардальные рецепторы и другие рецепторные зоны, мы вводим в полость перикарда новокаин (0,5 см<sup>3</sup> в разведении 1:200). При этом мы обнаружили, что уже в первые секунды происходит резкое снижение амплитуды и частоты групповых осцилляций (рис. 115), тогда как высота начальных вышек («пиков») остается еще не затронутой. И только через 1—3 минуты, когда амплитуда частых колебаний оказывается уже значительно упавшей, начинает проявляться постепенное понижение «пиков», приводящее через 3—4 минуты к полному исчезновению электрических осцилляций в нерве (рис. 116—117).

Промывание полости перикарда физиологическим раствором ведет к восстановлению первоначального вида токов нерва (рис. 118).

У нас есть основание предполагать, что более раннее подавление групповых осцилляций при введении новокаина связано с параличом рецепторов перикарда, возможно и миокарда. Этот вопрос имеет суще-

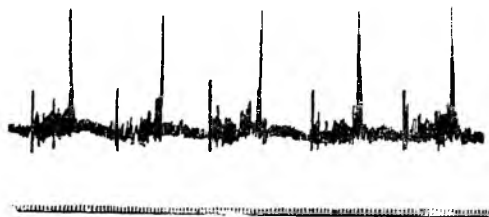


Рис. 115. Осциллограмма токов действия с депрессорного нерва при введении в полость перикарда новокаина.

ственное значение для познания основных механизмов деятельности сердца и, в частности, закона Старлинга. В этом направлении лаборатория и ведет дальнейшую работу. Мы не смогли еще к настоящему моменту представить уже готовый материал электрофизиологического исследования рецепторов кишечника, селезенки, почки и других органов. Надеемся в скором времени эту работу провести интенсивно и опубликовать уже полностью экспериментальный материал.

Как мы должны рассматривать биологическое значение всех приведенных здесь фактов, говорящих, что сигналы с интерорецепторов до-

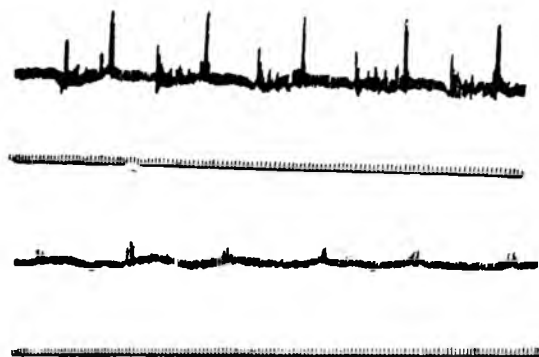


Рис. 116 — 117. Исчезновение электрической осцилляции в депрессорном нерве через несколько минут после введения новокаина в область перикарда.

ходят до мозговой коры и могут быть здесь поводом к выработке временных связей? Прежде всего (как уже говорилось во вступлении к этому разделу) надо думать, что, благодаря интерорецептивным временным связям, организм может устанавливать свое поведе-

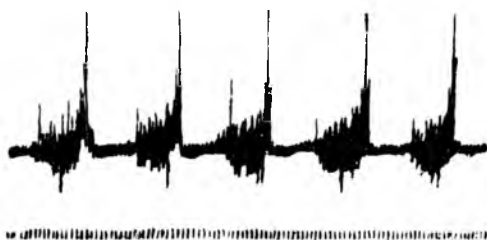


Рис. 118. Восстановление первоначальных электрических осцилляций в депрессорном нерве после промывания полости перикарда физиологическим раствором.

ние во внешней среде в зависимости от состояния своих внутренних органов.

Как пример действия натурального механизма интерорецептивных временных связей можно указать на опыты И. Т. Курцина на собаках. Курцин вводил в желудок собаки резиновый баллончик через фистульную трубку и раздувал его в желудке; по мере раздувания у голодной собаки уменьшается или вовсе прекращается слюноотделение на пищевые условные раздражители (рис. 119 и 120).

В том же исследовании было проделано раздувание баллончика, установленного в прямую кишку. Условное слюноотделение тормозится, пока баллончик создает в центральной нервной системе «мнимую готовность» к факту дефекации.

Мой товарищ по медицинскому институту покойный проф. В. А. Гораш демонстрировал мне весьма интересную больную, у которой за 6—7 лет перед тем были вшиты мочеточники в толстую кишку. Больная рассказывала, что она постепенно приучилась различать позывы к дефекации и к выпусканию накопившейся мочи и тем самым стала облегчать свое тяжелое и затруднительное состояние. Совершенно очевидно, что у больной выработалось дифференцирование при интероцептивном раздражении, с одной стороны, фекальными массажи, а с другой—накапливающейся мочой. По описанию больной, она отличала и момент накопления мочи после выпитой жидкости от скопления фекальных масс несколько часов спустя после приема пищи.

В наших лабораториях мы имели большое число собак с выведенными на кожу живота мочеточниками и с удаленным при этом мочевым пузырем. У таких животных были исключены рецепторы, сигнализирующие коре о готовности акта мочеиспускания. Позывы к мочеиспусканию в лабораторной обстановке у животных никогда не проявлялись и, казалось, были совершенно исключены из их поведения. Но во время прогулки этих собак по двору и особенно с другими, нормальными животными каждый раз животные принимали характерную позу для мочеиспускания с поднятием задней ноги и с потугой произвести выключенный из их жизненной ситуации акт мочеиспускания. Айрепетянец замечал, что собаки с выведенными мочеточниками, приняв позу для мочеиспускания, могут оставаться в таком положении очень долго, если нарочно не вывести их из состояния

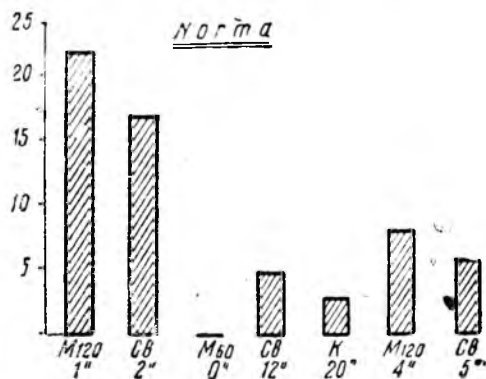


Рис. 119. Величина пищевых условных рефлексов в норме у собаки Альмы.

По вертикали обозначено количество капель. По горизонтали: первая строчка — успешные раздражители; вторая строчка — величина латентного периода.

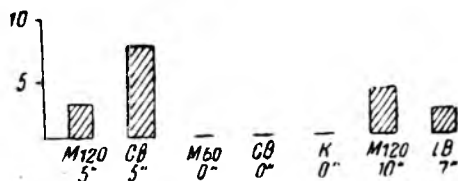


Рис. 120. Уменьшение величины условных рефлексов при механическом раздражении желудка. По вертикали обозначено количество капель.

желчного пузыря на условнорефлекторную деятельность собаки, мог наблюдать понижение величины положительных условных пищевых рефлексов при наполнении водой резинового баллона, предварительно введенного в желчный пузырь. Привожу протоколы из работы Прокопенко (табл. 43).

Подобные изменения в величине условных рефлексов наблюдал и Булыгин при введении баллонов в желудок и двенадцатиперстную кишку. Можно, например, с очень большим основанием предполагать, что чувство голода и все поведение, диктуемое чувством голода, определяются не только теми сокращениями пустого желудка, которые изучили Карльсон и Кэннон, и не только составом крови, омывающей нервные центры. Более чем вероятно, что тот же самый симптомокомплекс голода (и жажды) может воспроизводиться благодаря временным связям,

Б. Г. Прокопенко, изучая действие интероцептивных раздражений



Т а б л и ц а 43  
Собака Каштан

В р е м я	Условный раздражитель	Время изолированного действия в секундах	Латентный период в секундах	Условный рефлекс в делениях шкалы	Безусловный рефлекс в делениях шкалы
Контрольный опыт					
11 час. 00 мин.	Звонок +	30	4	57	125
11 " 06 "	M <sub>120</sub>	30	2	62	134
11 " 12 "	M <sub>60</sub>	30	—	0	0
11 " 19 "	M <sub>120</sub> +	30	6	44	116
11 " 25 "	Звонок +	30	4	57	120
Введение баллона в желчный пузырь					
11 час. 00 мин.	Звонок +	30	20	7	126
11 " 08 "	M <sub>120</sub>	30	15	19	136
11 " 15 "	M <sub>60</sub>	30	—	0	0
11 " 22 "	M <sub>120</sub>	30	18	12	110
11 " 28 "	Звонок +	30	12	10	120

которые вырабатываются на почве многократных совпадений определенных раздражений интерорецепторов с факторами, в безусловном порядке определяющими возникновение этих «общих» чувств. Тогда понятно, отчего, например, увеличенная подвижность желудка даже при «сытом» составе крови может сопровождаться чувством голода, и тогда возможно даже, что сокращения желудка являются не первичным (как считают американские авторы), а вторичным моментом в возникновении чувства голода.

Мы постоянно видим, что один и тот же механизм в зависимости от своего характера и от условий своего возникновения, условий своего действия может в одном случае играть роль фактора, весьма важного для нормальных функций организма, а в другом случае, при измененных условиях или при изменении своей интенсивности, оказаться в роли агента уже патологического. Так, в данном случае можно с очень значительной вероятностью допустить, что если раздражение каких-либо интерорецепторов неоднократно совпадало с патологическим симптомо-комплексом, то последний может быть вызван в силу выработки временной связи.

Установление возможности дохождения сигналов от внутренних органов до мозговой коры должно, мне кажется, быть учтено при попытке физиологического анализа того очень важного понятия, которое за неизменным лучшим фигурирует под названием «самочувствия». Всякий знает, что иногда даже при отсутствии определенных клинических симптомов, часто в начальном периоде болезней, а иногда и без этого, человек испытывает чувство неопределенного недомогания, не могущее быть более точно охарактеризованным. Я далек от мысли приписать все эти случаи сигналам с интерорецепторов, измененных в своем состоянии как-нибудь патологическим процессом. Конечно, здесь часто важны такие, например, моменты, как непосредственное влияние на центры состава крови и т. д. Но я думаю, что далеко не редко импульсы с интерорецепторов играют здесь существенную роль и что кора мозга, которая чутко реагирует на колебания в составе внутренней среды, является также особо реактивной к изменениям влияний со стороны интерорецепторов.

При обсуждении изложенных фактов неизбежно встает важный, но пока неразрешимый вопрос о том, чем объяснить отсутствие субъективного восприятия импульсов с большинства интерорецепторов при установленной нами несомненной возможности выработки с этих инте-

рорецепторов условнорефлекторных, т. е. доходящих до коры мозга сигналов. Вероятно, надо признать, что не всякий происходящий в коре мозга процесс является субъективно осознанным. Вывод этот ответственный, но он в сущности напрашивается не только из наших опытов, но и из опытов Фультона; последний, как известно, обнаружил влияния премоторной зоны на движения кишечника и другие «вегетативные» процессы, а эти функции премоторной зоны не доходят до сознания. Наконец, участие коры мозга в актах экстрапирамидной системы, тоже характеризуемых отсутствием сознательного контроля, говорит в пользу существования таких кортикальных процессов, которые субъективно не осознаются.

Должен также напомнить, что Делов и Петрова в нашей лаборатории получали характерные условнорефлекторные воздействия на сердце при действии обстановки, в которой собакам производилась инъекция больших (0.01 г на 1 кг веса) доз морфина, доз, несомненно наркотизирующих, подавляющих высшие формы кортикальной деятельности. Г. П. Конради (неопубликованные данные) наблюдал даже в условиях острого опыта под морфино-гексеналовым наркозом, что треск прерывателя индуктория вместе с тактильным раздражением кожи спины, предшествовавший всего три раза раздражению обнаженного спинного мозга, вызывает изменения кровяного давления, сходные с теми, которые наступали от чрезвычайно сильного раздражения (раздражения спинного мозга). Возможность выработки некоторых видов рефлексов (как раз условных рефлексов на внутренние органы) при довольно глубоком наркозе (достаточном для прекращения двигательных компонентов болевой реакции) заставляет думать, что некоторые условные рефлексы являются примитивной формой деятельности мозговой коры. Такая форма деятельности довольно устойчива по отношению к агентам, нарушающим нормальное функционирование больших полушарий мозга. Что паралич сознательного восприятия ощущений при сохранении каких-то форм деятельности мозговой коры возможен, наглядно показывают исследования токов действия мозга (электроэнцефалограмм), не исчезающих, как известно, при средних степенях наркоза.

Этим я, конечно, не хочу сказать, что все условные рефлексы осуществляются вне сознательного восприятия и не имеют отношения к наиболее высоким формам нервной деятельности. Конечно, условнорефлекторная деятельность, не исчерпывая, возможно, всех явлений сознания, имеет к последним самое непосредственное отношение. Я хочу только сказать, что, вероятно, не все условные рефлексы одинаковы по своему механизму. Ряд двигательных актов, вырабатываемых путем «обучения», несомненно, являются условными рефлексами, хотя и более сложными, чем обычные слюнные и оборонительные (см. по этому поводу весьма содержательные работы Ю. М. Конорского). Эти условные рефлексы, конечно, невозпроизводимы при морфинном наркозе. Они у человека, конечно, осознаваемы. Но к категории условных рефлексов, основанных на выработке временных связей, относятся и такие более примитивные механизмы корковой деятельности, которые предстают перед нами при изучении условных рефлексов с внутренних органов.

Очень важно отметить то обстоятельство, что при действии интероцептивного условного раздражителя неизменно наблюдается ориентировочная реакция животного. Новый раздражитель, связывающий кору мозга с внутренней средой организма, вызывает типичный «исследовательский» рефлекс. Это явление особенно отчетливо выступает в период образования условного рефлекса на интероцептивный раздражитель. Животное как бы ищет новый, пока еще не определившийся в своем значении сигнал, и эти поиски выражаются или в виде общего беспокойства животного, или специальной реакцией в виде поворота головы к тому пункту, где процируется на кожу интероцептивное раздражение.

Здесь же надо отметить следующее: широко распространено воз-

зрение, что болевая чувствительность не имеет представительства в коре мозга, а имеет высшим центром только зрительный бугор. Я ничего не имею сказать по поводу этого взгляда, если здесь разумеется только отсутствие непосредственных связей между клетками thalamii, у которых оканчиваются «болевые» волокна латерального спиноталамического пучка, и корой мозга. Могу допустить, что такой связи нет и нет поэтому точной проекции болевой чувствительности в коре. Но если под отсутствием связи болевой чувствительности с корой мозга разумеется отсутствие физиологической, функциональной связи, то здесь налицо явное недоразумение, к которому, конечно, не склонны были неврологи, говорившие об отсутствии болевого представительства в коре. Уже одна возможность выработки оборонительного условного рефлекса на болевое раздражение делает подобное предположение по меньшей мере неосновательным.

Импульсы, идущие из рецепторов внутренних органов, по сравнению с импульсами из экстерорецепторов должны быть охарактеризованы как подпороговые и они становятся часто пороговыми при суммировании отдельных залпов. Очевидно, interoцептивные сигналы можно считать вызывающими подсознательные ощущения. Подпороговый сигнал нельзя считать недействительным, не существующим для коры мозга агентом. Явления, возникающие в мозговой коре от interoцептивных стимуляций, в конечном итоге становятся достаточно сильными, настойчивыми, чтобы центральная нервная система могла их игнорировать.

По вопросу о связи interoрецепторов с мозговой корой наши данные исчерпываются вышеизложенными фактами, показывающими, что кора мозга может вырабатывать временные связи по поводу импульсов от interoрецепторов желудка, селезенки, почки, кишечника, мочевого пузыря и других органов. Мы считали, однако, необходимым повести исследование и в другом направлении, а именно испытать физиологическими методами наличие рецепторов в таких органах, где о них доселе точных данных не было. К этому нас обязывал весь ход работ, позволивший установить наличие эфферентных нервных регуляций по отношению к этим процессам, непосредственные нервные влияния на которые оспаривались (всасывание, мочеотделение, тканевой обмен).

Различение двух близких по характеру interoцептивных раздражителей, нужно считать, направлено на распознавание не внешнего мира со всеми его оттенками, а на свое собственное внутреннее состояние. Этот процесс «внутреннего различения», или, по выражению Н. Н. Никитина, автоанализаторной деятельности, связан, несомненно, с деятельностью мозговой коры, так как он вырабатывается по типу образования дифференцирования двух условных раздражителей. Этим путем мы смогли подойти к физиологическому анализу тех «темных чувств», о которых говорил И. М. Сеченов. Также и «системные чувства», по Сеченову, как выражение неспецифических импульсов от всех внутренних органов получают в нашем освещении точное физиологическое обоснование. Трудность этой проблемы заключалась в том, что она могла быть прежде исследована только с помощью субъективных оценок того, что происходит в организме человека, или перенесения собственных переживаний на явления, внешне сходные с теми, которые мы наблюдаем в опытах на животных.

Теперь мы можем объективно подойти к точному физиологическому анализу того, какова сигнализация в кору мозга из внутреннего мира животного или человеческого организма.

Очень важной для нас задачей в данное время было изучить природу рецепторов, заложенных во внутренних органах. В ряде наших работ не доставало, так сказать, того фундамента, т. е. безусловных interoцептивных рефлексов, на которых возникают условные рефлексы. Этот этап исследования внутренней сигнальной системы необходимо было выполнить. К изложению наших опытов по этому разделу я и перехожу.

## ГЛАВА XV ИНТЕРОРЕЦЕПЦИЯ

(Продолжение)

По вопросу о наличии в разнообразных органах рецепторов посвящено немало работ, рассматривающих эту проблему главным образом с точки зрения исследования болевой чувствительности органов. Эта проблема, конечно, чрезвычайно важна, но я позволю себе заметить, что методы, применяемые для ее решения с точки зрения специально болевой чувствительности, по самому своему характеру не могут ничего дать положительного. Кроме того, отсутствие болевых рецепторов еще ничего не говорит об отсутствии интерорецепторов вообще. Насколько я могу судить, в настоящее время довольно твердо установлено, что некоторые органы (висцеральная брюшина, поверхность коры мозга, может быть, некоторые отделы кишок) не имеют болевой чувствительности. Установлено также, что болевые ощущения с внутренних органов имеют своеобразный характер. Гед (Haed) и Л. А. Орбели эту особенность хорошо расшифровали. Сама по себе проблема болевой рецепции нас пока не занимает, и я касаюсь ее лишь попутно.

Нам казалось прежде всего важным выяснить вопрос о наличии интерорецепторов в сосудах и паренхиме органов. Хорошо известно, что начало разработки этого вопроса идет от Людвига и Циона, дальнейшая его разработка связана с именами Геринга, Гейманса, Эдриана, Бронка и др. Эти блестящие исследователи дали довольно законченное представление о роли рецепторов той сосудистой области, которую они исследовали, но этой областью была лишь аортально-каротидная зона. Относительно наличия рецепторов в других сосудах до последнего времени мы знали очень мало. Бейнбридж обнаружил таковые у впадения полых вен в сердце, Швигк (Schwiegk) — в а. pulmonalis, Гейманс искал их в сосудах почки, мышц, селезенки и кишки, искал, но не нашел. Гесс широко поставил вопрос о «нутритивных рецепторах». По теоретическим воззрениям Гесса, снутритивных рецепторов должны были бы возникать импульсы, ведущие к местным рефлексам, регулирующим кровоснабжение тканей. Экспериментально своей точки зрения Гесс не обосновал, но очень содержательную работу, посвященную этому вопросу, сделал Флейш, нашедший, что кровоснабжение работающих мышц оказывается ниже нормы после перфузии мышечных сосудов новокаином в дозах, невидимому, не нарушающих свойств вазомоторных нервов. У нас Закусов также наблюдал факты, указывающие на наличие рецепторов в легких и в мышечных сосудах, хотя этот автор и не склонен признать значения интерорецепторов и в деятельности исследованных им органов. В общем вполне точных доказательств существования сосудистых интерорецепторов, кроме рецепторов аорты, сонной артерии и полых вен, мы до настоящего времени не имели.

В нашей лаборатории В. Н. Черниговский для обнаружения интерорецепторов применил методику, введенную Геймансом, Моисеевым, Кохом, Закусовым и др. Черниговский производил перфузию селезенки, кишки, почек таким образом, что в гуморальном отношении перфузируемый орган был полностью выключен из организма, а все его иннервационные связи были сохранены (рис. 121). В качестве перфузионной жидкости применялась либо разбавленная физиологическим раствором 1:3 — 1:5 оксигенируемая кровь, либо (для селезенки) раствор Тироде, насыщенный кислородом. Ряд опытов поставлен в условиях перекрестного кровообращения, так что органы реципиента находились при этом в условиях почти нормального кровоснабжения (рис. 122).

Опыты ставились при возможно легком наркозе (почти всегда уретановом); в специальных случаях применялась децеребрация или декапита-

ция. Объектами служили кролики и кошки. Доказательством наличия интерорецепторов в исследуемых органах служила регистрация полученных изменений в общем круге кровяного давления, сердечной деятельности и дыхания при изменении состава перфузионной жидкости, пропускаемой через сосуды изучаемого органа, или при изменении давления этой жидкости. Поскольку, повторяем, ни одна капля перфузата в общий кровоток не поступала (контроль за этим был весьма тщательный и совершенно точный), постольку всякое изменение, обнаруживаемое вне перфузируемого органа, могло быть лишь результатом рефлекса, воз-

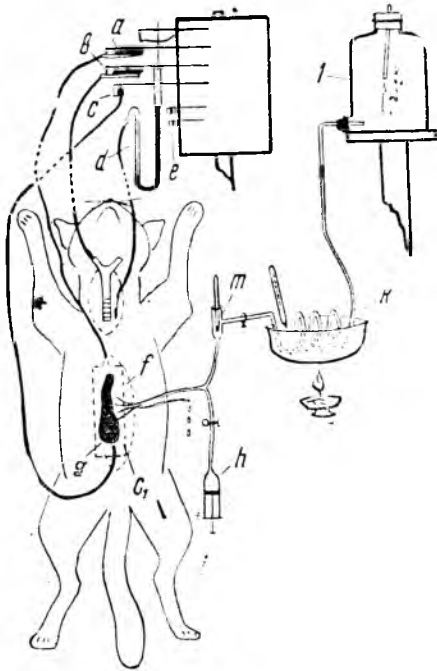


Рис. 121. Схема опыта с перфузией органа.

*a* — капсула Марей, регистрирующая изменение объема селезенки; *b* — капсула Марей, регистрирующая дыхание; *c* — тонометр, регистрирующий кровяное давление в а. mesenterica; *d* — ртутный манометр, регистрирующий кровяное давление в сонной артерии; *e* — отметчики времени и раздражения; *f* — место разреза брюшной полости; *g* — селезенка; *h* — шприц для повышения давления в системе, питающей селезенку; *i* — вена; *m* — термометр, указывающий температуру питающей жидкости; *o* — онкограф; *l* — сосуд с питающей жидкостью.

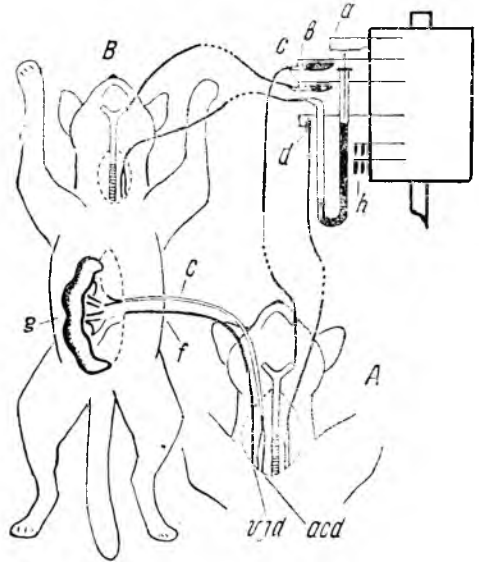


Рис. 122. Общая схема опыта с перекрестным кровообращением.

*A* — животное-донор; *B* — животное-реципиент. *a* — ртутный манометр, регистрирующий кровяное давление реципиента; *b* — капсула Марей, регистрирующая дыхание донора; *c* — капсула Марей, регистрирующая дыхание реципиента; *d* — тонометр, регистрирующий кровяное давление донора; *e* — трубка, подводящая артериальную кровь от а. саotis донора (*acd*) к артерии органа; *f* — трубка, отводящая кровь от вены органа реципиента в вену донора (*vud*); *h* — отметчики времени раздражения.

никающего как следствие раздражения интерорецепторов данного органа.

В результате большой работы Черниговского, Алексева, Делова, Рикль, Лебедевой, Архангельской, Меркуловой и других наших сотрудников можно с полной уверенностью сказать: 1) что интерорецепторы имеются в сосудах желудка, кишечника, почки, селезенки, печени, инкреторных желез, панкреатической железы; 2) что раздражение этих интерорецепторов рефлекторно изменяет деятельность дыхательного и циркуляторного аппарата; 3) что мы имеем несколько типов интерорецепторов, каждый из которых обладает возбудимостью лишь к определенному виду раздражителей. Доказательством этих положений служат нижеприводимые кимограммы.

На рис. 123, 124 и 125 представлена реакция кровяного давления и дыхания при изменении давления перфузата в сосудах селезенки, ки-

шечника и почек; здесь, значит, налицо раздражение барорецепторов или прессорецепторов, раздражаемых колебаниями кровяного давления. При

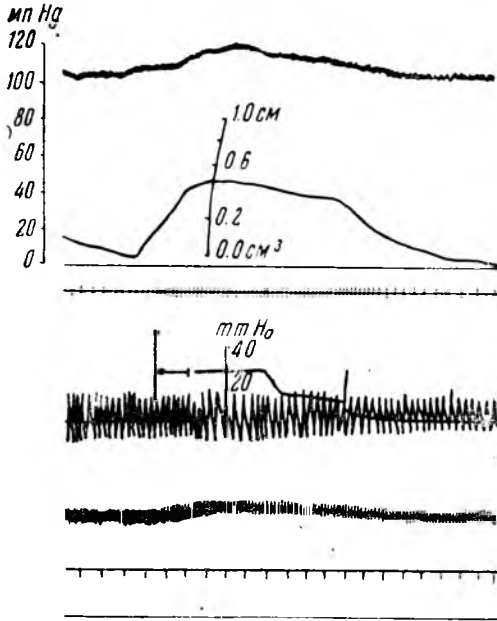


Рис. 123. Влияние повышенного давления жидкости, перфузируемой через селезенку.

Сверху вниз: кровяное давление в а. carotis; запись объема перфузируемой селезенки; указатель числа капель вытекающего перфузата; запись дыхания пересеканная линией, указывающей давление перфузата в а. Renalis; запись частоты пульса; отметка времени — 5 секунд.

этом Черниговским показано, что между действием барорецепторов различных органов имеются существенные различия. Понижение давления в сосудах перфузируемой кишки вызывает повышение общего давления (рис. 124), причем эта реакция весьма значительна и постоянна. Что касается реакции с почек (рис. 125), то по опытам Черниговского она менее постоянна и менее значительна, возможно, оттого, что в этих опытах обычно бывала некоторая аноксия и повреждение перфузируемой почки. Меркуловой удавалось получить значительное повышение общего давления при повышении давления перфузионной жидкости, проходящей через печень. Весьма интересно отметить, что при повышении давления в сосудах почки (опыты Черниговского) никогда не наблюдалось значительного повышения давления в общем круге, а в опытах Меркуловой зажатие мочеточников, т. е. прекращение выделения мочи и застой в мочеподделительной системе, постоянно вызывало значительное повышение давления в

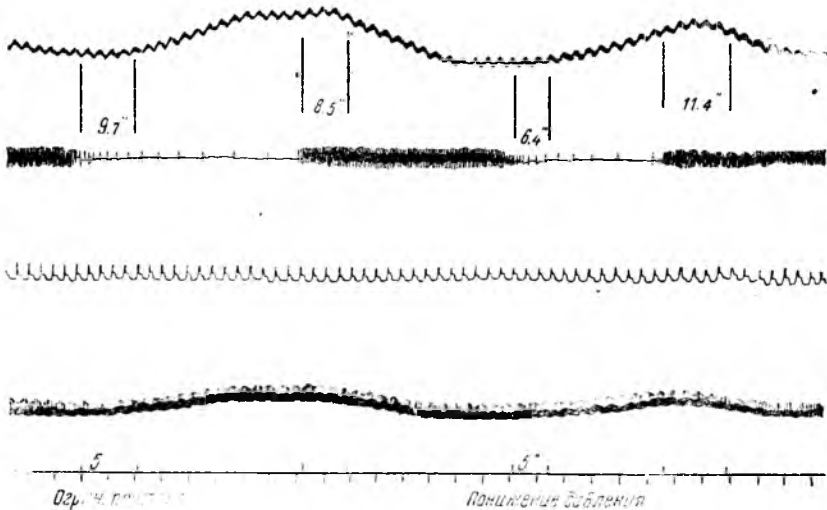


Рис. 124. Влияние изменения давления перфузата в сосудах изолированной в отношении кровообращения кишечной петли на общее кровяное давление и дыхание. Уменьшение давления в сосудах кишки вызывает повышение общего давления.

Сверху вниз: кровяное давление в а. carotis; запись капель перфузата; запись дыхания; запись кровяного давления тонометром.

общем круге и изменение деятельности сердца (рис. 126). Можно полагать, что изменения в соотношении давлений в сосудах, мочевых каналъ-

цах, лоханке служат стимулом для интерорецепторов почки, вызывая изменения общего кровяного давления и деятельности сердца.

Наличие барорецепторов, иначе прессорецепторов, в сосудах органов брюшной полости представляет интерес в ряде отношений. На-

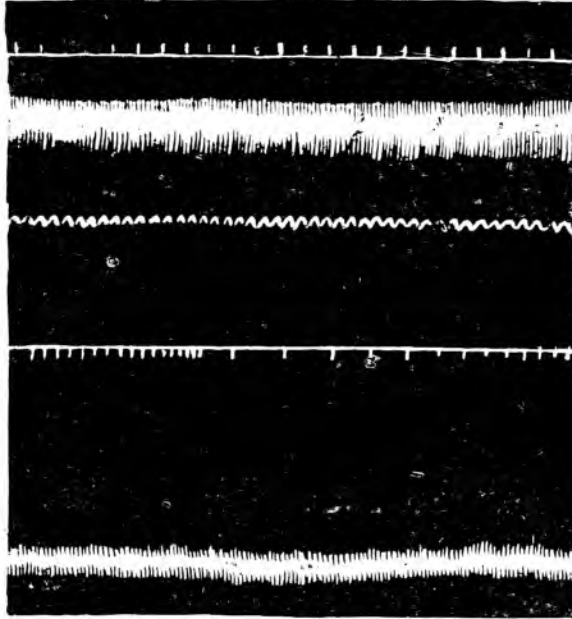


Рис. 125. Влияние падения давления в сосудах перфузируемой почки на кровяное давление и дыхание. Эффект с почки незначителен.

помню, что до самого последнего времени физиология прекрасно знала ряд депрессорных рефлексов, которые предохраняют от чрезмерного повышения кровяного давления (рефлексы с аортально-каротидной зоны).

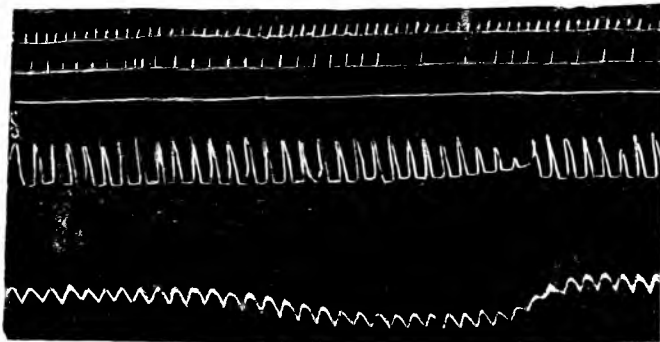


Рис. 126. Перфузия почек *in situ*. Повышение общего кровяного давления при зажатии мочеточника.

Сверху вниз: запись кровяного давления в сонной артерии; запись дыхания; отметка изменения давления в почке; отметка капель вытекающего перфузата; отметка времени — 2 секунды.

Эти депрессорные рефлексы возникают постоянно в процессе нормального кровообращения, так как при каждой системе повышение давления в аортально-каротидной зоне возбуждает рецепторы начальной части артериальной системы, могущей быть названной рецептивным полем депрессорных рефлексов. Доказательством того, что эти депрессорные

рефлексы непрерывно стимулируются и (в норме) в течение всей жизни стимулируют тонус *p. vagi* и умеряют тонус сосудосуживающих центров, является постоянное наличие токов действия в депрессоре и каротидном нерве (Бронк, Эдриан). В пользу этого говорит также факт гипертензии, наступающей после перерезки каротидных нервов и депрессора. Таким образом, хорошо известны факторы, умеряющие размах кровяного давления. Агентов же, обуславливающих тонус вазоконстрикторов, мы совершенно не знали. Все известные нам прессорные рефлексы могут быть вызваны раздражением любого центростремительного нерва (кроме депрессора и каротидного нерва). Но эти прессорные рефлексы, насколько до сих пор известно, возникают по поводу специальных раздражений (болевых, холодовых) и не могут считаться причиной возникновения того тонуса вазоконстрикторов, значение которого мы также хорошо знаем, но еще не знаем механизма его возникновения. Поэтому вполне возможно, что как раз прессорецепторы, открытые нашими сотрудниками, постоянно стимулируемые систолическими подъемами артериального давления и рефлекторно вызывающие повышение тонуса вазоконстрикторов, являются одной из причин (не единственной) возникновения этого тонуса.

В этой же связи важные, мне кажется, наблюдения были сделаны одним из моих сотрудников Г. П. Конради. Занимаясь вопросом о возможности сохранения сосудистого тонуса после отделения спинного мозга от продолговатого и показав (ср. Г. Герман), что после перерезки мозга артериальное давление в ряде случаев удерживается на уровне 80—100 мм Hg, Конради, естественно, задался вопросом о механизме поддержания этого тонуса вазоконстрикторов. Конради, работая в моих лабораториях и зная работы Черниговского, обратил внимание на совершенно забытый факт, описанный у Спина (Spina). Этот автор в 1896 г. в качестве методического приема для поддержания кровяного давления у спинальных животных предложил артериальные инъекции физиологического раствора против тока крови и отметил, что этим приемом удается поддерживать высокое давление у спинальных животных, чего не удается сделать ни внутривенным введением физиологического раствора, ни инъекциями адреналина. Никакого толкования и анализа этого факта Спина не давал. Конради показал, что быстрое (под значительным давлением) введение в центральный конец артерии кошки 5—10 см<sup>3</sup> физиологического раствора или 10—30 см<sup>3</sup> средней величины собаке вызывает длительный (на 3—10 минут) подъем кровяного давления (на 10—30 мм Hg) как у спинального животного, так и у животного с неповрежденной центральной нервной системой (в последнем случае для получения эффекта необходимо выключение аортально-каротидных нервов). Контрольные опыты (медленная инъекция раствора в вену и в артерию) показали, что эффект, наблюдаемый Конради, во всяком случае не сводим к влиянию самой инъекции. Он исчезает после инъекции в сосуды новокаина (0.05—0.1 г на 1 кг). Очень вероятно, что здесь налицо рефлекс с сосудистых интерорецепторов, механически раздражаемых растягиванием стенок сосудов при быстрым введении в них жидкости. Если это так, то может быть, правильно высказанное Конради в качестве рабочей гипотезы предположение, что исходным (наиболее примитивным) механизмом возникновения сосудистого тонуса является раздражение интерорецепторов сосудистых стенок при каждой систоле. При этом разбираемые здесь эффекты не исчезают после экстирпации *gangl. coeliacum*, так что здесь дело не только в раздражении сосудистых интерорецепторов брюшных органов. Е. Н. Сперанская-Степанова уже в 1932 г. наблюдала, что некоторые фармакологические агенты действуют при внутриартериальном введении иначе, чем при внутривенном. Возможно, что с интерорецепторов могут возникать и примитивные реакции типа аксон-рефлексов. Этот вопрос нами тоже разрабатывается.



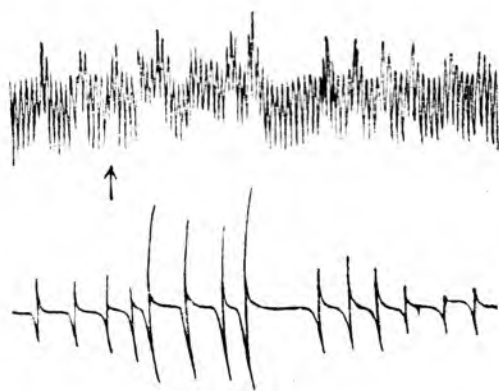
Наш сотрудник Алексеев, перфузируя панкреатическую железу и повышая давление перфузионной жидкости, видел при этом повышение общего кровяного давления — изменение деятельности сердца и дыхания. Таким образом, и в панкреатической железе имеются барорецепторы, возбуждение которых рефлекторно оказывает влияние на основные жизненные функции.

В последнее время в нашей лаборатории поставлены опыты, посвященные перфузии желез с внутренней секрецией в условиях, при которых нервные связи этих желез со всем организмом сохраняются. В дальнейшем я остановлюсь подробно на этой важной стороне исследования интерорецепции. Сейчас я хочу указать, что в опытах Риккль с перфузией testis у котов можно было констатировать наличие в этом инкреторном органе весьма чувствительных барорецепторов. В опытах Риккль обнаружено, что сдавление или потягивание testis, связанного с организмом только при помощи нервов, вызывает изменение кровяного давления и дыхательных движений (рис. 127 и 128).

При изучении реакции интерорецепторов было обнаружено, что в сосудах почек, селезенки, кишечника, ранагас инкреторных органов имеются также хеморецепторы. Привожу кривые из опытов Черниговского, показывающие рефлекторные изменения кровообращения и дыхания при введении в сосуды перфузируемых органов ацетилхолина (рис. 129 и 130), никотина (рис. 131 и 132). Мы видим, что введение в сосуды селезенки, кишки и почек очень небольших доз ацетилхолина (от 1 до 5  $\gamma$ ) и никотина (от 1 до 5  $\gamma$ ) вызывает со всех этих воспринимающих поверхностей характерный, резкий, удерживающийся до 30 секунд подъем кровяного давления и усиление дыхательных движений при некотором их учащении. Такой же эффект вызывают ничтожные дозы адреналина (рис. 133 и 134). Эти факты воспроизводятся безотказно во всех опытах. Анализ показал, что для воспроизведения этих рефлексов необходим как можно более поверхностный наркоз, а для рефлексов на дыхание — целость среднего мозга. У шеррингтоновского животного (децеребрированного) рефлекторные изменения дыхания при раздражении сосудистых рецепторов брюшных органов исчезают, тогда как рефлекторные изменения кровяного давления при этом сохраняются и оказываются даже утрированными (подобное же явление описано и другими авторами, в частности, Н. А. Поповым).

Чрезвычайный интерес представляют, по-моему, также те опыты, где обнаружена специфическая чувствительность интерорецепторов органа к тем веществам, которые образуются в самих органах в процессе их деятельности. При обогащении перфузата  $\text{CO}_2$ , циркулирующего через селезенку, почку или кишечник, наступает изменение общего кровяного давления и особенно резкие сдвиги в дыхательных движениях — учащение ритма и увеличение амплитуды дыхательных движений. Применение перфузата с рН, равным обычному питательному раствору, но с обогащением его  $\text{CO}_2$ , получают те же изменения. Реакция рецепторов на  $\text{CO}_2$  специфична. Очень характерна реакция интерорецепторов почки на мочевины. Инъекция 0,5 г мочевины в сосуды перфузируемой почки вызывает четкий прессорный эффект при одновременном небольшом сужении сосудов самой почки.

В последнее время нам удалось установить наличие интерорецепторов (пока лишь хеморецепторов) также в печени. Уже наложение на поверхность печени ватного шарика, смоченного никотином в разведении 1 : 1 000, вызывает четкий прессорный эффект. То же самое наблюдается при пропускании раствора никотина (рис. 135), ацетилхолина (рис. 136), адреналина (рис. 137) через сосуды печени при ее перфузии (О. Меркулова). Однако пороговая концентрация ацетилхолина для печени ( $1 \text{ см}^3 1 : 10^{-4}$ ) выше, чем для почек ( $1 \text{ см}^3 1 : 10^{-4}$ ); то же отмечается для адреналина (соответственные цифры —  $1 \text{ см}^3 1 : 10^{-3}$  и  $1 \text{ см}^3$



*Механич. (надав.)*

Рис. 127. Перфузия testis in situ. Изменения кровяного давления и дыхания при механическом раздражении.

Сверху вниз: запись кровяного давления в сонной артерии собаки; запись дыхания; отметка времени в секундах.



*15. Механ.  
(потягив.)*



Рис. 128.

Знак V — потягивание яичника.

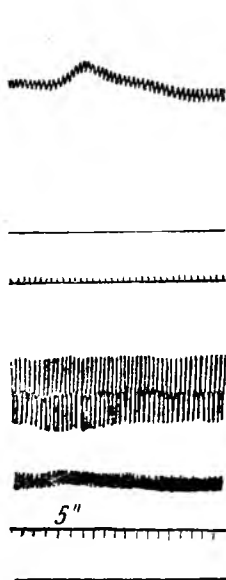


Рис. 129. Влияние ацетилхолина на интерорецепторы почки. Ацетилхолин ( $0,4 \text{ см} \cdot 10^{-4}$ ) вошел в сосуды выделенной в отношении кровообращения почки.

Сверху вниз: общее кровяное давление; абсцисса — счет капель перфузата; дыхание; запись давления тонометром.

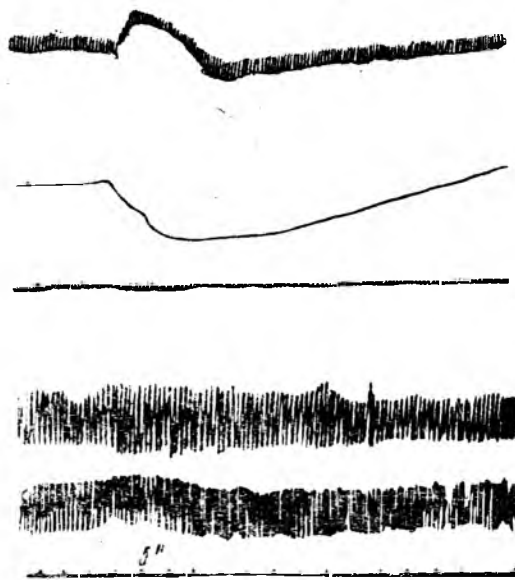


Рис. 130. Влияние ацетилхолина на интерорецепторы селезенки. Обозначения те же, что на рис. 123.

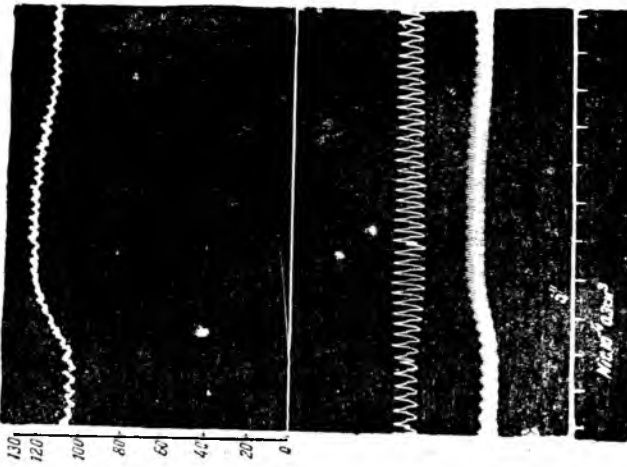


Рис. 131. Влияние никотина в дозе  $10^{-4}$ - $0.3$  см<sup>3</sup> на ингерорецепторы почки. Обозначения те же, что на рис. 129.

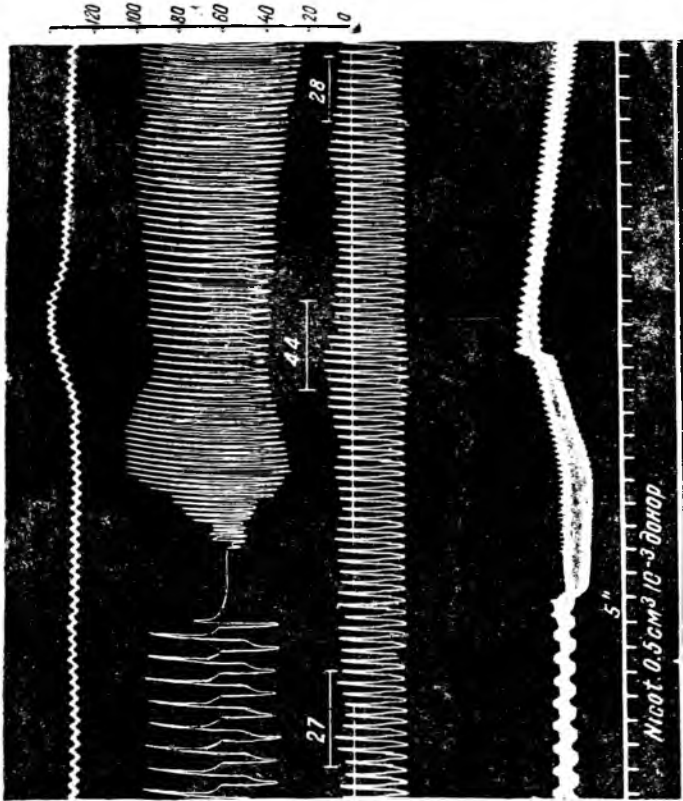


Рис. 132. Перекрестное кровообращение. Отрезок кишечной петли получает кровоснабжение от другого животного. Сверху вниз: кровяное давление реципиента; дыхание донора; дыхание реципиента; кровяное давление донора, отрезка времени — 5 секунд; отрезок введения донору никотина  $0.5$  см<sup>3</sup>  $\times 10^{-3}$ .

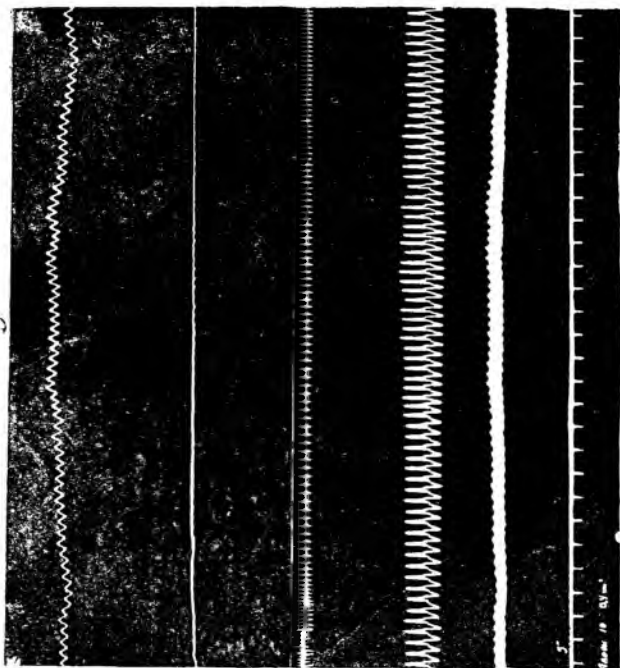


Рис. 133. Влияние адреналина ( $10^{-4}$  -  $0,4 \text{ см}^3$ ) на интерорецепторы кишечника.

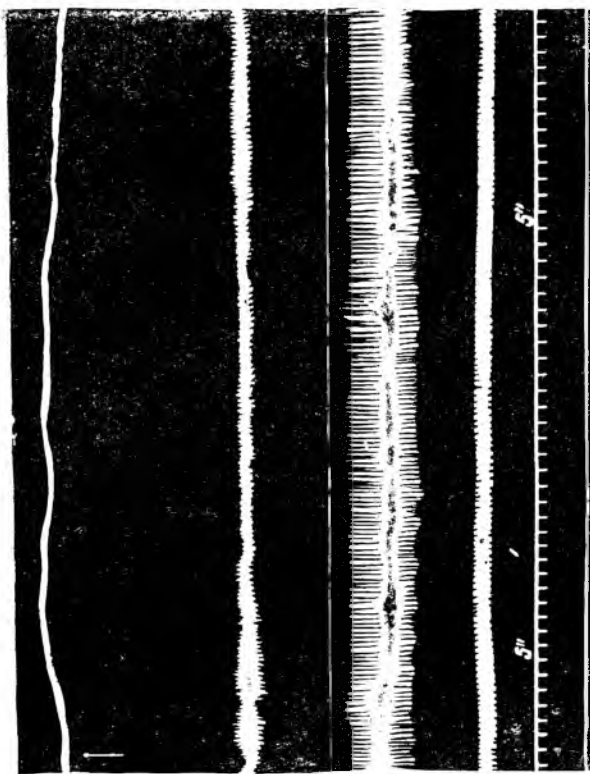


Рис. 134. Рефлекторное повышение кровяного давления при введении в сосудистую систему селезенки 30  $\gamma$  адреналина.

Сверху вниз: кровяное давление в сонной артерии; запись капле перфузата, вытекающих из вены селезенки; дыхание; кровяное давление в а. тазовой ст. сп.; отметка времени — 5 секунд. Стрелка — момент введения адреналина.

1 : 10<sup>-7</sup>). Правда, здесь имеет значение и огромная емкость печеночных сосудов по сравнению с почечными.

Характерно, что и адреналин, и ацетилхолин — вещества, столь часто являющиеся антагонистами, действуя как раздражители интероре-

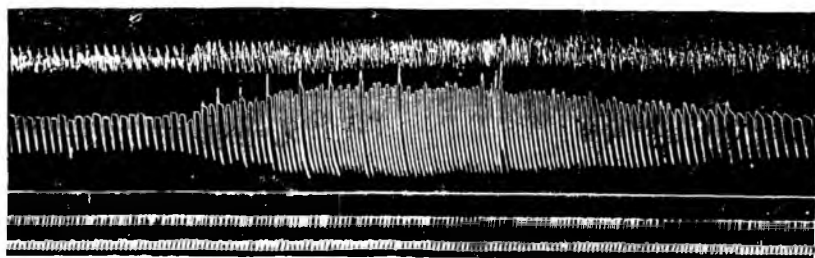


Рис. 135. Рефлекторное изменение кровяного давления и дыхания собаки при введении никотина ( $10^{-3} \cdot 1 \text{ см}^3$ ) в сосуды печени. Перфузия печени *in situ*. Обозначения те же, что на рис. 134.

цепторов селезенки, кишок, печени и почек, вызывают одинаковый эффект: учащение пульса, сужение сосудов и стимуляцию дыхательного центра. Однако некоторые фармакологические агенты, как раз те, ко-

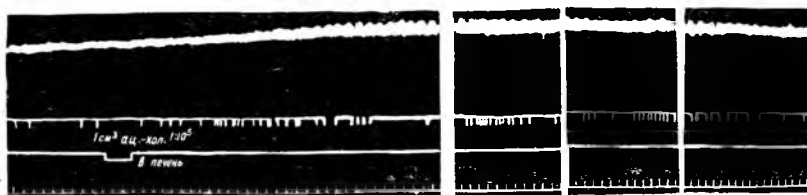


Рис. 136. Рефлекторное изменение кровяного давления собаки при введении в сосуды печени (перфузия *in situ*) ацетилхолина ( $10^{-5} \cdot 1 \text{ см}^3$ ).

Сверху вниз: запись кровяного давления в сонной артерии; регистрация капель перфузата, вытекающего из вены; отметка введения ацетилхолина; отметка времени—2 секунды.

торые успешно применяются при ангиоспастических поражениях, рефлекторно вызывают при их пропускании через сосуды селезенки и кишечника депрессорный эффект, т. е. расширение кровеносных сосудов. Так

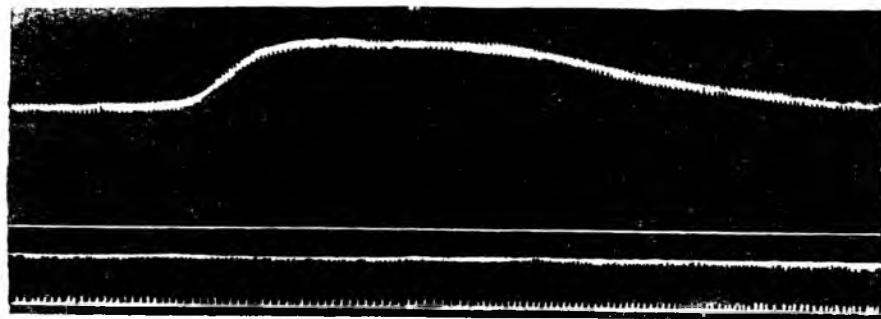


Рис. 137. Рефлекторное повышение кровяного давления собаки при введении адреналина ( $10^{-3} \cdot 1 \text{ см}^3$ ) в сосуды печени.

действует нитроглицерин (в разведении 1 : 5 000 и 1 : 10 000), нитриты (1 : 1 000), цианиды (1 : 10 000) (рис. 138), причем последние в первую фазу своего действия вызывают сужение сосудов и стимуляцию дыхания,

сменяющиеся затем через короткий срок противоположным эффектом. Повышение давления жидкости в сосудах селезенки вызывает (рис. 123) рефлекторное повышение (а не, как в случае *sinus caroticus*, падение давления), тогда как повышение давления в сосудах кишки вызывает понижение кровяного давления (рис. 139).

Я не могу более подробно осветить другие интереснейшие стороны работы по изучению интерорецепторов. Мне кажется, я не ошибусь, сказав, что значение этих даже комплексивно изложенных фактов очень велико. Мы изучили теперь интерорецепторы, о которых совсем не подозревали, и видим, что идущие от них импульсы мощно включаются в рефлекторную интеграцию функций дыхательно-циркуляторного аппарата. Важно, что разнообразные реакции, пускаемые в ход с этих интерорецепторов, возникают в ответ на вполне физиологические концентрации таких агентов, как ацетилохолин, как  $\text{CO}_2$  (рис. 140), влияние асфиксии донора на дыхание реципиента.

В ряде опытов Черниговского было показано, что перфузия сосудов селезенки и кишечника 0,1—1% раствором новокаина заметно отражается на высоте кровяного давления (рис. 141). Это могло зависеть только от выпадения влияния тех импульсов, которые, возникая в ангиорецепторах внутренних органов, «тонизируют» (а при определенных условиях и тормозят) центры сосудодвигательных и сердечных нервов.

Нужно поэтому считать, что от интерорецепторов постоянно идут импульсы, которые играют (в комплексе с влиянием импульсов люодвиг-цион-геринг-геймансовской зоны) отнюдь не второстепенную роль как в нормальной

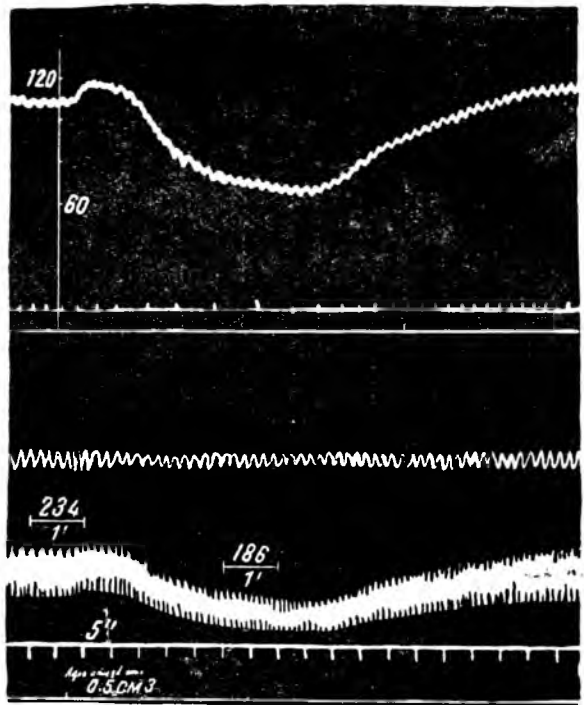


Рис. 138. Вливание  $\text{NaCN}$  ( $0,5 \cdot 10^{-4}$ ) на интерорецепторы кишки.

А — момент вливания *aquae amigdalorum amararum*.  
Сверху вниз: общее кровяное давление; счет капель перфузата; запись кровяного давления тонометром. Цифры показывают частоту сердцебиений.

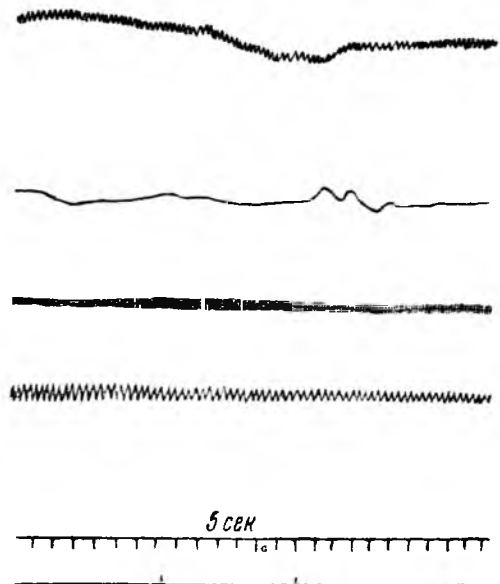


Рис. 139. Рефлекторное понижение кровяного давления при повышении давления перфузируемой жидкости в сосудах кишки.

слаженности, так и в патологической разлаженности функционирования дыхательно-циркуляторной системы. Я в свое время уже цити-

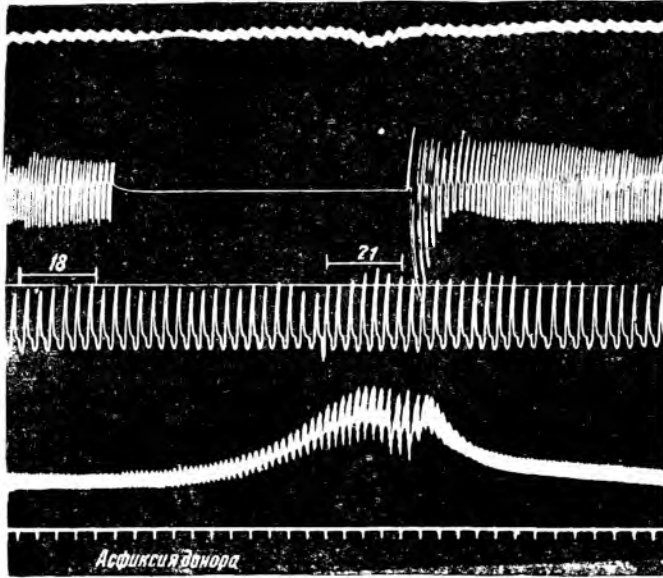


Рис. 140. Влияние асфиксии донора на кровяное давление и дыхание реципиента, отрезок кишки которого получает кровь от донора.

Сверху вниз: кровяное давление реципиента; запись дыхания донора; запись дыхания реципиента; кровяное давление реципиента.

ровал слова И. Р. Мейера, писавшего, что «в каждом физиологическом и патологическом процессе играют роль одновременно нервы и

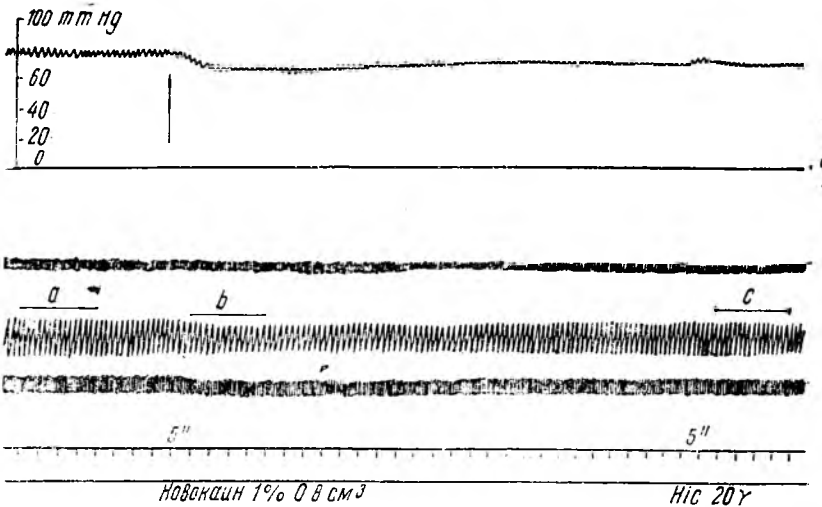


Рис. 141. Падение кровяного давления, уменьшение частоты и амплитуды дыханий при пропускании через сосуды кишечной петли  $0,8 \text{ см}^3$   $1\%$  раствора новокаина.

Сверху вниз: общее кровяное давление в а. carotis; абсцисса; запись капель перфузируемой жидкости; запись дыхания; запись кровяного давления тонометром; отметка времени — 5 секунд.

кровь, и жизненные явления можно сравнить с удивительной музыкой, полной прекрасных созвучий и потрясающих диссонансов». Гумораль-

ные агенты, ударяя о воспринимающие приборы внутренних органов, ведут к возникновению стимулов, рефлекторно воздействующих на эффекторы дыхательно-циркуляторного аппарата, а возможно, и на другие эффекторные аппараты. Предугаданный Чарльзом Беллом круг рецепторами и эффекторами представляется теперь перед нами как круг не только нервный, но и гуморальный. Дело будущей работы, контуры которой уже ясны, вскрыть конкретную роль ангиорецепторов как в нормальных условиях (вне наркоза и травмы, так и в случаях различных патологических явлений).

Чрезвычайный интерес возбудили у нас эксперименты с изучением рецепторов инкреторных органов. Морфологи не имели до настоящего времени данных, указывающих на наличие рецепторных аппаратов в железах внутренней секреции. Только немногие гистологи (Пинес, а в последнее время Лаврентьев) описали «чувствительные» нервные окончания в мозговом придатке, надпочечниках. Никаких экспериментальных данных о рецепторной роли желез внутренней секреции мы до сих пор не имели, за исключением отдельных, недостаточно обоснованных данных. С тем большим интересом мы в последние два года стали накапливать материал о рецепторах надпочечника, щитовидной железы и других инкреторных органов. Для этой цели применялась та же методика перфузии органа *in situ* с сохранением нервных проводников и регистрацией кровяного давления и дыхания. Первые опыты в этом направлении мы сделали с А. В. Риккль. Привожу кривые с раздражением рецепторов надпочечника адреналином, никотином и ацетилхолином. Сравнительно небольшие дозы адреналина, введенные в перфузируемую жидкость, вызывают понижение кровяного давления (рис. 142); та же доза адреналина, введенная в яремную вену, дает резкое повышение кровяного давления (рис. 143). Дыхательные движения при раздражении рецепторов надпочечника учащаются и амплитуда их увеличивается, тогда как при введении адреналина в общий ток крови дыхание замедляется и амплитуда резко понижается. Введение никотина в перфузат в небольших дозах сопровождается повышением общего кровяного давления, в то время как введение в общий кровоток дает реакцию обратного характера (рис. 144 и 145). Раздражение рецепторов ацетилхолином при введении в перфузат 1 см<sup>3</sup> раствора 1:1 000 000 вызывает, наоборот, снижение кровяного давления с последующим кратковременным повышением (рис. 146а).

Чтобы убедиться в том, что мы действительно имеем реакцию на кровяное давление и дыхание от раздражения рецепторов надпочечника, привожу один опыт с такой постановкой. В перфузат введен 1 см<sup>3</sup> 1% раствора новокаина, а затем испробована та же доза ацетилхолина; при этом никакой реакции на ацетилхолин не последовало ни со стороны кровяного давления, ни со стороны дыхания (рис. 146б). После нескольких минут перфузии новокаин оказался отмытым, и введение опять той

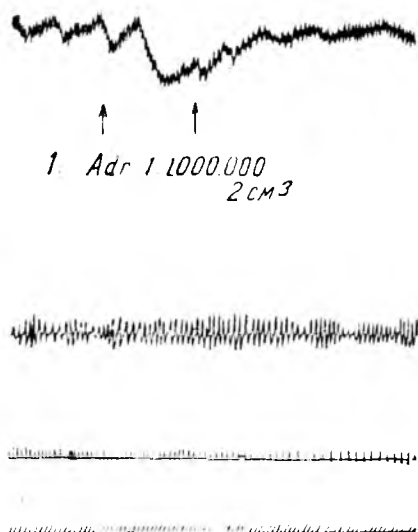


Рис. 142. Рефлекторное понижение кровяного давления при введении адреналина в сосуды надпочек.

Сверху вниз: запись кровяного давления в сонной артерии; запись дыхания, отметка времени — 1 секунда.



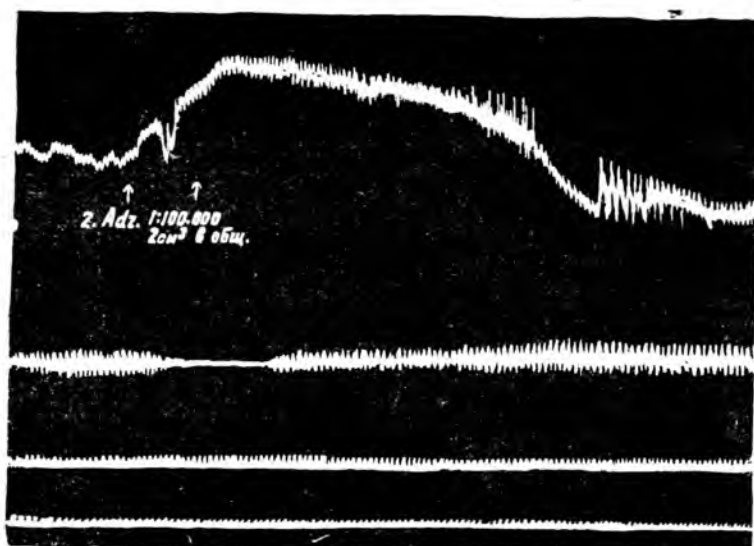


Рис. 143. Повышение кровяного давления при введении адреналина в общий кровоток.  
 Обозначения те же, что на рис. 142.

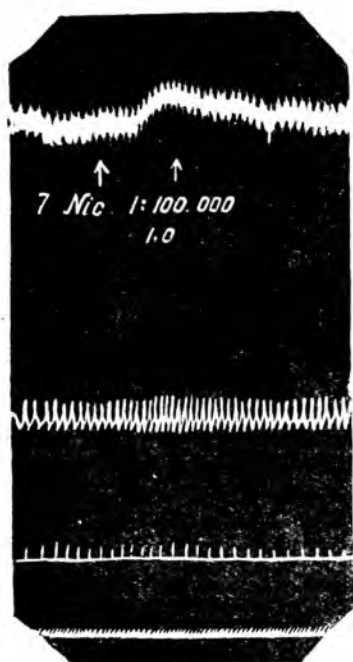


Рис. 144. Рефлекторное повышение кровяного давления при введении никотина (1,0—1:10 000) в сосуды надпочеч.  
 Обозначения те же, что на рис. 142.

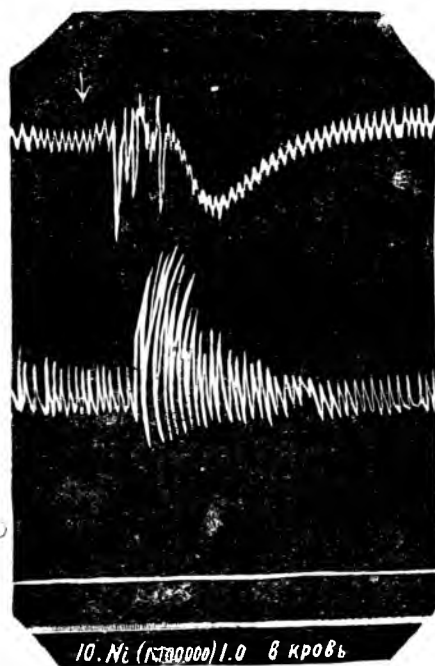


Рис. 145. Изменения кровяного давления и дыхания при введении никотина в общий кровоток. Обозначения те же, что на рис. 142.

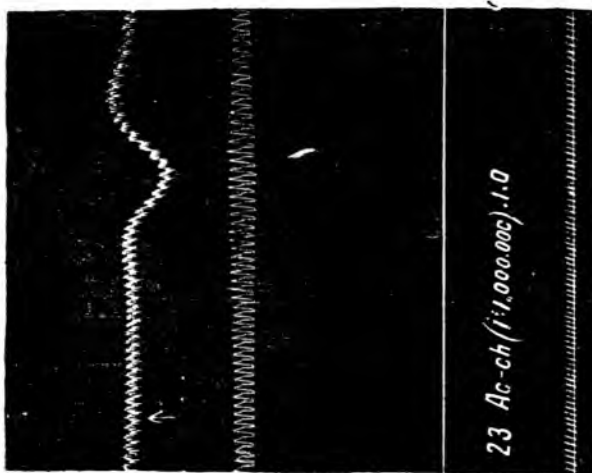


Рис. 146а. Падение кровяного давления и усиление дыхания при введении ацетилхолина в сосуды надпочеч.

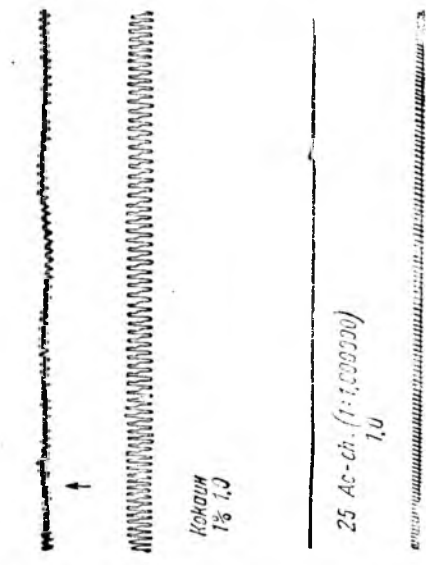


Рис. 146б. Отсутствие эффекта с интеррецепторов надпочеч на введение ацетилхолина после пропускания кокаина через сосуды надпочеч.

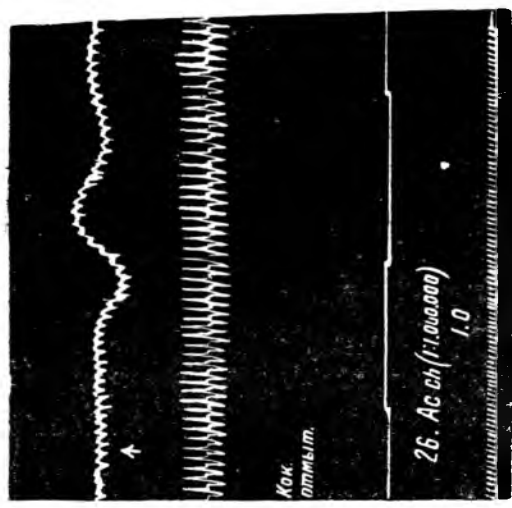


Рис. 146с. Восстановление реакции на ацетилхолин после отмывания новокаина.

же дозы ацетилхолина вызвало изменения кровяного давления (рис. 146с).

Другая форма контроля в опытах Риккль была осуществлена таким образом. Введение в перфузируемую жидкость, снабжающую надпочечник, 1 см<sup>3</sup> раствора ацетилхолина (1:10 000 000) дает значительное понижение кровяного давления, измеряемого в сонной артерии (рис. 147, А). Затем испытывается таким образом действие атропина на рецепторы надпочечника (рис. 147, В). Эта проба никакого влияния на кровяное давление и на дыхание не оказывает. Вслед за этим введение в перфузат той же дозы ацетилхолина эффекта не дало (рис. 147). Введение же ацетилхолина в общий ток крови дало резкий эффект падения кровяного давления (рис. 149) [рычаг. записывающий дыхание (линии сверху),

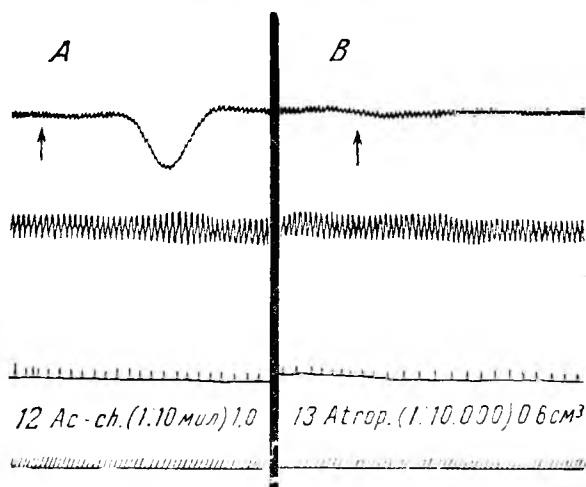


Рис. 147. А — понижение кровяного давления и усиление дыхания при введении ацетилхолина в сосуды надпочек; В — введение атропина в сосуды надпочек.

был смещен и таким образом симулировал остановку дыхания). Приведенные контрольные опыты убеждают нас в том, что мы имеем раздражение рецепторов, заложенных в сосудистой сети надпочечника, а может быть, и в самой паренхиме. Реакция этих рецепторных аппара-

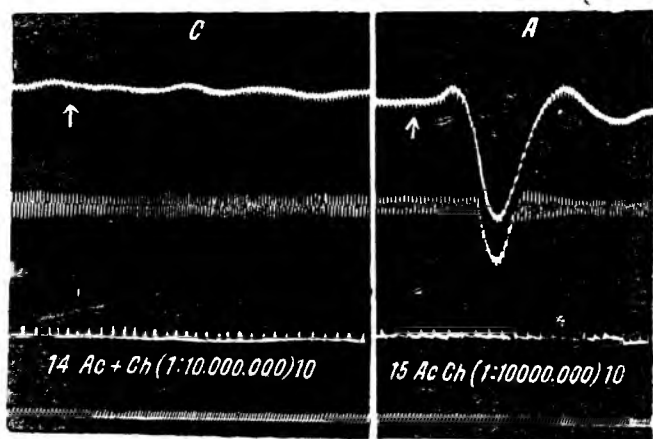


Рис. 148. С — отсутствие эффекта на введение ацетилхолина после атропинизации; Д — действие ацетилхолина при введении в общий кровоток.

тов дает совершенно специфический эффект: адреналин рефлекторно с надпочечника вызывает падение давления, а ацетилхолин дает такой же эффект, как и при введении в общее кровяное русло. Перед нами совершенно новое явление и другая сторона деятельности инкреторного органа. Оказывается, что, помимо выделения инкрета в кровь, надпочечник обладает рецепторной функцией, причем эффект от адреналина

при раздражении интерорецепторов имеет другой характер, чем при обычном введении этого гормона в кровь. Несомненно, что при обычных способах изучения действия веществ, вводимых в кровь или через пищеварительный аппарат, мы наблюдаем результирующее их действие. Механизм же самого влияния гормонов и других химических агентов сложнее, чем мы до сих пор представляли. Предстоит большая работа для расшифровки механизма действия многих лекарственных веществ.

Помимо опытов с рецепторами надпочечников, мы сделали предварительные опыты с рецепторными аппаратами других инкреторных орга-

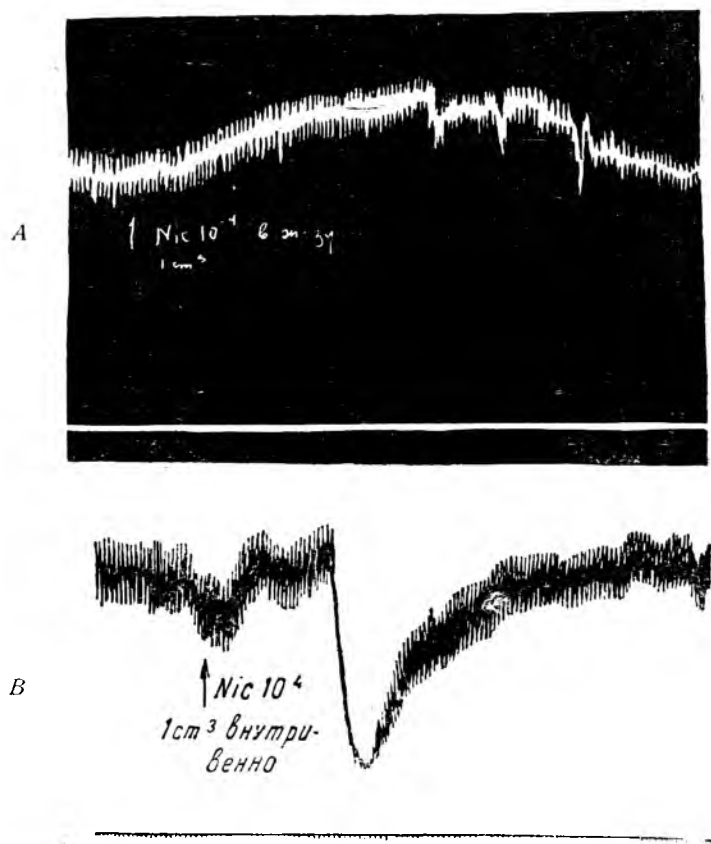


Рис. 149. *A* — рефлексное повышение кровяного давления при введении никотина в сосуды щитовидной железы кошки; *B* — понижение кровяного давления при введении никотина в общий кровоток.

нов. В опытах нашей сотрудницы Лебедевой с перфузией щитовидной железы испытывалось влияние на рецепторы этого инкреторного органа раствора никотина (рис. 149, *A* и *B*). Никотин дал значительное повышение кровяного давления (записывалось только кровяное давление). Та же доза никотина, введенная в общий ток крови, дала резкое падение давления. При испытании же на рецепторы щитовидной железы ацетилхолина обнаруживается рефлексное повышение давления — эффект, противоположный тому, что обычно наблюдается при введении ацетилхолина в кровь (рис. 150).

Сотрудник Алексеев изучал действие ацетилхолина и никотина на рецепторы панкреатической железы. Приведенные кривые (рис. 151 и 152) дают представление о возбуждении рецепторов и этого органа, обладающего как внешней, так и внутренней секреторной деятельностью.

В нашу задачу входит по отношению к изучению этих рецепторов разграничить, как реагируют рецепторы той или другой части этого органа.



Рис. 150. Рефлекторное повышение кровяного давления при введении ацетилхолина в сосуды щитовидной железы.

В опытах Риккль с перфузией testis, о которых я уже выше упоминал, было испытано влияние на рецепторы слабого раствора никотина, причем оказалось (рис. 153), что и на ничтожную дозу никотина рецепторы отвечают рефлекторным изменением кровяного давления и дыхания. Нужно отметить, что реакция очень кратковременна.

Все описанные опыты с изучением рецепторной функции желез внутренней секреции только недавно нами начаты. Эта часть работы потре-

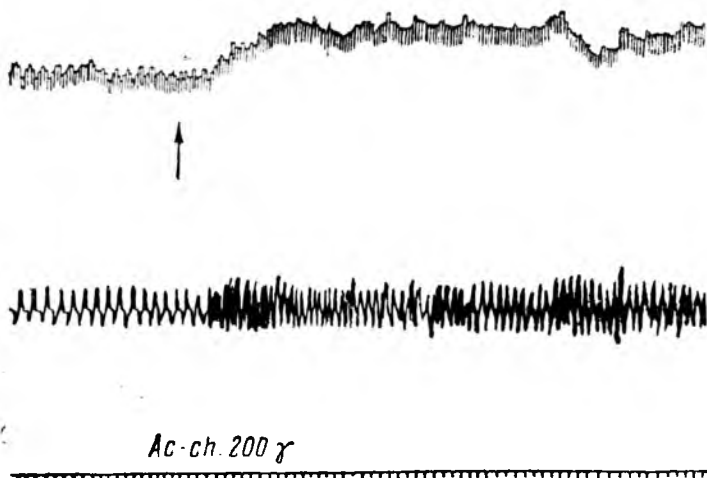


Рис. 151. Рефлекторное повышение кровяного давления и учащение дыхания при введении ацетилхолина (200  $\gamma$ ) в сосуды панкреатической железы кошки.

бовала большого напряжения, ибо необходимо было выработать новую методику и выполнить большое количество контрольных опытов. Создать хорошую перфузию изолированного, маленького по размеру органа и при этом сохранить иннервацию — задача нелегкая. Я сознаю всю важность и огромную перспективность этих опытов в наших знаниях о сложных регуляторных приспособлениях организма, поэтому коллектив и проявил настойчивость в упорной и трудной работе, вполне оправданной полученными результатами. Детальное изучение этой новой области — ближайшие наши задачи.

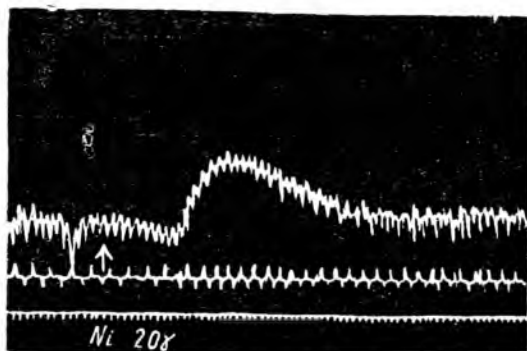


Рис. 152. Рефлекторное повышение кровяного давления при введении никотина (Ni 20  $\gamma$ ) в сосуды панкреатической железы.

Если позволить себе роскошь обгонять мыслью экспериментальные факты (будучи, конечно, готовым отказаться во имя фактов от всех конструкций творческой фантазии), то хочется сказать о соблазне приписать этим рецепторам некоторую роль в возникновении, с одной стороны, гипертонии, с другой стороны, шока. Здесь намечается возможность синтеза теории рефлекторной и химической этиологии гипертонии.

Что же касается случаев катастрофического иногда падения давления при некоторых кишечных поражениях, то здесь тоже есть некоторые опорные пункты, допускающие участие в этом процессе влияний с обнаруженных нами рецепторных приборов. Мною совместно с Черниговским проводились опыты, посвященные изучению того влияния, которое бактериальные токсины могут оказывать на организм, воздействуя на интерорецепторы.

Уже в прелиминарных опытах мы могли видеть, что введение в перфузирующую жидкость отрезка тонкой или толстой кишки кролика небольшой дозы дизентерийного токсина Шига вызывает небольшое, но долго продолжающееся повышение общего кровяного давления. Когда кривая давления достигает при этом максимального подъема, она приобретает волнообразный характер. Изменения кровяного давления развиваются медленно и совершенно своеобразно по сравнению с влиянием на интерорецепторы кишки химических раздражителей. Дыхание при действии токсина на рецепторы кишки резко меняется: амплитуда дыхательных волн значительно возрастает, частота резко усиливается (рис. 154).

Промывание кишки новокаином совершенно подавляет действие токсина Флекснера на кровяное давление, но не полностью депримирует эффект токсина на дыхание (рис. 155).

Следует отметить, что другие химические раздражители в момент влияния на рецепторы токсина Флекснера не теряют своего обычного действия (рис. 156). Очевидно, точка приложения разных раздражителей не одна и та же. Перед нами встал вопрос об изучении интимной природы интерорецепторов. Тот путь, который мы избрали, мне кажется, позволит проникнуть в обменные процессы самих рецепторных аппаратов и глубже понять их физиологическую роль. Очень возможно, что здесь перед нами откроется совсем новый модус воздействия болезнетворных агентов. Перспективы этой линии исследования кажутся мне очень большими, и первые данные, полученные нами, вселяют в нас уверенность в обильной жатве новых фактов и новых представлений.

Очень важными кажутся мне полученные факты для фармакологии, так как здесь (так же, как и в ранее открытых Геймансом и Закусовым фактах, относящихся к каротидным рецепторам) мы узнаем новый механизм действия лекарственных веществ в организме.

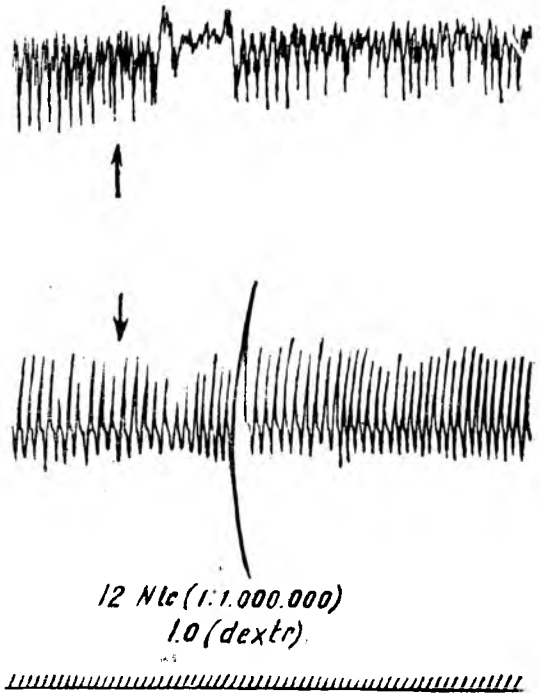


Рис. 153. Рефлекторное изменение кровяного давления и дыхания при введении никотина (Ni) в сосуды testis собаки.

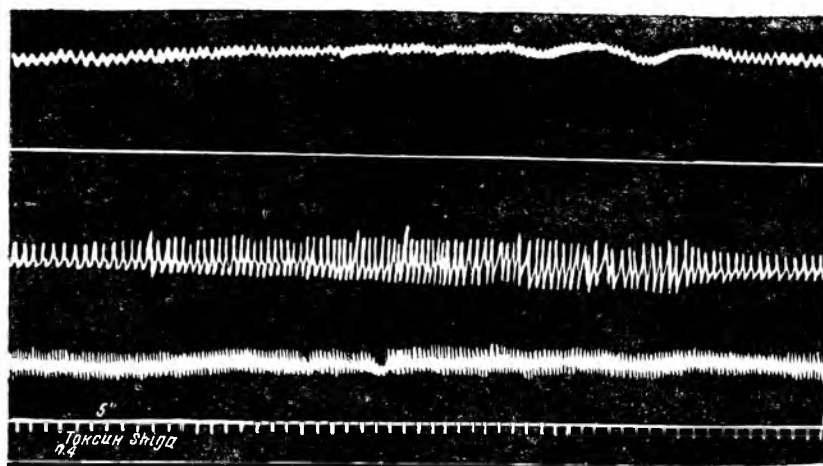


Рис. 154. Рефлекторное изменение кровяного давления и дыхания при введении в сосуды кишки токсина Шига.  
Сверху вниз: запись кровяного давления; запись дыхания; запись кровяного давления тонометром; отметка времени — 5 секунд.

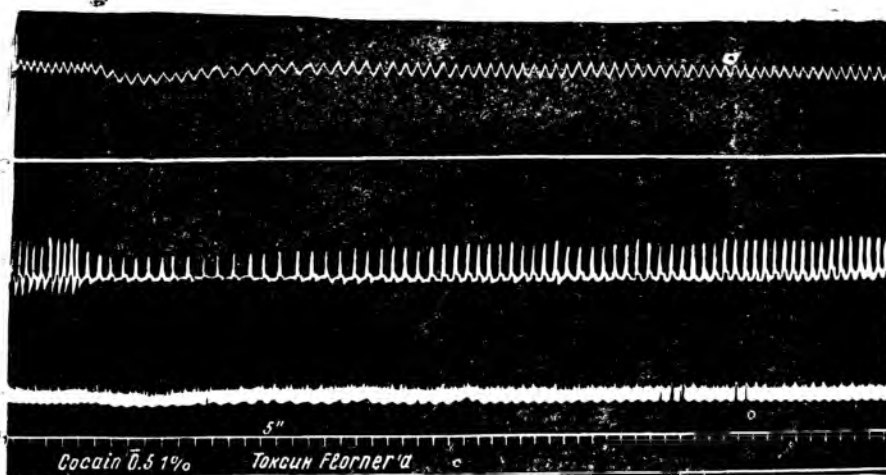


Рис. 155. Отсутствие эффекта на кровяное давление при введении в сосуды кишки токсина Флекснера после промывания сосудов кишки новокаином.

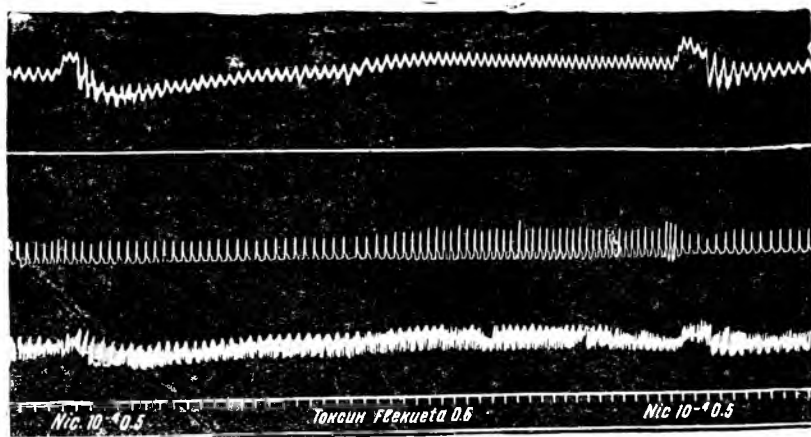


Рис. 156. Рефлекторные изменения кровяного давления и дыхания при введении никотина  $10^{-4} \cdot 0,5 \text{ см}^3$  в период действия токсина Флекснера. Обозначения те же, что на рис. 154.

Для ангиорецепторов брюшных органов мы не имеем еще таких точных данных о связи между структурой и функцией, которые получены, например, Комрое (Comroe) для рецепторов дуги аорты, но добытый материал делает все же вероятным, что мы имеем в наших опытах, так же как и в опытах с изучением в аортально-каротидной зоне, две группы рецепторов — хеморецепторов и прессорецепторов. Для первых адекватным раздражителем является изменение давления крови (вероятно, давления в прекапиллярах), для вторых — изменение ее химизма. Поскольку пропускание через сосуды кишки и селезенки слабого раствора (0,1—1%) новокаина в течение 1 минуты ведет к исчезновению всех наблюдаемых нами рефлексов, постольку надо заключить, что эти рецепторы лежат довольно поверхностно в стенке сосуда, легко испытывая влияние находящихся в крови веществ. Очень большие перспективы сулит электрофизиологическое исследование импульсов с описываемых здесь сосудистых интерорецепторов. Об этом буду еще упоминать.

Говоря об ангиорецепторах, я хочу отметить, что, по моему мнению (ср. Гесс), интерорецепторы внутренних органов не исчерпываются только сосудистыми рецепторами. Теоретически вероятно, что рецепторы имеются в толще самой ткани, а не только в ее сосудах. Далее, сосудистые хеморецепторы почти несомненно могут подвергаться воздействию не только веществ, приносимых с кровью, но и веществ, образующихся в клетках данного органа (ср. факты Люиса и наши данные, относящиеся к коже). Поэтому мне кажется правильным предполагать, что интерорецепторы посылают в центры импульсы, сигнализирующие о состоянии внутренних органов, об изменениях, возникающих по ходу их деятельности.

Изучение интерорецепции в физиологическом эксперименте шло вместе с поисками морфологического субстрата. Мой товарищ Б. И. Лаврентьев достиг в этом направлении больших успехов. Его лаборатория смогла, благодаря блестящей технике, увидеть те образования, функциональное проявление которых мы обнаружили и изучили в наших экспериментах. Совершенно деловой контакт был установлен между нашей лабораторией и лабораторией Лаврентьева. Открывая все новые и новые факты, мы обращались к Лаврентьеву с просьбой отыскать субстрат, на котором разыгрываются сложные процессы. Ответом его лаборатории и был ряд прекрасных морфологических картин. Остался нерешенным вопрос о путях, по которым передаются афферентные импульсы от органов до центров. За последнее время оживился интерес к решению вопроса о том, существуют ли афферентные волокна симпатического происхождения.

Аргументы в пользу существования в симпатической нервной системе афферентных волокон могут быть собраны в трех направлениях.

Первое — это данные морфологии. Один из крупных исследователей этого вопроса Кисс (Kiss) различает в спинномозговых ганглиях два рода нервных клеток. Одни из них, крупные светлые клетки, посылают на периферию толстые мякотные волокна и являются соматическими чувствительными клетками. Другие, малые светлые клетки, посылающие на периферию также мякотные волокна, считаются им симпатическими. Эмбриологически вполне допустимо наличие в спинномозговых узлах симпатических клеток, так как и соматические, и симпатические клетки развиваются из одной общей ганглионарной гистологической ткани.

Заварзин («Очерки эволюционной гистологии») указывает, что автономная нервная система насекомых бесспорно содержит собственные афферентные волокна. Кроме того, он указывает, что данные морфологии заставляют признать, что клетки второго типа Догеля у насекомых и у рака, несомненно, являются клетками рецепторными. Однако в на-



стоящее время рецепторный характер клеток второго типа подтверждается и наблюдается на млекопитающих. Иванов и Падостина, занимающиеся изучением симпатической иннервации кишечника, могли отметить, что после перерезки *nervi intestinales* нервные волокна, оставшиеся в периферии, т. е. в кишечной трубке, перерождаются не полностью, а лишь частично. Это можно понять, только допустив, что трофические центры этих волокон лежат в самой кишечной стенке. Эта работа была продолжена в дальнейшем Ивановым, который показал, что эти неперерождающиеся волокна действительно начинаются от нервных клеток в стенке кишечника, и проследил эти волокна вплоть до солнечного сплетения. Вероятно также, что эти волокна идут и до паравертебральных ганглиев.

Весьма важно также, что количество этих волокон в различных отделах кишечника точно совпадает с градиентом распределения в кишечнике клеток второго типа Догеля, установленным Лаврентьевым. Это дает веские доказательства в пользу рецепторной природы клеток второго типа.

Пинес в своем курсе лекций по вегетативным центрам указывает, что классическое учение Келликера-Кахалья-Лэнгли об отсутствии в симпатической системе афферентных волокон не соответствует современным представлениям.

Штер прямо говорит относительно чувствительных волокон чревного нерва: «Нет никаких морфологических оснований эти связанные с областью симпатических нервов афферентные волокна отнести к другой, а не симпатической системе».

По свидетельству Пинеса, даже в поперечнополосатых мышцах Агдур (*Agduhr*) описал симпатические чувствительные веретена, происходящие от клеток пограничного ствола.

Данные физиологии также подкрепляют мысль о чувствительных симпатических волокнах.

Как известно, Соковнин в Казанской физиологической лаборатории, подвергнув изучению вегетативную иннервацию мочевого пузыря, пришел к заключению о наличии в вегетативной нервной системе особых, как он назвал, «псевдорексфлексов». В дальнейшем этот вопрос подвергался детальной разработке в целой серии блестящих исследований Лэнгли, предложившего свою теорию аксон-рефлексов. Эта теория доказывала отсутствие афферентных волокон в симпатической системе. Однако все же в целом ряде случаев исследования Лэнгли вступают в непримиримые противоречия с фактами, добытыми другими исследователями.

И. П. Разенков в 1926 г. опубликовал работу, проведенную все на том же классическом объекте — нижнем брыжеечном узле. Разенков перерезал все связи нижнего брыжеечного узла, кроме нервов, идущих к мочевому пузырю (*nn. hypogastrici*). Раздражая центральный конец одного из них, он наблюдал сокращение мускулатуры мочевого пузыря. При этом сокращение легко могло быть устранено смазыванием узла никотином. Последнее указывает на наличие синоптической передачи. Далее, Разенков обнаружил, что если перерезать один из *nn. hypogastrici* и выждать сроки, необходимые для полной дегенерации волокон, то и в этом случае раздражение центрального конца, т. е. по направлению к узлу, вызывает сокращение пузыря. Это может быть только в том случае, если трофические центры нервных волокон лежат в самом узле. Микроскопический анализ показал массу неперерожденных волокон в отрезке *nn. hypogastrici*, связанном с узлом. Эти данные с несомненностью указывают на наличие афферентных волокон в симпатических нервах. Однако во всех случаях электрического раздражения нервных стволов все же можно еще возражать, принимая во внимание, что

раздражитель (электрический ток) действует на нервные стволы, а не на рецепторы.

Этот недостаток был устранен в работе Синельникова и его сотрудников. Этот автор изучал рефлексы при полном исключении центральной нервной системы разрушением спинного мозга. Ему удалось показать, что, например, при раздувании баллоном толстого кишечника происходит торможение движений матки. Удавалось наблюдать, что при усиленной перистальтике толстой кишки движения матки усиливаются. Наконец, авторы наблюдали торможение движений duodeni при механическом раздражении матки. Так как во всех этих опытах раздражитель действовал на рецепторы, то у нас нет никаких оснований отвергать рефлекторную природу этих феноменов. Из этого следует, что в автономной нервной системе афферентные волокна, несомненно, присутствуют.

Наконец, Бэйн, Ирвиндис и Суини (1934) показали следующее. Раздражение центрального конца одного из чревных нервов вызывает расширение зрачка; это расширение сохраняется, несмотря на перерезку спинного мозга на уровне пятого грудного сегмента, т. е. выше того места, где волокна nn. splanchnici входят в спинной мозг. Расширение исчезло после перевязки пограничного ствола симпатического нерва. Следовательно, пути проведения идут, помимо спинного мозга, в пограничном стволе. По мнению этих авторов, реакция не зависит от присутствия в стволе симпатических афферентных волокон.

Наконец, большой материал в пользу предположения о существовании симпатических афферентных волокон дает клиника. Крупный знаток клиники вегетативных заболеваний проф. Маркелов пишет: «Согласно современным представлениям вегетативную нервную систему ни в коем случае нельзя рассматривать как чисто эффективную систему, — она обладает и афферентными функциями, что в совокупности и дает ей возможность играть виднейшую роль в невротрофическом процессе». Маркелов описывает 3 случая опухолей спинного мозга в грудном его отделе, сопровождавшихся полным нарушением всех видов соматической чувствительности и полной парализацией. В этих случаях раздражение сосудов нижних конечностей (пальпация) вызывало ощущение боли. К такого же рода случаям апеллирует и столь видный невролог, как Ферстер. Ферстер считает, что симпатические афферентные волокна от желудочно-кишечного тракта могут проходить и в задних корешках, но он также считает возможным признать и путь их через передние корешки. Наконец, по его мнению, афферентные симпатические волокна проходят в периартериальных сплетениях внутренних органов. Это сплетение, в конце концов, вливается в артериальное, откуда вступает в спинной мозг между C<sub>3</sub> и L<sub>3</sub> сегментами.

Крупный исследователь вопроса о болевой чувствительности Лериш также стоит на позиции признания афферентных симпатических волокон. Так, Лериш и Фонтень (1929) наблюдали ощущение боли при раздражении оперативно изолированной цепи симпатических узлов. Они же на основании большого хирургического материала пришли к выводу, что симпатикус, несомненно, обладает собственной чувствительностью. Так, верхний шейный ганглий у человека иннервирует лицо, ухо и подбородок, а gangl. stellatum — предсердечную область и руки.

Нет ничего удивительного, если предположить, что клетки второго типа Догеля и им подобные являются одновременно и рецепторными, и эффекторными.

Изучение безусловных интероцептивных рефлекторов потребует еще много труда для овладения этой областью в полной мере.

## ГЛАВА XVI

### ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ИНТЕРО- И ЭКСТЕРОЦЕПТИВНЫХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

При изучении различных функциональных отправлений организма в их зависимости от деятельности коры головного мозга нами был установлен целый ряд факторов, характеризующих постоянное взаимодействие отдельных рефлексов как в пределах одной и той же функциональной системы, так и между разнообразными системами. Мы имели возможность провести подобные наблюдения на слюноотделении, дыхании, мочеотделении, двигательных актах и секреторных процессах пищеварительного тракта. Если взаимодействие условных экстероцептивных рефлексов было намечено и в значительной степени разработано Павловым в его лабораториях, то вопрос о соотношениях экстероцептивных и интероцептивных условных рефлексов встал лишь с момента констатации самого факта образования условного рефлекса на раздражение рецепторов внутренних органов.

Взаимоотношения указанных рефлексов очень сложны, своеобразны и могут меняться в зависимости от характера и силы раздражения, от возраста рефлекса и от физиологической характеристики самого рецептивного поля.

Ход исследования неизбежно привел нас к необходимости сопоставления экстеро- и интероцептивных условных рефлексов в процессе их выработки и последующего закрепления.

В работе Пышиной выяснилось, что для образования интероцептивных временных связей требуется больший срок, чем для образования экстероцептивных условных рефлексов. В период образования интероцептивный условный рефлекс как более диффузный, более рыхлый легче нарушается от привходящих условий сравнительно с экстероцептивным условным рефлексом. Примером может служить процесс образования временной связи на вливание воды в желудок, подкрепляемое электрокожным раздражением задней лапы.

Предварительно у собаки были выработаны экстероцептивные условные рефлексy (на базе электрокожного же безусловного). На этом фоне образование нового интероцептивного условного рефлекса (вливание воды в желудок) носит непостоянный характер: условнорефлекторная реакция то появляется, то исчезает. Требуется довольно большое число сочетаний, значительно большее, чем для экстероцептивного раздражения, чтобы ответная реакция приняла более или менее постоянный характер. Кроме того, бросается в глаза диффузность ответной двигательной реакции: если в ответ на экстероцептивное раздражение собака дает ясно выраженную местную реакцию — поднятие лапы, то на интероцептивный условный раздражитель ответная реакция характеризуется тем, что животное движется всем туловищем, переступает передними лапами и уже потом следует поднятие задней лапы.

Здесь необходимо отметить и некоторую особенность ответной реакции в случае чередования в течение одного и того же опыта интеро- и экстероцептивных рефлексов. При этих условиях двигательный эффект на интероцептивный раздражитель бывает выражен значительно сильнее, чем в тех опытах, в которых интероцептивный раздражитель применяется в течение опыта без чередования с экстероцептивным.

В случае, когда выработка интероцептивного условного рефлекса предшествует образованию экстероцептивной временной связи, также

требуется большее количество сочетаний для образования первого рефлекса сравнительно со вторым. Эта закономерность была прослежена на кислотных условных рефлексах.

Эта особенность имела место и при изучении пищевых интеро- и экстероцептивных условных рефлексов.

Таким образом, можно было отметить ряд черт, общих интероцептивным условным рефлексам, образованным, можно сказать, на любом безусловном (электрокожном, кислотном, пищевом).

К этим чертам прежде всего относится более медленное образование условного интероцептивного рефлекса сравнительно с экстероцептивным.

Табл. 44 воспроизводит это наглядно.

Т а б л и ц а 44

*Интероцептивный условный рефлекс*

П о я в л е н и е	С о ч е т а н и е	У к р е п л е н и е
На электрокожное раздражение . . . . .	6-е	Через 120 сочетаний
На пищевое раздражение . . . . .	6-е	73 сочетания
На кислотное раздражение . . . . .	15-е	57 сочетаний

Экстероцептивные же условные рефлексy укрепилась у этих животных через 10—36 сочетаний.

Введение в опыт экстероцептивных раздражителей способствует значительному усилению интероцептивных рефлексов.

При образовании интероцептивного условного оборонительного рефлекса с другого рецeптивного поля, а именно с кишки (в работе Айрапетянца, Василевской и Перельман) наблюдались подобные же явления: условный рефлекс (поднятие лапы) появился на 4-м сочетании введения воды (температуры 6—7°) в баллон, помещающийся в кишке, с электрокожным раздражением, но стал устойчивым лишь после 117 сочетаний.

Повидимому, известная инертность в образовании временной связи на интероцептивный раздражитель является общей закономерностью при формировании нового нервного пути, связывающего глубоко заложенные в организме рецепторы с внешней ответной деятельностью.

Отмеченный в работе Пышиной факт, касающийся усиления интероцептивных условных рефлексов при введении в опыт экстероцептивных раздражителей, говорит о существовании определенных межцентральных взаимоотношений, контролирующих «внутреннюю» и «внешнюю» деятельность организма.

Определенный характер взаимодействия между интеро- и экстероцептивными условными рефлексами имеет место не только в период образования временных связей, но и тогда, когда эти связи приобрели известную устойчивость.

В работе Айрапетянца и Балакшиной было показано, что одновременное применение (ранее выработанных) интероцептивного условного пищевого рефлекса (орошение желудка водой температуры 36°) и экстероцептивного условного пищевого рефлекса (метроном 120 ударов в минуту) ведет к тому, что слюноотделение тормозится и латентный период его сильно увеличивается. Если вслед за одновременным действием указанных раздражителей произвести пробу каждого из них в отдельности, то оказывается, что величина слюноотделения на интероцептивный раздражитель повышена, а на экстероцептивный сильно понижена. Это положение иллюстрируется табл. 45.

Т а б л и ц а 45

Время	Условный раздражитель	Продолжительность раздражения в секундах	Латентный период в секундах	Условный рефлекс в каплях	Примечание
П р о б а в о т д е л ь н о с т и					
12 час. 00 мин.	Вливание воды—36°	50	8	21	Пищу берет хорошо
12 " 05 "	M <sub>120</sub>	50	12	20	
Р а з д р а ж е н и е о д н о в р е м е н н о					
12 час. 15 мин.	Вливание воды— <sup>L</sup>	50	32	2,5	Поведение обычное, стоит спокойно
	M <sub>120</sub>				
П р о б а в о т д е л ь н о с т и					
12 час. 30 мин.	Вливание воды—36°	50	9	26	Поведение обычное, стоит спокойно То же
12 " 35 "	M <sub>120</sub>	26	16	11	

Требовалось проверить действие интеро- и экстероцептивных условных рефлексов при их раздельном действии. Соответствующие опыты показали, что если к интероцептивному условному раздражителю присоединяется экстероцептивный условный раздражитель, то условное слюноотделение значительно усиливается сравнительно с исходной величиной, наблюдаемой при действии одного интероцептивного раздражения. Если же вначале применяется экстероцептивное раздражение, а затем присоединяется интероцептивное, то слюноотделение тормозится сравнительно с исходной величиной, что можно видеть из протокола табл. 46.

Т а б л и ц а 46

В р е м я	Условный раздражитель	Продолжительность раздражения в секундах	Латентный период в секундах	Условный рефлекс в каплях	Примечания
Сначала орошение желудка; через 50 секунд присоединяется M <sub>120</sub> . Действие обоих раздражителей прекращается одновременно					
12 час. 40 мин. 00 сек.	Вливание воды M <sub>120</sub>	60	10	32	
12 " 40 " 50 " . . .					
Сначала M <sub>120</sub> ; через 32 секунды присоединяется вливание воды в желудок					
12 " 51 " 03 " . . .	M <sub>120</sub> Вливание воды	110	36	8	
12 " 51 " 35 " . . .					

Исходные величины рефлексов см. в табл. 45.

При повторном применении второй комбинации, т. е. при присоединении интероцептивного раздражения к экстероцептивному, слюноотделение может быть заторможено до нуля.

Если после этого применить экстероциептивный раздражитель (свисток, показ собаке кошки), то интероцептивный условный рефлекс восстанавливается, а экстероциептивный оказывается заторможенным, что вытекает из следующего протокола (табл. 47).

Таблица 47

Время	Раздражитель	Продолжительность действия в секундах	Латентный период в секундах	Условный рефлекс в каплях
12 час. 50 мин. 30 сек. . . .	Звонок	60	22	3,5
12 " 50 " 50 " . . .	Вода			
Повторяется еще раз через 20 минут				
13 " 10 " 35 " . . .	Звонок	65	—	0
13 " 10 " 56 " . . .	Вода			
13 " 11 " 30 " . . .	Свисток	В течение 15 секунд		
13 " 12 " 00 " . . .	Звонок	60	—	0
	Вода	50	10	19

Если же экстерораздражитель присоединяется к обратной комбинации интеро- и экстероцептивных раздражений, при которой происходит усиление слюноотделения, как это видно из протокола табл. 48, то усиливающий эффект от применения экстерораздражителя выявляется еще резче.

Таблица 48

Время	Условный раздражитель	Продолжительность действия в секундах	Латентный период в секундах	Условное слюноотделение в каплях
Проба в отдельности				
12 час. 00 мин. 00 сек. . . .	M <sub>120</sub>		7	27
12 " 10 " 00 " . . .	Вода	50	10	21
В комбинации + экстерораздражитель				
12 " 15 " 34 " . . .	Вода +			
12 " 15 " 50 " . . .	M <sub>120</sub>			
12 " 16 " 04 " . . .	Свисток	50	40	39

Таким образом, экстерораздражитель изменяет силу эффекта в зависимости от того, в каком состоянии возбудимости он застаёт соответствующие корковые зоны. Из всего приведенного материала особенно замечателен тот факт, что экстероцептивный раздражитель усиливает интероцептивную условную реакцию; в том же направлении действует и новый, экстренный внешний агент, в то время как корковый интероцептивный раздражитель тормозит экстероцептивный условный рефлекс. Повидимому, в связи с тем, что условная реакция с интерорецепторов (в данном случае с желудка) характеризуется как более древняя большей устойчивостью, она и менее тормозима, чем соответствующая условная реакция с экстерорецепторов. Поэтому интероцептивный условный рефлекс легче стимулируется экстероцептивными корковыми раздражителями и легче восстанавливается под влиянием экстерораздражителя.

В приведенных примерах торможение возникает при непосредственном взаимодействии двух пунктов коры головного мозга, стимулируемых с экстеро- и интероцептивных полей. Но при другой комбинации опыта тормозное состояние может возникать в результате того, что в один и тот же пункт коры мозга направляются одного и того же характера импульсы, возникающие одновременно в двух периферических рецепторных полях в связи с оборонительной реакцией. Вот пример. У собаки имеется двигательный условный интероцептивный рефлекс с

желудка. Показателем служит поднятие задней левой лапы при пропуске струи воздуха в желудок. Дается короткое электрокожное раздражение правой задней лапы. Животное поднимает эту лапу и сейчас же ее опускает. По прекращении тока в правую заднюю лапу следует интероцептивный раздражитель — струя воздуха в желудок. В ответ на это раздражение задняя левая лапа не поднимается, в то время как обычно животное всегда ее поднимало. Собака начинает визжать, лаять, беспокоиться, судорожно приседать на задние лапы, но ни одну из лап не поднимает. По прекращении условного раздражения беспокойство сразу проходит и собака успокаивается. Подобные же явления можно наблюдать, если присоединять к интероцептивному условному раздражению звуковые и световые раздражители, причем при многократном повторении их тормозящее влияние не ослабляется.

Испробованный отдельно интероцептивный условный раздражитель, как всегда, ведет к поднятию левой лапы. Следовательно, между раздражителями, идущими с интеро- и экстероцептивных полей, возникает конфликт, результатом которого является активное торможение двигательной реакции.

Несмотря на то, что интероцептивные условные рефлексы в общем подчиняются тем же правилам, как и экстероцептивные, они имеют все же свои особенности. Эти особенности частично приведены в вышеизложенном материале, касающемся соотношения процессов возбуждения при одновременном и последовательном применении интеро- и экстероцептивных условных раздражителей. Может быть, еще более рельефно отличительные черты интероцептивных временных связей выступают при изучении процесса торможения, возникающего при угашении интероцептивного условного рефлекса и образовании дифференцировки.

При угашении вновь образованного условного интероцептивного рефлекса примечательным является то, что угашенный до первых нулей рефлекс легко восстанавливается, глубоко же угашенный рефлекс не восстанавливается на протяжении многих дней, несмотря на постоянное подкрепление его безусловным рефлексом (опыты Пышиной).

Угашение интероцептивной временной связи в силу иррадиации тормозного процесса сопровождается торможением экстероцептивных условных рефлексов, но наблюдались случаи положительной индукции, когда угашение интероцептивного условного рефлекса вело к усилению экстероцептивных условных рефлексов.

Точно так же применение дифференцировочного интероцептивного раздражителя может сопровождаться усилением рефлекса. Приводим один из примеров подобного явления. У собаки выработан условный двигательный рефлекс на температурное раздражение интероцепторов желудка водой температуры  $18^{\circ}$ . К этому положительному рефлексу образована дифференцировка на орошение желудка водой температуры  $5^{\circ}$ . У этой же собаки имеется экстероцептивный условный пищевой рефлекс на метроном 120 ударов в минуту. Испробованный в начале опыта экстероцептивный условный раздражитель ( $M_{120}$ ) дает обычное по величине слюноотделение в 10 капель за 30 секунд. Если же этот раздражитель применить через 1 минуту после дифференцировочного интероцептивного раздражения, то эффект на метроном удваивается, что иллюстрируется протоколом опыта (табл. 49).

Таким образом, явление положительной индукции налицо.

Но более постоянной реакцией от применения дифференцировочного интероцептивного раздражителя бывает торможение как интероцептивных, так и экстероцептивных условных рефлексов.

В работе Айрапетянца, а также Пышиной и других наших сотрудников имели место следующие факты. Интероцептивный условный рефлекс, испробованный после дифференцировки на интероцептивный же

Таблица 49

Время	Раздражитель	Время действия в секундах	Скрытый период в секундах	Условное слюноотделение в каплях
10 час. 15 мин.	Метроном	30	19	10
10 " 23 "	Орошение температуры 5°	30	—	0
10 " 30 "	" " 5°	30	—	0
10 " 31 "	Метроном	30	5	20

положительный раздражитель, оказывался заторможенным, но через несколько минут (3—10) восстанавливался, что может быть пояснено материалом одного из опытов (табл. 50). У собаки имеется условный интероцептивный рефлекс на орошение желудка водой температуры 18° и дифференцировка на орошение желудка водой температуры 4°.

Таблица 50

Время действия	Раздражитель	Ответная реакция	Примечание
Через 10 минут	Орошение желудка водой температуры 12°	Поднятие ноги	Подкреплено
" 13 "	То же 4°	Стоит спокойно	
" 16 "	" " 18°	Движений нет	
" 20 "	" " 18°	Поднятие ноги	
		Латентный период 10 минут	

Реакция была заторможена в течение 10 минут.

Что касается влияния дифференцировки интероцептивного раздражителя на экстероцептивные условные рефлексы, то об этом уже сообщалось в предыдущей главе, а именно, что тормозной интероцептивный раздражитель задерживает экстероцептивные положительные условные рефлексы, хотя бывали случаи, когда даже трехкратное применение (раз за разом) интероцептивной дифференцировки не оказывало тормозящего действия на экстероцептивный условный рефлекс, следовавший за дифференцировкой.

В особую графу должна быть выделена группа фактов, касающихся некоторого своеобразия во взаимоотношениях интеро- и экстероцептивных временных связей. Эти факты помогают раскрытию многих сложных индивидуальных явлений, которые были до сих пор недостижимы для объективного познания.

Приводим несколько примеров. У собаки имеется интероцептивный условный рефлекс на раздражение стенок желудка струей воздуха. Безусловным раздражителем является электрический ток, пропускаемый в левую заднюю лапу. Опыт ставился таким образом, что ток пропускался не в левую, как обычно, а в правую лапу (которая до этого никогда током не раздражалась) и по прекращении его пускалась струя воздуха в желудок. На электрическое раздражение следовало короткое поднятие правой лапы. После же применения интероцептивного условного раздражения следовало многократное поднятие левой лапы, хотя раздражитель был прекращен через 3 секунды действия, причем эта реакция длилась несколько минут и в течение первых минут следовало 3—5 дополнительных подъемов, а в течение 5 минут — 5—10 подъемов. Правая же лапа на короткое электрокожное раздражение давала соответственно только



один подъем и вовсе не реагировала на интероцептивный условный раздражитель, что явствует из прилагаемой кимограммы (рис. 156 и 157).

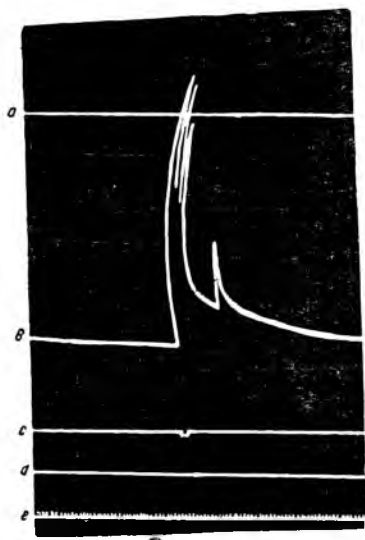


Рис. 157. Интероцептивный условный рефлекс.

*a* — запись движений правой лапы;  
*b* — запись движений левой лапы;  
*c* — отметка интероцептивного раздражения;  
*d* — отметчик электрокожного раздражения;  
*e* — отметчик времени в секундах.

Сопоставление двух раздражителей — безусловного и интероцептивного условного — вызвало в коре мозга длительное состояние возбуждения доминантного характера (рис. 158).

Другой пример взаимодействия двух раздражителей. У собаки был выработан условный двигательный интероцептивный рефлекс на раздражение стенок кишечной петли водой температуры 6—7°, и экстероцептивный пищевой условный рефлекс на звонок. Затем оба раздражителя сталкивались. Дается интероцептивный условный раздражитель (орошение кишки водой), в ответ следует поднятие лапы, через 7—8 секунд присоединяется экстероцептивный условный раздражитель — звонок. Сейчас же прекращается движение лапы, но появляется слюноотделение (рис. 159). От этого сопоставления раздражителей собака «внимательно прислушивается» к звонку и как бы «замораживает» в соответствующей позе. Один звонок сам по себе подобного напряжения мышц не вызывал. Следовательно, корковый сигнал с экстерорецепторов затормозил интероцептивный условный рефлекс с кишечника.

И, наконец, еще один пример. У животного выработан интероцептивный условный двигательный рефлекс на орошение стенок желудка водой

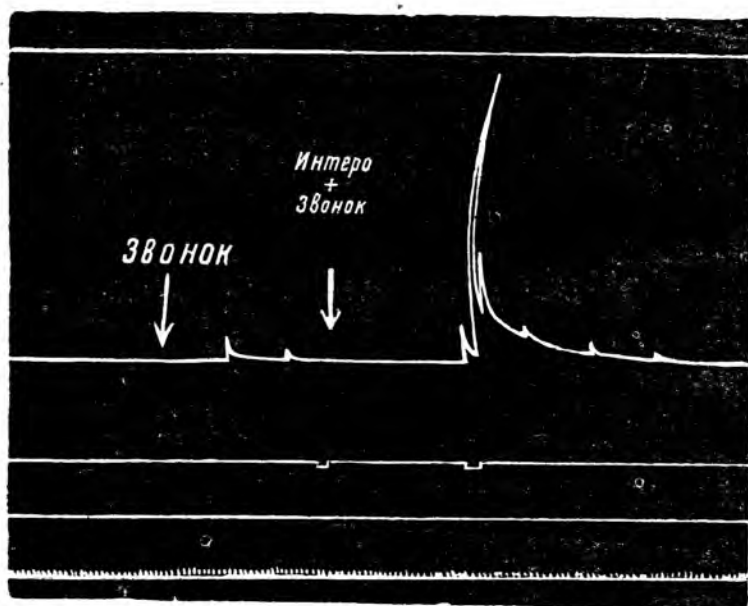


Рис. 158. Тормозящее влияние экстероцептивного раздражения на интероцептивный условный рефлекс. Обозначения те же, что на рис. 157.

↑ — интеро + звонок; = струя воздуха в желудок + звонок.

температуры 20° и дифференцировка к нему на орошение желудка водой температуры 4°.

Если подействовать этим дифференцировочным раздражителем длительное время (20—25 секунд), то собака начинает проявлять признаки беспокойства, переступать ногами и, наконец, отдернет лапу, как обычно при положительном условном раздражителе (вода температуры 20°).

При обычной продолжительности действия дифференцировочного раздражителя (температура 4°) собака никогда лапы не поднимает. Этот факт мог бы найти себе объяснение в том, что длительное действие холодной воды непосредственно на слизистую желудка может являться болевым раздражением, идущим с желудка. Следовательно рецепторы желудка могут быть и начальным звеном рефлекторной дуги при применении болевого холодного раздражителя непосредственно к слизистой и условнорефлекторной дуги при применении электрократочного болевого раздражения. Поэтому двигательная ответная реакция — отдергивание лапы — имеет место как защитная реакция независимо от того, какое происхождение имеют болевые импульсы.

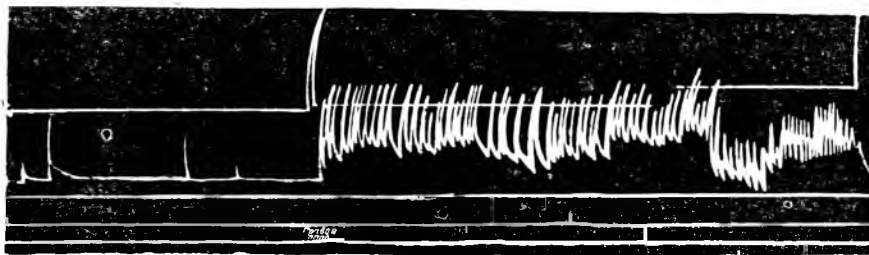


Рис. 159. Взаимодействие раздражителей: интероцептивного условного и экстероцептивного безусловного.

Сверху вниз: запись движений правой задней лапы; запись движений левой задней лапы; отметка условного раздражения — струи воздуха в желудок; отметка безусловного раздражения — электрический ток; отметки времени в секундах.

Представленные факты, характеризующие взаимодействие условных рефлексов, образованных с интеро- и экстероцепторов, убеждают нас в том огромном значении, какое имеют нервные импульсы, возникающие в рецепторах внутренних органов, для формирования корковых реакций высшей нервной деятельности.

Хотя интероцепторы являются филогенетически более древними образованиями, функционирующими в условиях мало изменяющейся внутренней среды, и в силу этого, может быть, более инертны сравнительно с рецепторами, воспринимающими бесконечные колебания внешнего мира, тем не менее их стимулирующее влияние на внешние отправления организма могут быть настойчивыми и длительными. Импульсы, исходящие из внутренней среды организма к высшим отделам головного мозга, часто сохраняются даже тогда, когда сама рефлекторная поверхность данного организма удалена. Однако рефлексогенная дуга оказывается настолько прочно закрепленной, что путь по ней легко воспроизводится при соответствующих стимуляциях с рецепторов других внутренних органов или сигналов из внешней среды.

В самых первых опытах с Алексеевым-Беркманом мы наблюдали такие «мнимые» интероцептивные реакции у собак с выведенными наружу мочеточниками и удаленным мочевым пузырем. Эти собаки при выходе на прогулку во двор часто принимали позу для мочеиспускания и сохраняли ее на протяжении длительного времени, хотя воспроизвести самый акт мочеиспускания не были в состоянии.

Таким образом, кора головного мозга производит сложную работу не только в связи с импульсами, приходящими с внешних рецепторов,

но и постоянно анализирует, сигнализирует и сопоставляет эти импульсы в едином комплексе реакций с изменениями в вегетативных отправлениях организма. Эта информация о состоянии внутренних органов происходит, по видимому, по симпатическим путям. Специальные опыты, поставленные Айрапетянцем и Балакшиной, позволяют об этом говорить с известной уверенностью.

В остром опыте на кошке, у которой была заранее произведена перерезка спинного мозга, регистрировались шеррингтоновские рефлексы с задних конечностей. Каждый раз как появлялись позывы к рвоте, рефлексы становились слабее, а при самом акте рвоты оказывались вовсе заторможенными. Если в период позывов к рвоте (когда, следовательно, двигательные рефлексы ослаблены) усилить раздражение п.регопей, то рвотные движения усиливаются, наступает акт рвоты, а рефлексы с конечностей в это время отсутствуют. Подобные наблюдения были проведены в хроническом опыте на животном с сохраненным головным

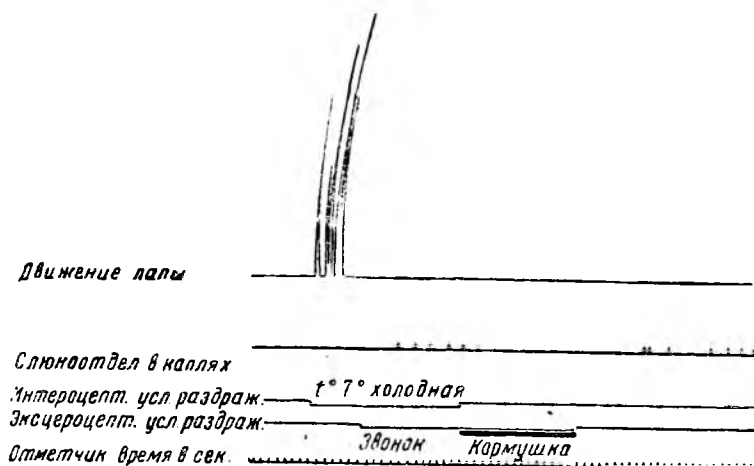


Рис. 160. Взаимодействие условных раздражителей: интероцептивного и экстероцептивного.

а — запись движений левой задней лапы; б — регистрация слюноотделения в каплях; в — условный интероцептивный раздражитель (орошение слизистой кишки водой температуры 7°); г — условный экстероцептивный раздражитель (звонок); д — отметка времени в секундах.

мозгом. Предварительно у кошки производилась перерезка спинного мозга между крестцовым и поясничным сегментом. Когда животное оправлялось после операции, производился самый опыт. Кошке показывали мышь. Животное волновалось, беспокоилось, наблюдало за мышью и стремилось схватить ее. В это время рефлексы с задних конечностей оказывались заторможенными. Если во время эмоциональной реакции применять сильное раздражение конечности электрическим током, то рефлекторный ответ на раздражаемой конечности сохранялся, но не появлялся на противоположной стороне. У некоторых животных при сильном раздражении лапы появляется эффект не только на конечности, но и в области ануса (дефекационные движения).

Так как связь высших отделов центральной нервной системы с конечностями и в остром, и в хроническом опыте осуществлялась только через симпатическую нервную систему, то и взаимодействие указанных рефлексов могло происходить именно по симпатическим путям.

Это положение может быть иллюстрировано еще рядом наблюдений, производившихся по ходу разнообразных опытов. Приведу некоторые из них. Раздражение слабым током устья мочеоточника, выведенного на

поверхность живота, тормозит диурез (опыт Балакшиной). В опытах Курцина на собаке выяснилось, что механическое раздражение желудка резиновым баллоном сопровождается усиленным отделением желчи. Прекращение механического раздражения желудка ведет к возвращению желчеотделения к норме (рис. 161). Это явление наблюдалось и на человеке с фистулой желчного пузыря. Существуют рефлекторные влияния с рецепторов желудка и на моторику желчного пузыря, а именно: при механическом раздражении слизистой желудка движения желчного пузыря усиливаются (рис. 162, а и б), и остаются таковыми до тех пор, пока баллон оказывает действие на рецепторы желудка. После ряда таких опытов сама по себе обстановка, в которой они производились, или даже отдельные компоненты этой обстановки (шум мотора, стук метронома) вызывали усиление движений желчного пузыря. Через 7—8 дней постановки опытов в данной обстановке, но без механического

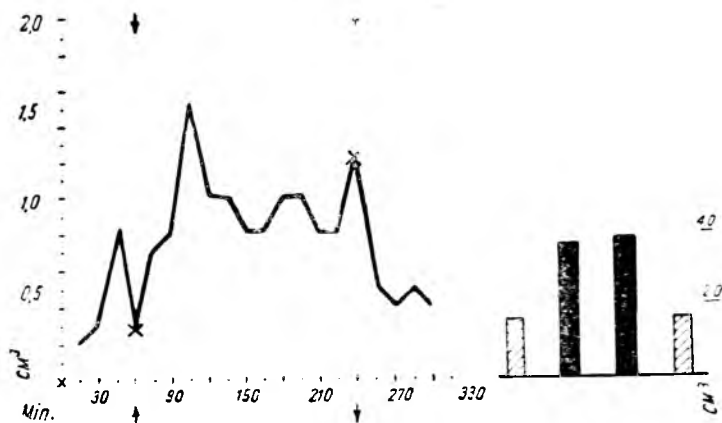


Рис. 161. Усиление секреции желчи при механическом раздражении слизистой желудка собаки.

По абсциссе — время в минутах; по ординате — количество желчи в кубических сантиметрах. У — раздувание баллона в желудке; А — спадение баллона. Столбиками обозначены часовые количества желчи до, во время и после механического раздражения желудка.

раздражения желудка рефлекс угасал и спонтанные сокращения пузыря принимали обычный характер. Подобного характера взаимоотношения имели место и во многих других исследованиях наших сотрудников (Прокопенко, Жинкин и др.).

Учитывая, что при формировании интероцептивной корковой реакции имеют огромное значение и реакции, протекающие через более низкие этажи центральной нервной системы, и что для анализа этих реакций легче создать соответствующую экспериментальную обстановку, мы предприняли ряд исследований, благодаря которым удалось расшифровать некоторые механизмы безусловной интероцепции, подробно изложенной в предыдущих главах. Здесь же необходимо указать только на ту часть исследований, которая позволяет вскрыть факт взаимодействия различных рецепторных зон внутренних органов. К этим исследованиям относятся опыты Черниговского, которые состояли в том, что животному в остром опыте вводились вещества, в частности, ацетилхолин, непосредственно в общий кровоток (следовательно, достигалось прямое изменение возбудимости соответствующих центров, в нашем случае сосудодвигательных — продолговатого мозга) и в сосуды искусственно перфузируемого органа — селезенки. В первом случае, как всегда, наблюдается понижение кровяного давления, а во втором — повышение. Если инъекцию произвести одновременно в бедренную вену и сосуды перфузируе-

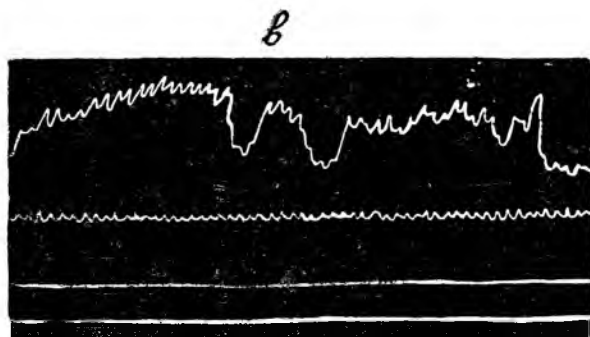
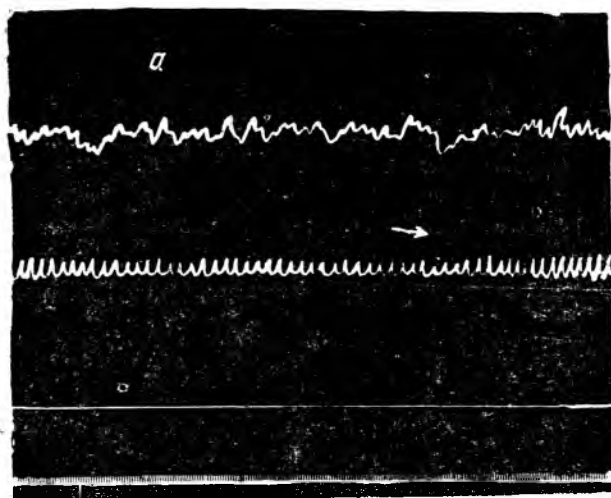


Рис. 162. Усиление движений желчного пузыря при механическом раздражении желудка

*a* — спонтанные сокращения желчного пузыря до механического раздражения желудка; *b* — усиление сокращений при механическом раздражении желудка. Сверху вниз: запись движений желчного пузыря; запись дыхания; абсцисса; отметка времени в секундах.

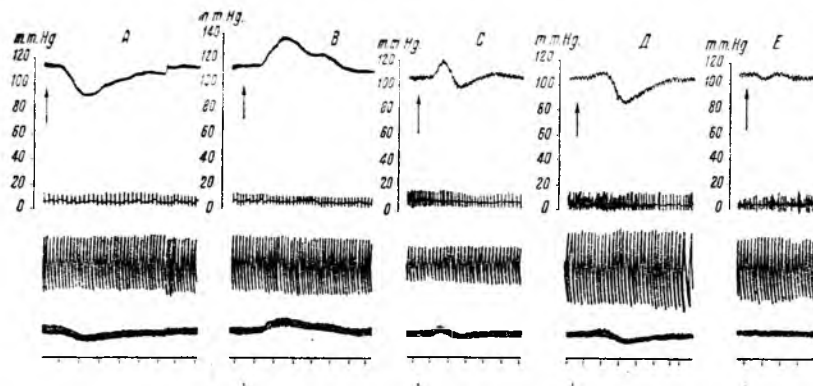


Рис. 163. Взаимодействие рецепторных зон.

*A* — введено в бедренную вену ацетилхолина  $1 \text{ см}^3 \cdot 10^{-7}$ ; *B* — введено в сосуды селезенки ацетилхолина  $1 \text{ см}^3 \cdot 10^{-7}$ ; *C, D, E* — одновременное введение различных доз ацетилхолина в сосуды селезенки и бедренную вену. Сверху вниз: запись кровяного давления; регистрация капель оттекающего перфузата; абсцисса; запись дыхания; запись кровяного давления (тонометр); отметка времени — 5 секунд.

мой селезенки, то, подобрав соответствующую дозу ацетилхолина, импульсами с рецепторов селезенки можно нивелировать эффект от действия ацетилхолина непосредственно на центры продолговатого мозга, что с ясностью можно видеть на рис. 163. Подобное соотношение наблюдалось при инъекции ацетилхолина в сосуды искусственно перфузируемой *in situ* печени и в общий кровоток (в работе Меркуловой). Из рис. 164 видно, что эффект на кровяное давление от инъекции ацетилхолина в кровь значительно становится меньше, если одновременно с инъекцией вещества в кровь произвести введение ацетилхолина в сосуды печени. Таким образом, интероцептивные нервные импульсы, приходящие к нервным центрам от рецепторов селезенки и печени и обычно повышающие кровяное давление, изменяют тот уровень возбудимости нервных центров, который устанавливается под влиянием ацетилхолина при прямом его действии на продолговатый мозг.

Весь наш материал, из которого приведены только отдельные фрагменты, еще раз убеждает нас в ранее неоднократно высказываемом положении, что в функциональном отношении нет особой принципиальной разницы между соматической и вегетативной системой, а наоборот, наблюдается их полное тождество.

## ГЛАВА XVII

### РОЛЬ КОРЫ МОЗГА В ТЕМПЕРАТУРНОЙ И МЫШЕЧНОЙ РЕЦЕПЦИИ

Изучение рецепторов в классической физиологии ограничивалось по преимуществу познанием восприятия различного рода ощущений, и только в последнее время блестящие исследования Кембриджской школы во главе с Эдрианом и работы американских ученых сосредоточили внимание на регистрации электрических сигналов афферентных нервов. Вся эта огромная работа вместе с наблюдениями психологов, пользующихся субъективной оценкой явлений при изучении органов чувств, не давала возможности проникнуть в природу физиологической деятельности центрального конца рецептора, оканчивающегося в головном мозгу. Мозговой конец рецептора с развитием высших отделов центральной нервной системы приобретает новую важную функцию: он становится анализатором — органом, осуществляющим тончайшее дробление раздражений, падающих на организм из внешней и «внутренней» среды. Это чрезвычайно тонкое и необходимое функциональное приспособление является продуктом исторического развития в процессе приспособления организма к различным воздействиям среды. Анализаторная функция приобретает исключительное биологическое значение. У человека она достигает высоких степеней развития и вместе с синтетической функцией коры больших полушарий составляет основную физиологическую деятельность больших полушарий головного мозга.

Учение Павлова об анализаторах (рецептор, афферентные пути и мозговой конец анализаторного аппарата) связало главу физиологии об органах чувств теснейшим образом с главой о высшем отделе центральной нервной системы — коре головного мозга. Поэтому понятие об анализаторах приобрело широкое биологическое значение, позволяющее составить представление о целостной функции всех частей анализатора. В мозговом конце анализатора возбуждение приобретает новые качества и превращается в ощущение. По ходу наших исследований кортикальной иннервации внутренних органов представилась возможность подойти с точки зрения учения об анализаторах к раскрытию физиологического меха-

низма возникновения температурных и мышечных ощущений. Исходя из этого, совершенно очевидно, что нельзя изучать физиологию органов чувств только как периферических рецепторов в отрыве от центрального их механизма. Такое искусственное выделение целостного аналитического аппарата привело во многих случаях к ошибочным представлениям и не дало возможности установить общие закономерности, лежащие в основе аналитической и синтетической деятельности коры больших полушарий.

Субъективной методикой классическая физиология и психология установили, что кожа человека представляет собой мозаику четырех видов рецепторов — «точек» — холодовые, тепловые, давления и боли (Бликс, Фрей, Гольдшейдер и др.). Став на эту чисто механическую точку зрения, ряд исследователей пошел еще дальше, выделив особые «точки» — зуда, щекотки и др. (Maray, Abruff, Nafe). Все эти исследования базировались на идеалистической концепции Иоганна Мюллера — на законе специфической энергии органов чувств, отрицающем зависимость ощущений от качества раздражителя. Совершенно очевидно, что субъективная методика, базирующаяся на указанной концепции, не имеет в виду кожную рецепцию в том виде, как она проявляется у человека в естественных условиях. В нормальных условиях человек воспринимает кожные раздражения целостно, подобно тому, как он зрительным и слуховым рецепторами воспринимает зрительные и слуховые образы. Эти кожные ощущения качественно всегда окрашиваются общим состоянием организма, деятельностью других рецепторов и органов. Методика субъективного точечного исследования кожной рецепции, положившая в основу крайнюю расчлененность целостных систем на самостоятельные, будто бы мельчайшие элементы, естественно, наталкивается на ряд противоречий, из которых она не в состоянии выйти. Примером серьезного тупика, необъяснимого мозаичной теорией «точек», может служить явление «парадоксального теплового восприятия».

За последние десятилетия было сделано много ценных исследований рецепции, основой для которых служило изучение чисто физиологических процессов (Гед, Гольдшейдер, Эдриан, Орбели, Эббеке, Рейн и др.). Большинство этих исследований подчеркивает важную роль кровеносной системы для температурной рецепции, однако и эти исследования не свободны от взглядов классической бликс-фреевской мозаичной концепции.

Мы поставили себе целью подвергнуть объективному экспериментальному анализу температурную и болевую кожную и мышечную рецепцию и изучить связи этих анализаторов с другими функциями. Объективным критерием исследования была избрана сосудистая реакция, которая регистрировалась плетизмографическим методом. Сосудистая система очень живо реагирует на разные внешние и внутренние раздражения, реагирует то сужением, то расширением сосудов. В этих двух направлениях влияют на сосудистую систему и кожные раздражители, причем холодовые и болевые раздражители обычно вызывают сужение сосудов, тепловые же (после многократного применения) — их расширение. В первом случае, при сужении сосудов, плетизмографическая кривая понижается, во втором случае — повышается. Исходным фоном для всех серий исследований служила нулевая плетизмограмма, которая устанавливалась, по нашим наблюдениям, через 15—20 опытных сеансов.

Первая серия опытов сотрудника Пшоника была посвящена анализу функциональной деятельности температурных кожных периферических рецепторов. 13 произвольно намеченных на тыльной стороне кисти левой руки точек, расстояние между которыми 1 см, раздражались несколько видоизмененным конусом Бликса на протяжении всех опытов данной серии.

Температура вершины конуса, касавшейся этих точек всегда с одной стороны с той же силой в течение 15 секунд, зависела от температуры, протекавшей через него воды. 120 раз раздражались эти точки холодом температуры  $+9^{\circ}$  при температуре комнаты  $16^{\circ}$ . С каждой точки записывались субъективные данные подопытного и его ощущений (х — холод, т — тепло, 0 — ничего), а также объективные данные в виде плетизмограммы. При анализе этих данных оказалось со всей очевидностью, что показания по субъективным и объективным данным по каждой точке не совпадают. Не совпадают они даже в пределах одного опыта. Эти же точки раздражались 120 раз теплом температуры  $43^{\circ}$ . Анализ субъективных и объективных данных по каждой точке показал, во-первых, что эти данные также не совпадают, во-вторых, что точки эти воспринимают и холод, и тепло, вызывая соответствующие субъективные ощущения подопытного. Последнее подтверждается также данными при чередовании холодовых и тепловых раздражений в пределах одного опыта.

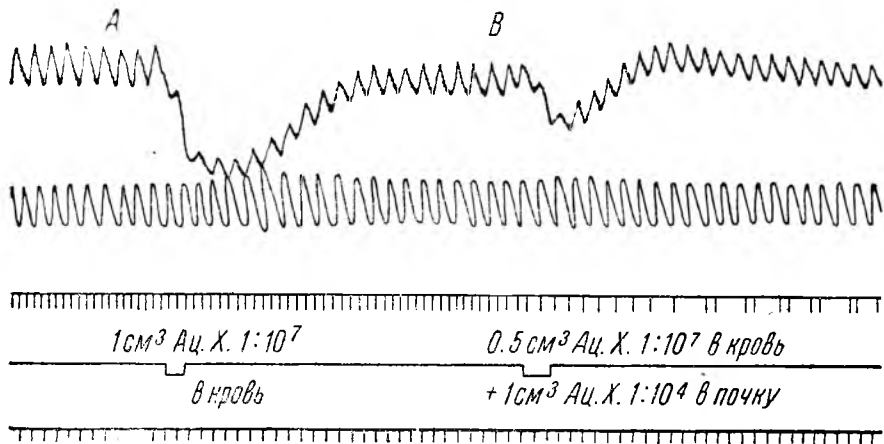


Рис. 164. Взаимодействие рецепторных зон.

А — введение ацетилхолина  $10^{-7} \cdot 1 \text{ см}^3$  в кровь; В — одновременное введение ацетилхолина в кровь и в сосуды почки. Сверху вниз: запись кровяного давления; запись дыхания; отметка капле оттекающего из почки перфузата; отметка раздражения; отметка времени и секундах.

Эти факты стоят в явном противоречии с классической точечной теорией о разделности и постоянстве холодовых и тепловых рецепторов — точек. Со всей очевидностью выступает непостоянство и крайняя изменчивость «точечных» периферических рецепторов.

Для выяснения зависимости функциональной деятельности температурных рецепторов от состояния организма Пшоник на протяжении 44 опытов 3 раза в каждом опыте раздражал все точки холодом без искусственного согревания опытного участка кожи; а через 8 минут те же точки раздражал холодом, предварительно согревая опытный участок термомом в течение полуминуты. Так же, как и в первых опытах, записывались субъективные данные и плетизмограммы. Анализ субъективных данных заставляет сделать вывод, что ощущения холода в основном значительно ослабляются на тепловом фоне. Что же касается объективных данных — сосудистых реакций, то они характеризуются расширением сосудов при раздражении точек холодом на тепловом фоне кожи. Счевидно, что деятельным является не отдельная точка, а целое рецептивное поле.

Искусственно изменяемое состояние раздражаемого поля изменяет характер температурной рецепции, сводя в преобладающей своей массе



точечные эффекты к нулю и проявляясь само как целостное рецептивное поле.

Раздражение точек теплом на холодовом фоне еще более выразительно подчеркивает преобладающую роль фона, а не отдельных точек (рис. 165). В исключительных только случаях фон делает более выразительным ощущения точечных элементов.

Создание экспериментального теплового или холодового фона аналогично изменению общего состояния организма, хотя последнее, конечно, значительно шире, чем искусственное изменение температурного фона. Тем с большим основанием мы имеем право заключить, что состояние организма во всех его проявлениях создает такие связи и зависимости для кожной рецепции, которые исключают возможность изолированного ее изучения.

В цикле опытов с температурными фонами из всех связей организма с рецепцией выкристаллизовывается одна, именно корковая связь. Последняя была выявлена при анализе некоторых извращенных реакций, имеющих много общего с парадоксальными ощущениями, которые появлялись лишь в некоторых опытах Пшоника, когда можно было думать,

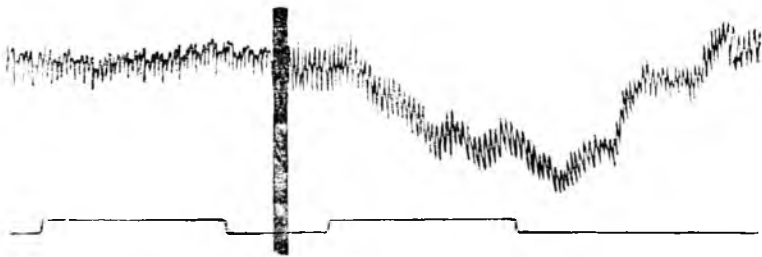


Рис. 165. Плетизмограммы 9-й точки в опыте от 19 IV 1936 г. при тепловом раздражении без фона (слева) и на холодовом фоне (справа).

Сверху вниз: плетизмограмма; отметка раздражения.

что смена температурных фонов уже вошла в сферу влияний больших полушарий.

Вторая серия опытов Пшоника была посвящена исследованию корковых связей температурной кожной рецепции. В свое время И. П. Павлов указывал: «...полушария представляют собой грандиозный анализатор как внешнего мира, так и внутреннего мира организма. Конечно, то, что надо принять относительно скелетно-двигательной деятельности, есть основание распространить на гораздо большую деятельность организма, если не на всю». Это гениальное предвидение и было подтверждено изложенными выше работами наших лабораторий. В свете этого положения было приступлено и к исследованию корковой обусловленности кожных экстерорецепторов методом условных сосудистых рефлексов.

У каждого из двух подопытных Пшоника были выработаны два стойких условных рефлекса: 1) на звонок + холод температуры  $6^{\circ}$  и 2) на свет электрической лампочки в 16 свечей + тепло  $45^{\circ}$ . Температурный раздражитель касался волярной стороны левой руки (правая — в плетизмографе), захватывая площадь в  $98 \text{ см}^2$ .

В процессе параллельной выработки этих двух условных рефлексов с большой очевидностью выявилось два важных момента, характеризующих сами по себе корковую обусловленность температурной кожной рецепции. Во-первых, сосудорасширяющая реакция на свет + тепло наступает не сразу: она постепенно отдифференцируется от универсальной сосудосуживающей реакции, которая сначала получается как на холод, так и на тепло. Во-вторых, отдифференцированная сосудорасширяющая реакция на тепло извращает сосудистую реакцию на холод, вызывая до

сих пор загадочную «парадоксальную тепловую реакцию». Последняя характеризуется субъективным ощущением тепла, несмотря на холодовые раздражения, и расширением сосудов. В дальнейшем на холод устанавливается нормальная сосудосуживающая реакция. Оба эти процесса — дифференциация и извращение реакции («парадоксальное тепловое восприятие») — совершенно очевидно являются корковыми, поскольку они осуществляются в системе временных связей. Вне этой системы не удается наблюдать этих явлений, разве только при последовательной

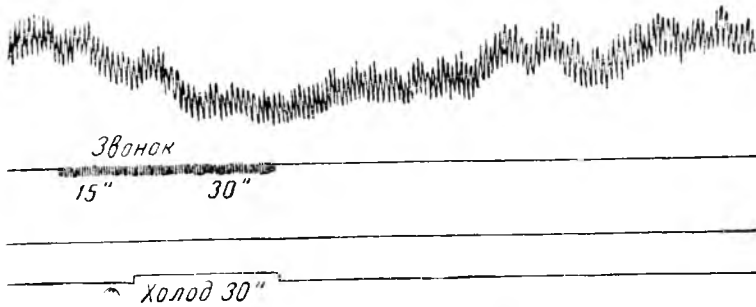


Рис. 166. Опыт № 65 от 19/XI 1935 г. Сужение сосудов при действии раздражения звонок + холод.

Сверху вниз: плетизмограмма; отметка раздражения (условного); абсцисса; отметка раздражения (безусловного).

подаче безусловных раздражителей (см. первую серию). Но в таком случае сама последовательность раздражений играет роль условного коркового раздражителя.

После стадии указанных осложняющих процессов стойкий условный рефлекс на звонок + холод стал давать сужение сосудов — понижение плетизмограммы на звонок и дополнительно на холод, стойкий условный рефлекс на свет + тепло — расширение — повышение плетизмограммы на свет и дополнительно на тепло.

Характерным на этой стадии опытов является заслуживающий внимания факт: условные раздражители, не подкрепленные безусловными, дают более выраженные реакции, чем одни безусловные. Это свидетельствует о том, что на данном этапе состояния условнорефлекторной деятельности более реактивным, по всей вероятности, является условный раздражитель, чем безусловный. А это значит, что периферическая температурная кожная рецепция заменена здесь, если можно так выразиться, центральной рецепцией, вызывающей соответствующий безусловному раздражителю кожи эффект (рис. 166 и 167).

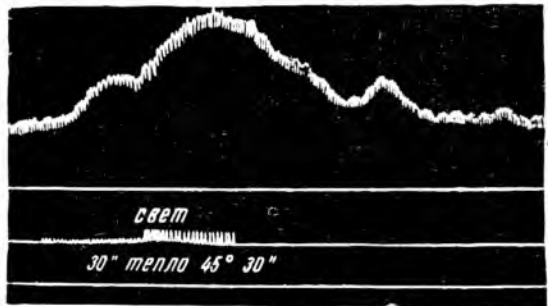


Рис. 167. Опыт № 256 от 11 VI 1936 г. Расширение сосудов при действии раздражителей свет + тепло 45°.

Для более глубокого вскрытия роли коры в температурной кожной рецепции на каждом подопытном были поставлены в работе Пшоники 9 циклов опытов.

Первый цикл. В одном из 5—6 сочетаний звонок + холод безусловный раздражитель холод заменялся ясно и четко произносимым словом «холод». Это сочетание вводилось не в каждый опыт, к тому же ме-

нялось порядковое место этого сочетания, во избежание выработки условного рефлекса на порядок сочетаний. Из 20 таких сочетаний, заменяемых на протяжении более 2 месяцев на каждом подопытном, 17—18 сочетаний звонок + слово «холод» дали плетизмограммы с понижением на звонок и дополнительным понижением на слово «холод», часто более выразительным, чем на безусловный раздражитель. Согласно субъективным показаниям подопытных, сочетание звонок + слово «холод» часто вызывало у них разлитое ощущение холода во всем теле (рис. 168).

Второй цикл. После 5 опытов по укреплению обычного условного рефлекса звонок + холод в некоторых несмежных опытах также менялось порядковое место сочетания: ясно и четко произносимое сло-

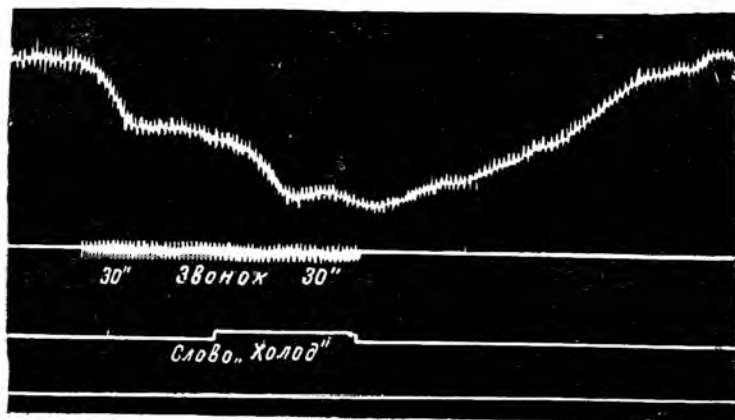


Рис. 168. Опыт № 105 от 20/XII 1935 г. Сужение сосудов при действии раздражения звонок + слово „холод“.

во «звонок» + холод. Таких опытов на каждом подопытном было поставлено 9. Результаты получились следующие: из 9 опытов только 2 опыта на одном из подопытных X-ве дали волнообразные кривые; все же остальные опыты у этого подопытного и все опыты у подопытного Л-ва дали на слово «звонок» понижение кривой и на безусловный раздражитель небольшое дополнительное понижение. Правда, понижение кривой на слово «звонок» несколько меньше, чем непосредственно на звонок, но оно все же имеется и указывает на отраженную, как бы второй степени связь.

Ближайшей целью третьего цикла опытов вокруг стойкого условного рефлекса звонок + холод было выяснение взаимоотношений холодовой рецепции и установление решающего фактора в этих взаимоотношениях. В опыты данного цикла было введено следующее изменение. Не предупреждая о том подопытного, в одном из 6 обычных сочетаний опытов сочетание звонок + холод в несмежных опытах, изменяя все время порядковое место, заменялось сочетанием звонок + тепло 45°. Из 53 сочетаний звонок + тепло ни одно не дало сосудорасширяющей реакции если не считать нескольких волнообразных кривых. Все реакции на сочетание звонок + тепло были такие же, как на звонок + холод: понижение плетизмограммы на звонок и дополнительное понижение ее на тепло. Хочется думать, что именно потому тепло неактивно, что оно вступает в эти опыты без своей условнорефлекторной связи и, наоборот, холодовая реакция так доминирует и не дает проявиться тепловой потому, что холод находился в опытах в стойкой условнорефлекторной связи со звонком. Повидимому, этим и следует объяснить, почему подопытные часто не замечали среди сочетаний звонок + холод теплового

раздражителя в сочетании с этим же звонком. Отдифференцирование сосудорасширяющей реакции не удается лишь потому, что тепло в противоположность холоду находится вне системы условного рефлекса (рис. 169).

В четвертом цикле опыты были несколько видоизменены, чтобы создать для теплового раздражителя определенную связь и исследовать тем самым возможность получения сосудорасширяющей реакции на тепло. В опыты этого цикла было введено еще одно сочетание — звонок + слово «тепло», предшествовавшее всегда в опыте сочетанию звонок + тепло. Таким образом, опыт представлял собой следующее: 2—3 сочетания звонок + холод, 1 сочетание звонок + слово «тепло», вслед за этим 1 сочетание звонок + тепло и, наконец, 1—2 обычных сочетания звонок + холод. Уже с 11-го опыта начали появляться симптомы сдвига реакции на звонок + тепло в сторону расширения: появились

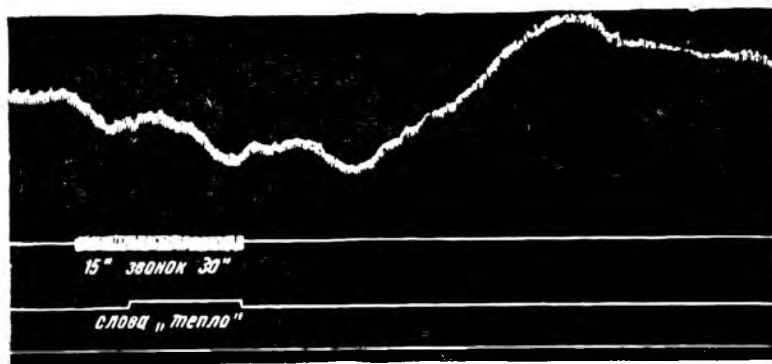


Рис. 169. Опыт № 154 от 19/II 1936 г. Сужение сосудов при действии раздражения звонок + тепло 45°.

волнообразные кривые, свидетельствующие о переживаемых всей системой кризисах. 17-й опыт дает нам уже реакцию следующего характера: на звонок — обычное сужение, на тепло — расширение в последствии. Такая реакция в дальнейших опытах уже повторялась неоднократно, но во всех этих опытах расширение появилось лишь в последствии — после прекращения действия теплового раздражителя.

Надо думать, что здесь сильно сказывалась сосудистая реакция на звонок, простиравшаяся до пределов теплового влияния и ни разу не извращавшаяся тепловым раздражением. Не извращались ни разу под влиянием тепла и реакции на стойкие сочетания звонок + холод. Что же касается реакций на звонок + слово «тепло», то они характеризуются понижением на звонок и расширением на слово «тепло» (рис. 170). Здесь опять сказываются более выраженные реакции на условное раздражение, чем на непосредственный тепловой раздражитель. Итак, введение в опыт сочетания звонок + слово «тепло», предшествовавшего сочетанию звонок + тепло, обусловило возможность отдифференцирования сосудорасширяющей реакции на тепло. При внимательном анализе кривых данного цикла и субъективных замечаний подопытных следует допустить, что сочетание звонок + слово «тепло» превратилось как бы в сигналы, предупреждение о последующем наступлении безусловного теплового раздражения, в своеобразный условный раздражитель для сочетания звонок + тепло.

Из приведенных четырех циклов опытов можно сделать следующие заключения:

1. Холодовая кожная рецепция, находящаяся в системе условнорефлекторных связей, является более стойкой, чем тепловая кожная реакция.

2. Тепловой безусловный раздражитель в сочетании с условным раздражением чужой (холодовой) системы — звонок — часто не воспринимается как тепло и всегда вызывает, подобно холоду, сосудосуживающую реакцию.

3. Когда тепловой безусловный раздражитель получает условно-рефлекторную связь, тогда лишь он в сочетании со звонком с трудом дифференцирует сосудорасширяющую реакцию и то в последствии.

4. Тепловой безусловный раздражитель, находящийся как вне условно-рефлекторной связи (звонок + «тепло»), так и в системе такой связи (звонок + слово «тепло»), не в состоянии извратить стойкой реакции ни на сочетание звонок + холод, ни на один звонок, с которым раздражитель вступает в сочетание.

5. Это еще раз подчеркивает, что даже при равных условиях холодная рецепция более стойка, чем тепловая.

Все четыре цикла опытов приведенной серии ясно доказывают активную и определенную роль коры в температурной кожной рецепции.

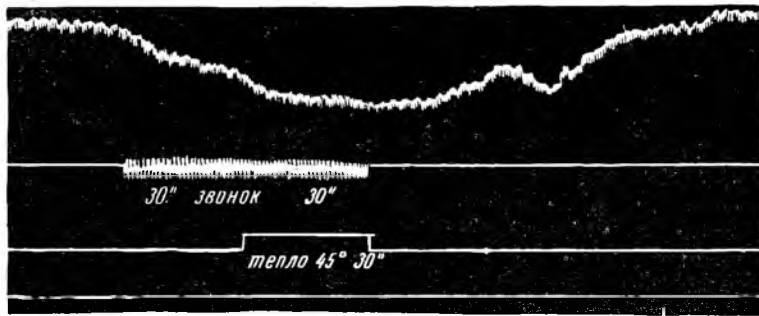


Рис. 170. Опыт № 194 от 16/III 1936 г. Сужение сосудов с последующим расширением при действии раздражения звонок + слово „тепло“.

Следующие четыре цикла опытов, аналогичных первым, были Пшони-ком поставлены на этих же подопытных с новым сочетанием свет + тепло 45°.

Пятый цикл. Аналогично сочетанию звонок + слово «холод» в 41-й опыт с сочетанием свет + тепло 45° включалось на четвертом месте сочетание свет + слово «тепло». Таких сочетаний свет + слово «тепло» было испытано в несмежных опытах по 5 на каждом подопытном, и все дали более или менее выраженные сосудорасширяющие реакции.

Шестой цикл. Аналогично сочетанию слово «звонок» + холод, в 59-й опыт на четвертом месте было испытано сочетание слово «свет» + тепло. Так что первые 3 сочетания в опыте были свет + тепло 45°, четвертое сочетание — слово «свет» + тепло, пятое и шестое сочетание — опять свет + тепло 45°. Таких сочетаний в несмежных опытах было применено на каждом подопытном всего 3, по одному сочетанию в опыте. Сосудистый эффект на это новое сочетание — слово «свет» + тепло 45° — выражается в незначительном, но ясно выраженном повышении плетизмограммы на слово «свет» с последствием, простирающимся на время действия безусловного раздражителя, — тепло 45°.

Эти опыты еще раз доказывают громадную роль коры больших полушарий в кожной температурной рецепции — в данном случае в тепловой.

Седьмой цикл. Опыты этого цикла были выполнены с целью проверить взаимоотношения тепловой и холодной рецепции и роль условно-рефлекторных связей в этих отношениях. В данном цикле опытов с сочетанием свет + тепло в несмежных опытах было введено сочета-

ние свет + холод, изменяя порядковое место этого сочетания. Реакция на это новое сочетание свет + холод в первых 13 опытах была, так же как и на свет + тепло сосудорасширяющая, но с ограниченным последствием (рис. 171). После 17 опытов такого рода стала замечаться все усиливавшаяся с каждым опытом волнообразность и на основные третьи и четвертое сочетания свет — тепло; на первые же 2 сочетания свет + тепло реакция продолжала быть стойкой. Реакция же на свет + холод носила еще сосудорасширяющий характер, хотя часто с налетом волнообразности. Из показаний подопытных выяснилось, что после второго-третьего сочетания они начинают уже настраиваться на восприятие холода, который в сочетании со светом они ощущают довольно ясно, и вследствие этого становятся несколько беспокойными.

Восьмой цикл. Усмотрев из опытов цикла седьмого некоторую отличительную черту холодовой рецепции, выражающуюся во все большей интенсивности раздражения, а также возможность некоторого нарушения холодом стойкости реакции на сочетание свет + тепло, экспериментатор ввел в опыт перед сочетанием свет + холод сочетание свет + слово «холод». Начиная с 11-го опыта этого цикла, получалось расширение на свет с понижением впоследствии на слово «холод» и на холод. Все же реакции, предшествующие сочетанию свет + тепло и следующие за ним, становятся совершенно нормальными.

Выводы последних двух циклов опытов сводятся к следующему.

1. Холод, введенный в качестве раздражителя в чужую условно-рефлекторную систему (в данном случае свет + тепло), не может полностью изменить установившуюся стойкую реакцию этой системы.

2. Правда, в отличие от тепла холоду все же удается, хотя и незначительно, изменить реакцию на сосудистые сочетания свет + тепло, но это следует объяснить, на наш взгляд, большей интенсивностью данной рецепции, которая обусловлена всем филогенезом типа в борьбе за существование.

3. Отдифференцировать сосудосуживающую реакцию в чужой условно-рефлекторной системе холоду не удастся почти так же, как и теплу.

4. Сосудосуживающая реакция на холод отдифференцировывается легко в чужой системе лишь тогда, когда холод вступает в свою собственную условнорефлекторную связь. В данном случае такой связью служило введение сочетания свет + слово «холод», за которым следовал непосредственно холод в сочетании со светом.

Этим лишний раз доказана корковая обусловленность рецепции.

Девятый цикл. Последняя серия опытов имела целью проверить положение преобладающей интенсивности холодовой рецепции над тепловой не в их периферических взаимоотношениях, но в корковых. Для этого сопоставлялись не непосредственные температурные безусловные раздражители, а их условные раздражители: свет + звонок и звонок + свет. Когда после 10 опытов были полностью восстановлены условные рефлексы на звонок + холод и на свет + тепло, на одном из

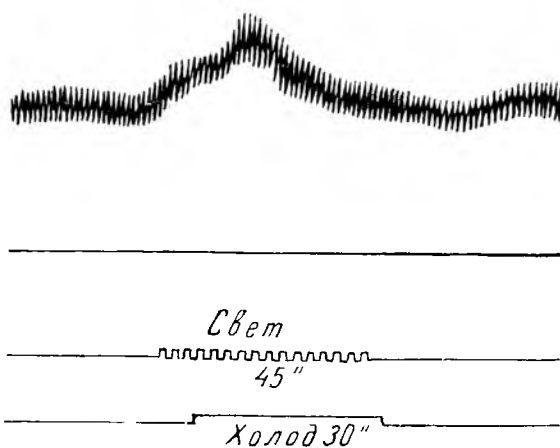


Рис. 171. Опыт № 306 от 16/VIII 1936 г. Сосудистая реакция на свет + холод.

подопытных было испытано сочетание свет + звонок, на другом — звонок + свет. Таких опытов было поставлено на каждом подопытном 9.

Результаты опытов с сочетанием свет + звонок: уже с первого опыта реакция получалась сосудорасширяющая на свет и после большого латентного периода — сосудосуживающая на звонок. В последующих опытах латентный период на звонок дошел до минимума, следовательно, сократилось также последствие на свет, и так до 9-го опыта: свет не мог удерживать сосудорасширяющей реакции на время действия звонка (рис. 172).

На сочетание звонок + свет получились следующие результаты: звонок во всех опытах и сочетаниях давал сосудосуживающую реакцию, длившуюся и во время действия света. Свет же в 4, 7 и 8 опытах вместо обычного во всех сочетаниях остальных опытов понижения давал волнообразные кривые с тенденцией к понижению или близкие к нулевым. Во всех остальных опытах реакция была исключительно сосудосуживающая. Отсюда следует, что холодовая рецепция и в ее корковых связях значительно интенсивнее выражена, чем тепловая.

Следующие опыты Пшоника были посвящены исследованию корковой обусловленности болевой рецепции и взаимосвязи последней с тепловой.

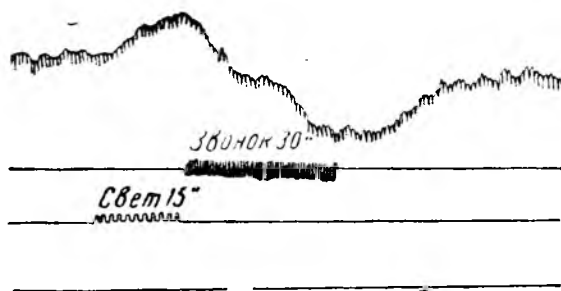


Рис. 172. Опыт № 316 от 29/VIII 1936 г. Сосудистая реакция на сочетание свет + звонок.

В качестве болевого безусловного раздражителя применялся корнический термод, через который протекала вода температуры 63°, в качестве теплового безусловного раздражителя — тот же термод с водой температуры 43°. Термод касался все время одного и того же участка тыльной стороны кисти левой руки, причем всегда с одинаковой силой.

Опыты проводились на 2 подопытных мужского пола в возрасте 18—20 лет.

Предварительно исследовалась сосудистая реакция на боль при уколе иглой в течение 10 секунд. У обоих подопытных это раздражение давало сужение сосудов — понижение плетизмограммы.

Затем исследователь приступил к выработке стойких условных сосудистых рефлексов на звонок + температура 63° (боль) и на свет электрической лампочки в сочетании с теплом температуры 43°. Условный рефлекс на звонок + боль, т. е. 63°, выработался значительно скорее, чем на свет + тепло температуры 43°. В то время как для первого сочетания потребовалось 39 опытов, для второго сочетания — 58. В результате стойкий условный рефлекс на звонок + боль давал понижение плетизмограммы на звонок и дополнительное понижение на боль (рис. 173), стойкий же условный рефлекс на свет + температура 43° — повышение плетизмограммы на свет и дополнительное повышение на тепло (рис. 174). Звонок один, без подкрепления болью, дает выраженное понижение, свет без подкрепления теплом — выраженное повышение. Факт выработки стойкого условного рефлекса на боль сам по себе свидетельствует о роли коры в болевой рецепции.

Для более глубокого изучения роли коры в этой рецепции был поставлен цикл опытов.

Первый цикл. В одном из 5 сочетаний звонок + боль, меняя в каждом опыте порядковое место, Пшоник понижал температуру безуслов-

ловного раздражителя на  $1^{\circ}$ . Таким образом, из 5 сочетаний 4 были звонок + температура  $63^{\circ}$ , а одно — звонок + температура  $62^{\circ}$  или звонок + температура  $61^{\circ}$ , звонок + температура  $60^{\circ}$  и т. д. В последнем опыте этого цикла одно из 5 сочетаний представляло звонок + температура  $43^{\circ}$ , т. е. температура теплового раздражителя. Все 20 сочетаний (в 20 опытах) звонок + температура ниже болевой давали такой

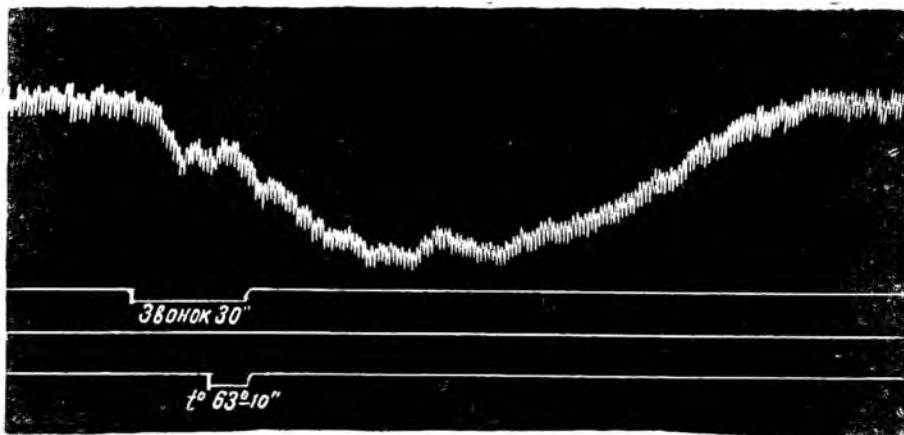


Рис. 173. Опыт № 40. Сосудистая реакция на звонок + тепло  $63^{\circ}$ .

же сосудосуживающий эффект (понижение плетизмограммы) и объективные ощущения боли, как и обычные болевые сочетания звонок + температура  $63^{\circ}$  (рис. 175). Эти данные ясно свидетельствуют о большой силе условного раздражителя (звонок), превращающего подболевое раздражение в болевое. Этими наблюдениями, мне кажется, может быть приподнята завеса над «психогенными» болями.

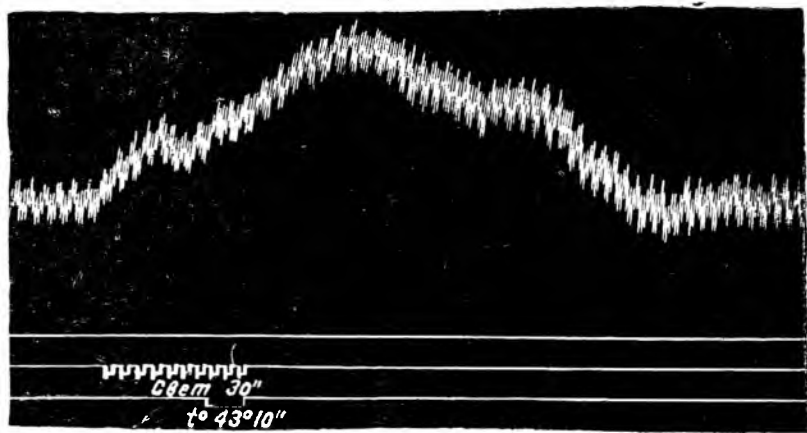


Рис. 174. Опыт № 59. Сосудистая реакция на свет + тепло  $45^{\circ}$ .

Второй цикл. Во втором цикле опытов в одном из 5 сочетаний свет + температура  $43^{\circ}$ , меняя в каждом опыте порядковое место, Пшоник повышал температуру безусловного раздражителя на  $1^{\circ}$ . Получалось: 4 сочетания свет + температура  $43^{\circ}$  и сочетания свет + более высокая температура —  $44^{\circ}$ ,  $45^{\circ}$  и т. д. до  $63^{\circ}$  в последнем опыте. В результате все 20 сочетаний (в 20 опытах) дали сосудорасширяющую реакцию (повышение плетизмограммы) и субъективные ощущения тепла, как и обычные тепловые сочетания свет + температура  $43^{\circ}$  (рис. 176). Роль коры в



болевого рецепции выступает здесь с большой очевидностью. Наряду со способностью превращать подболевое ощущение в болевое кора обладает также способностью угнетать, аннулировать боль, превращая болевые ощущения в подболевые. Становится понятной физиологическая сущность таких фактов, как продолжение боевых операций ранены-

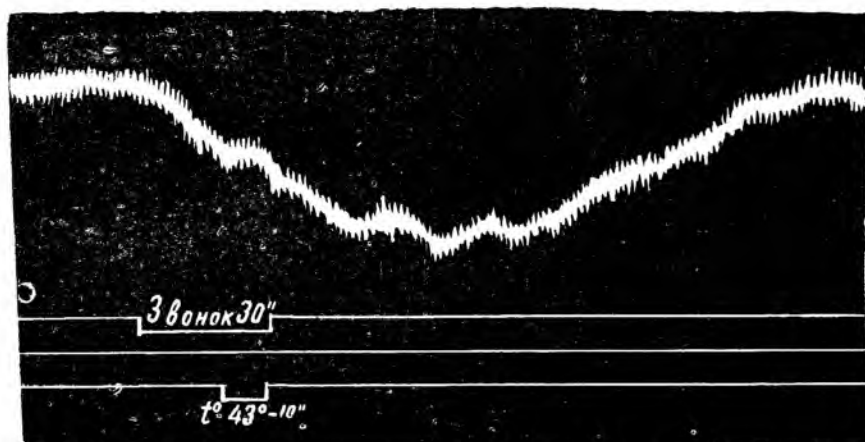


Рис. 175. Сосудистая реакция на звонок + тепло 43°

ми летчиками, бойцами, преодолевающими острую боль. Понятным становится поведение Джордано Бруно, который, стоя на костре, пел псалмы. Эти опыты напоминают замечательные опыты Ерофеевой из павловской лаборатории. Терапевтическая роль коры в утолении боли громадна. Если рассматривать боль с точки зрения Геда, как проявле-

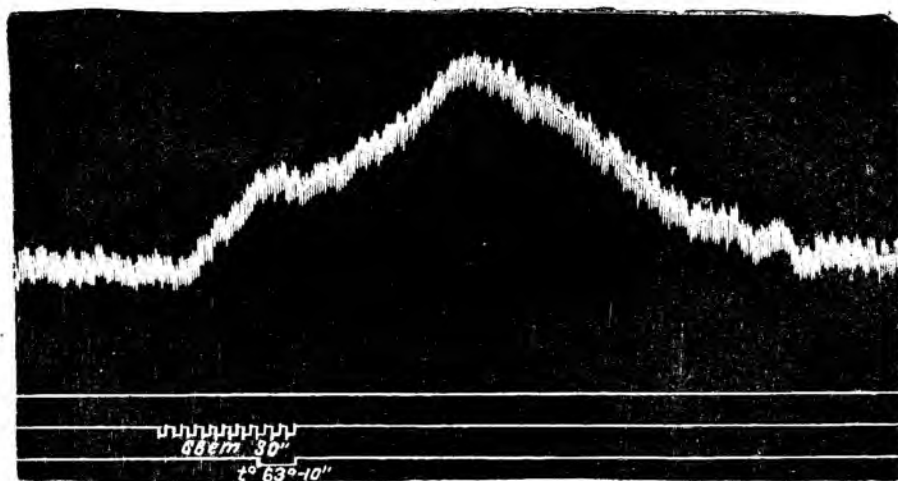


Рис. 176. Сосудистая реакция на свет + тепло 63°.

ние пронопатической чувствительности, то факторы эпикритической чувствительности, смягчающие боль, исходят именно из высшего этажа головного мозга — из коры больших полушарий.

Третий цикл. В третьем цикле в 8 несмежных опытах одно из 5 сочетаний звонок + температура 63° заменялось сочетанием звонок + слова «даю горячее». Эффект во всех 8 опытах на обоих подопытных был сосудосуживающий: понижение плетизмограммы на звонок и

дополнительное более выраженное понижение на слова «даю горячее», чем на безусловный раздражитель (рис. 177).

В четвертом цикле было также проделано сочетание свет + тепло  $43^{\circ}$ . Одно из 5 сочетаний свет + тепло  $43^{\circ}$  в 8 несмежных опытах заменялось сочетанием свет + «даю тепло». Эффект сосудорасши-

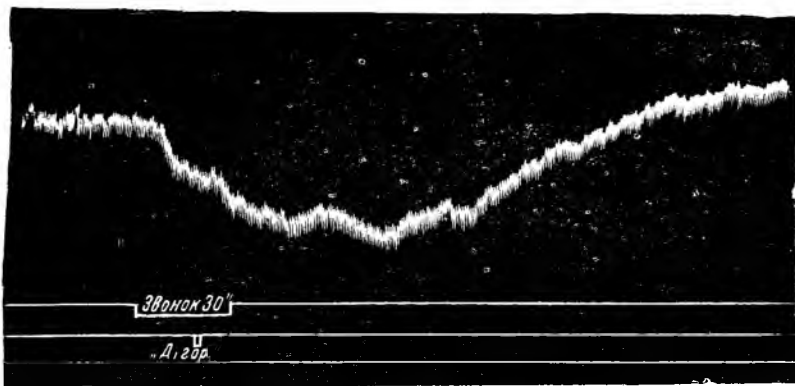


Рис. 177. Сосудистая реакция на звонок + «даю горячее».

ряющий: повышение плетизмограммы на свет и дополнительное повышение на тепло.

Пятый цикл. В 4 несмежных опытах одно сочетание звонок + температура  $63^{\circ}$  заменялось сочетанием «даю звонок» + температура  $63^{\circ}$ . Эффект во всех четырех опытах на обоих подопытных получился сосудосуживающий.

Шестой цикл. В следующих 4 несмежных опытах одно сочетание свет + тепло  $43^{\circ}$  заменялось сочетанием «даю свет» + тепло  $43^{\circ}$ . Реакция сосудорасширяющая: повышение плетизмограммы на слова «даю свет» и дополнительное повышение на тепло  $43^{\circ}$ .

Седьмой цикл. В 7 несмежных опытах в одном сочетании Пшоник сталкивал условные раздражители: звонок + свет (на одном подопытном) и свет + звонок (на другом). В результате более сильным оказался звонок (более сильной условный раздражитель): в первом случае сужение сосудов на звонок не сменялось расширением на свет, плетизмограмма в лучшем случае переходила в нуль; во втором случае повышение плетизмограммы на свет резко переходило в понижение под влиянием звонка (рис. 178).

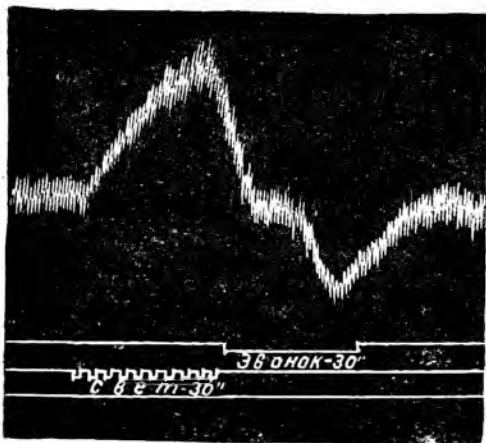


Рис. 178. Сосудистая реакция на свет + звонок.

Восьмой цикл. Поставлен один опыт с анестезией (новокаином) раздражаемого участка. Безусловные раздражители одни давали нулевые плетизмограммы, а в сочетании с условными давали соответствующую этим условным сигналам дополнительную реакцию. Здесь выступает многократно констатированный факт, что под влиянием условного раздражения меняется эффект и безусловного раздражения. В данном случае одно лишь тактичное раздражение вместе со звонком вызывает сужение сосудов, со светом — расширение сосудов.

Анализ температурной и болевой кожной рецепции методом сосудистых рефлексов подводит нас вплотную к пониманию этой рецепции как физиологической функции единой целостной системы и избавляет нас от тех субъективно идеалистических и психологических толкований, которые веками держали проблему кожной рецепции в плену интроспективных наблюдений.

В противоположность субъективным данным классической физиологии о строгой специфичности отдельных модусов периферического аппарата кожной рецепции физиологический анализ вскрывает единство этой рецепции и сложные взаимосвязи ее в объеме всего анализатора.

Значение коры не ограничивается лишь ее замыкательной ролью. В кожной рецепции кора проявляет активность, выходящую далеко за пределы функциональных возможностей периферических аппаратов как самостоятельных единиц. Кора головного мозга как бы организует периферию, упорядочивает функциональную деятельность периферических аппаратов, часто навязывая периферии свои закономерности. Кора не только регистрирует, но и направляет, настраивает кожную рецепцию. Связь кожной рецепции с корой, таким образом, — не простая односторонняя центростремительная связь, а многосторонняя взаимосвязь.

На некоторую активность коры указывает Иог. Мюллер, конкретизируя закон специфической энергии органов чувств. Но, по Мюллеру, эта специфичность заложена в коре в виде постоянных специфических связей, автономных в своих проявлениях. Всю мозаичную схему рецепции Мюллер переносит с периферии в кору, и получается та же схематичность и неподвижные уготованные связи в коре, как и в периферии.

По нашему мнению, кора как анализатор не стоит как нечто неподвижное, изолированное, предопределяющее с математической точностью соответствующие проявления рецепторов. Кора обуславливает грандиозную систему связей целых функциональных систем, в которых действуют не только нервные, но и гуморальные факторы.

Задавшись целью изучить влияние мышечной работы на течение кортикальных процессов, мы с сотрудниками предприняли опыты, в которых испытывались выработанные у собак пищевые и оборонительные рефлексы после выполнения ими мышечной работы. В опытах Александра были испытаны условные раздражители, выработанные на безусловном раздражении мышечных проприорецепторов. Если подвергать длительно раздражению мышечные рецепторы и вызвать тем самым понижение пищевых условных рефлексов, то, сочетая это состояние мышечных рецепторов с каким-либо агентом (например, со свистком), можно при помощи свистка вызвать те же самые сдвиги в течении корковых процессов, что и при безусловном раздражении мышечных проприорецепторов. Хорошо известно, что в двигательный анализатор коры мозга при работе непрерывно поступают среди импульсов от сокращающихся мышц или мышц, находящихся в тоническом напряжении, например, при статической работе, как это было в описываемых опытах нашего сотрудника Александра. Сочетая это состояние рецепторов двигательного аппарата с каким-либо агентом, можно вырабатывать временные связи. Как уже упоминалось выше, впервые такие опыты проделал проф. Красногорский, а в последнее время весьма значительные дополнения были сделаны Миллером и Конорским. Этот предмет все же находится только в самом начале разработки.

Сдвиги, вызванные условными раздражителями, образованными на проприоцептивных раздражениях, не могут остаться безразличными для всей коры мозга.

Перед исследователем открываются широкие возможности изучить при помощи образования временных связей как природу мозгового конца двигательного анализатора, так и его многочисленные связи со всеми

вспомогательными системами — сердечно-сосудистой, дыхательной и обменной. У нас еще слишком мало материала, чтобы заглянуть в эту удивительную область кортикальной деятельности. Важность этой задачи требует от нас настойчивости, изобретательности и глубокого теоретического анализа.

## ГЛАВА XVIII

### МЕХАНИЗМ ПЕРЕДАЧИ КОРКОВЫХ ИМПУЛЬСОВ НА ЭФФЕКТОР

Когда мы установили, что импульсы, возникающие в коре головного мозга, изменяют или пускают в ход деятельность внутренних органов, перед нами, естественно, встала задача исследовать те пути, по которым эти импульсы доходят до эффекторов. Уже в первой моей, совместной с Алексеевым-Беркманом, работе было показано, что обстановка, в которой животному многократно производилось вливание воды, вызывает условнорефлекторный диурез даже на почке, полностью лишенной нервных связей.

Для денервации почки в этой и последующих работах производилась перерезка всех видимых нервных веточек, подходящих к почке, а сверх того почечные сосуды смазывались 5—8% фенолом. Известно, что нервные стволы идут через капсулу, поэтому у некоторых животных мы, кроме указанных приемов денервации, декапсулировали почку.

Возможность влияния импульсов с коры мозга на денервированный орган неизбежно обязывает принять наличие нервно-гуморального механизма. Кортиковые стимулы передаются на какой-то орган с внутренней секрецией, изменяя его деятельность, а результатом измененного поступления в кровь гормонов является сдвиг в работе денервированного органа. Это предположение детально проверено и обосновано для почечной деятельности в ряде работ нашей лабораторией. Обширное исследование проведено моей сотрудницей В. А. Балаксиной.

Балакшина прежде всего подтвердила показанный мной и Алексеевым-Беркманом факт сохранения условных рефлексов на денервированной почке. Уже сравнительно давно имелись данные ряда авторов (Шефер, Кешинг, Баб, Дрезель, Черников, лаборатория Орбели), указывающие на значение гипофиза в регуляции почечной деятельности.

Мной были приведены опыты нашей сотрудницы Бородавкиной (глава II), в которых была установлена возможность образования условного рефлекса на деятельность почек на базе введения питуитрина. Оказалось, что в зависимости от состояния «водного хозяйства» возможно образование условного рефлекса то положительного значения, то отрицательного, тормозного характера.

Исходя из этих наблюдений, Балакшина, по моему предложению, изучила почечные условные рефлексы на собаке с поврежденным гипофизом. Для разрушения связи гипофиза с центральной нервной системой мы вместо его удаления применяли прием, разработанный в лаборатории А. Д. Сперанского: наложение стеклянного полукольца на *infundibulum*. Как показало последующее гистологическое исследование, наложение кольца на *infundibulum* ведет к резкому разрушению нервных проводников в мозговом придатке, что и подтверждается экспериментальными наблюдениями на оперированных таким способом животных.

Само по себе нарушение связей (кольцом на *infundibulum*) в опытах Балаксиной не вызывало сколько-нибудь закономерного изменения деятельности почек. В дальнейших опытах Дрягина эта операция сопровождалась полиурией, которую при разрушении гипофизарной области наблюдали многие авторы. Непостоянство результатов, наблюдавшееся в этом отношении Дрягиным и Балаксиной, не должно нас удивлять, так

как ряд других авторов, экспериментировавших на гипофизе, также наблюдал полиурию при его разрушении далеко не постоянно (Карлик, Камюс, Русси). Повидимому, правы авторы, считающие полиурию (*diabetes insipidus*) результатом поражения ядер *hypothalami*. Нас занимал не столько этот феномен, сколько факт, совершенно твердо и закономерно повторявшийся во всех опытах Балакшиной на нескольких собаках с кольцом, наложенным на *infundibulum*; после этой операции условно-рефлекторные воздействия сохраняются на интактной почке, но исчезают на почке денервированной. Можно формулировать это так: если почка денервирована, но гипофиз не поврежден, то на денервированной почке условные рефлексы сохраняются и могут быть выработаны вновь; если гипофиз разрушен, но почка сохранила идущие к ней нервы, то условные рефлексы на почку сохраняются и могут быть легко выра-

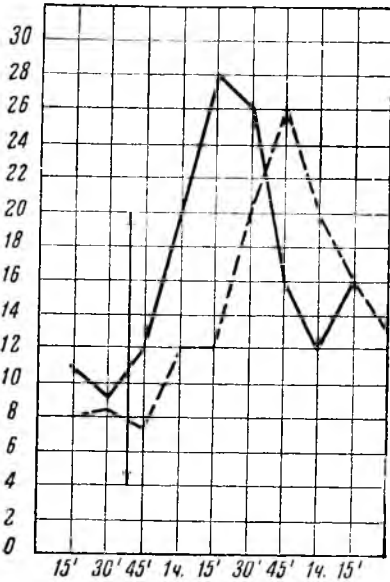


Рис. 179. Условно-рефлекторное усиление диуреза при применении условного раздражителя — метронома 120 ударов в минуту ( $Metr_{120}$ ). Рефлекс образован после денервации правой почки собаки Кэнны.

178 и 179. Пунктирная линия показывает диурез на денервированной, сплошная — на интактной почке — все данные после гипофизэктомии. Характер «безусловного» диуреза не изменился и одинаков после повреждения гипофиза и в денервированной, и в интактной почке. Рис. 179 показывает, что после повреждения области *infundibulum* условные рефлексы сохранены лишь на интактной почке, но исчезли на почке денервированной. Тот же факт, демонстрируемый на другой собаке, показан на рис. 180. На этом животном было также показано, что условно-рефлекторное угнетение почечной деятельности (при действии условного раздражителя, выработанного на раздражение электрическим током слизистой мочеточника) также исчезает на денервированной почке после повреждения гипофиза, сохраняясь и после гипофизэктомии на интактной почке.

Уже ранее мной были приведены факты Дрягина, показавшие, что применение пищевого положительного условного раздражителя ведет к уменьшению диуреза на водную нагрузку, к

ботаны. В опытах Балакшиной образование условных рефлексов на почку после повреждения гипофиза происходило даже скорее, чем в норме; если же почка денервирована, а сверх того разрушена связь гипофиза с центральной нервной системой, то никакие условные рефлексы на почку выработаны быть не могут. У гипофизэктомированного животного почка, если она денервирована, не испытывает более никаких регуляторных влияний. Теперь деятельность почки всецело, надо думать, определяется физико-химическими соотношениями, столь точно учтенными Кэшии, Ребергом и др. Почка в этом случае становится как бы физическим, а не физиологическим прибором. Не только исчезает регуляция в зависимости от внешних влияний через кору головного мозга, но и деятельность, так сказать, более низшего порядка в зависимости от рефлекторных влияний через низшие отделы нервной системы в значительной мере извращается, как это было обнаружено в опытах Дрягина.

Эти отношения в работе Балакшиной хорошо иллюстрируются рис.

уменьшению «процента мочи» (т. е. к уменьшению отношения  $\frac{\text{количество выделенной мочи}}{\text{количество клубочкового фильтра}}$ ), свидетельствующему о росте канальцевой реабсорбции и об изменениях ряда других индексов, характеризующих почечную деятельность. При применении агентов, вызывавших в коре торможение, изменения почечной деятельности были обратными тем.

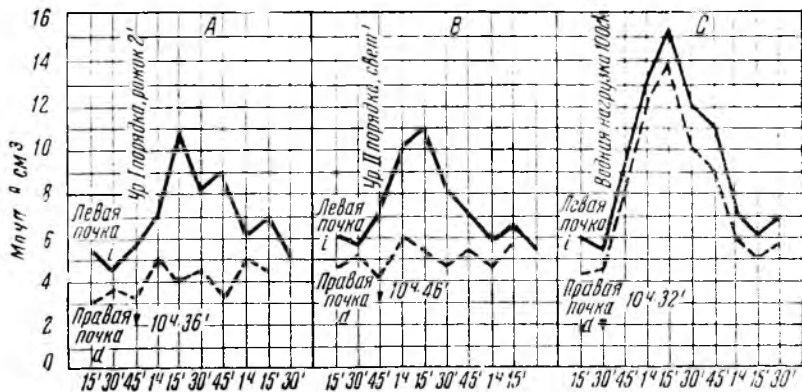


Рис. 180. Диурез после нарушения деятельности гипофиза.

А — условнорефлекторный диурез I порядка (на звучание рожка); В — условнорефлекторный диурез II порядка (на свет); С — безусловный диурез при водной нагрузке. Правая почка денервирована. Собака Каина.

которые наступали при действии положительных пищевых раздражителей. Обозначил я эти изменения как корригирующий механизм воздействия коры мозга на внутренние органы.

Дрягин после наложения полукольца на infundibulum получил у 2 собак довольно резкие изменения диуреза как в нормальной, так и в денервированной почке. Я не буду специально разбирать этот вопрос

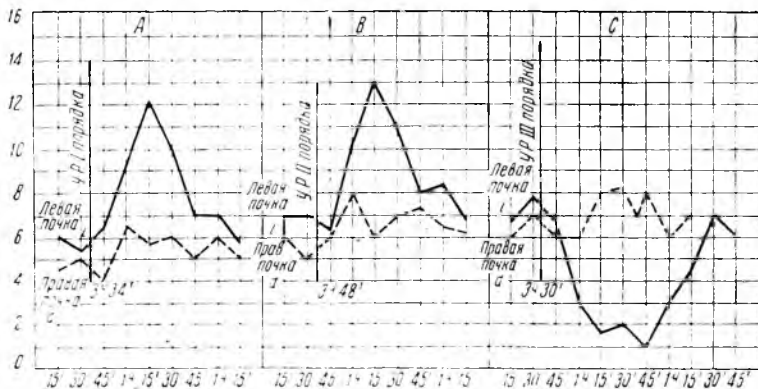


Рис. 181. Диурез после нарушения деятельности гипофиза.

А — условнорефлекторный диурез I порядка; В — условнорефлекторный диурез II порядка; С — условнорефлекторная диурия.

почечной физиологии, а остановлюсь на другом, важном для нас моменте. После нарушения целостности гипофизарной области корригирующие влияния мозговой коры сохранились на интактной почке, но исчезли на почке денервированной. Это иллюстрируется рис. 182 А, В, С.

Какой вывод мы должны сделать из приведенных фактов? Ясно, что существуют два пути, по которым к почкам могут передаваться

корковые импульсы. Один чисто нервный: кора мозга → ближе неизвестные проводящие пути (вероятно, включающие в себя ряд синаптических перерывов, например, в подкорковых ганглиях, в diencephalon) → клеточные тела вегетативной нервной системы в спинном мозгу → волокна этих нервов (вероятно, в стволе п. splanchnici) → почка. Другой путь — нервно-гуморальный. Здесь импульсы, возникшие в коре, воздействуют на гипофиз (или на обладающие, видимо, внутренней секрецией пигменты основания infundibulum), а изменение деятельности гипофиза вызывает изменение деятельности почек.

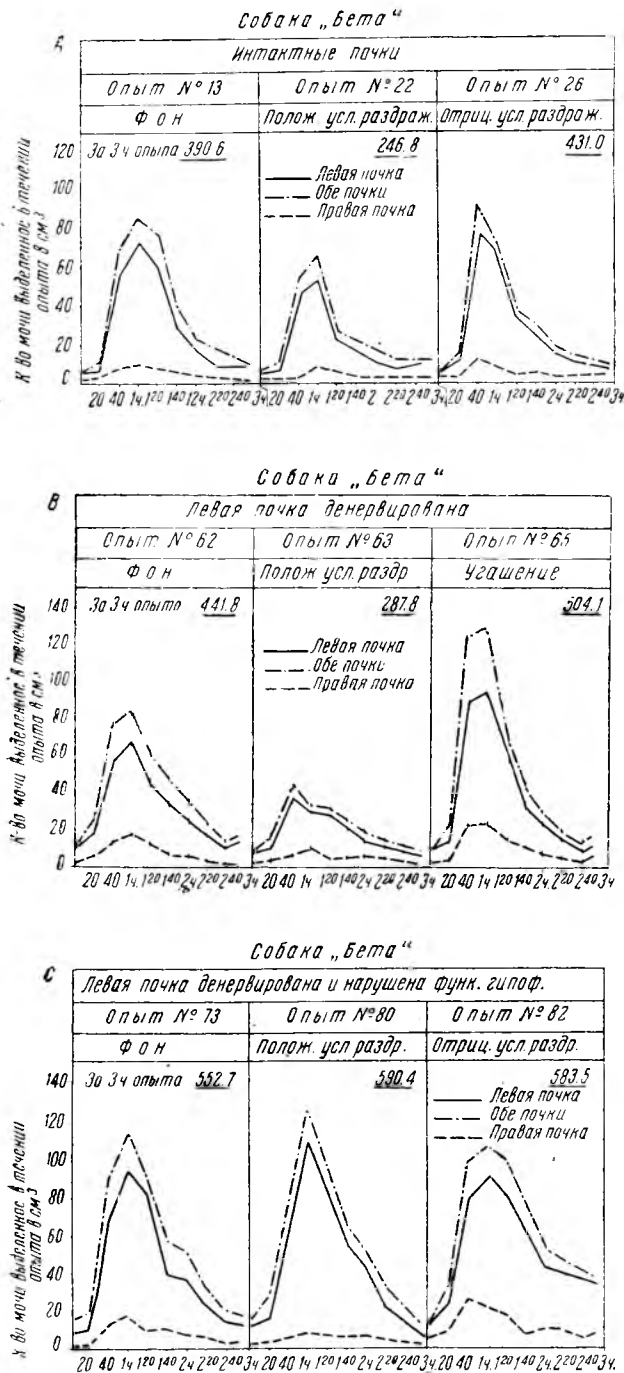


Рис. 182. Влияние положительных и тормозных пищевых условных рефлексов на диурез интактной (А) и денервированной почки до (В) и после нарушения функции гипофиза (С).

о том, что в норме, когда цел и гуморальный, и нервный механизм, корректирующие влияния на деятельность почек осуществляются главным

образом путем изменения канальцевой реабсорбции. После же гипofизэктомии (наложения полукольца на гипофиз) эти влияния идут главным образом благодаря изменениям клубочковой фильтрации в почке, сохранившей нормальную иннервацию.

Исследования почечных условных рефлексов показывают, что корковые влияния на внутренние органы могут осуществляться не только благодаря не прямой нервной связи, но и благодаря воздействию корковых импульсов на железы с внутренней секрецией, гормоны которых действуют на данный эффектор. То же положение доказано нами и на другом органе — на селезенке.

В работе А. Б. Кельман было установлено, что на базе естественного возбуждения, которым являлась инъекция адреналина, можно было выработать условный рефлекс на стук метронома в 120 ударов в минуту.

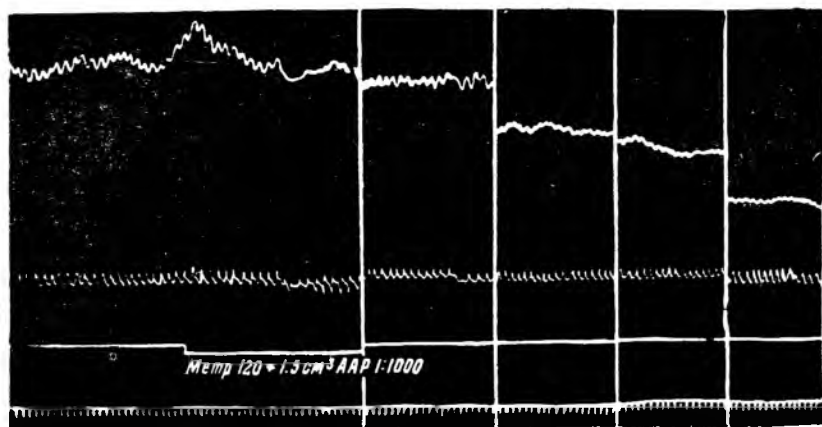


Рис. 183. Сокращение денервированной селезенки собаки при действии метронома 120 ударов в минуту + инъекция адреналина (1:1000) 1,5 см<sup>3</sup>.

Сверху вниз: сокращения селезенки; запись дыхания; отметка раздражения; время в секундах.

Одновременно был образован и отрицательный тормозной рефлекс на стук метронома 60 ударов в минуту.

Для выяснения путей, посредством которых кора мозга осуществляет свое влияние на селезенку, были проведены опыты с образованием у собак условных рефлексов на движение селезенки после ее полной денервации.

Предварительными опытами на интактных животных было установлено, что подкожная инъекция адреналина в количестве 0,3 мг на 1 кг веса животного вызывает продолжительное тоническое сокращение селезенки, которое ни по характеру, ни по интенсивности не отличается от сокращения селезенки с сохраненной иннервацией.

Тоническое сокращение селезенки (на кимограмме сокращение называется снижением кривой) при инъекции адреналина началось в среднем через 13 минут после инъекции. Достигнув максимального сокращения, селезенка остается в таком состоянии в течение всего опыта, продолжающегося более 2 часов (рис. 183). Изолированное применение метронома 120 ударов в минуту после 5-го, 10-го, 13-го и 15-го сочетаний с инъекцией адреналина не оказало никакого действия на селезенку, и только на 18-м сочетании действия метронома с инъекцией адреналина был обнаружен условный рефлекс, когда изолированное действие метронома без инъекции адреналина вызывало такое же сокращение, как и при



введении адреналина (рис. 184). Латентный период при этом был удлинен до 15—17 минут по сравнению с опытом условного раздражения интактной селезенки, когда латентный период равнялся 6—7 минутам. Условный рефлекс на денервированной селезенке угасал более медленно, чем на интактной селезенке.

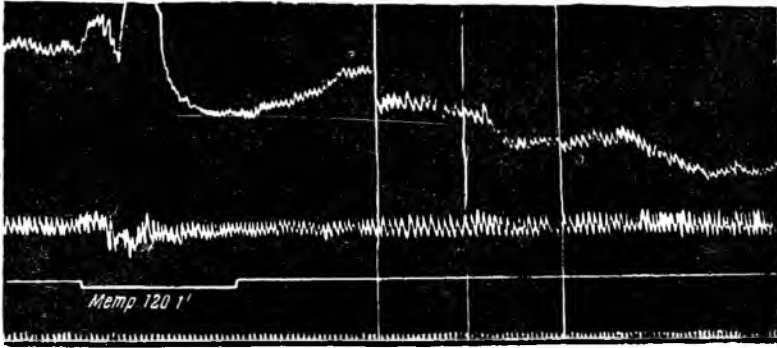


Рис. 184. Сокращение денервированной селезенки в ответ на условный раздражитель — метроном 120 ударов в минуту ( $M_{120}$ ).  
Обозначения те же, что на рис. 183.

Выработка дифференцировки на денервированном органе оказалась вполне возможной, что видно из опыта на рис. 184, где был применен для раздражения дифференцированный метроном в 60 ударов в минуту.

Экстирпация правого надпочечника не изменила условно-рефлекторной реакции селезенки (рис. 185), перерезка же п. splanchnici слева навсегда

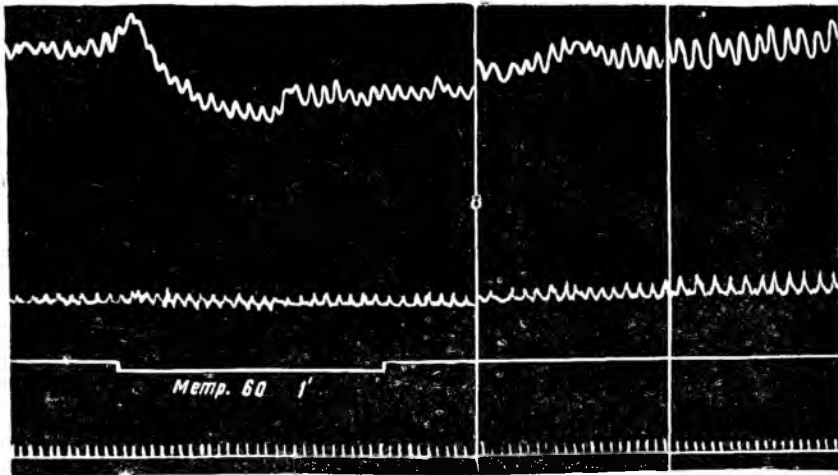


Рис. 185. Образование дифференцировки на денервированной селезенке. Отрицательный условный раздражитель — метроном 60 ударов в минуту.  
Обозначения те же, что на рис. 183.

лишила возможности при применении условного раздражения получить какую-либо реакцию селезенки (рис. 186). Безусловная же реакция на введение адреналина осталась такой же, как и до перерезки пп. splanchnici.

Совершенно очевидно, что надпочечники являются одним из звеньев той цепи, через которую осуществляется влияние коры на движение селезенки.

Так же, как и в гуморальном звене при течении временных связей на почке, в опытах с селезенкой можно ясно видеть особенности передачи

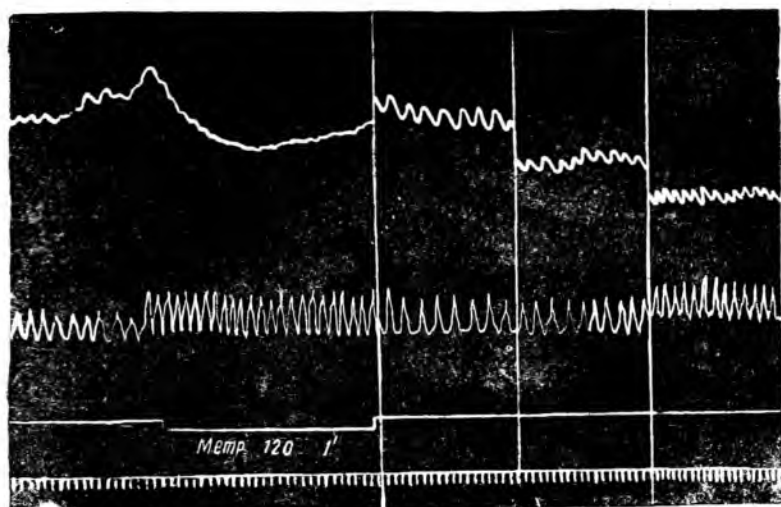


Рис. 186. Условнорефлекторное сокращение денервированной селезенки после экстирпации надпочечника.

Обозначения те же, что на рис. 183.

кортикального стимулирования через жидкостные среды, именно: более медленная реакция и более инертное состояние временной связи.

Р. П. Ольнянская показала, что при сочетании внешних агентов (звуков, света) с безусловными раздражителями, изменяющими основной

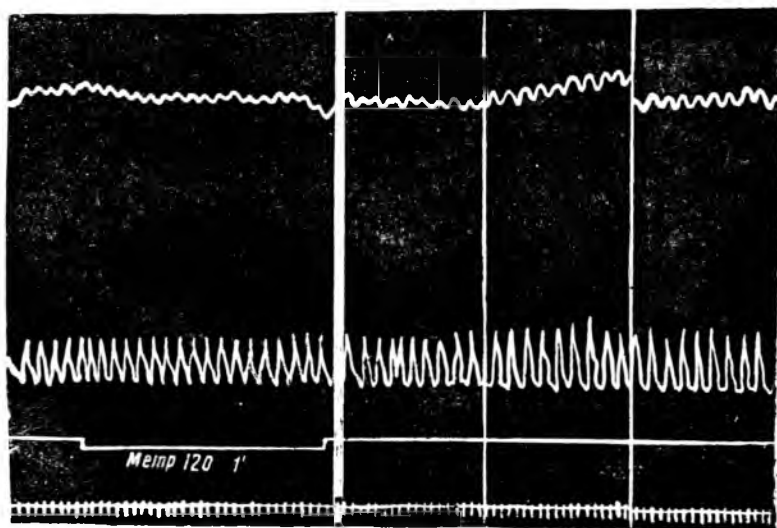


Рис. 187. Отсутствие условнорефлекторной реакции на денервированной селезенке после экстирпации правого надпочечника и перерезки левого n. splanchnici.

Обозначения те же, что на рис. 186.

обмен (например, инъекция тироксина), уровень основного обмена может претерпевать изменения. При этом было установлено, как уже упоминалось выше, что изменения основного обмена под влиянием коры мозга

могут протекать как в короткие, так и в длительные отрезки времени. После некоторых сочетаний звука с подкожной инъекцией тироксина применение условного раздражения вызывает такое же длительное, многодневное повышение основного обмена, какое имело место в опытах с действием тироксина. Особенностью действия тироксина является большее повышение потребления  $O_2$ , нежели легочной вентиляции. (Это наблюдение вполне согласуется с данными Мансфельда и др.)

В связи с изложенными данными Балакшиной, Кельман, Дрягина необходимо было подойти к выяснению путей, по которым осуществляют-ся воздействия с коры мозга на окислительные процессы в теле.

Ольнянская прежде всего выяснила, что у собак с денервированной щитовидной железой происходит небольшое снижение потребления  $O_2$  по сравнению с интактными животными, величина же легочной вентиляции у оперированных животных по сравнению с нормальными не изменена (табл. 51).

Таблица 51

Собака Джипси			Собака Рыжик		
Время исследования	В литрах в минуту	Потребление $O_2$ в см <sup>3</sup> в минуту	Время исследования	В литрах в минуту	Потребление $O_2$ в см <sup>3</sup> в минуту
В норме, до денервации щитовидной железы .	3	108	В норме, до денервации щитовидной железы .	2,8	97
После денервации щитовидной железы . . . . .	3	93	После денервации щитовидной железы . . . . .	2,8	93

Тироксин вызывает у животных с денервированной железой несколько большие сдвиги в основном обмене по сравнению с данными, полученными на интактных собаках (рис. 188). У собак с денервированной же-

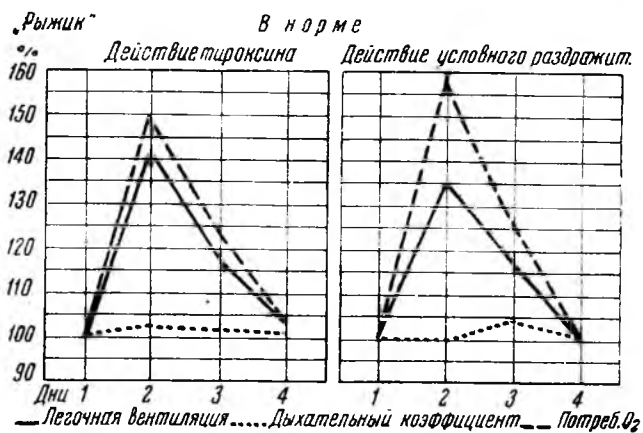


Рис. 188. Условнорефлекторное изменение газообмена у интактной собаки.

лезой возможно образование условного рефлекса на повышение обмена при сочетании введения тироксина с действием индифферентного агента; при этом требовалось большее число сочетаний, чем у интактных животных (рис. 189). Выработанная условная связь у собак с денервированной железой угасает быстрее, чем у нормальных собак.

Следующей задачей в опытах Ольжянской было изучение условно-рефлекторного изменения основного обмена у собак с удаленной щитовидной железой.

Операция производилась таким образом, что сохранялись паращитовидные железы с питающим их сосудом. После экстирпации щитовидной железы наблюдается снижение основного обмена. Действие тироксина

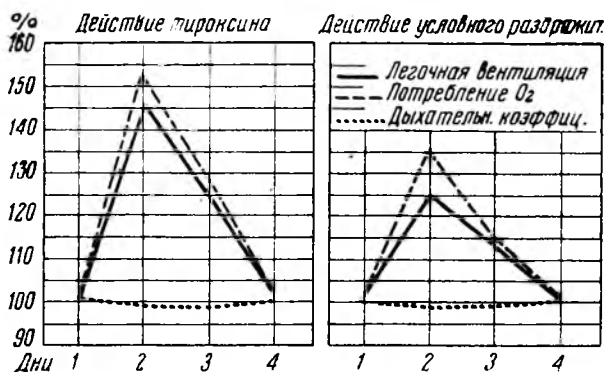


Рис. 189. Условнорефлекторное изменение газообмена у собаки после денервации щитовидной железы.

у таких животных сказывается сильнее, чем у интактных собак или у собак с денервированной железой. Аналогичные данные получены и другими исследователями (Boothly и Wilhelmy, Abelin, Hildebrandt и др.).

Влияние коры мозга у собак с удаленной щитовидной железой исчезает. Несмотря на большое количество сочетаний индифферентного агента с введением тироксина у тиреоидэктомированных животных вы-

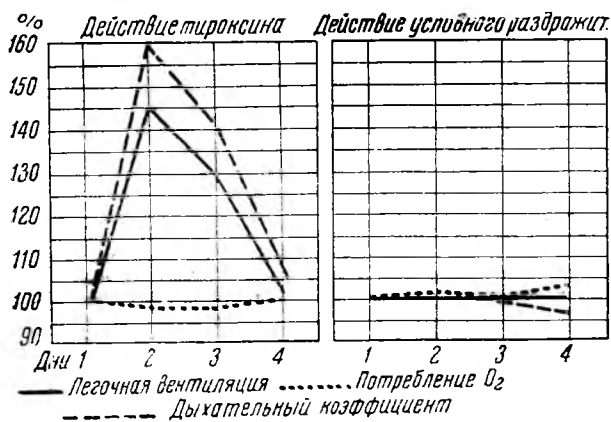


Рис. 190. Отсутствие условнорефлекторного изменения газообмена у собаки после экстирпации щитовидной железы.

работать условных рефлексов не удалось. Эти данные представлены на рис. 190.

Таким образом, нужно признать, что возможность образования временной связи на введение тироксина требует участия щитовидной железы. Отсюда неизбежно вытекает, что в передаче корковых влияний на повышение обмена в тканях принимает участие щитовидная железа. Если в качестве безусловного раздражения, изменяющего обмен, пользоваться

не тироксином, а температурными воздействиями, то у тиреоидэктомированных животных возможно условнорефлекторное изменение терморегуляции (рис. 191 и 192). Ясно, что щитовидная железа в случае образования временной связи на введение тироксина является главным промежуточным звеном передачи импульсов с коры головного мозга к тканям, а в случае условнорефлекторного изменения химической терморегуляции щитовидная железа не единственный путь передачи импульсов с коры мозга. Очевидно, пути, по которым передаются импульсы

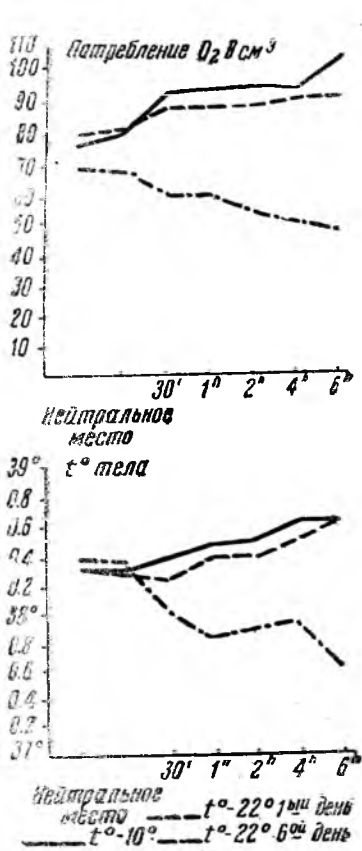


Рис. 191. Условнорефлекторное изменение температуры тела и потребления  $O_2$  у тиреоидэктомированного животного при переходе из помещения температуры  $-10^\circ$  в помещение температуры  $-22^\circ$ . Первая точка кривой — нейтральная комнатная температуры  $-14^\circ$ .

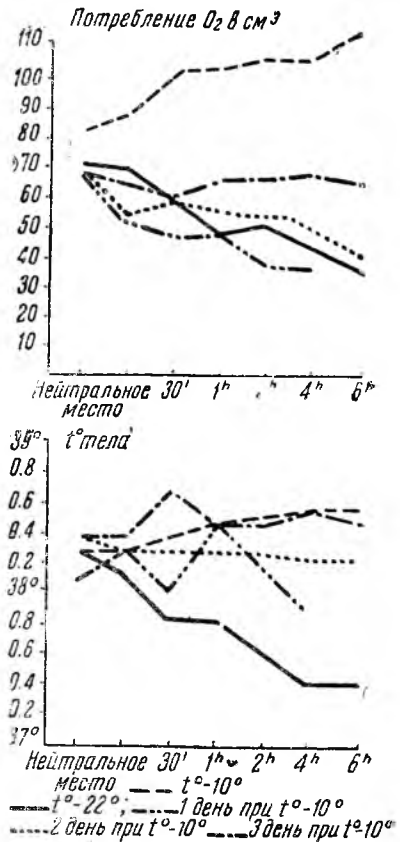


Рис. 192. Условнорефлекторное изменение температуры тела и потребления  $O_2$  у тиреоидэктомированного животного при переходе из помещения температуры  $-22^\circ$  в помещение температуры  $-10^\circ$ .

с коры мозга к тканям, различны в зависимости от характера примененного безусловного раздражителя.

Изложенный в настоящей главе материал позволяет сделать некоторые предположения об интимных механизмах корковой деятельности.

Наши опыты говорят о том, что раскрытие максимально полной картины кортикальных регуляций должно включать в себя учет как нервных, так и гуморальных факторов в их совместном действии. В настоящее время физиолог вправе поставить проблему нервно-гуморальных регуляций как единого комплекса явлений, обеспечивающих сочетанность в деятельности тканей и органов.

В свете современных представлений о химической передаче нервного возбуждения встал вопрос о роли медиаторов в движении нервных процессов в центральных нервных аппаратах. Если сейчас никто не сомневается в том, что передача возбуждения с нервных волокон на эффекторные аппараты происходит благодаря выработке в местах соединения нервных проводников с рабочими клетками специальных веществ, то имеется полное основание перенести этот принцип и на передачу возбуждения с одного нейрона на другой в пределах центральной нервной системы. Первый опыт в этом направлении был сделан В. А. Кибяковым на препарате перфузируемого верхнего шейного симпатического узла, предложенного мной вместе с А. М. Павловой еще в 1927 г. для изучения передачи возбуждения с предузловых волокон на клетки узла.

Опыт Кибякова был повторен многочисленными исследователями Западной Европы и Америки, и теперь стало ясно, что в передаче возбуждения с одной нервной клетки на другую принимают участие медиаторы. Исходя из этих наблюдений, моя многолетняя сотрудница Риккль выполнила очень сложную и кропотливую работу по изучению роли

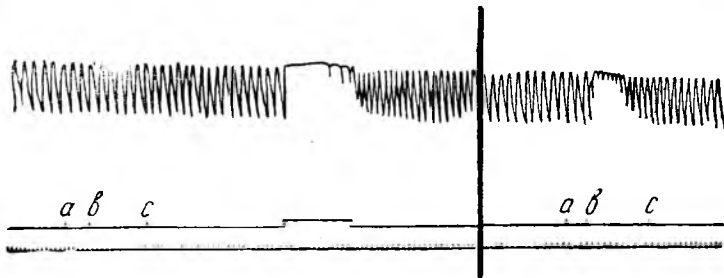


Рис. 193. Остановка дыхания при введении в головной конец *a. carotis* крови, полученной в период раздражения центрального конца *n. vagi* (C). Введение физиологического раствора изменений не вызывает.

Сверху вниз: регистрация дыхания; отметка раздражения *n. vagi* (B), время в секундах.

медиаторов в передаче возбуждения в бульбарных центрах у теплокровных животных и в более высших отделах головного мозга у лягушки. Риккль на кошках вводила кровь, оттекающую от мозга по *v. jugularis* обратно, по направлению к мозгу, через *a. carotis*. Если это делалось с кровью, собранной вне рефлекторного воздействия на бульбарный центр дыхания, то никаких изменений последнего не отмечалось. Но сл и в *a. carotis* вводилась кровь, оттекающая от мозга во время раздражения центрального конца блуждающего нерва, то результатом было замедление дыхания, качественно совершенно подобное тому, которое отмечается при рефлекторной стимуляции блуждающего нерва.

Если же вводилась в *a. carotis* кровь, оттекающая от мозга при раздражении головного отрезка шейного симпатического нерва, то она вызвала усиление и учащение дыхания, как и при рефлекторном возбуждении дыхательного центра от раздражения головного конца шейного симпатического нерва (рис. 193 и 194).

Конради и Михельсон в нашей лаборатории провели ряд опытов с реинъекцией в *a. carotis* крови, оттекающей от мозга во время раздражения центрального конца *n. vagi* и *n. depressoris*. Исследователи наблюдали, что при подведении к мозгу крови, оттекающей от него при раздражении *n. vagi* или *n. depressoris*, наступает волна падения кровяного давления, качественно родственная депрессорному эффекту, вызванному электрическим раздражением центрального конца *n. vagi* или *n. depressoris*. Исследование крови, оттекающей от мозга при раздражении указанных

нервов, в опытах Риккль и Конради и Михельсона показывало наличие в крови, в зависимости от раздражения того или иного нерва, то ацетилхолиноподобных веществ, то адренолиноподобных веществ.

Перфузируя головной мозг в опытах на лягушках Риккль могла в оттекающей крови констатировать наличие гуморальных агентов: оди-

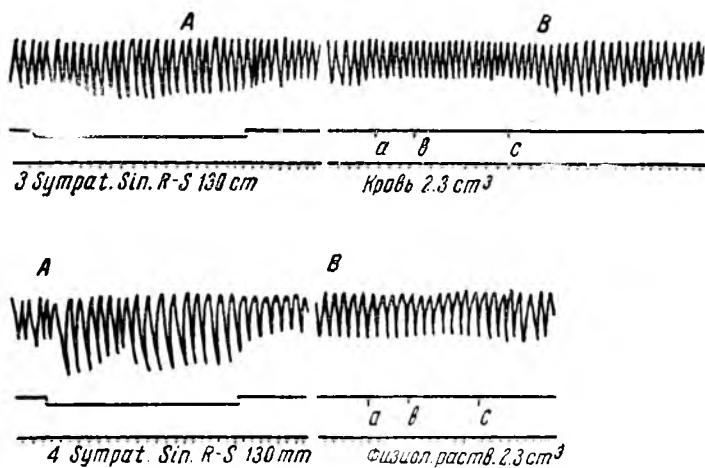


Рис. 194. Увеличение амплитуды и частоты дыхания при введении в головной конец *a. carotis* крови, полученной в период раздражения головного конца *n. sympathici*. (Отсутствие эффекта от введения физиологического раствора.)

Обозначения те же, что на рис. 193.

раз, при раздражении блуждающих нервов, — ацетилхолиноподобных веществ (рис. 195), а другой раз при раздражении веточек центрального конца *n. trigemini*, — адренолиноподобных веществ (рис. 196). Указанные

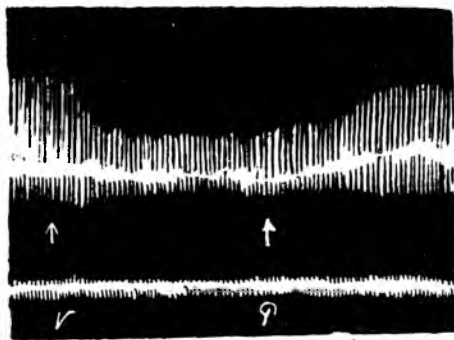


Рис. 195. Отрицательное инотропное действие перфузата (V), полученного из головного мозга лягушки в период раздражения центрального конца вагосимпатического ствола, на изолированное сердце лягушки.

P — смена перфузата на рингер.

возобновлены опыты с перфузией верхнего шейного узла сотрудницей В. С. Шевелевой. При этом удалось установить, что если раздражать одиночное изолированное предузловое волокно верхнего шейного узла, то сокращение третьего века у кошки начинается через 20—30 минут от момента раздражения (рис. 197). Если раздражать два-три изолирован-

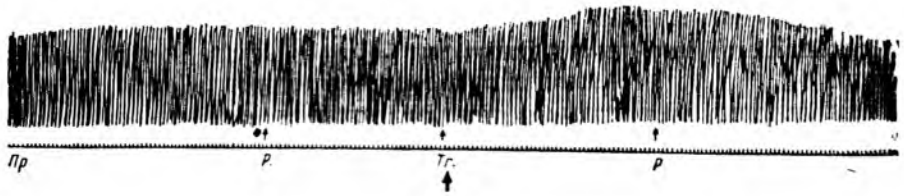


Рис. 196. Стимулирующее действие перфузата, получаемого из мозга лягушки в период раздражения центрального конца п. trigemini, на изолированное сердце лягушки.

*Kp* — разбавленная кровь (контроль); *P* — рингер; *Tr.* — перфузат, полученный в момент раздражения п. trigemini.

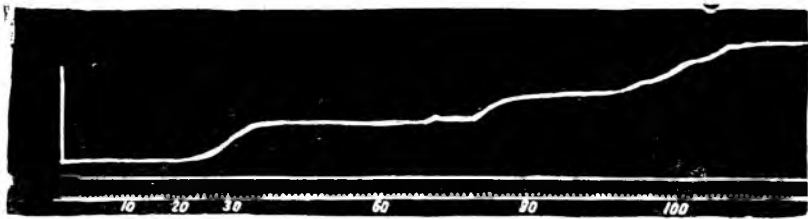


Рис. 197. Сокращение третьего века кошки при раздражении одиночного волокна преганглионарного ствола шейного симпатического нерва. Расстояние между катушками индукционного аппарата — 12 см.

Сверху вниз: запись сокращения третьего века; отметка раздражения; отметка времени в секундах

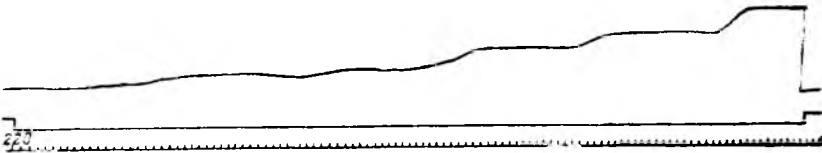


Рис. 198. Сокращение третьего века кошки при раздражении нескольких предузловых изолированных волокон шейного симпатического нерва. Расстояние между катушками индукционного аппарата — 22 см.

Обозначения те же, что на рис. 197.

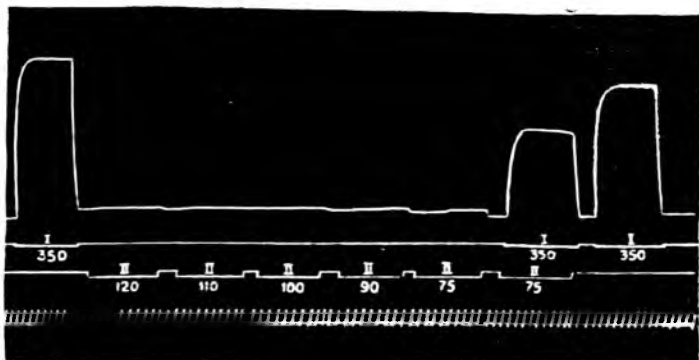


Рис. 199. Сокращение третьего века при раздражении различных пучков предузловых волокон шейного симпатического нерва. Тормозящее влияние второго пучка.

Сверху вниз: запись сокращений третьего века; отметка раздражения первого пучка (*I*); отметка раздражения второго пучка (*II*); отметка времени — 3 секунды. Цифры обозначают расстояние спиралей индукционного аппарата.



ных волокна, то латентный период сокращается до нескольких минут (рис. 198).

Исследования перфузата, получаемого при раздражении шейного симпатического нерва с помощью биологических тестов, показали, что при возбуждении клеток узла в перфузат попадают как холинэргические вещества, так и адренэргические. Вопрос о медиаторах, образующихся в шейном симпатическом узле, таким образом решается в пользу бимедиаторной теории передачи нервного процесса в симпатических нервных клетках узла. В работе, выполненной нашим сотрудником А. В. Соловьевым, уже давно было обнаружено, что во время нормальной деятельности сердца образуются как адренэргические вещества, так и холинэргические. Шевелева смогла показать, что в составе преганглионарного ствола имеются как возбуждающие волокна, так и тормозящие. При раздражении одних пучков можно наблюдать возбуждение клеток верхнего шейного узла и сокращение мигательной перепонки, а при раздражении других пучков — тормозящее влияние (рис. 199). Соответственно с этим при раздражении пучка, содержащего возбуждающие волокна, введение в этот момент в перфузирующую узел жидкость раствора адреналина наблюдалось угнетение и расслабление мигательной перепонки.

В этом маленьком кусочке нервной ткани, в верхнем шейном узле можно, таким образом, видеть, как в зеркале, все то, что происходит в центральной нервной системе. Симпатический узел, как бы кусочек мозга, вынесенный на периферию и сохранивший, хотя бы в слабой степени, все те качественные особенности, какие присущи сложной конструкции центральной нервной системы. Мне кажется, что то, что мы наблюдаем в нервных клетках верхнего шейного узла, дает основание полагать, что и при передаче возбуждения в центральной нервной системе вырабатываются медиаторы и от их взаимодействия складываются сложнейшие отношения двух основных процессов — возбуждения и торможения. Все явления, наблюдаемые в течении кортикальных процессов, получают, несомненно, большую материальную опору, если мы будем знать условия, место и время появления и разрушения химических передатчиков возбуждения. Явления иррадиации и концентрации возбуждения и торможения, а также явления положительной и отрицательной индукции смогут быть поняты глубоко в их интимной природе, если будет изучена химическая динамика медиаторных веществ в центральной нервной системе.

Мне думается, что спор об электрической или химической природе нервного возбуждения и проведения сам собой разрешится, если будут получены данные о взаимной обусловленности как химических, так и физиологических факторов, играющих роль в процессе возбуждения.

## ГЛАВА XIX

### ОПЫТ ИССЛЕДОВАНИЯ ВЛИЯНИЯ УДАЛЕНИЯ РАЗЛИЧНЫХ УЧАСТКОВ КОРЫ МОЗГА НА КОРКОВУЮ РЕГУЛЯЦИЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ

Весь изложенный в предыдущих главах материал доказывает, что самые разнообразные (а мы даже убеждены в том, что все) процессы в организме могут изменяться под влиянием корковых импульсов. В этом нас убеждает тот факт, что любой раздражитель может изменять любую функцию организма, если этот раздражитель несколько раз связывается с агентом, непосредственно воздействующим на данную функцию.

Я хочу этой книгой не только отчитаться в работе, которую ведет наша лаборатория, но и указать на спорные вопросы, настоятельно требующие дальнейшей разработки. Таковы, в частности, вопросы, поднимаемые в этой главе, — вопросы роли различных участков мозга в изучаемых нами влияниях высших отделов нервной системы на внутренние органы.

Некоторое время назад мы и поставили своей задачей подойти к решению проблемы локализации в головном мозгу области, регулирующей деятельность внутренних органов. Мы не предпринимали раньше исследований с экстирпацией коры мозга, потому что изучаемые функциональные отправления внутренних органов на определенном этапе работы не были еще доступны для регистрации во всем их содержании. Постановка опытов в хроническом эксперименте требовала длительного наблюдения за определенной функцией и изучения всех поводов к применению данного отправления в зависимости от разнообразных внешних и внутренних стимуляций. Только достаточно полно изучив на целом интактном животном зависимость какого-либо функционального отправления от коры головного мозга, можно было приступить к опытам определения того, что называется «нервным центром», т. е. той области, которая «необходима» и вполне «достаточна» для того, чтобы изучаемое функциональное отправление могло осуществляться.

Литературные данные по вопросу о локализации висцеральных функций и мой собственный опыт в этом направлении показали, что с удалением определенной области, которая представляется необходимой для выполнения определенной функции, все же может быть выполняемо данное отправление органа, но в несколько ином виде и по другим побуждающим моментам внешней или «внутренней» обстановки. Зависимость деятельности органа от высшего ганглиозного аппарата, каковым является кора больших полушарий, настолько деликатна и так изменчива в своей направленности, что без полного овладения экспериментом кортикальной регуляции висцеральных процессов было бы бесполезно, пользуясь столь чувствительным методом образования временных связей, производить частичное или полное удаление коры мозга, чтобы судить, как в нормальных условиях жизнедеятельности может протекать тончайшая регуляция деятельности органа.

Каждое сложное функциональное отправление, например, терморегуляция (см. опыты Поповой-Царевой), может быть стимулировано из коры мозга по путям, общим и для другой функции, например, для реакции полипноэ, поэтому трудно учесть при нарушении какого-либо пункта коры мозга, что выпадает при этом тошечном нарушении, какая часть рабочего ансамбля пострадает в том или другом функциональном отправлении от нарушения деятельности коры или нижележащих частей, связанных с корой мозга. Если бы мы имели непосредственно идущие из коры пути до станции назначения, то было бы легче разобраться в топике «мозгового центра». В действительности же в работе внутренних органов мы имеем «многоэтажное» построение регуляторного механизма. Прежде всего стволовая часть головного мозга определяет в каком-то объеме деятельность жизненно важных функций, а высшие отделы мозга и особенно кора мозга ведают, так сказать, наиболее подвижными частями механизма и определяют работу органов в зависимости от необычайной пестроты внешних факторов, воздействующих непрерывно на кору головного мозга через экстрарецепторы. В то же время сигнализация в кору мозга от внутренних органов дает возможность, очевидно, через кору мозга приспособить двигательные системы тела, связанные непосредственно с внешней средой, с теми аппаратами, которые обеспечивают метаболизм, циркуляцию и питание.

С самого начала нашей работы мне казалось, что представительство в коре мозга внутренних органов и центры вегетативных процессов не могут быть строго локализованы наподобие двигательной области. Возможно, что и сама двигательная область пронизана клеточными массами, имеющими отношение к обеспечивающим работу моторных аппаратов внутренним органам. Эта мысль вполне может быть оправдана тем, что установлено в многочисленных опытах с экстирпациями, выполненных в павловских лабораториях. Павлов представлял, что, кроме центров в строго определенной области коры, отдельные клеточные группы рассеяны по всей коре мозга для выполнения определенной функции. Представления Фультона и его сотрудников о «перекрытии» функций в коре мозга также подтверждают это предположение.

Нам казалось, что особенно ценным изучение топической характеристики энцефализации висцеральных функций для клинических целей будет в том случае, когда мы, изучив определенное отправление какого-либо органа на целом животном в хроническом опыте, подметим все те нарушения в многообразной и сложной работе, которые могут появиться при развитии и длительном течении болезненного процесса.

Никто теперь не сомневается в могучем влиянии высшей нервной деятельности на самые «грубые» проявления так называемой растительной жизни. А между тем у медицины еще нет отправных точек опоры, как подойти к определению места и времени возникновения резких нарушений в деятельности сердечной, дыхательной или пищеварительной системы, возникших, несомненно, под влиянием тяжелых психических переживаний и неприятных настроений. Накопив материал о зависимости висцеральных функций от коры мозга, мы и решили начать работу по определению областей и их конструкции в коре мозга, которые регулируют работу внутренних органов у интактного животного.

Прежде всего надо сказать, что одно очень важное положение выдвигается нами на основании данных прежних исследований, главным образом на основании данных лаборатории И. П. Павлова. Как известно, школа Павлова считает установленным, что условные рефлексы образуются при обязательном участии коры головного мозга. Опирается этот вывод на эксперименты павловской школы (Зеленый, Кудрин, Тихомиров, Красногорский, Орбели, Разенков, Быков, Фурсиков и др.), твердо установившей, что после разрушения большого участка коры головного мозга (у Зеленого — всей коры) условные рефлексы с анализатора, соответствующего месту разрушения, или навсегда исчезают, или во всяком случае исчезают на долгий срок. Но нужно сказать, что сам И. П. Павлов писал: «Не претендуя на абсолютную точность, надо принимать, что большие полушария являются главнейшим органом условных рефлексов» (разрядка моя. — К. Б.).

И. П. Павлов, повидимому, не считал исключенной возможность выработки примитивных (ближе неизвестных) форм временной связи и в других частях головного мозга.

При обсуждении этого вопроса нельзя, конечно, не учитывать прогрессирующей по мере филогенетического развития кортикализации функций. У рыб вообще нет больших полушарий, а условные рефлексы у них могут быть выработаны (Фролов). У кошек при удалении больших полушарий Ген-Кате не смог выработать условных рефлексов, но тот же исследователь смог их выработать на бесполушарных кроликах. Зеленый настаивает на возможности выработки некоторых условных рефлексов у собак, лишенных коры мозга. Мне кажется, что если ставить вопрос в общей форме, то нужно допустить возможность существования в сравнительно примитивных нервных образованиях зачаточных форм тех механизмов, которые при развитии мозговой коры достигают

в ней наибольшего совершенства и выразительности. Я убежден, что в смысле биологической значимости для организма в целом важны только те временные связи, которые вырабатываются корой больших полушарий. Если же фиксировать внимание на попытке познания самого механизма временной связи, тогда необходимо особенно обратить внимание на примитивные формы этого механизма в том виде, в котором он, можно думать, свойственен и более древним нервным образованиям.

В настоящее время весьма интересные работы выполнены Розенталем и его сотрудниками по изучению изменений двигательных условных связей у собак после частичного и полного удаления коры головного мозга. Несмотря на простоту регистрируемой реакции, все же и в этих хорошо обставленных опытах было трудно подойти к физиологическому анализу наблюдавшихся изменений. Несомненно, что последующие работы этой лаборатории с экстирпациями, очень трудоемкие и сложные, дадут ценные результаты.

Мы до сих пор не имеем экспериментальных исследований, посвященных попытке выработать временные связи внутренних органов на млекопитающих с полностью удаленной корой мозга. Пока такая работа проведена нами лишь на голубях. У лишнего больших полушарий голубя А. Д. Слоним не мог обнаружить в течение целого года после операции никаких признаков образования временных связей на обстановку, связанную с охлаждением (или нагреванием). В то время как нормальный голубь после ряда охлаждений в определенной обстановке дает в той же обстановке в 1—3-й день нагревания повышение обмена, бесполушарный голубь сразу повышает обмен при охлаждении, сразу снижает его при нагревании, сколько бы раз действие обстановки не сочеталось с охлаждением или нагреванием. То, что в человеческой практике называлось бы памятью, или накоплением опыта, и характеризовало бы историчность процесса, исчезло у голубя без полушарий. Таков же (в отношении пищевых, половых реакций) вывод Флуранса в его классических исследованиях удаления больших полушарий у голубей. Есть, правда, новые данные (Тегнера и лаборатории Н. А. Рожанского), которые указывают на возможность восстановления способности отыскания пищи у голубя без полушарий (при сохранении подкорковых ганглиев). То же наблюдал и Слоним на своем голубе, мозг которого еще не подвергся гистологическому исследованию. Не исключена возможность, что, в конце концов, у него восстановится некоторая способность к выработке временных связей. На сегодняшний день мы (во всяком случае) можем утверждать, что исчезают они после удаления полушарий надолго, а очень возможно, что и навсегда.

Специально изучению роли мозговой коры в процессах терморегуляции посвящено исследование А. Д. Слонима на летучих мышах. Летучие мыши отличаются чрезвычайно своеобразной терморегуляцией. Они являются холоднокровными днем (а зимой — круглые сутки), когда тысячами висят на напряженных задних лапках, уцепившись за стенки пещер. Температура их тела в это время близка к температуре воздуха. К вечеру температура их тела начинает повышаться; мышь разогревается и предпринимает очередной вылет за пищей. В это время суток она гомойотермна, на снижение температуры отвечает ростом обмена, на повышение температуры — снижением обмена (рис. 200). Если же большие полушария у летучей мыши удалены, то после периода очень сильного мышечного беспокойства (18—20 часов) температура ее тела падает и уже всецело подчиняется температуре наружной среды. При понижении температуры обмен веществ у бесполушарной летучей мыши снижается, при повышении температуры он повышается, животное становится пойкилотермным (рис. 201). Вместе с тем совершенно исчезает суточная ритмика, столь характерная для этих животных (рис. 202).

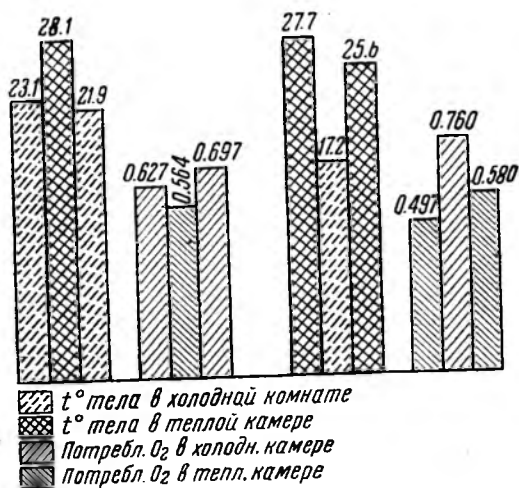


Рис. 200. Изменения температуры тела и потребления  $O_2$  в кубических сантиметрах у нормальных летучих мышей.

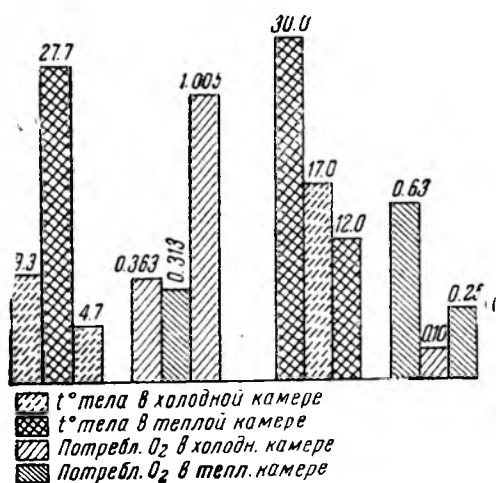


Рис. 201. Изменения температуры тела и потребления  $O_2$  в кубических сантиметрах у летучих мышей с удаленными большими полушариями.

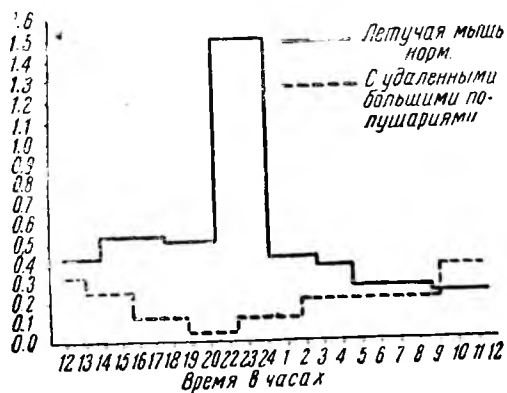


Рис. 202. Отсутствие суточной ритмики в обмене веществ у летучих мышей с удаленными большими полушариями.

Можно сказать, что у летучих мышей регуляция теплообмена, гомойотермия, всецело зависит от переднего мозга в противоположность другим млекопитающим и птицам, у которых удаление переднего мозга не ведет к исчезновению терморегуляции.

У собак — животных, на которых проведено значительное большинство наших опытов, мы полного удаления коры мозга еще, как я говорил, не производили. Исходя из известных опытов Дюссер де Баренна и Фультона, мы здесь пока фиксировали свое внимание на удалении премоторной зоны. Исследования показали, что удаление премоторной зоны ни в одном случае не привело к исчезновению тех влияний коры мозга на функции внутренних органов, которые служат предметом нашего исследования. Изменения диуреза, наблюдающиеся при пищевых положительных и тормозных условных рефлексах (Дрягин), изменения желчеотделения при действии «пищевой обстановки» (Прокопенко), изменения движений желудка при действии пищевых и кислотных условных рефлексов (Булыгин), изменения обмена в обстановке предшествовавшего нагревания или охлаждения, — все эти кортикальные реакции сохраняются при удалении премоторной зоны с обеих сторон. Этот вывод является с моей точки зрения основным, так как он дает во всяком случае право утверждать, что премоторная зона у собак не имеет к «вегетативным» реакциям такого тесного отношения, какое, скажем, имеет затылочная область к функции зрения. Вместе с тем я отнюдь не хочу отрицать правильности точки зрения американских исследователей на функции премоторной зоны и сейчас приведу факты, которые мы со своей стороны можем выставить в подтверждение некоторого значения этого участка коры в регуляции деятельности внутренних органов. Мы наблюдали после экстирпации премоторной зоны изменения в

ряде функций внутренних органов, изменения, свидетельствующие о некотором нарушении их регуляции.

Если попытаться уловить общий момент в результатах наших опытов с экстирпацией, то создается впечатление, что с разрушением премоторной зоны изменяется темп тех влияний, которые оказывает кора мозга на деятельность ряда внутренних органов. Вот относящиеся сюда факты.

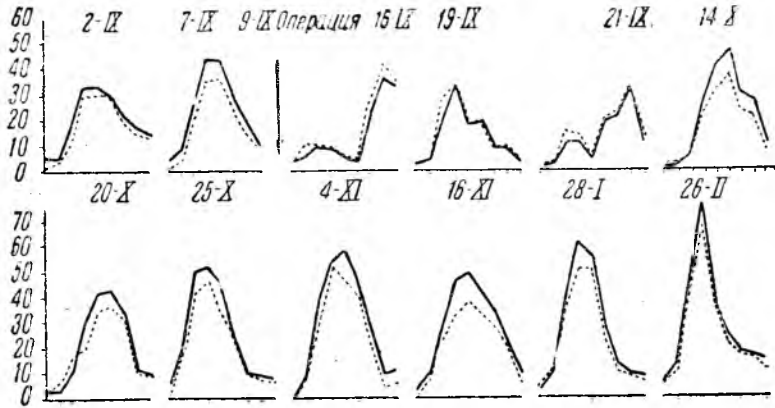


Рис. 203. Изменение диуреза у собаки после удаления премоторной зоны.

По ординате отмечено количество мочи в кубических сантиметрах; по абсциссе — время в минутах.  $S$  — количество мочи из левой почки;  $d$  — количество мочи из правой почки;  $S+d$  — количество мочи из обеих почек за 3 часа опыта (перед опытом собака получила 500 см<sup>3</sup> жидкости).

А. Л. Комендантова, удаляя у собак премоторную зону, отметила в первый период понижение и через 15—40 дней после операции увеличение диуреза (при экстирпации одной премоторной зоны). Это сказывалось главным образом на почке, противоположной оперированной стороне (рис. 203). Выведение выпитой воды ускорялось, величина же диуреза за 3 часа почти не изменялась (табл. 52, рис. 204).

Выведение хлоридов с мочой после операции возрастало. Составляя в течение первого часа после водяной нагрузки 24—40 мг, выделение

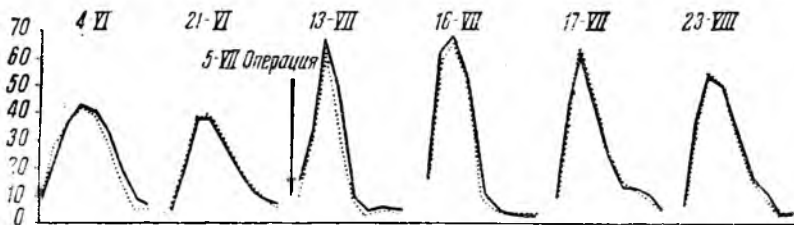


Рис. 204. Ускорение диуреза после удаления премоторной зоны. Обозначения те же, что на рис. 203.

хлоридов после удаления левой премоторной зоны возросло до 80—225 мг в правой почке и до 170 мг в левой почке. Однако описанные в главе VI корригирующие влияния мозга существенно после удаления премоторной зоны не менялись ни в опытах Комендантовой, ни в опытах Дрягина. Правда, здесь результаты на разных животных не вполне однозначные. Характерное для нормального животного снижение диуреза при действии положительного пищевого условного раздражителя и повышение диуреза при возникновении в коре очага торможения

Таблица 52

Количество мочи, выделяемое за 1-й, 2-й и 3-й час, в процентах к количеству мочи, выделенному почками за 3 часа

Дата	Трехчасовое количество мочи в см <sup>3</sup>	То же в %	За 1-й час в %	За 2-й час в %	За 3-й час в %
16/V . . . . .	365,25	100	26,9	55,8	14,9
1/VII . . . . .	340,25	100	47	43,7	9,3
21/VII . . . . .	361,25	100	34,6	49,1	16,3

## Удаление правой премоторной зоны 5/VII

13/VII . . . . .	363,5	100	61	29,8	9,2
16/VII . . . . .	450,75	100	64,5	30,7	4,8
31/VII . . . . .	392,25	100	49,3	45,7	5
17/VIII . . . . .	445,25	100	51,1	37	4,9
23/VIII . . . . .	422,75	100	45,6	47,3	7,1

при экстирпации премоторной зоны (при больших водяных нагрузках) носили другой характер. После удаления одной премоторной зоны изменение диуреза при действии положительного условного раздражителя не было постоянным и четким (рис. 205); точно так же при действии тормозных условных раздражителей эффект оказывался менее отчетливым и только через сравнительно большой промежуток времени после

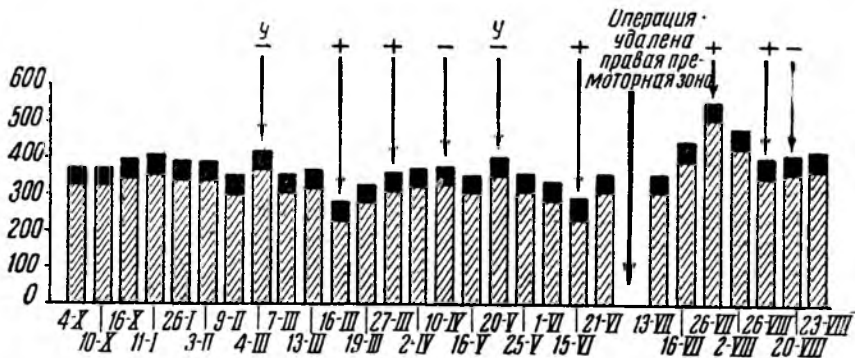


Рис. 205. Изменение величины диуреза под влиянием пищевых условных рефлексов.

По ординате — величина диуреза в кубических сантиметрах; по абсциссе — дата опытов; + — положительный условный рефлекс; — отрицательный условный рефлекс; у — угашение положительного условного рефлекса.

операции восстанавливалась прежняя картина диуреза при действии положительных и тормозных условных раздражителей (рис. 206).

Если взять другой процесс — условнорефлекторную, кортикальную установку терморегуляции, то оказывается, что условные рефлексы, описанные в главе XI (Слоним и Ольнянская), сохраняются после удаления одной премоторной зоны. Сохраняется и безусловная реакция на тепло и холод, но у собаки с удаленной левой премоторной зоной падение обмена при нагревании животного и рост обмена при охлаждении происходят быстрее, чем в норме (рис. 207 и 208). Условнорефлекторные влияния на терморегуляцию у собак с удаленной премоторной зоной имеют те же отличия от временной связи нормальной собаки, что и безусловная реакция, т. е. протекают быстрее, сохраняя в остальном полное сходство с условными рефлексами нормальной собаки. Было пред-

принято также исследование влияния удаления преmotorной зоны на голодные движения желудка и кишечника. И. А. Булыгин, установивший, что пищевой условный раздражитель тормозит, а кислотный усиливает движения желудка, показал сохранение этих эффектов от применения условных раздражений и после двусторонней экстирпации преmotorной зоны. Кортикальная регуляция деятельности внутреннего органа опять-таки не исчезает, но изменяется характер регуляции. Если до операции кислотный условный раздражитель усиливал движения желудка в 74 случаях из 79, то после экстирпации этот результат наблюдался лишь в 14 из 22, а в 7 случаях эффект отсутствовал. Пищевой раздражитель ослаблял движения желудка у интактной собаки в 33 случаях из 48; после операции в 50% случаев пищевой условный раз-

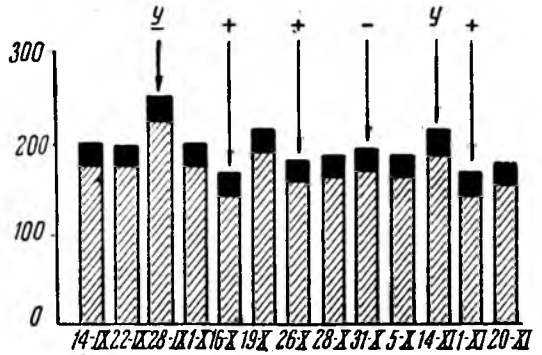


Рис. 206. Восстановление изменений в величине диуреза под влиянием пищевых условных рефлексов через 3 месяца после операции.

Обозначения те же, что на рис. 205.

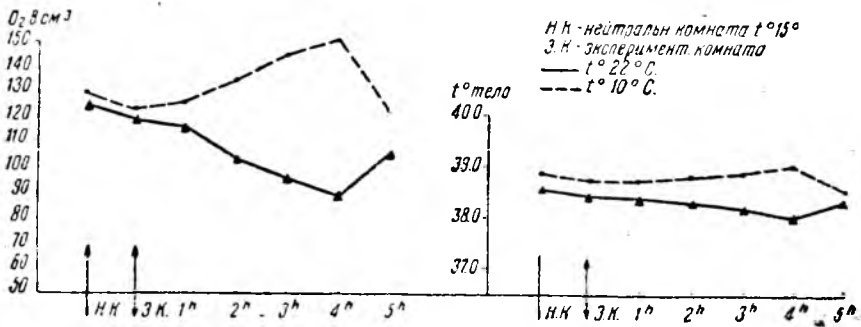


Рис. 207. Изменение потребления  $O_2$  в кубических сантиметрах и температура тела у интактной собаки.

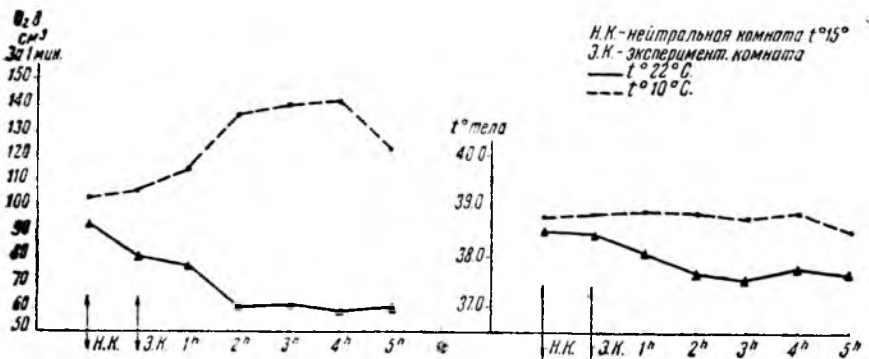


Рис. 208. Изменение потребления  $O_2$  в кубических сантиметрах и температура тела у собаки после удаления преmotorной зоны.

дражитель оставался без эффекта. Характер самих сокращений желудка при применении пищевых и кислотных условных раздражителей после



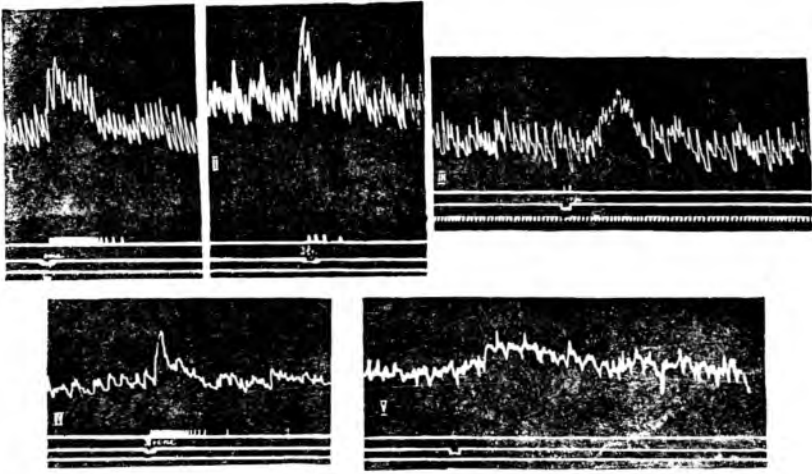


Рис. 209. Влияние безусловных и условных кислотных раздражителей на движения желудка в норме и после удаления премоторной зоны собаки.

В норме: *I* — влияние безусловного рефлекса — влияние в рот кислоты. Сверху вниз: запись движений желудка; запись каплей слюны; отметка раздражения; время в секундах. *II* — условнорефлекторное влияние; *III* — условнорефлекторное влияние после односторонней экстирпации премоторной зоны; *IV* — безусловнорефлекторное влияние после односторонней экстирпации премоторной зоны; *V* — условнорефлекторное влияние после двусторонней экстирпации премоторной зоны.

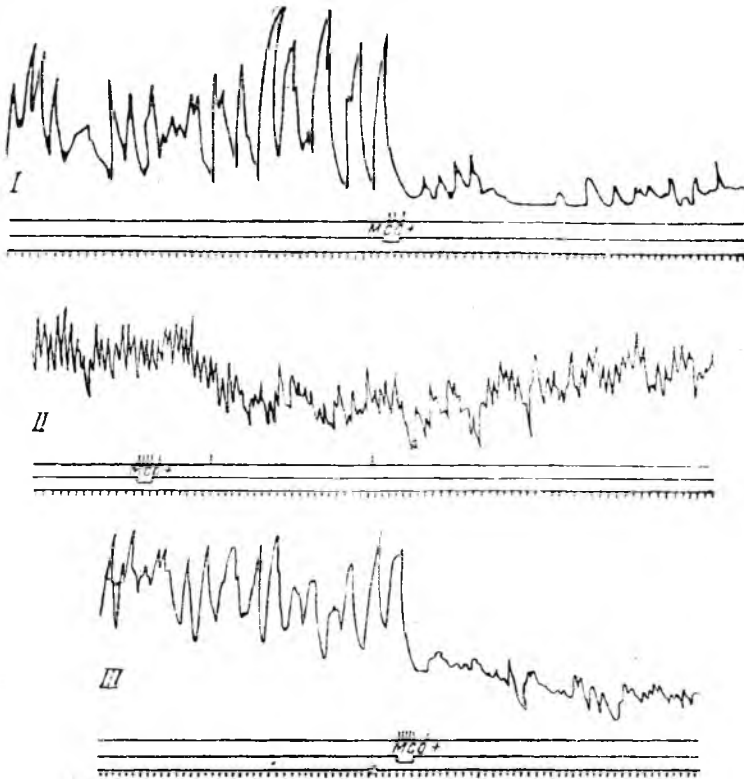


Рис. 210. Влияние пищевых условных раздражителей на движение пилорической части желудка.

*I* — в норме; *II* и *III* — после двустороннего удаления премоторной зоны. Обозначения те же, что на рис. 209.

удаления премоторной зоны также меняется. Движения становятся более вялыми, менее резко выраженными, как бы сглаженными (рис. 209 и 210). Кортиковые влияния на моторику желудка стали как бы дискоординированными, хочется сказать — менее точными. Изменяется и их появление во времени. В норме движения желудка изменяются через 2—5 секунд после начала действия пищевого или кислотного условного раздражителя, после же удаления премоторной зоны латентный период реакции может доходить до 1½ минут и даже более.

После экстирпации премоторной зоны изменяется также сила движения желудка. Меняется сила движения и желчного пузыря. Рис. 211 из работы Прокопенко иллюстрирует данное положение. Можно сказать, что органы теряют способность быстрого приспособления к изменяющимся внешним условиям. Не доказано, однако, являются ли полученные факты специфическими для влияний со стороны премоторной зоны или они могут быть обязаны удалению любой другой области коры мозга.

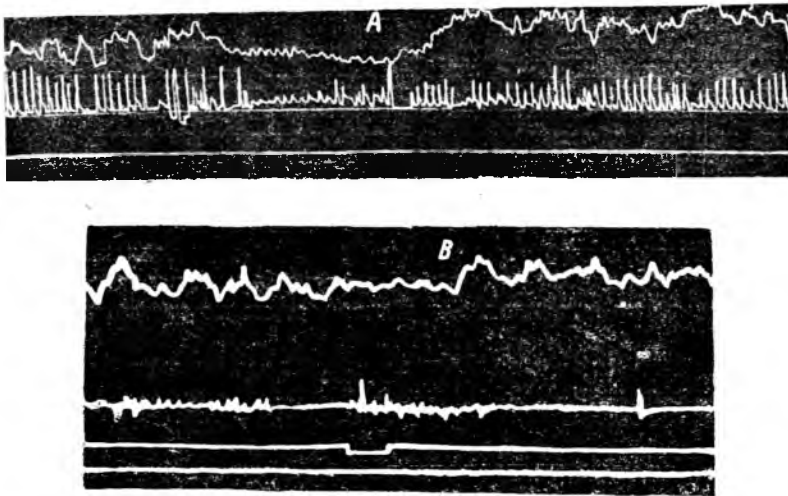


Рис. 211. Влияние пищевого условного рефлекса на движения желчного пузыря в норме (А) и после удаления премоторной зоны (В).

Сверху вниз: запись движения желчного пузыря; запись дыхания; отметка раздражения; отметка времени в секундах.

В опытах Прокопенко выяснилось, что повышение через некоторое время от начала опыта количества спонтанно отделяющейся желчи, обусловленное условнорефлекторным влиянием «пищевой обстановки», сохраняется и после двусторонней экстирпации премоторной зоны, но промежуток времени от начала опыта до появления условнорефлекторной реакции резко укорачивается в первые дни после операции, постепенно увеличиваясь в последующее время. Наблюдалось также увеличение количества отделенной за опыт желчи в первый период после операции.

В исследованиях Комендантовой и Дрягина можно было подметить более тонкие изменения деятельности почек, зависящие от клеток коры головного мозга. Приведенные выше данные этих работ находят свое объяснение в том, что меняются соотношения между фильтрацией и реабсорбцией. У собаки Цыганки по опыту Комендантовой в первый период после операции за 1-й час усилена фильтрация и относительно снижена реабсорбция, а в 3-й час опыта, наоборот, усиливалась реабсорбция и относительно понижалась фильтрация. Правда, не у всех подопытных животных результаты были однозначны, но все же указанные изменения выступали отчетливо.

Изменения в работе почек при экстирпации премоторной зоны довольно пестрые, и требуются еще дальнейшие наблюдения, чтобы установить закономерность топического значения влияний коры на течение процессов мочеобразования. Нужно только отметить важный факт, обнаруженный в опытах Комендантовой, что почка противоположной стороны удаленной премоторной зоны реагирует сильнее, чем одноименной стороны. Важно указать, что расстройство деятельности кишечника у животных с удаленными премоторными зонами в наших работах отметить не удалось.

Я должен сказать, что весь этот материал, касающийся последствий удаления премоторных зон, я считаю еще материалом предварительным. Уверенно могу лишь сказать, что корковые влияния на внутренние органы при этом сохраняются, могут подтвердить подчеркнутый Павловым факт как бы ослабления процессов торможения после хирургического вмешательства на головном мозгу (последнее обнаруживалось у нас при попутном изучении слюнных условных рефлексов, при изучении поведения собаки, делавшейся часто очень агрессивной, чрезвычайно прожорливой). Что касается выше сообщенных фактов, так сказать, частного характера, то их анализа я пока дать не могу. Во-первых, мы не знаем, являются ли изменения, найденные Булыгиным, Комендантовой, Слонимом и Ольнянской, специфическими именно для удаления премоторной зоны или же они обусловлены поломкой тонкой структуры головного мозга независимо от местоположения. Во-вторых, я не могу еще сказать, что вышеперечисленные факты являются всегда точно воспроизводимыми. У Булыгина, у Слонима было лишь по одной собаке, у Комендантовой результаты на разных животных в деталях не совпадали. Мы, можно сказать, воочию убедились в том же, в чем убеждались все физиологи, работавшие методом экстирпаций. Ни об одном из своих методов физиологи не сказали столько плохого, сколько о методе экстирпации, начиная с Людвига, сравнивавшего этот способ с попыткой понять механизм часов, ударяя по ним кузнечным молотом, и кончая И. П. Павловым, писавшим: «Большие полушария представляют собой сложнейшую и тончайшую конструкцию, произведенную творческой силой земной природы, а мы для ознакомления с ней обращаемся к ней с грубой формой разрушения, грубым валовым отторжением тех или других кусков ее» («Лекции», стр. 341). И в то же время ни один физиолог, изучавший головной мозг, не мог и не сможет обойтись без этого грубого, неадекватного, нефизиологического и все же необходимого и давшего много ценного метода. В том же положении стоим и мы. Изложенные факты являются в сущности лишь пробой. Мы установили, что в коре мозга нет очень точной, «точной» локализации механизмов регуляции внутренних органов. А дальше предстоит еще очень большая работа, чтобы установить, каково взаимоотношение различных участков мозга в осуществлении занимающих нас явлений.

## ГЛАВА XX

### ЗНАЧЕНИЕ КОРТИКАЛЬНЫХ РЕГУЛЯЦИЙ ДЛЯ БИОЛОГИИ И МЕДИЦИНЫ

В конце XIX и в начале XX века в области биологии были сделаны успешные попытки понять те высшие проявления деятельности животного организма, которые издавна именовались разумным поведением. Потребовались тысячелетия для того, чтобы сложились правильные методы для изучения всех форм поведения целостного организма и представилась бы возможность истолковать сложнейшие реакции животных при помощи ясного и точного физиологического понятия рефлекса.

Заслуга в этом направлении принадлежит двум представителям науки — Шеррингтону, истолковавшему элементарные реакции, осуществляемые при участии спинного мозга, и Павлову, давшему возможность при помощи метода условных рефлексов подойти к изучению высших форм рефлекторной деятельности, к изучению кортикальных рефлексов.

Столь плодотворные методы изучения сложнейших проявлений нервной деятельности позволили в дальнейшем расширить основные данные двух великих физиологов и применить их к познанию разнообразных сторон поведения целостного организма.

В настоящей заключительной главе я хотел бы представить, с одной стороны, теоретические выводы из физиологического исследования, посвященные высшему анализу и синтезу основных функциональных проявлений организма, а с другой стороны, указать на те практические применения полученных результатов, которые могут быть использованы биологами и врачами. Не претендуя на какую-то законченность и полноту в решении поставленных нами задач, я все же смею думать, что большой материал, собранный мной с сотрудниками, не может не повлиять на естественно-научное мировоззрение. В более узком, техническом смысле собранный материал дает возможность пойти дальше в познании еще неизведанных, но, может быть, самых важных сторон деятельности организма, составляющих всю суть, все могущество, всю красоту величайшего достижения природы — работы головного мозга.

Эмпирический материал, как бы он ни был велик и многообразен, всегда является относительным для познания действительности. Только творческое воображение позволяет выйти из рамок эмпирики и высказать гипотетические предположения для возможности дальнейшего продвижения опытного исследования.

Уже давно никто не сомневался, что высшая нервная деятельность — психическая — у высших животных и у человека связана с деятельностью больших полушарий головного мозга. Эта важная отрасль знания сделалась объектом изучения психологии. Физиология же всего около 70 лет назад получила первые доказательства связи деятельности двигательного аппарата с корой мозга. Казалось бы, должно было наступить объединение двух наук, изучающих одно и то же явление, но методы и основные установки были настолько различны, что этого не произошло. Бесспорной заслугой Павлова перед наукой и является создание единицы для измерения тех процессов коры мозга, которые физиолог может наблюдать и воспроизводить экспериментально.

Идея образования временной связи и выработки у животных искусственных условных рефлексов позволила приблизиться к подлинной реальной действительности и увидеть облеченными в пространственные и временные формы те явления, которые происходят в мозговой коре. Эти явления стали доступными для изучения в строго экспериментальной обстановке. В ближайшей и повседневной действительности жизни организма был подмечен новый класс явлений, до сих пор не оцененных и непонятных на протяжении тысячелетий. Павлов и его школа собрали колоссальный материал о том, что такое условный рефлекс и каковы законы его образования, течения и значения в нормальной деятельности, а также и в патологических ее отклонениях. Правила течения кортикальных процессов были зарегистрированы в опытах Павлова при помощи записи слюнной секреции. Малозначимый в физиологическом отношении орган — слюнная железа — стал классическим объектом павловских лабораторий и оказался удачным и благодарным по результатам эффектором. Столь обильный материал, собранный павловской школой, как при жизни И. П. Павлова, так и после его смерти его учениками, дал возможность расширить исследование и углубить идею о временных нервных связях, а самое понятие об условном рефлексе применить к

изучению многообразных органов и тем поставить новую задачу — определить, как связаны органы, скрытые в глубине тела, с внешним миром. По старой поговорке *mens sana in corpore sano* недаром жизнь «духа» связывалась с телесными отправлениями, а наиболее наблюдательные врачи в своих диагнозах, прогнозах болезни и лечении всегда принимали во внимание и использовали психические силы пациента.

Я думаю, что добытый нами материал убедительно говорит о реальном значении деятельности мозга для протекания всех процессов в организме, а в свою очередь весь «внутренний мир» организма, информируя кору мозга о своем состоянии в каждый данный момент, оказывает глубокое и многообразное влияние на кортикальные процессы. Что же это дало для наших представлений о деятельности самой коры мозга и расширились ли наши представления о тех сложнейших приспособлениях животного организма, благодаря которым так совершенно согласовано внешнее поведение целого организма с деятельностью его многообразных и сложных систем органов и тканей?

Условный рефлекс оказался действительно реакцией высшего порядка. На нашем материале можно было продемонстрировать, что как в экспериментальных условиях, так и в естественной, жизненной обстановке реакция на корковый раздражитель имеет сложный характер. Под влиянием условного раздражителя изменяется деятельность всего организма, всех органов и тканей. Кора мозга представляет самое обширное объединение приходящих через экстрарецепторы и интэрорецепторы импульсов. Нужно полагать, что способность образовывать временные связи присуща не только клеткам коры мозга. Для низших позвоночных — рыб и амфибий — таким свойством обладает промежуточный мозг, для птиц такую роль играет большой мозг, для млекопитающих таким органом является, несомненно, кора больших полушарий по преимуществу. Энцефализация функций во всем зоологическом ряду идет в восходящем порядке, от низших частей мозга к высшим. Весь материал, представленный нами, с несомненностью указывает на представительство в коре мозга висцеральных органов.

В коре мозга происходит объединение как «анимальных», так и «вегетативных» функций; в результате этого мы имеем грандиозную по своему объему реакцию организма. В результате условного раздражения в организме совершается событие, в котором в той или иной степени участвуют все или во всяком случае весьма многие рабочие аппараты. Это явление необходимо отметить, ибо оно имеет весьма важное значение в возникновении патологических состояний, о чем будем говорить дальше. Объем реакции на условный раздражитель зависит от силы раздражителя и от его биологического значения.

Опыты нашей лаборатории показали, что адекватность раздражителя для данного животного играет чрезвычайную роль. Выработать рефлекс можно только в том случае, если раздражитель адекватен рецепторам животного. Если же для данного животного раздражитель или какой-либо его компонент не адекватен, то рефлекс или совсем не образуется, или появляется через большое количество сочетаний и бывает непрочным и слабым. Если раздражитель не имеет точки приложения к рецептору и ко всей эфферентной системе от периферии до мозгового конца данного анализатора, то рефлекс и не образуется. Наряду с этим, если эффекторный путь в какой-либо его части не связан с эффектором, то временная связь не образуется. Например, применяя в качестве агента для образования условного рефлекса адреналин, можно выработать временные связи на ряд функций: сокращения гладкой мускулатуры, гликозурию, но не гликемию, которая, очевидно, обусловлена в конечном счете другим механизмом (опыты Гента, Савченко из лаборатории Галкина). Нужно допустить, что для возникновения такого сложного акта, каковым

является временная связь, нужно функционирование сложной афферентной системы и переключение импульсов коры мозга по определенному направлению в нижележащих мозговых подкорковых ганглиозных аппаратах (см. главу XII).

Несомненно, что дуга условного рефлекса имеет многоневронную цепь. Переключение с афферентного пути на эфферентный происходит в самой коре, в клетках, где представлены висцеральные органы. В этом смысле можно говорить, по примеру павловской лаборатории, о пищевом центре, водном центре и т. п., понимая, конечно, это не в смысле отдельных клеток или группы определенных клеток, реагирующих на то или иное возбуждение, пришедшее по афферентному пути, но как особую компоненту возбуждения с определенной способностью проведения и быстротой передачи процесса в подкорковые узлы, где происходит последняя стадия направления импульсов на рабочие пути к эффекторным органам. Мне кажется, нельзя представлять себе взаимодействие двух основных процессов возбуждения и торможения только в клетках коры мозга. Надо думать, что сложнейшая игра двух противоборствующих процессов происходит за время течения условнорефлекторной реакции в подкорковых центрах. Не надо забывать, что каждый условный рефлекс это не тот феномен, который мы изучаем на спинномозговом или децеребрированном животном; он является результатом вовлечения в деятельное состояние целого ряда афферентных систем как экстра-, так и интрацептивного поля. Иначе сказать, каждый рефлекторный акт на целом, нормальном животном состоит всегда из условной и безусловной части. Если мы и можем получить безусловный рефлекс при нарочитом раздражении, то при следующей пробе того же рефлекторного акта уже образуется наложение условной, т. е. корковой, части процесса. Многим исследователям (Глей, Ленгли, Винзор и ряду наших неврологов) не удавалось у взрослого человека выработать слюнной условный рефлекс. В наших исследованиях мы натолкнулись также на препятствие к выработке обменного условного рефлекса. Дело оказалось простым. У человека, а вероятно, в некоторых случаях и у животных, при определенных условиях экспериментирования образующийся рефлекс затормаживается. Нужно полагать, что мы часто не видим сложнорефлекторного акта в его целостной форме, так как он является всегда в какой-то степени заторможенным со стороны коры больших полушарий.

Удивительно, что ничтожные по своим размерам небольшие группы клеток коры производят колоссальные действия в огромных по сравнению с ними органах и тканях, — это они направляют силу мышц и секреторных актов туда, куда нужно в данный момент. Было бы, вероятно, невозможно привести в действие или остановить мощный процесс моторного или секреторного характера, если бы весь сложный кортикальный акт осуществлялся только по нервнопроводниковым путям. Как я уже указывал, временная связь неизменно осуществляется и по гуморальным путям. Коровый стимул приводит в действие ряд инкреторных органов, а гормоны в свою очередь оказывают свое действие через кровь на целую систему органов. Вот почему условнорефлекторная реакция имеет такой большой объем. Гормоны возбуждают к действию все необходимые органы и ткани для выполнения сложного поведенческого акта, они способствуют завершению и сохранению на определенный срок той констелляции, которая необходима для выполнения сложной функции. Гормональное влияние направлено также на координирование одних органов с деятельностью других, принимающих участие в осуществлении какого-либо условного рефлекса.

Гормон сам по себе не мог бы вызвать ту деятельность, которая необходима в данный момент, и не явился бы искрой наподобие «запала»

в моторе, если бы не появился в определенный момент и в месте соответственно особому характеру уже пущенного в ход процесса. В этом смысле гормональная часть условнорефлекторного акта является важным участником разыгрывающегося процесса. Нет ничего удивительного в том, что гормональная система всегда связана в своей деятельности с нервной системой, так как, например, вещество задней доли гипофиза и мозговое вещество надпочечников представляют собой модифицированные части нервной системы. Подобно тому как миниатюрная секреция медиаторов в синапсах самой нервной системы определяет течение процесса возбуждения, так в большом и широком масштабе выброшенный в кровь из инкреторной железы гормон вовлекает в реакцию целые системы органов. Поскольку кора головного мозга является высшим координирующим центром, понятно, что этот важный нервный регулятор должен быть связан детерминативно с тем жидкостным регулятором, который представляет наиболее мощное выражение химической настройки метаболических процессов. Эта корреляция двух систем — нервной и гуморальной — осуществляется в самом высшем отделе нервной системы, почему эта форма деятельности и может быть принята как выражение единства организма, как явление величайшей организованности, обеспечивающей самые сложные проявления жизни. Баркрофт оценил единение нервного и гуморального факторов и сказал: «Постоянство внутренней среды регулируется высшими отделами центральной нервной системы, и как общее правило при изменении среды за пределы физиологических границ страдает высшая часть центральной нервной системы. Постоянство внутренней среды, короче говоря, является условием психической деятельности». А для поддержания постоянства внутренней среды в свою очередь необходима сочетанная деятельность нервной и гормональной системы. Чрезвычайно важно вспомнить, что гормоны оказывают огромное влияние на возникновение и течение кортикальных реакций. Всякое нарушение какого-либо инкреторного органа неизбежно вызывает нарушение деятельности коры (работы Б. Завадского, Красногорского, М. К. Петровой, Архангельского и др.).

Временная связь как обширная по своему объему реакция организма обладает не только большим пространственным диапазоном, но чрезвычайно характерна и разнообразна по своим временным отношениям. Скорость пускового механизма подвержена значительным изменениям. Мои опыты с М. К. Петровой (подкрепленные и другими сотрудниками) по измерению латентного периода показали, что пуск кортикального регуляторного механизма совершается быстро. Величина латентного периода находится в зависимости от биологических свойств эффекторного аппарата. Это разнообразие скоростей ответа при действии условного сигнала, несомненно, связано с биологическим свойством и значимостью данной временной связи. Естественно, что защитная функция организма, обеспеченная со стороны внутренних органов кровью и ее распределением, должна быть более быстрой, чем, например, секреторная функция почек или печени, поэтому и скрытый период условленного рефлекса на сосудистые рефлексы меньше, чем на почечные или печеночные.

Можно различать органы быстрой реакции на агенты внешней среды и органы замедленного ответа на запросы аппаратов, находящихся в непосредственном контакте с внешней средой. Однако все внутренние органы принимают участие в осуществлении сложнорефлекторных реакций. Каждый орган в меру своего функционального значения отсчитывает срок вступления в реакцию. Рассматривая течение условной реакции с точки зрения категории времени, мы вступаем в новую область физиологических реакций. Условный раздражитель,

подействовавший одну секунду или даже доли секунды, приводит в действие целый цикл процессов. Достаточно короткого толчка с корковых клеток, чтобы произошли события в жизни организма в той последовательности, которая была создана при образовании временной связи, покоящейся на базе безусловного рефлекса. Нужно полагать, что образование циклов течения реакции в органах связано не только с автоматической деятельностью субстрата реагирующего органа, но и с деятельностью тех участков мозга, которые отражают состояние внутреннего хозяйства организма. Последовательность событий внешнего мира находит отражение в течении жизненно важных процессов через высший регуляторный орган — кору головного мозга. Ритмика процессов, совершающихся в почке (Цитович, Быков, Лидская и др.), в желудочно-кишечном канале (Болдырев, американские исследователи), в нервных центрах (Гассер, Эрлангер, Белер, Эдриан) и в ряде других органов связана с событиями, действующими из внешнего мира. Интероцептивные сигналы в центры, вероятно, оказывают также влияние на определенный ритмический ход процессов обмена, возбудимость центральной нервной системы и т. п. (см. главу о ритмике). Таким образом, ритм процессов внешней природы, а также ритмическая деятельность висцеральных органов получают отражение в ритме процессов, совершающихся в центральной нервной системе. Происходит «усвоение ритма» (Ухтомский) не только в микроинтервалах времени, но и в макроинтервалах. Я хочу подчеркнуть значение того факта, что кратковременное воздействие на кору мозга может вызвать длительные, стационарного характера, изменения во всем организме.

Такое возникшее со стороны мозговой коры длительное изменение состояния ряда аппаратов (проявляющееся в сдвиге обмена веществ) можно, как об этом уже раньше упоминалось, мне кажется, отнести к случаям *Dauererregung*, приобретающим в современной физиологии все большее и большее значение (ср. явления тонуса, центрального регулирования ряда сезонных колебаний). Здесь наши факты вплотную подводят нас к замечательным работам проф. Н. Е. Введенского, видевшего в длительных, стационарных возбуждениях одну из важнейших (и, может быть, первичную) форму реагирования возбудимых тканей на раздражители. В физиологии «вегетативных» процессов такие длительные, стационарно удерживаемые изменения состояний выражены, конечно, резче, чем в двигательном аппарате, направленном на установление быстро колеблющихся во времени соотношений с окружающей средой. В полученных нами фактах я вижу указание на то, что быстрые фазнотетанические реакции не являются единственным и исключительным выражением деятельности головного мозга, так как кора мозга может вызывать длительные, стационарно удерживающиеся сдвиги в состоянии всех органов.

Эти длительные сдвиги во внутренних органах, приводящие к изменению общего состояния организма, могут, как мы видим, являться благоприобретенной, новообразованной реакцией организма, возникающей благодаря работе головного мозга по принципу образования временной связи. Понятие тонуса (неразрывно связанное с представлением о *Dauererregung*), быть может, приложимо не только к длительному укорочению мышц, но и к длительным сдвигам обмена веществ и другим процессам, происходящим во внутренних органах и тканях. Субординация центров есть не что иное, как тоническое влияние высших отделов центральной нервной системы, начиная с коры головного мозга. Возможно, что это явление не есть врожденное, видовое свойство, а свойство, образующееся в процессе опыта. Если рефлексы низшего порядка имеют сегментарный характер, то кортикальный рефлекс имеет значительно большую площадь распространения, обнимающую в сущности всю нервную сис-



тому, да и не только ее, особенно если принять во внимание гуморальную часть временной связи — распространение выброшенного в кровь гормона. Выделенный под влиянием коркового импульса гормон оказывает влияние не только во время поступления в кровь, но и продолжительное время после этого, размещаясь по кровяным депо или путешествуя по нервным проводникам, как, например, тироксин. Наша сотрудница Прибыткова установила, что тироксин оказывает влияние на течение условных рефлексов в продолжение 3—5 дней после введения его под кожу. Это хорошо согласуется с наблюдением другой сотрудницы Потаповой, которая установила, что при введении животному тироксина под кожу потребление мозговой ткани  $O_2$  повышено в течение 3—4 дней. Нужно полагать, что возбудимость корковых клеток в этот период повышена и субординационное влияние на состояние всех клеток, выражающееся в изменении проницаемости электрических потенциалов, поддержания структур, может быть в определенный момент увеличено, а в других случаях понижено.

Мы приводили много примеров зависимости висцеральных процессов от изменения деятельности высших отделов центральной нервной системы. Эти изменения выражаются не только в извращении функциональной топики, но и в изменении изохронизма последовательно протекающих процессов в органе. Я уже указывал, что при нарушении деятельности коры мозга в функциональной деятельности почки наблюдается гетерохронизм процессов фильтрации и реабсорбции. Другой пример—это дискинезия в работе моторного аппарата желудка и кишечника при действии корковых импульсов у собак с удаленной премоторной зоной. Дальше я буду говорить о расстройстве сложных актов в деятельности пищеварительных желез и двигательного аппарата. Функциональные нарушения создаются не только искусственно и нарочито в эксперименте, но могут возникать и в нормальной жизнедеятельности в зависимости от агентов внешней и «внутренней» для животного среды. В лабораториях Павлова были созданы неврозы у животных при столкновении на коротком по времени промежутке процессов возбуждения и торможения или при действии сверхсильных для данного животного раздражителей. Мы имеем материалы, указывающие на возникновение невротических состояний и при других ситуациях, о чем будет речь ниже. Я хочу сейчас отметить, что возникновение тонического состояния коры и его изменения зависят от действия на животное не только экстероцептивных, но интероцептивных раздражителей. Импульсы от интерорецепторов, как было показано в опытах Айрапетянца, Рикль, Черниговского и других наших сотрудников, доходят не только до стволовой части головного мозга, но и до коры больших полушарий. Перманентная стимуляция коры мозга от переменного состояния органов и их рецепторных аппаратов создает в коре, наравне с экстероцептивной стимуляцией, уровень тонуса, в свою очередь оказывающего влияние на периферические рабочие аппараты. Создается своего рода «нервное кольцо», как говорил об этом еще Чарльз Белл, когда нерв от мозга несет приказание мышце, а другой «нерв» проводит ощущение от состояния мышцы к мозгу. «Если круг прерван перерезкой отвечающего нерва, то движение прекращается, если перерыв осуществлен разделением другого нерва, то угасает ощущение состояния мышцы и не происходит больше регулирования деятельности». Это указание важно не только тем, что здесь впервые сказано о существовании чувствительности внутренних органов; еще важнее, что в этом указании чувствительность рассматривается как повод к регуляции определенной деятельности.

Указание на роль интерорецепторов как исходного пункта возникновения ощущений было сделано еще отцом русской физиологии И. М. Сеченовым. В своем замечательном трактате «Рефлексы головного мозга»

Сеченов писал: «К разряду явлений самосознания относятся те неопределенные, темные ощущения, которые сопровождают акты, совершающиеся в полости органов груди и живота...» Факты, которыми переполнена патология человека, явным образом указывают на ассоциации этих темных ощущений с теми, которые даются органами чувств. К сожалению, относящиеся сюда вопросы чрезвычайно трудны для разработки и поэтому удовлетворительное решение их принадлежит будущему. А решение было бы в высшей степени важно, ибо они «...представляют один из самых могучих двигателей в деле психического развития». С момента появления «рефлексов головного мозга» (Сеченов) до последнего десятилетия, т. е. в течение 75 лет, наши знания о «темных ощущениях» обогатились очень мало. Хотя в этом можно видеть необходимый исторический этап, однако остается фактом отставание нашей науки в деле объективного раскрытия нервно-психических элементов внутренней среды животного. Что же сделала в этой области психология? Я вынужден и сегодня повторить звучащий горечью старый ответ одного из крупнейших представителей психологии прошлого столетия знаменитого Уильяма Джемса: «Психология представляет кучу сырого материала, разногласию... ни одного закона. Можно привести очень много удачных и метких выражений, красивых и остроумных по форме, но, к сожалению, делу-то мало помогающих. Вот, например, прекрасное выражение известного психолога и психиатра Модслей: «Печаль, которая не проявляется в слезах, заставляет плакать другие органы».

Изучение интероцептивных механизмов послужило также предметом суждения выдающегося представителя павловской школы Л. А. Орбели, который в 1932 г. в таких словах характеризовал состояние науки по этому вопросу: «Можно думать, по аналогии с другими органами, например, с верхними отделами пищеварительного канала, что эти отделы нашего тела посылают волокна в головной мозг, а может быть, имеют и корковое представительство. При известных условиях мы получаем болевые ощущения со стороны внутренних органов, но они протекают своеобразно, иначе, чем болевые ощущения, вызванные раздражением в поверхностных частях тела. Кроме того, мы знаем субъективные состояния неопределенного характера, которые мы относим к тем или иным частям нашего тела, например, к брюшной полости, к грудной области, к области печени, легких и т. д.». Дальше он говорит: «...возможно, что это есть показания, исходящие из интероцептивной системы — чувствительной системы наших внутренних органов и внутренних частей нашего тела. Но сказать это с уверенностью не представляется возможным». Нужно поражаться, как два приведенных замечания Сеченова и через 75 лет Орбели выражают одну и ту же мысль о беспомощности экспериментальной науки подойти к решению вопроса о «внутренних ощущениях» и их роли в психических процессах. Хотя И. П. Павлов и говорил, что «...анализ каких-либо внутренних явлений будет несравненно более скромный. Пока никаких других анализаторов этого рода, кроме двигательного, по методу условных рефлексов не констатировано». Однако он дальше пишет: «Нет сомнений, что и этот ряд исследований попадает, наконец, в физиологию условных рефлексов». Я полагаю, что теперь этот ряд исследований вошел в физиологию. Нет сомнения, что в организации ощущения и в формировании других, более сложных психических реакций интероцептивные сигналы играют не последнюю роль. Уже Сеченов писал: «Между явлениями есть и большая разница со стороны осложнения их актами сознательного чувствования и вмешательством воли. Одни (например, действие желудочного жома или отделение желудочного сока) лежат вне сферы обоих влияний, другие, не подчиняясь воле, требуют, повидимому, сознательных ощущений (чувство тошноты и рвоты). На границе между этой категорией регулирующих и последующей мы

ставим акты опорожнения мочевого пузыря и прямой кишки. Чувствование, которым начинаются акты, здесь уже всегда сознательное и сигнальное значение его выступает с особой ясностью».

«Вторую категорию регуляций представляют так называемые системные чувства с их двигательными влияниями. Общим фоном для относящихся сюда многообразных проявлений служит то смутное валовое чувство, которое мы зовем у здорового человека чувством общего благосостояния».

Очевидно, многие импульсы этого рода можно причислить к подпороговым импульсам, которые, суммируясь, могут заставить считаться с собой кору мозга.

Отдельные же формы интероцептивных импульсов могут быть причислены к тем стимулам, которые образуют подсознательные процессы, — стимулирующие влияния, идущие из внутренней среды организма, в конечном счете могут быть так настойчивы и навязчивы, что нервные центры не могут их игнорировать. Создающиеся в коре функциональные интероцептивные поля оказываются иногда мощными факторами в формировании поведения; при этом раздражения, приходящие из внешней среды, оказываются вовлеченными как активные пособники в развертывающуюся сложную реакцию. В коре образуются функциональные компоненты, сложившиеся из взаимоотношений между двумя родами стимуляций; может наступить и борьба двух активных очагов, возникших от стимулов из внешнего и внутреннего мира животного. Как уже было показано в разнообразных опытах, дело кончается или конфликтом двух стимуляций, результатом чего может быть развитие торможения, или преобладанием одной из стимуляций в зависимости от времени и места их встречи.

Импульсы, рождающиеся во внутренних рецепторных аппаратах при непрерывно меняющихся условиях давления, температуры и химической среды, играют, таким образом, существенную роль в актах высшей нервной деятельности. Нужно признать, что каждая вновь образующаяся временная связь является комплексной, замаскированной включающей и стимуляцией из внутренней среды. Таким образом, временная связь это не рефлекс в общепризнанном понимании, а сложная реакция более высшего порядка, хотя и сходная по некоторым чертам с обычным рефлексом. Поэтому временная связь является переходным звеном между рефлексорными процессами и психическими явлениями в животном организме. Механизм образования и течения этой сложной реакции дает возможность ближе подойти к тому явлению, которое субъективно мы оцениваем как ощущение. У некоторых исследователей есть стремление свести чувствительность к рецепции; это было бы неправильно именно потому, что в механизме явления чувствительности лежит сложный процесс экстеро- и интероцепции с вовлечением в процесс гуморальных факторов. Было бы ошибочно идентифицировать условный рефлекс с представлением психологов об ассоциации по смежности или по последовательности. Мне кажется, что явление временной связи значительно шире по своему объему, так как она включает в себя не только сложной нервной фактор, но и гуморальный.

Задачей дальнейших исследований является раскрытие механизмов этих процессов различной сложности и объема. Предстоит еще большая работа уточнить и анализировать временные связи во всех звеньях пути и временных отношений. Чтобы мыслить понятиями, адекватными данной категории процессов, нужно было иметь единицу измерений изучаемых явлений, что и было сделано Павловым в методе образования кортикальных рефлексорных процессов. Уже на данном этапе исследования представление Джемса о том, что «мы печальны, потому что мы плачем», отвергнутое многими психологами и физиологами, имеет свое серьезное

обоснование. Эмоциональные состояния гнева, страха, боли, печали и отвращения столь сложны, что для своего проявления требуют участия не только одной какой-либо области нервных центров, а затрагивают всю нервную систему целиком. Предположение Шеррингтона, Кэннона и др. о том, что и без коры мозга может проявиться гнев у животного, не может быть принято, так как оно не отражает действительности в полной мере. В нормальных условиях эмоция с полным своим содержанием может осуществляться только при участии безусловных и условных рефлексов, притом как экстероцептивного, так непременно и интероцептивного происхождения. Отсюда неизбежно вытекает, что в коре головного мозга представлены и безусловные, врожденные реакции животных, на фоне которых при взаимодействии со средой неизбежно в первый же период индивидуального существования возникают и условные связи.

Таким образом, эмоцию можно считать сложной реакцией организма, в основе которой лежат комплексные безусловные и условные связи экстеро- и интероцептивного происхождения. Джемс не прав потому, что он выкинул из представления о возникновении эмоциональной реакции условную связь экстероцептивного происхождения, а сделал упор только на вторую сторону сложной реакции интероцептивного происхождения. Я позволю себе еще раз напомнить о существовании связи между интероцептивными условными рефлексами и экстероцептивными, а именно указать на тот факт, что при действии интероцептивного сигнала можно часто видеть ориентировочную реакцию животного, направленную на внешний предмет или на поверхность своего тела, т. е. на такие стороны реагирования, которые, несомненно, являются продуктом корковой деятельности на основе сигналов из внешнего мира. Комплексный характер эмоциональных проявлений подтверждается еще и тем, что такие сложные эмоции, как половая, совершенно отсутствуют у декортицированных животных. Я полагаю, что в формировании ощущений и эмоциональных проявлений внутренние органы участвуют не только под влиянием импульсов, направленных из центра, но при помощи импульсов из собственных рецепторных аппаратов; только в этом случае и может возникнуть ощущение или эмоциональная реакция, подкрепленная, кроме того, еще и со стороны гуморальной системы. Недаром инкреторные органы несут свою вторую служебную роль внутренних рецепторов, связанных не только с подкорковыми центрами, но, вероятно, и с корой, хотя бы и через промежуточную инстанцию. Рецепторный аппарат инкреторного органа может через центры регулировать свою секреторную деятельность, а своим секретом влиять на центральную нервную систему, так что в условнорефлекторной реакции мы имеем ряд круговых циклов чрезвычайной сложности, разгадка которых, несомненно, прольет свет на те загадочные до сих пор явления, которые были совершенно недоступны опытным наукам. К таким явлениям относятся сновидения, обуславливающиеся в значительной мере импульсами, поступающими из внутренних органов, например, из наполненного желудка, мочевого пузыря и т. п. К таким же явлениям относятся так называемые «общие чувства»: голод, жажда, тоска, страх смерти и многие другие, еще не ясные в своем происхождении состояния. Недаром еще Биша писал: «Мозг никогда не затрагивается страстями, исключительное место которых представляют внутренние органы». Такой исследователь, обладающий огромной эрудицией во всех областях знания, как Спенсер, сказал, что ощущения внутреннего характера «причинаются раздражениями концов нервов, распределенных внутри тела». Клиницист Браун говорит, что чувство страха является «существенным свойством сердечной психики», что, по физиологическим понятиям, должно быть связано с интероцепцией сердца. Наш крупный клиницист Г. Ф. Ланг не раз в беседах со мной указывал,

что чем больше он проникает в этиологию заболеваний сердца, сосудов и других органов, тем больше он склонен придать значение нервному фактору; я прибавлю, несомненно, тем «чувствительным» приборам, которые в огромном количестве заложены во внутренних органах. Возникновение патологических явлений в органах и тканях идет часто незаметно, постепенно накапливаясь, и в результате обнаруживается в виде дистрофического процесса, часто как будто непонятного по своей этиологии. Отсюда родилось и самое представление о трофике как об особой форме заболеваний, связанных с поражением трофических аппаратов — периферических проводников особого рода и трофических центров. В наиболее ясной и по тому времени понятной форме блестящие опыты были сделаны Павловым, который показал изменение силы сердечных сокращений от раздражения специальных волокон, подходящих к сердцу по симпатическим проводникам. Вся последующая история учения о трофической нервной системе, как я уже выше отмечал, не могла признать правильным такое толкование наблюдаемых явлений. Орбели пришлось для объяснения усиливающего действия симпатического нерва в период утомления мышцы создать представление об адаптационно-трофической роли симпатической системы. Представления Орбели об адаптационно-трофической роли симпатической системы были подкреплены наблюдениями в его лабораториях над другими функциональными отправлениями. Сперанский, изучая роль нервной системы в патогенезе патологических процессов, высказал положение о нервно-трофическом компоненте как об основе патологических процессов. Сперанскому казалось, что на основе этого положения как центрального пункта всей патологии можно объединить бесчисленное количество сложных явлений вокруг общего центра. Н. А. Попов и его сотрудники представили большой материал, обнаруживающий, что передний мозг у птиц, кроликов и др. принимает участие в регулировании обмена веществ в организме.

Основное свойство этой регуляции, по Попову, это его универсальность, а также вариабильность и способность на большую перестройку. Все приведенные взгляды на нервную регуляцию обменных процессов выражены в общей форме. Раскрытие механизма осуществлено только в исследованиях Орбели. Вопросы, затронутые упомянутыми исследованиями, необычайно сложны и требуют очень тщательного экспериментального анализа, чтобы дать синтетическое представление о сложнейших регуляторных приспособлениях организма. Несмотря на ценный материал, накопленный до настоящего времени указанными исследователями, мы еще не имеем определенного взгляда на так называемое трофическое влияние.

Что же можно уподобить старому взгляду о нервной трофике с нашей современной точки зрения?

Трофическое действие — это не что иное, как влияние на метаболизм ткани. Физиологический покой характеризуется отсутствием внешних проявлений специфической деятельности, отсутствием изменений в клетках, которые можно констатировать от момента к моменту при помощи обычно принятых показателей (токи действия, термические изменения, выведение секрета или механическое действие). Но при этом, само собой разумеется, при видимом покое в клетках идет особая деятельность, которая характеризует клетку как живую систему. Живая система представляет комплекс явлений, который мы учитываем по конечному результату и возможности клетки реагировать на приложенный к ней извне агент.

Энергия, которая требуется для поддержания «покойного состояния», играет роль в специфической деятельности клетки, обеспечивая последовательность событий при ее рабочем состоянии. В железах идет непрерывно подготовка секрета, в мышцах — ряд последовательных невидимых явлений для выполнения будущей механической работы. Уро-

вень этих «покойных состояний», включая сюда и поддержание клеточных структур, изменяющихся непрерывно как в покое, так и во время специфической деятельности, может изменяться как в сторону повышения, так и в сторону снижения, а поддержание уровня покоя на определенной высоте может быть обеспечено нервно-гуморальной регуляторной системой. Я уже выше писал, что корковые клетки могут изменить уровень своего состояния на весьма длительное время. Эта реакция носит характер тонического, длительно протекающего процесса и, по всей видимости, нуждается в весьма малом расходе энергии. Как только появляется необходимость для мышцы или железы начать специфическую деятельность при действии на организм раздражения, падающего через экстеро- или интерорецепторы, обмен претерпевает изменение, как было установлено в нашей лаборатории, и уровень покоя изменяется еще до выполнения работы. Дальнейший ход процесса приводит в действие специфические рабочие аппараты органа, и процесс из непрерывного переходит в фазно-тетанический в мышце или в секреторноотделительный в железе. Непрерывно работающий орган при изменении уровня состояния может усиливать или ослаблять свою рабочую силу. Настройка уровня покойного состояния зависит в значительной степени от кортикальных стимуляций и связана с изменяющимися условиями внешней среды. Под влиянием условных сигналов происходит срочная перестройка уровня покоя, и в таком виде процесс в некоторых органах поддерживается длительное время, особенно в органах, работающих непрерывно, а в скелетной мышце срочная перестройка уровня покоя ведет к переходу на специфическую работу. Весь ход процесса и использование рабочих ресурсов также зависят от кортикальных стимуляций; в одном случае энергия черпается из одних источников, а в другом — из других вещественных ресурсов. Какими же нервными и гуморальными путями обеспечивается такое удивительное приспособление работающих органов к переменным состояниям внешней среды? Мне кажется, что гармоническое сочетание факторов внешнего мира с внутренней средой осуществляется метаболическими нервами по принятой терминологии — трофическими нервами.

К какого же сорта проводникам относятся метаболические нервы — к соматическим или автономным? И к тем, и к другим. Я уже высказывал положение, что к рабочему органу могут быть брошены импульсы как по соматическим, так и по вегетативным проводникам. Исторически сложилось так, что оба сорта проводников снабжают органы, и в рабочем комплексе участвуют обе системы проводников, а в центральных нервных станциях происходит объединение поступающих из различных афферентных систем информации. Это объединение в высшем его выражении и совершенстве происходит в коре головного мозга. Здесь то именно и происходит сопоставление того, что пришло из внешнего мира, с тем, что в данный момент поступает из внутренней для животного среды. Удачное разрешение огромного количества информации из той и другой среды и определяет судьбу реакции организма в среде и к среде. Наши знания в этой области еще очень малы, и нужно принять положение Шеррингтона, который говорит, что понять психическую (по-нашему, высшую нервную) деятельность мы скорее сможем в том случае, если узнаем организацию мозговой коры, чем если изучим функцию отдельной клетки коры. Наши воззрения на деятельность коры в связи с представительством внутренних органов и объединением в корковых функциональных полях двух информации из внешней и внутренней среды в какой-то мере, мне думается, увеличивают запас наших знаний в этой важной области. Большая роль принадлежит участию в кортикальной регуляции гормонального фактора. Сигналы внешнего мира через кору мозга связаны со всей гормональной системой организма, но в естественных условиях она не непосредственно оказывает

свое действие на поведение целого организма, а через высший нервно-регуляторный механизм.

Нельзя, конечно, совершенно отмахнуться от вопроса о том, каковы же функциональные особенности корковых клеток.

Все наши эксперименты показывают, что корковая клетка реагирует на ничтожную абсолютную силу раздражителя и, что особенно надо еще раз оттенить, продолжительность действия раздражения не играет роли в дальнейшем течении иногда очень длительной реакции. Время скрытого периода условного двигательного рефлекса может быть очень коротким. При повторении условного раздражения латентный период укорачивается до 0,04 секунды, т. е. до величины латентного периода спинномозгового рефлекса, несмотря на значительно более сложную рефлекторную дугу. Скрытый период необычайно вариабелен в зависимости от того, с каким эффекторным аппаратом мы имеем дело. В этом смысле я и писал, что каждый орган отсчитывает время по-своему. Такая высокая чувствительность корковых клеток и огромный диапазон в скорости передачи импульсов коры на эффекторы определяют роль и значение кортикальной регуляции в работе внутренних органов. Благодаря этому свойству и действуют в коре два механизма: пусковой — для срочного и быстрого реагирования и корригирующий — для непрерывной и более точной работы внутренних органов в зависимости от предшествующего жизненного опыта. Как уже было мной указано, в создании ритмики процессов, текущих в зависимости от требований внешней среды, в первую очередь принимает участие кора головного мозга. Усвоение нервными клетками ритмических раздражений внешнего мира, надо думать, наиболее совершенно именно в высших этажах нервной системы и основано на функциональных свойствах нервной системы. Недаром природа построила органы и ткани из множества отдельных единиц, которые могут производить работу попеременно. Нервной системе как бы предоставлена возможность или вовлекать в деятельность большее или меньшее количество функциональных единиц, или же усиливать работу каждой единицы. Как же этот процесс происходит?

Можно было думать, что с увеличением силы раздражения увеличивается возбуждение и в каждой отдельной физиологической единице. Но допустимо было сделать и другое предположение, что с увеличением силы раздражителя увеличивается частота импульсов в элементарном нервном образовании. Второе предположение и оправдалось как в целом ряде исследований зарубежных ученых, так и в экспериментах наших сотрудников. В. Е. Делов в своих опытах, а также в опытах при участии В. С. Шевелевой установил, что токи действия одиночного нервного волокна при раздражении постепенно увеличивающейся силой увеличивают свой ритм; одновременная запись механического эффекта на нервно-мышечном препарате лягушки показывает рост высоты сокращения. Значит, сила ответа на увеличивающуюся силу раздражителя растет за счет учащения ритма возбуждения. Это чрезвычайно важное наблюдение было затем подтверждено в опытах Ухтомского и Гуляева и других исследователей. Идентичную картину наблюдали в лаборатории Орбели, Гершуни и Латманисова.

Градация ответной реакции мышцы, а также и железы, как это было показано в старых опытах Введенского на слюнной железе, а в последнее время моим сотрудником Баюиным, покоится на основном свойстве нервной ткани — воспроизведении ритмов возбуждения в довольно широких пределах. Этим свойством обеспечивается и переход от оптимального ритма к пессимальному, что ведет к процессу угнетения возбуждения и к торможению эффекта, как это блестяще обосновал в свое время в своих классических работах Н. Е. Введенский.

В опытах Делова отчетливо установлено, что пессимальный эффект связан с замедлением ритма (рис. 212). Временные отношения, таким об-

разом, определяют не только скоростную часть процесса, но и его силу; отсюда огромное значение способности нервной ткани ритмовать падающие извне раздражения и создавать оптимальные нервные ритмы для осуществления столь сложной деятельности различных функциональных отделов и их взаимной увязки. Наибольшее значение в создании нервных ритмов, очевидно, и принадлежит клеткам коры головного мозга, которые через экстра-рецепторы непосредственно воспринимают ритмы процессов окружающей организм среды. Концепция школы Введенского, признающая за временем значение фактора, определяющего формирование физиологического эффекта, увлекала меня со студенческих лет<sup>1</sup>. А теперь я думаю, что можно нашим материалом подтвердить основное положение о роли физиологического интервала и добавить к имеющимся данным, что основное свойство клеток коры мозга — это необычайная их способность отражать в широком диапазоне ритмы раздражений и трансформировать их, создавая оптимальную физиологическую ритмику для наиболее благоприятного протекания процессов как в скелетной мускулатуре, так и во всех обслуживающих ее внутренних органах.

В поведении целого организма ритмические процессы внешней природы играют огромную роль в периодичности сложных функциональных

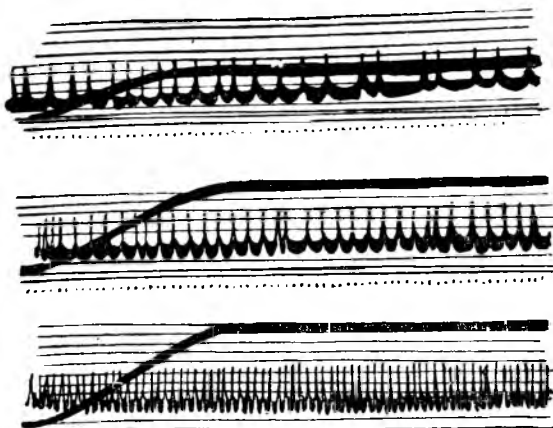


Рис. 212. Три последовательные регистрации электрического и механического эффекта мышцы при раздражении одиночного нервного волокна соответственно на 5, 10 и 15 мм выше порога. Частота раздражения — 100 в секунду (нервно-мышечный препарат с искусственно изолированным двигательным нервным волокном).

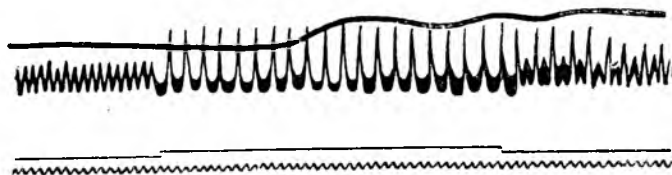


Рис. 213. Пессимум и оптимум на нервно-мышечном препарате с одиночным нервным волокном при частоте тетанизации 100 в 1 секунду. Сигнальная линия повышением отмечает переход от пессимальной к оптимальной силе раздражения. Отметка времени — в сотых долях секунды.

отделов. Самое возникновение периодической деятельности, как показывают новейшие экспериментальные данные, связано с механизмом временных связей. Я уже описывал опыты Щербаковой об изменении суточной кривой температуры у обезьян под влиянием оптических условий раздражений. В опытах Щербаковой кортикальные стимулы оказались значительно более действенными, чем стимулы нижележащих центров. Оказалось возможным при помощи образования временных

<sup>1</sup> Мне радостно и приятно было слышать от выдающегося представителя школы Введенского акад. А. А. Ухтомского лестную оценку части наших работ, построенных на основных идеях Введенского.



связей переделать двухфазную кривую температуру суточного периода в четырехфазную кривую и таким образом создать для животного из одних суток как бы двое физиологических суток. Несомненно, что температура тела связана с рядом других основных процессов, имеющих суточную периодичность.

Работы наших сотрудников Ольянской, Слоним, Щербаковой, Царевой-Поповой и др. дали значительный физиологический материал для понимания экологии животных. Экологические условия существования обусловили в процессе формирования данного вида не только возникновение врожденных безусловных рефлексов, но и всю сложную систему отношений между корой головного мозга и протеканием висцеральных функций.

Исследуя терморегуляцию животных, акклиматизировавшихся в разных температурных условиях среды, Слоним и его ближайшие сотрудники смогли заметить, что чем совершеннее приспособление животных к высоким или низким температурам, тем больше зависимость терморегуляторных приспособлений от высшего отдела центральной нервной системы. Чем больше выступает энцефализация данной функции, тем больше зависимость терморегуляции от предшествующего индивидуального опыта животного. У форм, менее приспособленных к колебаниям внешней температуры, вся тяжесть приспособления падает на свойства самих рабочих тканей, тогда как у более совершенно приспособившихся к температурным колебаниям среды животных терморегуляторные приспособления обеспечиваются центральными нервными приборами. Как было показано в опытах Слонима, в этом случае выступает роль коры головного мозга, и терморегуляция обеспечивается действием агентов внешней среды по принципу временной связи.

Уже в классической физиологии были попытки оценить роль коры головного мозга в рефлекторной регуляции так называемых акциальных процессов. Например, Риппе выступил с новым понятием «психического рефлекса», учитывая в этом акте и значение следов прежних раздражений. Это же положение можно встретить у ряда более ранних физиологов. Без сомнения, индивидуально приобретенные реакции связаны с наследственно передаваемыми безусловными рефлексами. С этой точки зрения регуляция тепла в организме и приспособление животных к климатическим условиям представляют сложнейшую регуляторную систему, отражающую как филогенетические отношения вида к среде естественного обитания, так и индивидуально приобретенные условно-рефлекторные механизмы. Изучение экологии и ареала распространения животных может быть построено в настоящее время не только на данных морфологии, но и на физиологической основе поведения целого организма.

Выработанные в процессе эволюции терморегуляторные приспособления не могут полностью обеспечить существование организма в меняющихся условиях среды; в этом случае для обеспечения целостности организма и выступает индивидуально приобретенное регуляторное приспособление, обеспеченное высшим отделом центральной нервной системы.

За последние годы ряд иностранных исследователей (Биссоннет, Ливеллин и др.) высказали мысль о влиянии света на половую функцию через гонадотропное действие гипофиза, а еще раньше М. Завадовский предположил, что «наблюдаемая в организме периодичность деятельности инкреторных желез, совпадающая с циклическими процессами в природе, невольно приводит к допущению, что между периодичностью вне и в пределах организма существует причинная связь». Дальнейшие наблюдения биологов показали, что связь гонадостимулирующей функции гипофиза осуществляется, очевидно, путем глаз → гипофиз → гонады; промежуточным звеном между глазом и гипофизом является нервная система. В. Светозаров и Г. Штрайх в обзоре «Значение внешних и внутренних факторов в половой периодичности животных» хотя и отрицают

роль коры мозга как привычного стимулятора, но едва ли можно отвергнуть роль высшего регулятора в столь сложной функции, как половая, и не признать, что в естественных условиях кортикальная стимуляция на почве выработанных предшествующих опытом связей не оказывается в дальнейшем первичным стимулятором половой функции, посылая «приказания» непосредственно по нервным и одновременно по гуморальным путям. Во всяком случае для исследовательской мысли здесь налицо широкое поле исследования могучего полового рефлекса, столь важного для поддержания жизни. Для экологии важно изучение тех физиологических механизмов, которые лежат в основе приспособления животных к факторам внешней среды. Превалирующее влияние коры мозга на основные физиологические функции, несомненно, не останется без следа и на состоянии процессов, имеющих огромное значение в ареале распространения и в борьбе с вредными факторами среды.

Имея теперь метод для физиологического анализа сложных биологических явлений, эколог вместе с физиологом сможет многое раскрыть и многое добавить для решения важнейших проблем в изучении поведения животных.

Медицина, можно сказать, с самого своего основания поставила вопрос об отношении соматического и психического. Несмотря на большие достижения в области уточнения инструментального исследования больного в лабораторной и клинической обстановке, врач никогда не мог забыть самого важного — психического состояния больного. Недостаточно вдумчивое отношение к личности больного приводило и приводит всегда к неполному и несовершенному диагнозу, к неправильному предсказанию и к неумелому лечению. Мало того, на фоне игнорирования психического состояния больного могут появляться и развиваться новые болезни, и тогда врач вместо целителя явится причиной болезни, о чем говорил еще отец медицины Гиппократ.

Опытные врачи современности сознают необходимость считаться с личностью больного, чтобы иметь перед глазами не только отдельные детали, полученные аналитическим путем, но составить синтетическое представление о сложном процессе болезни (проф. Р. А. Лурия). Для этой цели необходимо учитывать психическое состояние больного. Недаром в медицине возродилось в настоящее время психологическое направление. Современная медицинская психология, конечно, основана не на старых проблемах «духа» и материи, а покоится на материалистической основе. Умозрительная психология неприемлема для биолога и медика и не могла иметь места в цикле биологических медицинских наук, а надлежащему научно-психологическому подходу врача к пациенту не уделялось должного внимания. В лучшем случае психологический фактор рассматривался лишь как внушение и успокаивающее влияние врача на пациента. Никакого научного анализа не могло быть произведено при оценке влияния личности врача на состояние больного. В настоящее время признание силы психического воздействия и подхода к проблемам здоровья и болезни могло бы показаться возвратом к невежеству, спиритуализму и мистике прошлого, но проблема соматического и психического в настоящий момент рассматривается, как показывает все изложенное, в новом аспекте. Для неопределенных, но субъективно мучительных переживаемых ощущений и переживаний больного не было возможности установить ни материального субстрата, ни научно анализируемого механизма, что лишило врача возможности подойти к распознаванию многих заболеваний. Ранние формы заболеваний, протекающие скрыто, без анатомических изменений в органах и без резких функциональных изменений, констатируемых обычными лабораторными методами, при отсутствии возможности учета высшей нервной деятельности и измерений силы отклонений в расстройстве тончайших регулирующих нервно-гуморальных приспособлений, были недоступны для изучения. А между тем это целый новый мир явлений, необычайно деликатных и

важных для оценки состояния больного, для понимания происхождения и развития болезни, для прогноза и, наконец, для лечения. Тот материал, который получен в павловских лабораториях, и тот, что смогли представить мы, конечно, еще весьма малая часть обширной области изучения «внутренней картины» болезни, о которой говорит Р. А. Лурья. Такое положение обязывает исследовательскую мысль проникнуть в эту область, доселе неизвестную, потому что сейчас нельзя больше разрывать две стороны одной и той же проблемы: взаимоотношений соматики и психики. Основатель физиологического учения о деятельности субстрата психических явлений — коры головного мозга, И. П. Павлов говорил: «Наступает и наступит, осуществится естественное и неизбежное сближение и, наконец, слитие психологического с физиологическим, субъективного с объективным. Решится фактически вопрос, так долго тревоживший мысль, и всякое содействие слитию есть большая задача ближайшего будущего науки».

Надо думать, что учение о высшей нервной деятельности, столь быстро завоевывающее внимание, дает возможность вскрывать механизм изумительного предвидения И. М. Сеченова. «Мы, например, ничего не знаем, — говорил Сеченов, — о том, какие именно мысли у каждого из нас ассоциированы с рефлексом от желудка, а эти ассоциации, наверно, существуют».

В области душевных, нервных и внутренних заболеваний имеется так много примеров, в основе которых лежит нарушение высшей нервной деятельности, что для приложения наших знаний к диагностике и терапии этих трудно познаваемых и мало доступных для лечения болезней уже к настоящему времени открыт широкий и плодотворный путь экспериментирования как в клинике, так и в лаборатории.

Позволю себе привести несколько примеров воспроизведения экспериментальных неврозов и их лечения в нашей лабораторной практике.

Нарушение в деятельности коры мозга ярко обнаружилось при столкновении основных процессов возбуждения и торможения во время восстановления угашенного интероцептивного условного рефлекса. По опытам павловских лабораторий известно, что при близком по времени применении раздражительного или тормозного условного агента (Павлов, Ерофеева, Шенгер-Крестовникова, Разенков, Сперанский, Петрова и др.) происходит нарушение нормального взаимоотношения между возбуждением и торможением.

Неожиданно для нас такое же нарушение произошло, когда (в опытах Пышиной) на фоне угашенного интероцептивного рефлекса экспериментатор пробовал применить раздражение экстероцептивным условным раздражителем. Тогда оказалось, что положительный экстероцептивный раздражитель стал тормозным агентом. Такое положение было и в том случае, когда экстероцептивный условный раздражитель применялся через несколько дней и даже недель после угашения интероцептивного рефлекса: сам интероцептивный условный рефлекс после угашения был непостоянен, давая то положительную, то тормозную реакцию. В этот период неполного восстановления интероцептивного условного рефлекса и можно было наблюдать как полное торможение экстероцептивных условных рефлексов, так и переходные фазы к полному торможению. Мне кажется, такое длительное состояние торможения в экстероцептивных полях коры мозга обусловлено особыми свойствами интероцептивных временных связей. Раз нарушенная система связей, обладающая к тому же, как я указывал, инертностью, способна на длительный срок вызвать невротическое состояние не только в своем «собственном районе», но и в экстероцептивном корковом поле. Мне думается, что дезорганизованная информация из внутренней среды способна на долгий срок вывести из равновесия сложившиеся в коре взаимоотношения между возбуждением и торможением в экстероцептивных полях коры мозга.

А это, несомненно, повод для невротического состояния мозговых клеток и тем самым для невроза той или иной рабочей системы.

Только длительный перерыв (около 5 месяцев) в работе с собакой, у которой было вызвано нарушение нормальной деятельности (в опытах Пышиной), помог восстановить нормальные отношения между возбуждением и торможением. Без всякого нарочитого вмешательства после пятимесячного периода в первый опытный сеанс проба как экстероцептивных, так и интероцептивных двигательных условных рефлексов дала нормальную реакцию. В последующие дни никаких отклонений от нормы не наблюдалось.

Этот пример характеризует, какие сложные отношения существуют в коре головного мозга при действии экстеро- и интероцептивных информаций. Нарушение установившегося соотношения, определенная констелляция возникших в коре функциональных полей ведут к резкому нарушению тех основных реакций, в данном случае двигательной реакции, на которых образована временная связь.

При изучении экстеро- и интероцептивных взаимосвязей мы во всех опытах могли видеть поводы к длительному нарушению нормальной деятельности, если раз возникшие и закрепленные временные связи были, казалось бы, невинным образом выведены из своего обычного состояния. Сколько же таких поводов можно представить себе при нарушении стереотипа образованных во время индивидуальной жизни экстеро- и интероцептивных условных рефлексов.

Особенно сильное и длительное нарушение невротического характера было изучено в нашей лаборатории И. В. Ветюковым, который у 5 собак выработал условные рефлексы на разных безусловных раздражителях, именно на электрокожном, оборонительном и пищевом. Помимо регистрации движения лапы животных и учета слюноотделения, Ветюков записывал дыхательные движения грудной клетки. Три указанные показателя служили характеристикой состояния двигательной сферы, пищеварительной и дыхательной системы животного.

В первый период работы Ветюков заметил, что условная двигательная реакция все усиливалась, латентный период все укорачивался, а секреторная реакция все уменьшалась и, наконец, на пищевой условный раздражитель вместо отделения слюны наблюдалась двигательная реакция. В это время животное становилось все более и более возбужденным. На раздражение условным двигательным раздражителем животное реагирует скулением, лаем и движениями всего туловища. Дальнейшее продолжение опытов с применением условных раздражителей, когда подопытные животные находились в состоянии повышенной возбудимости, двигательная реакция от применения условного раздражителя вызывает торможение спонтанных движений животных (дрожание, лай) и замедление ритма дыхательных движений, и в то же время наступает слюноотделение. Применение пищевого условного раздражителя в этот период работы также гонит слюну.

Совершенно ясно, что происходит сопряженное торможение между двумя очагами в центральной нервной системе — двигательным и пищевым. Особенно чувствительным к условным раздражителям в то время оказывается дыхательный центр, ибо прежде всего начинает сказываться изменение в ритме и амплитуде дыхательных движений.

Продолжая применять условные раздражители без подкрепления их безусловными, Ветюков наблюдал у животных резкие расстройства нервной системы. На условные раздражители в то время наблюдался вой, лай, крайне учащенное дыхание, нарушения в деятельности пищеварительного аппарата. При действии пищевого условного раздражителя собаки отказываются от еды, происходит отрыжка со спазмами брюшных мышц и часто наступает рвота. В двигательном аппарате тоже

происходит расстройство в координации движений. При применении условного двигательного раздражителя собаки поднимают голову с усиленной экстензией в передних конечностях и с выпадением тонуса в задних конечностях.

Все наблюдаемые явления дают основание предполагать, что невротические нарушения связаны с вовлечением в сферу возбуждения не только клеток коры мозга, но и подкорковых центров.

Вмешательство полового возбуждения у самцов при виде самок углубляло невротическое состояние вплоть до пареза задних конечностей. Животные буквально становились на некоторое время инвалидами, и все это происходило только от применения условных раздражителей, т. е. от действия на клетки коры головного мозга. Без всяких специальных приемов один перерыв в работе возвращал животных к нормальному состоянию.

Можно поражаться, наблюдая картину резкого нарушения нормальной деятельности центральной нервной системы, казалось бы, от безобидного звучания метронома или звонка, насколько велико значение корковых клеток для отправления основных жизненных функций в повседневной действительности. Сколько же опасностей, которые могут вызвать резкие нарушения нормальной деятельности в высшем регуляторном механизме, подстерегает животного или человека!

Приведу еще случай из нашей лабораторной практики нарушения нормальной деятельности пищеварительного аппарата.

В нашей лаборатории было установлено, что секреция желудочного сока осуществляется не только железами дна желудочка и пилорической части, но и железами малой кривизны. На собаках с двумя маленькими желудочками, образованными из большой и малой кривизны, было показано (Быков, Давыдов, Баркая), что секреция на малой кривизне начинается раньше, чем на большой, и заканчивается быстрее. Таким образом, три секреторных поля обеспечивают всю секреторную работу желудка, будучи увязаны в своей деятельности друг с другом. Всякое нарушение нормального хода секреции связано в первую очередь с расстройством координации интегративной деятельности огромной секреторирующей поверхности слизистой желудка.

В ходе опытов по изучению различного рода раздражителей желез мы встретились с неожиданным фактом. Оказалось, что при даче сахара или сладких веществ у большинства животных наступает извращение кривой отделения желудочного сока. Нарушение нормального хода секреции в первую очередь наступает на малой кривизне как ведущей части всего секреторного аппарата; при дальнейшем действии «сладких раздражителей» расстройство секреции перебрасывается и на железы большой кривизны. Извращение кривой секреции маленького желудочка малой кривизны и маленького желудочка большой кривизны касается не только количественной стороны, но в такой же мере и качественной стороны. Уже через несколько дней после дачи сахара или меда начинает выделяться из обоих маленьких желудочков не желудочный сок, а трансудат с примесью крови.

Этот феномен настолько был для нас демонстративным и неожиданным, что мы искали причину столь резкого патологического состояния секреторных аппаратов в каких-либо повреждениях слизистой маленьких желудочков, но не могли обнаружить ничего, что могло бы вызвать эти повреждения. Но самым убедительным обстоятельством, подтверждающим функциональную природу нарушения секреции, были опыты с исключением применяемых сладких веществ, и тогда железы восстановили свое нормальное состояние. Новая серия опытов с дачей сахаристых веществ вызвала нарушение работы желез, как и в первый раз. Прекра-

щение дачи сахара или меда через несколько дней восстановило нормальную секрецию. Никакого сомнения у нас не было, что неадекватный раздражитель для животного, но, конечно, абсолютно безвредный по своим физико-химическим свойствам, может быть источником чрезвычайно глубокого функционального нарушения секреторного процесса.

Нарушение секреции проходит через ряд фаз — уравнительную, парадоксальную и тормозную. Возвращение нарушенной секреции к норме проходит снова ряд фаз, но в обратном порядке, — через тормозную, парадоксальную и уравнительную. Очень важно отметить, что сложное невротическое состояние появляется по ходу работы при действии весьма слабых, но неадекватных раздражителей. Подобные обстоятельства могут встретиться — и, несомненно, очень часто встречаются — и в жизненной обстановке, обуславливая неврозы различных органов и целых функциональных систем организма. Подробный анализ невротического состояния показывает, что нарушения начинаются с изменения условнорефлекторной части секреторного процесса, и с наиболее чувствительной части, а именно с нарушения деятельности желез малой кривизны — с этой «запальной» части секреторного аппарата, а затем уже начинается нарушение химической фазы секреции и процесс переходит с малой кривизны на большую.

Я мог бы дополнить эти данные описанием появления неврозов других органов, но думаю, что достаточно и этих примеров, убедительно показывающих механизм возникновения, лечения невротических состояний и выхода из них, возвращения к нормальной деятельности.

Работа, предпринятая в этом направлении, находится еще только в зародышевом состоянии. Предстоит еще длинный путь экспериментальных и клинических наблюдений, чтобы разгадать природу и патогенез многих болезненных форм, разрушающих нормальную жизнь людей, понижающих их творческую жизненную силу. До сих пор загадочные и мучительные психоневрозы, многие заболевания внутренних органов, гинекологические, кожные поражения в своей основе являются функциональными заболеваниями высших регуляторных невро-гуморальных аппаратов. Самое изучение «внутренней картины» болезни и всех преемственных состояний, а также различного рода гипнотических состояний немыслимо без знания и применения тех концепций и приемов исследования, которые сделались доступными на настоящем научном этапе. Перед исследователем — широчайшие возможности изучения нарушения функциональных отделений самых важных органов с целью найти способы профилактики и борьбы с патологическими нарушениями.

У нас еще нет настоящей церебральной фармакологии, у нас нет еще настоящей топической диагностики всех частей анализаторного прибора экстеро- и интероцептивного поля, нет еще и надлежащих представлений о связи нервного и гуморального пути сложного условного рефлекса. Подобно тому как для диагностики врожденных реакций выработаны функциональные пробы, необходимо выработать специальные тесты для констатирования функциональных нарушений главенствующей регуляторной церебральной системы.

Знаменательно, что в этом направлении и идет движение медицинской мысли. Недаром появились во многих странах специальные журналы и монографии, посвященные введению в круг медицинских понятий и действий идей о связи психического с соматическим. Правда, в этих опытах еще много налета старых метафизических представлений, основанных на субъективном психологическом мышлении. Тем не менее идеи, взращенные на нашей отечественной почве, дают себя знать повсюду, и нет сомнения, что будущее покажет всю необходимость

перехода на новые пути изучения и понимания того, что происходит в организме под влиянием кортикальных стимулов.

Ничтожные по своим размерам червные клетки головного мозга производят колоссальные действия — это они обладают способностью направлять энергию туда, куда нужно, в каждый данный момент.

Никто сейчас уже не сомневается в том, что психические процессы являются по своей природе материальными и неиррациональными. Концепция материалистического понимания единства соматических и психических процессов в организме имеет не только теоретико-познавательное значение, но и подводит базу под ежедневную практическую работу врача и биолога.

Важность предмета исследования, которому была посвящена наша работа, оправдывает затраченный труд, и я глубоко убежден в том, что насколько сложна поставленная проблема, настолько же оправдан и труд способных и преданных науке работников. Решение намеченной задачи потребует, конечно, привлечения для этого дела исследователей, способных к напряженному труду, подобно тому, как это сейчас происходит при решении великой современной физической проблемы — строения атома.

Познание законов деятельности биологических объектов живой материи, особенно в высших ее проявлениях, несомненно, даст эффект поразительной силы и увеличит в максимальной степени власть человека над природой и над самим собой.

---

## ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр
Предисловие ко II изданию . . . . .	3
Предисловие к I изданию . . . . .	4
Глава I. Предмет и метод исследования . . . . .	7
Глава II. Условнорефлекторные связи почек и печени . . . . .	22
Глава III. Кортикальные связи сердца и сосудов . . . . .	42
Глава IV. Корковые временные связи в деятельности дыхательного аппарата . . . . .	61
Глава V. Условнорефлекторные связи в деятельности пищеварительного аппарата . . . . .	70
Глава VI. Корректирующие влияния коры мозга . . . . .	86
Глава VII. Корковые импульсы и обмен веществ . . . . .	101
Глава VIII. Корковые импульсы и обмен веществ (окончание) . . . . .	112
Глава IX. Кора мозга в ее значении для регуляции обмена тепла (терморегуляция) . . . . .	121
Глава X. Влияние коры головного мозга на тканевые процессы . . . . .	141
Глава XI. Кора мозга и периодика физиологических функций . . . . .	148
Глава XII. Общие замечания о временных связях внутренних органов . . . . .	154
Глава XIII. Интерорецепция . . . . .	161
Глава XIV. Интерорецепция (продолжение) . . . . .	176
Глава XV. Интерорецепция (окончание) . . . . .	187
Глава XVI. Взаимодействие интеро- и экстероцептивных условных рефлексов . . . . .	210
Глава XVII. Роль коры мозга в температурной и мышечной рецепции . . . . .	221
Глава XVIII. Механизм передачи корковых импульсов на эффектор . . . . .	235
Глава XIX. Опыт исследования влияния удаления различных участков коры мозга на корковую регуляцию деятельности . . . . .	248
Глава XX. Значение кортикальных регуляций для биологии и медицины . . . . .	258



Редактор К. Х. Ке́кче́ев  
Тех. ред. А. Капелько

★

Л 85592 Формат 70×108/16 Печ. л. 17,5.  
Знак. в 1 п. л. 61700 Авт. л. 26,7 Ти-  
раж 3000 Подписано к печати 29/XI 1944 г.  
Цена 35 руб. Заказ № 1324

★

Типография № 9 Управления изда-  
тельств и полиграфии при  
Ленгорисполкоме

## НАУЧНЫЕ ТРУДЫ СОТРУДНИКОВ ЛАБОРАТОРИЙ К. М. БЫКОВА

1. Айрапетьянц Э. Ш. и Балакшина В. Л. Труды Ленинградского общества естествоиспытателей 62, 141, 1933.
2. Айрапетьянц Э. Ш. и Балакшина В. Л. Интероцептивные условные связи. Труды Ленинградского общества естествоиспытателей, т. 64, вып. 3, 1935.
3. Айрапетьянц Э. Ш. и Балакшина В. Л. Физиологический журнал СССР, XXI, 863, 1936.
4. Айрапетьянц Э. Ш. Образование двигательных интероцептивных условных связей. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, IV, 396, 1937.
5. Айрапетьянц Э. Ш., Балакшина В. Л., Гальперин С. И., Иванова Е. С., Курцин И. Т., Прибыткова Г. Н. Интероцептивные условные рефлексы. Сборник докладов VI Всесоюзного съезда физиологов, биохимиков и фармакологов, стр. 176, Тбилиси, 1937.
6. Айрапетьянц Э. Ш. Материалы по интероцептивным условным связям. V Всесоюзное совещание по физиологическим проблемам, стр. 6, 1939.
7. Айрапетьянц Э. Ш. Роль рецепторов внутренних органов в формировании высшей нервной деятельности. Ученые записки (Ленингр. гос. университет), 59. Серия биологических наук, вып. 13, 1940.
8. Айрапетьянц Э., Василевская Н. и Перельман А. Интероцептивные условные связи. Образование двигательной интероцептивной условной связи с кишечника. Докл. Академии наук СССР, Новая серия, т. XXX, 3, 1941.
9. Айрапетьянц Э. и Пышина С. Интероцептивные условные связи. Движение процессов торможения в коре больших полушарий, вызванных интероцептивными импульсами. Докл. Акад. наук СССР, Новая серия, т. XXX, 8, 1941.
10. Айрапетьянц Э. Ш., Василевская Н. И., Меркулова О. Новые данные о ответственности внутренних органов. Труды научной сессии, посвященной памяти акад. И. П. Павлова, 27—28 сентября 1942 г., стр. 9. Ленинград, 1942.
11. Александров И. С. Материалы к изучению влияния мышечной работы на деятельность двигательного мозга собак. Физиологический журнал СССР, XII, 527, 1929.
12. Артемьев Е., Быков К., Горшков М. и Давыдов Г. К механизму панкреатической секреции у человека. „Нервно-гуморальная регуляция в деятельности пищеварительного аппарата человека“. Сборник, М.—Л., 1935.
13. Балашкина В. Л. О механизме условнорефлекторной деятельности почек. Труды физиологического института ЛГУ, 17, 61, 1936.
14. Бебешина З. В. и Конради Г. П. Рефлексы с мочевого пузыря на деятельность почек. Архив биологических наук, т. 34, вып. 5—6, 1934.
15. Бритван Я. М. О нервном механизме периодического ритма дыхания. Дисс., Ленинград, 1940.
16. Булыгин И. А. Влияние коры головного мозга на двигательную функцию пищеварительного тракта. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. IV, вып. 5, 1937.
17. Булыгин И. А. Кора головного мозга и двигательная функция желудочно-кишечного тракта. Дисс., Ленинград, 1938.
18. Булыгин И. А. Рефлекторные влияния с ротовой полости на движения желудка и двенадцатиперстной кишки. Физиологический журнал СССР, т. 27, вып. 3, 1939.
19. Булыгин И. А. Кора головного мозга и двигательная функция желудочно-кишечного тракта. Тезисы докл. V Совещания по физиологич. проблемам, стр. 12, 1939.
20. Булыгин И. А. Влияние коры головного мозга на двигательную функцию пищеварительного тракта. Архив биологических наук, т. IV, вып. 2, 1939.
21. Булыгин И. А. Кортикальная дифференциация интероцептивных импульсов с желудка и двенадцатиперстной кишки. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. IX, вып. 2—3, 1940.
22. Булыгин И. А. Кортикальная регуляция движений желудка и корковая рецепция импульсов с него после удаления премоторной зоны. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, вып. 2, 1941.
23. Быков К. М. К физиологии верхнего шейного узла. Русский физиологический журнал, т. IV, 1922.
24. Быков К. М. К физиологии мышечной клетки. Русский физиологический журнал, т. V, 1922.
25. Быков К. М. и Павлова А. М. Переживание нервных клеток симпатической системы. Сборник в честь 75-летия акад. И. П. Павлова, 1924.

26. Быков К. М. и Павлова А. М. О переживании нервных клеток симпатической системы. Русский физиологический журнал, VII, 346, 1924.
27. Быков К. М. Условные рефлексы на собаках с перерезанным *corpus callosum*. Труды II Всесоюзного съезда физиологов, стр. 182, Ленинград, 1926.
28. Быков К. М., Выржиковский С. Н. и Александров И. С. Влияние мышечной работы на деятельность коры головного мозга у собак. Труды II Всесоюзного съезда физиологов, стр. 312, Ленинград, 1926.
29. Быков К. М. и Алексеев-Беркман И. А. Образование условных рефлексов на мочеотделение. Труды II Всесоюзного съезда физиологов, стр. 134, Ленинград, 1926.
30. Быков К. М., Александров И. С., Выржиковский С. Н., Риккль А. В. Мышечная работа и деятельность головного мозга. С. г. Soc. de Biol. XCVII, p. 1938, 1927.
31. Быков К. М. Случай практики торжества. Сборник в честь проф. Блюменгау, 1927.
32. Быков К. М. и Петрова М. К. Латентный период условного рефлекса. Труды физиологич. лабор. И. П. Павлова, т. II, 1927.
33. Быков К. М. и Рогов А. А. Вазомоторные условные рефлексы при мышечной работе. Труды III Всесоюзного съезда физиологов, стр. 264, Ленинград, 1928.
34. Быков К. М., Алексеев-Беркман И. А., Иванова Е. С. и Иванов Е. П. Выработка условных рефлексов на автоматических и инteroцептивных раздражениях. Труды III Всесоюзного съезда физиологов, стр. 263, Ленинград, 1928.
35. Быков К. М. Взаимоотношения процессов возбуждения и торможения в коре больших полушарий. Труды физиол. лабор. ЛГУ, 1930.
36. Быков К. М. и Алексеев-Беркман И. А. Die Ausbildung bedingter Reflexe auf die Harnausscheidung. I Mitt. Pflüger's Archiv f. d. gesam. Physiologie, Bd. 224, S. 710, 1930.
37. Быков К. М. Корковый анализ работы внутренних органов. Труды IV Всесоюзного съезда физиологов, 1930.
38. Быков К. М. и Алексеев-Беркман И. А. Die Ausbildung bedingter Reflexe auf die Harnausscheidung. II Mitt. Pflüger's Arch. f. d. gesam. Physiologie, Bd. 226, N. 3, 1931.
39. Быков К. М. и Горшков М. А. Выработка условных рефлексов на движение селезенки. Вестник хирургии и пограничных областей, 1932.
40. Быков К. М. Функциональная связь коры головного мозга с внутренними органами. Физиологический журнал СССР, т. XVI, 1933.
41. Быков К. М. Влияние коры мозга на тканевые процессы. Физиологический журнал СССР, т. XVII, вып. 6, 1934.
42. Быков К. М. Влияние коры мозга на тканевые процессы. Бюллетень ВИЭМ, вып. 5, стр. 11, 1934.
43. Быков К. М. Эксперимент на человеке в клинике. „Природа“, 11, стр. 49, 1934.
44. Быков К. М. Образование временных связей на инteroцептивном раздражении. Проблемы биологии и медицины. Сборник, посвященный тридцатипятилетней деятельности Л. С. Штерн, стр. 73. М.—Л., 1935.
45. Быков К. М. Проблема нервно-гуморальной регуляции. Бюллетень ВИЭМ, 6—7, 1935.
46. Быков К. М. Мышечная работа и деятельность коры головного мозга. Труды Гос. педагогического ин-та им. Герцена, т. 1, 1935.
47. Быков К. М. Sur la transmission chimique de l'excitation dans les appareils nerveux centraux. 1935.
48. Быков К. М. Некоторые результаты исследования физиологии пищеварения у человека. Физиологический журнал СССР, т. XIX, вып. 1, 1935.
49. Быков К. М. О химической передаче возбуждения в центральных нервных аппаратах. Тезисы сообщений XV Международного физиологического конгресса, стр. 52, М., 1935.
50. Быков К. М. О химической передаче возбуждения в центральных нервных аппаратах. Физиологический журнал, т. XXI, вып. 5—6, 1936.
51. Быков К. М., Горшкова С. М., Курцин И. Т., Риккль А. В., Рогов А. А., Соловьев А. В. О химической передаче возбуждения в нервных центрах. Сборник докладов VI Всесоюзного съезда физиологов, биохимиков и фармакологов, стр. 186, Тбилиси, 1937.
52. Быков К. М. И. П. Павлов и его дело. Советский врачебный журнал, 20, 1937.
53. Быков К. М. Клинико-экспериментальные исследования по вопросу о деятельности панкреатической железы. Основы и достижения современной медицины, 1937.
54. Быков К. М. Кора головного мозга и деятельность внутренних органов. Сборник Центрального ин-та усовершенствования врачей, 1937.
55. Быков К. М., Владимиров Г. Е., Дмитриев Г. А., Риккль А. В. и др. Влияние бессонницы на деятельность коры головного мозга. Известия Гос. педагогического ин-та им. Герцена, т. IV, 1937.
56. Быков К. М. Итоги и перспективы по вопросу о влиянии коры мозга на деятельность внутренних органов. Архив биологических наук, т. 48, вып. 1—2, 1937.
57. Быков К. М. Роль корковых импульсов в текущей работе органов. III совещание по физиологическим проблемам, 1938.
58. Быков К. М. Functional connection of the cerebral cortex with the viscera. Acta Medica URUS, I, 178, 1938.
59. Быков К. М. Кора мозга и внутренние органы (Павловская лекция). Архив биологических наук, т. 54, вып. 2—3, 1939.

59 а. Быков, К., Делов В., Черниговский В. Электрофизиологическая характеристика афферентных импульсов п. depressor. Тезисы Павловской сессии, 1941.

60. Быков К. М. Интерорецепторы. Архив биологических наук, т. XI, вып. 1, 1941.

61. Ветюков И. А. К вопросу об экспериментальном неврозе у собак. Труды физиологического института ЛГУ, 18, 1936.

62. Владимиров Г. Е., Дмитриев Г. А. и Уринсон А. П. Снижение уровня молочной кислоты крови при повторной мышечной работе. Физиологический журнал СССР, XVI, 898, 1933.

63. Владимиров Г. Е., Дмитриев Г. А. и Уринсон А. П. Влияние дозированной мышечной работы на молочную кислоту и  $\text{CO}_2$  — емкость крови. Физиологический журнал СССР, XVI, 139, 1933.

64. Владимиров Г. Е., Дмитриев Г. А. и Уринсон А. П. Влияние дозированной мышечной работы на газоэлектролитное равновесие крови. Физиологический журнал СССР, т. XVI, стр. 583, 1933.

65. Владимиров Г. Е., Дмитриев Г. А., Некрасов П. А., Савченко Н. С. и Уринсон А. П. Влияние повторной мышечной работы на молочную кислоту крови и газообмен у людей. Бюллетень ВИЭМ, 2, стр. 20, 1934.

66. Владимиров Г. Е., Дмитриев Г. А., Некрасов П. А., Савченко Н. С. и Уринсон А. П. Изменение обмена веществ при повторной мышечной работе. Тезисы XV Международного физиологического конгресса, стр. 69, 1935.

67. Владимиров Г. Е., Дмитриев Г. А., Савченко Н. С., Некрасов П. А. и Уринсон А. П. Значение фактора повторности мышечной работы в регуляции обмена у людей. Архив биологических наук, т. 47, вып. 3, 1937.

68. Владимиров Г. Е., Савченко Н. С. и Уринсон А. П. Влияние повторной мышечной работы на газообмен и на сдвиг уровня молочной кислоты в крови у людей. Физиологический журнал СССР, т. 22, вып. 3 — 4, 1937.

69. Владимирова Е. А. О некоторых химических изменениях в центральной нервной системе в состоянии возбуждения и угнетения ее. Дисс., Ленинград, 1939.

70. Гальперин С. И. и Прибыткова Г. Н. Влияние корковых и афферентных импульсов на деятельность слюноотделительного аппарата. Материалы к У Всесоюзному съезду физиологов, стр. 151, Москва, 1934.

71. Гальперин С. И. и Прибыткова Г. Н. Влияние корковых импульсов на деятельность слюнных желез. Бюллетень ВИЭМ, т. 5, 6 — 7, 1934.

72. Гальперин С. И. и Прибыткова Г. Н. Значение афферентных импульсов в регуляторной роли коры больших полушарий. Сообщ. I. Опыт исследований. перво-гумор. связей. сб. III. М., 1937.

73. Гальперин С. И. и Прибыткова Г. Н. Значение афферентных импульсов в регуляторной роли коры больших полушарий. Сообщ. II. Там же, стр. 97.

74. Гальперин С. И. и Прибыткова Г. Н. Значение афферентных импульсов в регуляторной роли коры больших полушарий. Сообщ. III. Там же, стр. 107.

75. Гальперин С. И. Новые данные о чувствительности внутренних органов. Советский врачебный журнал, 15, 1124, 1936.

76. Гальперин С. И. Интероцептивные импульсы слюнных желез. Архив биологических наук, т. 42, вып. 1—2, 1936.

77. Гальперин С. И. Значение интероцепции в регуляторной роли высших отделов нервной системы. Дисс., Ленинград, 1937.

78. Гальперин С. И. Проблема чувствительности внутренних органов. Архив биологических наук, т. 50, вып. 1—2, 1938.

79. Гальперин С. И. и Васильев Г. Ф. Гуморальный механизм регуляторной функции коры больших полушарий головного мозга. Тезисы V совещ. по физиологическим проблемам, стр. 20, 1939.

80. Горшкова С. М. и Курции И. Т. Гуморальная передача возбуждения в нервных центрах. Бюллетень ВНЭМ, вып. 11 — 12, 1935.

81. Горшкова С. М. и Курции И. Т. Гуморальная передача возбуждения в нервных центрах. Сообщ. II. Опыт исследования нервно-гуморальных связей, сб. III, под ред. Быкова, стр. 61, 1937.

82. Горшкова С. М. Некоторые новые данные о желчевыделительной функции печени. Дисс., Ленинград, 1937.

83. Горшкова С. М. Некоторые новые данные о желчевыделительной функции печени. Архив биологических наук, т. IV, вып. 2, 1939.

84. Давыдов Г. М. Сравнительная оценка секреторной функции малой и большой кривизны желудка. Дисс., Ленинград, 1936.

85. Делов В. Е. О некоторых механизмах торможения и суммации возбуждений. Сборник докладов VI Всесоюзного съезда физиологов, стр. 691, Тбилиси, 1937.

86. Делов В. Е. и Шевелева В. С. О факторе силы раздражения по опытам на перво-мышечном препарате с изолированным нервным волокном. Физиологический журнал СССР, XXV, 786, 1938.

87. Делов В. Е. О механизме периферического и центрального торможения. Тезисы III совещания по физиолог. проблемам, стр. 54, 1938.

88. Делов В. Е. Влияние коры головного мозга на проводящую систему сердца. Тезисы V совещ. по физиол. проблемам, стр. 27, 1939.

89. Дрягин К. А. Влияние коры больших полушарий головного мозга на количество и состав мочи. Сообщ. I. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. IX, вып. 1, Москва, 1940.

90. Дрягин К. А. Влияние коры больших полушарий головного мозга на количество и состав мочи. Сообщ. II. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. IX, вып. 2—3, М., 1940.

91. Дрягин К. А. Влияние коры больших полушарий головного мозга на количество и на состав мочи. Дисс., Ленинград, 1937—1939.

92. Дрягин К. А. Влияние коры больших полушарий головного мозга на количество и состав мочи. Труды Казан. гос. мед. ин-та, вып. 1—2, 1939.

93. Жила Е. С. Материалы к сравнительной физиологии терморегуляции. Физиол. журн. СССР, т. XXVIII, вып. 4, 1940.

94. Жинкин В. Н. Материалы к изучению коррелятивной связи внешней хлоридной секреции желудка и хлоридной экскреции почек. Дисс., 1941.

95. Иванов Г. П. Образование условных рефлексов на желчеотделение. Физиол. журнал СССР, XIII, стр. 281, 1930.

96. Кельман Х. Б. Влияние коры головного мозга на движения селезенки. Бюллетень ВИЭМ, 5, 13, 1935.

97. Кельман Х. Б. Влияние коры головного мозга на движение селезенки. Опыт исследования нервно-гумор. связей, сб. III под редакцией Быкова, стр. 7, М., 1937.

98. Комендантова А. Л. Роль премоторной зоны в регуляторной функции коры головного мозга. Тезисы V совещ. по физиол. проблемам, стр. 44, М., 1939.

99. Комендантова А. Л. Влияние удаления премоторных зон коры головного мозга на деятельность почек. Дисс., Ленинград, 1940.

100. Коханович Н. Г. Влияние коры головного мозга на выделение сахара почками. Дисс., Ленинград, 1938.

101. Курцин И. Т. и Слупский И. Н. Механическое раздражение как возбудитель отделения желудочного сока у человека. „Нервно-гуморальные регуляции в деятельности пищеварительного аппарата человека“. Сборник под ред. Быкова, стр. 117, М.—Л., 1935.

102. Курцин И. Т. и Слупский И. Н. Новый способ получения желудочного сока у человека. „Нервно-гуморальные регуляции“. Сборник под ред. Быкова, стр. 7, М.—Л., 1935.

103. Курцин И. Т. Значение механического фактора в секреторной функции желудка человека. Дисс., Ленинград, 1936.

104. Курцин И. и Слупский И. Н. Die mechanische Reizung als Anreger reiner Magensaftabsonderung beim Menschen. Ztschr. f. d. ges. exp. Med., 100, 5, 1937.

105. Курцин И. и Слупский И. Н. Eine neue Methode zur Gewinnung von reinem Magensaft beim Menschen. Ztschr. f. d. ges. exp. Med., 100, 5, 1937.

106. Курцин И. Т. Влияние афферентных импульсов пищеварительного тракта на течение корковых процессов. Физиологический журнал СССР, т. 25, вып. 6, 1938.

107. Курцин И. Т. Motor function of the Bile Bladder in Man. Bull. Biol. et Méd. exper. de l'URSS, v. 5, № 3, 1938.

108. Курцин И. Т. Анализ природы механической секреции желудка человека. Арх. биологических наук, т. 54, вып. 3, 1939.

109. Курцин И. Т. Условно-рефлекторные реакции пищеварительного аппарата человека. Тезисы V совещ. по физиол. проблемам, стр. 47, М., 1939.

110. Курцин И. Т. Моторная функция желчного пузыря человека. Архив биологических наук, т. IV, вып. 2, 1939.

111. Курцин И. Т. Интероцептивные влияния из полости желудка на секрецию желчи и моторику желчного пузыря. „Нервно-гуморальные регуляции в деятельности органов и тканей“. Сборник под ред. Быкова, Л., 1941.

112. Конради Г. П. и Михельсон М. Я. Химические факторы нервного возбуждения. Успехи современной биологии, т. IV, вып. 2, 1935.

113. Конради Г. И. и Бебешина З. В. Об образовании условных рефлексов на возбуждение дыхательного центра. Архив биологических наук, т. 38, вып. 2, 1936.

114. Михельсон М. Я. Условно-рефлекторная деятельность старой собаки. Бюллетень ВИЭМ, 3—4, стр. 40, 1934.

115. Михельсон М. Я. Кorkовая регуляция проницаемости железистой ткани. Тезисы XV Международн. физиол. конгресса, стр. 287, М., 1935.

116. Михельсон М. Я. и Конради Г. П. Гуморальный механизм возбуждения сосудодвигательного центра. Опыт исследования нервно-гуморальных связей. Сборник III, под ред. Быкова, стр. 31, М., 1937.

117. Михельсон М. Я. О возможности корковой регуляции проницаемости железистой ткани. Физиол. журнал СССР, т. 25, вып. 6, 1938.

118. Михельсон М. Я. Взаимоотношения нервных и гуморальных раздражителей слизистых желез собаки. Дисс., Ленинград, 1938.

119. Некрасов П. А. Об изменениях газообмена при повторной физической работе. „Нейро-гуморальные регуляции в деятельности органов и тканей“. Сборник под ред. Быкова, Л., 1941.

120. Нестеровский Г. В. и Слоним А. Д. Условно-рефлекторный механизм тепловой одышки. Бюллетень ВИЭМ, 3—4, 1936.

121. Ольнянская Р. П. Влияние коры головного мозга на газообмен. Физиол. журнал СССР, XV, 314, 1932.

122. Ольнянская Р. П. Влияние коры головного мозга на газообмен. Архив биологических наук, т. 34, вып. 1—3, 1934.

123. Ольнянская Р. П. Влияние коры головного мозга на газообмен. Сооб. III. Архив биологических наук, т. 34, вып. 1—3, 1934.

124. Ольнянская Р. П. Кора головного мозга и основной обмен. Бюллетень ВИЭМ, 5, 1934.

125. Ольянская Р. П. Условно-рефлекторное влияние на основной обмен. Материалы к V Всесоюзному съезду физиологов, биохимиков и фармакологов, стр. 67, Москва, 1934.
126. Ольянская Р. П. Кора головного мозга и основной обмен. Тезисы XV Междунар. физиол. конгресса, стр. 314, М., 1935.
127. Olnjanskaja R. P. Der Einfluss der Grosshirnrinde auf den Gaswechsel. Arbeitsphysiologie, Bd. 9, № 5, 1937.
128. Ольянская Р. П. Кора головного мозга и основной обмен. Сооб. I. Опыт. исследов. нервно-гумор. связей. Сборник III, стр. 17, 1937.
129. Ольянская Р. П. и Слоним А. Д. Влияние коры головного мозга на регуляцию тепла в организме. Сообщ. I, Физиол. журнал СССР, т. 25, в. 6, 1938.
130. Ольянская Р. П. О путях передачи влияний с коры головного мозга на окислительные процессы в организме. Тезисы докладов V совещания по физиологическим проблемам, стр. 59, М., 1939.
131. Либерман В., Ольянская Р. П., Слоним А. Д. и Гуськова. О влиянии легочной вентиляции на газовый обмен в покое. Архив биологических наук, т. V, вып. 2, 1939.
132. Ольянская Р. П., Гуськова и Либерман В. Влияние легочной вентиляции на газообмен при работе и в восстановительный период. Архив биологических наук, 1939.
133. Ольянская Р. П. и Слоним А. Д. Роль коры головного мозга в явлениях, приспособленных к низким температурам. Сообщ. I и II.
134. Ольянская Р. П. К вопросу об участии надпочечников в кортикальной регуляции основного обмена. Труды научной сессии, посвященной памяти акад. И. П. Павлова 27—28 сентября 1942, стр. 46, Ленинград, 1942.
135. Петрова Е. Г. Влияние коры головного мозга на функциональное состояние сердечной мышцы. Труды научной сессии, посвященной памяти акад. И. П. Павлова, сентябрь, 1942, стр. 48, Ленинград, 1942.
- 135а. Понугаева А. Г. Газообмен и регуляция тепла у человека. Дисс., 1943.
136. Потапова В. М. Влияние адреналина и тироксина на поглощение кислорода симпатическим узлом. Физиологич. журнал СССР, т. 25, вып. 6, 1938.
137. Проккопьяко В. Г. Влияние коры головного мозга на секреторную деятельность печени. Тезисы докладов V совещания по физиологическим проблемам, стр. 70, М., 1939.
138. Прибыткова Г. Н. Влияние различных доз тироксина на высшую нервную деятельность. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. 2, вып. 2, 1936.
139. Прибыткова Г. Н. Влияние различных доз адреналина на высшую нервную деятельность. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. 2, вып. 2, 1936.
140. Прибыткова Г. Н. и Гальперин С. И. Новокаиновый блок афферентных волокон слюнных желез. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. 1, вып. 4, 1936.
141. Проккопьяко В. Г. Кора мозга и секреторная деятельность печени. Дисс., Ленинград, 1939.
142. Пышина С. П. Изменение условно-рефлекторных реакций под влиянием стрихнинизации. Дипл. работа, 1935—36.
143. Пышина С. П. К вопросу о свойствах интероцептивных условных рефлексов. Дисс., Ленинград, 1939.
144. Пшоник А. Т. и Рогов А. А. К физиологии температурного анализа. Физиолог. журнал СССР, XX, 777, 1936.
145. Пшоник А. Т. Анализ температурной кожной рецепции. Сооб. I. Непостоянство температурных кожных периферических аппаратов. Физиол. журнал СССР, т. XXVI, вып. 1, 1939.
146. Пшоник А. Т. Анализ температурной кожной рецепции. Сообщ. II. Связь температурной кожной рецепции с корой головного мозга. Физиол. журнал СССР, т. XXVI, вып. 1, 1939.
147. Риккль А. В. Образование условных рефлексов на желчеотделение. Физиологический журнал СССР, т. XIII, вып. 2, 1930.
148. Риккль А. В. Влияние мышечной работы на деятельность коры головного мозга. Физиологический журнал СССР, т. XIII, вып. 2, 1930.
149. Риккль А. В. О химической передаче возбуждения в нервных центрах. Материалы к V Всесоюзному съезду физиологов, биохимиков и фармакологов, стр. 33, 1934.
150. Риккль А. В. О химической передаче возбуждения в нервных центрах. Материалы к V Всесоюзному съезду физиологов, стр. 161, М., 1934.
151. Риккль А. В. О нервно-гуморальной передаче возбуждения. Архив биологических наук, сер. А, т. 35, вып. 3, 1934.
152. Риккль А. В. О химической передаче возбуждения в нервных центрах. Физиологический журнал СССР, т. 18, вып. 6, 1935.
153. Риккль А. В. Влияние коры головного мозга на всасывание углеводов. Тезисы докладов V совещания по физиол. проблемам, стр. 72, М., 1939.
154. Риккль А. В. Материалы к вопросу о химической передаче возбуждения. Дисс., Ленинград, 1940.
155. Риккль А. В. Рецепторная функция желез внутренней секреции. Тезисы докладов IX совещания по физиологическим проблемам, посвященного пятилетию со дня смерти акад. И. П. Павлова, Ленинград, 1941.
156. Рогов А. А. Выработка сосудистых условных рефлексов и влияние на них мышечной и мозговой работы. Русск. физиол. журнал, XII, 507, 1928.
157. Рогов А. А. Сосудистые условные рефлексы. Сообщ. II. Физиологический журнал СССР, XV, 414, 1932.

158. Рогов А. А. Сосудистые условные рефлексы. Сообщ. III. Физиолог. журнал СССР, XVI, 404, 1933.

159. Рогов А. А. Тактильное раздражение кожи как безусловный раздражитель для сосудистых условных рефлексов. „Невро-гуморальные регуляции в деятельности органов и тканей“. Сборник под ред. Быкова, Л., 1941.

160. Савченко Н. С. Условнорефлекторные сдвиги в энергетическом обмене у животных и человека. Труды научной сессии, посвященной памяти акад. И. П. Павлова, 27—28 сентября 1942, стр. 57, Ленинград, 1942.

161. Слоним А. Д. и Щербакова О. П. Изучение основного обмена у обезьян. Бюллетень ВИЭМ, 8—9, 1934.

162. Слоним А. Д. и Щербакова О. П. К сравнительной физиологии терморегуляции. Сообщ. I. Бюллетень ВИЭМ, 8—9, 1934.

163. Слоним А. Д. и Щербакова О. П. Материалы к сравнительной физиологии терморегуляции. Сообщ. IV. Бюллетень ВИЭМ, 11—12, 1935.

164. Слоним А. Д. и Щербакова О. П. Материалы к сравнительной физиологии терморегуляции. Сообщ. VI. Бюллетень ВИЭМ, 11—12, 1935.

165. Слоним А. Д. и Щербакова О. П. Материалы к сравнительной физиологии терморегуляции. Сообщ. V. Бюллетень ВИЭМ, 11—12, 1935.

166. Слоним А. Д. и Щербакова О. П. Материалы к сравнительной физиологии терморегуляции. Сообщ. III. Бюллетень ВИЭМ, 11—12, 1935.

167. Слоним А. Д. и Щербакова О. П. Материалы к сравнительной физиологии терморегуляции. Сообщ. II. Бюллетень ВИЭМ, 11—12, 1935.

168. Слоним А. Д. К физиологии терморегуляции у некоторых тропических и горных животных (приматов и хищников). Физиол. журнал СССР, т. XXII, вып. I, 1937.

169. Слоним А. Д. О центральной регуляции тепла и газообмена в животном организме. Сборник докладов VI Всесоюзного съезда физиол., стр. 411, Тбилиси, 1937.

170. Слоним А. Д. К эволюции регуляции тепла в животном организме. Успехи совр. биологии, т. VI, вып. 1, 1937.

171. Слоним А. Д., Ольнянская Р. П., Щербакова О. П., Цибина М. Г., Безуевская Р. Я., Жила Е. С. О центральной регуляции тепла и газообмена в животном организме. Сборник докл. VI Всесоюзного съезда физиол., биохим. и фармакологов, стр. 411, Тбилиси, 1937.

172. Слоним А. Д. Регуляция тепла и обмена веществ в животном организме. Дисс., Ленинград, 1938.

173. Слоним А. Д. О роли высших отделов центральной нервной системы в регуляции тепла в организме. Тезисы доклада III совещ. по физиол. проблемам, стр. 51, Л., 1938.

174. Слоним А. Д. и Щербакова А. П. О последующем влиянии высоких температур среды на газообмен и температуру тела. Физиол. журнал СССР, т. XXV, вып. 6, 1938.

175. Слоним А. Д. и Щербакова А. П. Сравнительная физиология регуляции обмена веществ в животном организме. Архив биологических наук, т. 50, вып. 1—2, 1938.

176. Слоним А. Д. Влияние коры головного мозга на регуляцию тепла в организме. Сообщ. II. Физиологический журнал СССР, т. XXV, вып. 6, 1938.

177. Слоним А. Д. и Щербакова А. П. Сравнительная физиология терморегуляции у низших обезьян. Архив биологических наук, т. 55, вып. 3, 1939.

178. Слоним А. Д., Безуевская Р. Я. Материал к сравнительной физиологии и терморегуляции. Сообщ. VI. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. X, вып. 1—2, М., 1940.

179. Слоним А. Д., Безуевская Р. Я. Сезонные изменения терморегуляции. Физиологический журнал СССР, т. XXVIII, вып. 4, М., 1940.

180. Самарин Г. А. Об образовании условных рефлексов на введение стрептококка, в связи с вопросом о действии его на сердце через центральную нервную систему. Труды научной сессии, посвященной памяти акад. И. П. Павлова, сентябрь 1942, стр. 64, Ленинград, 1942.

181. Смирнов К. М. Минутный объем сердца собаки и его условно-рефлекторная регуляция при мышечной работе. Дисс., Ленинград, 1940.

182. Смирнов К. М. Минутный объем сердца собаки и его условно-рефлекторная регуляция при мышечной работе. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. XI, вып. 6, М., 1941.

183. Соловьев А. В. К анализу действия нервных и гуморальных стимуляторов сердца. Дисс., Ленинград, 1938.

184. Соловьев А. В. К анализу действия нервных и гуморальных стимуляторов сердца. Физиологический журнал СССР, т. XXV, вып. 6, 1938.

185. Федоров Б. Г. и Несонов Г. И. О пластичности чувствительных нервных клеток спинного мозга. Бюллетень ВИЭМ, 6—7, 1934.

186. Царева Т. В. Условно-рефлекторный механизм физической терморегуляции. Тезисы доклада V совещания по физиол. проблемам, стр. 84, М., 1939.

187. Царева Т. В. Условно-рефлекторный механизм физической терморегуляции. Дисс., Ленинград, 1939.

188. Черниговский В. Н. Influence des impulsions corticales sur l'activité sécrétrice des glandes salivaires chez le chien. Bull. biol. et méd. expér. de l'URSS, 4, № 1, 1937.

189. Черниговский В. М. Влияние корковых импульсов на секреторную деятельность слюнных желез собаки. Физиол. журнал СССР, т. XXV, вып. 6, 1938.

190. Черниговский В. М. Влияние коры больших полушарий на выделение иода слюнными железами при угасании

условного рефлекса. Физиологический журнал СССР, т. XXV, вып. 6, 1938.

191. Черниговский В. Н. Некоторые вопросы нервно-гуморальной регуляции. Успехи совр. биологии, т. II, вып. 6, 1938.

192. Черниговский В. Н. Материалы к интроцепции внутренних органов. Тезисы доклада V совещания Академии наук по физиол. проблем., стр. 88, М., 1939.

193. Черниговский В. Н. Исследование рецепторов некоторых внутренних органов. Сообщ. I. Физиологический журнал СССР, XXIX, 3, 1940.

194. Черниговский В. Н. Исследование рецепторов внутренних органов. Сообщ. II. Физиологический журнал СССР, XXIX, 15, 1940.

195. Черниговский В. Н. и Кельман Х. Б. О действии термических раздражений на селезенку. Физиологический журнал СССР, т. XXIX, вып. 1—2, 1940.

196. Черниговский В. Н. Исследование рецепторов некоторых внутренних органов. Сообщ. III. Физиологический журнал СССР, т. XXIX, стр. 526, 1940.

197. Черниговский В. Н. Исследование рецепторов некоторых внутренних органов. Дисс., Ленинград, 1941.

198. Черниговский В. Н. Рецепторы перикарда. Сообщ. I. Сборник „Нейрогуморальные регуляции в деятельности органов и тканей“, Ленинград, 1941.

199. Черниговский В. Н. Исследование рецепторов некоторых внутренних органов. Сообщ. IV. Сборник „Нейрогуморальные регуляции в деятельности органов и тканей“. Ленинград, 1941.

200. Черниговский В. Н. Исследования рецепторов некоторых внутренних органов. Сообщ. V. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1942.

201. Черниговский В. Н. Исследование рецепторов некоторых внутренних органов. Сообщ. VI. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1942 (в печати).

202. Черниговский В. Н. Рефлексы с интероцепторов перикарда. Сообщ. II. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1942 (в печати).

203. Шевелева В. С. Механизм передачи возбуждения в верхнем шейном симпатическом ганглии, Дисс., Ленинград, 1941.

204. Щербакова О. П. Суточная периодика физиологических функций у млекопитающих. Бюллетень эксп. биол. и медн., т. VI, 1937.

205. Щербакова О. П. Экспериментальное изучение суточной периодики у животных. Бюллетень эксп. биол. и медн., т. VII, 1938.

206. Щербакова О. П. Суточная периодика физиологических функций и ее экспериментальное изучение (рукопись).

*Некоторые из приведенных в книге опытов взяты из работ, выполненных в последние годы и еще не опубликованных.*



35 руб.

16

W