

Г. Х. Бунятян,
действительный член Академии наук Армянской ССР

Условное, внутреннее торможение и его роль в обмене веществ

В основе павловского учения о высшей нервной деятельности лежит принцип единства организма и внешней среды. Это единство у животного организма осуществляется при помощи нервной системы, с развитием которой и, в особенности, с возникновением замыкательного механизма—образования временной связи, он все тоньше и совершеннее реагирует на изменения условий внешней среды, полнее и адекватнее отражает внешний мир. Носительницей замыкательной функции, лежащей в основе условно-рефлекторной деятельности животного организма, у высших животных является кора головного мозга. В ней происходит замыкание между двумя одновременно возбужденными центрами, благодаря которому всякий индифферентный—условный раздражитель, совпадая во времени с безусловным, становится возбудителем той реакции, которая вызывается при действии одного безусловного раздражителя. Благодаря этому механизму совершенствуется сигнализационная деятельность коры головного мозга; организм реагирует соответствующим образом на гредвестник, сигнал того или иного раздражителя, таким образом в индивидуальной жизни животного организма возникают новые рефлексы в зависимости от условий его существования—условные рефлексы, которые в отличие от безусловных не обуславливаются врожденной, законченной или мало изменчивой морфологической структурой рефлекторной дуги. Вследствие последнего обстоятельства безусловные рефлексы не в состоянии обеспечить тонкое приспособление организма к изменениям внешней среды.

Самое существенное в условно-рефлекторной деятельности животного организма—временный характер условных рефлексов. И. П. Павлов показал, что связь, которая образуется между двумя соответствующими функциональными центрами коры (т. е. вырабатывается условный рефлекс)—временная, она исчезает, когда условный раздражитель теряет свое биологическое значение, т. е. не сочетается, не подкрепляется безусловным раздражителем, не соответствует практике. Последнее обстоятельство имеет огромное биологическое значение и осуществляется благодаря условному, внутреннему торможению, открытие которого И. П. Павловым вошло в сокровищницу мировой науки. Выработкой условного торможения совершенствуется и корректируется сигнализационная деятельность коры больших полушарий, точнее и адекватнее отражается материальный мир, а вместе с ним и приспособляемость организма к

Известия V, № 4—2

измененным условиям внешней среды. Условное торможение в эволюционном аспекте является более молодым и одновременно более хрупким нервным процессом.

По И. П. Павлову высшая нервная деятельность складывается из двух основных нервных процессов: возбуждения и торможения. Чтобы познать высшую нервную деятельность, следует изучить законы, присущие этим процессам, что было сделано И. П. Павловым путем изучения высшей нервной деятельности. Благодаря открытому и гениально разработанному методу условных рефлексов И. П. Павлов показал, что возбуждение и торможение подчиняются одним и тем же законам: раздражению, концентрированию и взаимной индукции, что эти два противоположных процесса, являясь различными сторонами единого нервного процесса, выступают в своем единстве и в борьбе. Сила, уравновешенность и подвижность возбуждения и торможения по И. П. Павлову определяют тип высшей нервной деятельности. Направленное воздействие на организм животного и человека должно осуществляться через их высшую нервную деятельность, а последнее возможно при условии глубокого познания процессов возбуждения и торможения, их взаимоотношения и зависит от того, в какой степени мы в состоянии управлять этими процессами. Несмотря на свои гениальные открытия по корковому возбуждению и торможению, И. П. Павлов неоднократно указывал, что многое еще в этой области остается темным, неразгаданным. «Несмотря на массу накопленного материала,—писал И. П. Павлов,—в физиологии нервной системы вообще и в учении об условных рефлексах, в частности, вопрос об отношении между раздражением и торможением остается вопросом, пока упорно не поддающимся решению» [1]. В другом месте он отмечает: «Мы пока ближе, ни о раздражительном, ни о тормозном процессе ничего не знаем. Делаются лишь догадки, которые не привели еще к определенному результату». На «среде» от 12 сентября 1934 г. И. П. Павлов говорил: «Это проклятый вопрос—отношение между раздражением и торможением. Это будет гениальная вспышка человеческой мысли, когда, наконец, этот вопрос будет решен и будет уловлен основной закон соотношения. С нашей стороны ничего не остается, как собирать экспериментальный материал. У нас его уже много. Не взирая на это, решение не приходит» [2]. И. П. Павлов указывал, что для глубокого познания необходимо изучить те биохимические процессы, которые лежат в основе возбуждения и торможения. В своем открытом письме Пьеру Жанэ он писал: «А эти явления (нервное возбуждение и торможение—Г. Б.), их механизм в свою очередь, все более приближаясь к концу задачи, будут раскрывать химия и, наконец, физика» [3]. В другом месте он отмечает: «...является весьма вероятным, что раздражение и торможение, так постоянно и тесно переплетающиеся между собой, непрерывно сменяющие друг друга, суть функции нервных клеток, представляя собой только разные фазы физико-химического процесса, происходящего в этих клетках под влиянием многочисленных раздражений, поступающих в них как из внешнего, так и из внутреннего мира, как из всех отделов тела, так и

специально из других пунктов полушарий» [4]. Вопрос биохимической основы процессов возбуждения и торможения, который неоднократно поднимался И. П. Павловым, до сих пор не разрешен. Недостаточно изучен вопрос влияния коркового возбуждения и в особенности торможения на обмен веществ, а ведь единство организма с окружающей средой, осуществляемое у высших животных корой головного мозга, обуславливается обменом веществ, ведь в основе изменения организма под влиянием внешней среды, его приспособляемости лежит измененный тип обмена веществ.

Изучение вышеупомянутых вопросов может пролить свет в деле познания возбуждения и торможения, их действия на обмен веществ, на прагматичность ферментативных процессов и поможет ответить на «проклятый» вопрос—отношение между возбуждением и торможением. Оно содействует укреплению власти человека в его стремлении активно воздействовать не только на животный организм, но и на самого себя, оно поможет не только привести нарушенный ход жизненных процессов к норме, «но и искусственно совершенствовать нервную систему до предела», что и является одной из основных задач павловского учения.

И. П. Павлов указывал, что каждый орган и даже ткань имеет свое представительство в коре головного мозга, которой осуществляется тонкая регуляция жизненных процессов. Он писал: «Есть достаточно оснований принимать, что не только из скелетно-двигательного аппарата идут центростремительные, афферентные импульсы от каждого элемента и момента движения в кору (двигательная область), что дает возможность из коры точно управлять скелетными движениями, но и от других органов и даже от отдельных тканей, почему можно влиять и на них из коры. В настоящее время условность,—а она должна быть связана с высшим отделом центральной нервной системы,—получает широкое биологическое значение, раз доказаны условный лейкоцитоз, иммунитет и разные другие органические процессы, хотя мы еще не располагаем точно указанными нервными связями, участвующими в этом прямым или каким-нибудь непрямым образом» [5]. И. П. Павлов показал, что с развитием нервной системы идет кортикализация функций организма, что у высших животных кора является «распорядителем и распределителем» всей деятельности организма и «держит в своем ведении все явления, происходящие в теле».

К. М. Быков и его сотрудники провели большую работу и развили павловскую физиологию в отношении связи коры головного мозга с внутренними органами и условно-рефлекторной регуляции обмена веществ [6]. Работая условно-рефлекторным методом, они показали, что функция органа под влиянием корковых импульсов изменяется в своем направлении в зависимости от функционального его состояния. Им удалось доказать образование условных рефлексов с интерорецепторов—интерорецептивную условную связь (Айрапетяну). Были изучены также условно-рефлекторные изменения почечной функции: диурез, выделение хлоридов (Дрягин, Балакшина). Особенный интерес представляют

исследования Р. П. Ольнянской из лаборатории К. М. Быкова по условно-рефлекторной регуляции газообмена [7] при безусловных раздражителях: мышечная работа, тироксин, адреналин. Ею было изучено также влияние натуральных условных рефлексов на газообмен и теплопродукцию. На основании многочисленных исследований К. М. Быков приходит к выводу, что кортикальные рефлексы обнимают все регулирующие системы—нервную и гуморальную, обеспечивают сложнейшую реакцию организма, вовлекая в работу не только одну систему органов, но и весь организм в целом. Значительная работа была проведена М. А. Усиевичем по выяснению действия различных функциональных состояний коры головного мозга на деятельность внутренних органов [8].

Условно-рефлекторная анурия была получена в лаборатории Л. А. Орбели Л. Г. Лейбсоном [9]. Изучением условно-рефлекторной гипо- и гипергликемии занимался В. А. Савченко [10], применяя в качестве безусловных раздражителей инсулин и адреналин. Ему удалось получить условно-рефлекторную гипогликемию, однако условно-рефлекторная гипергликемия в его исследованиях не всегда получалась в выраженной форме, на основании чего он сомневается в образовании условной связи в процессе регуляции количества глюкозы в крови, когда безусловным раздражителем служит адреналин. Однако проведенные нами исследования на пяти собаках показали отчетливое повышение содержания глюкозы в крови под действием условного раздражителя.

Начиная с 1948 г., изучением условно-рефлекторной регуляции обмена веществ занималась и наша лаборатория. Учитывая огромное биологическое значение условного торможения в условно-рефлекторной деятельности организма, мы особое внимание уделили изучению его действия на некоторые биохимические процессы. И. П. Павлов и его сотрудники судили об условном, внутреннем торможении на основании уменьшения слюноотделения, которое в зависимости от глубины тормозного процесса доходило до нуля. И. П. Павлов пришел к выводу, что под маской «нуля» кроется активный процесс, что условное торможение носит активный характер. О последнем он судил по растормаживающему действию внезапного постороннего раздражителя, по угнетающему действию условного торможения на положительные условные рефлексы и, главным образом, по отсутствию слюноотделения при различных видах условного торможения. Однако нулевой эффект в слюноотделении не всегда позволял судить о выработке условного торможения, а главное, проследить за его развитием и углублением. «Ноль» слюноотделения может иметь различное значение, глубину, а в некоторых случаях и различное происхождение. И. П. Павлов говорил: «Но нужно помнить, что отсутствие или нули условного слюноотделения—это не определенная величина; они могут быть разной глубины и разного происхождения. Ведь ноль может быть от того, например, что у вас на этом месте раздражительного процесса нет» [11]. При изучении условно-рефлекторной деятельности многие исследователи часто занимались изучением действия различных видов условного торможения. Однако не было выяв-

лено, что действительно на фоне «нуля» идет активный процесс с противоположным характером по сравнению с возбуждением. Изучение влияния условного торможения на обмен веществ представляет большой интерес как с теоретической точки зрения, так и в разрезе его практического значения. Оно поможет глубже познать условное, внутреннее торможение и будет иметь значение для разрешения вопроса о взаимоотношении возбуждения и торможения, которому И. П. Павлов придавал исключительное значение. «Что такое внутреннее торможение, остается пока темным, но это не дает разумного основания сомневаться относительно его детального изучения»—писал И. П. Павлов [12]. Вышеизложенное побудило нас заняться изучением влияния условного торможения на некоторые стороны обмена веществ. Полученные нами результаты показали, что при выработке внутреннего торможения биохимические сдвиги идут в противоположном направлении по сравнению с процессом возбуждения и что на фоне «нуля» протекает процесс активного характера, но с обратным знаком. Часть полученных нами результатов опубликованы отдельными сообщениями [13, 14], доложены на 14-ом совещании, посвященном 15-летию со дня смерти И. П. Павлова, и на заседании секции биохимиков Московского общества физиологов, состоявшемся 6 декабря 1951 г. В настоящем сообщении приводятся новые данные, полученные нами по действию условного торможения на некоторые биохимические процессы.

Исследования с адреналином

Нами уже сообщались результаты первоначальных исследований, проведенных с адреналином [13]. Опыты были поставлены на собаке сильного, уравновешенного типа (кличка—«Богар», самец). После девяти внутривенных введений адреналина у нее выработался условный рефлекс на повышение количества аскорбиновой кислоты в крови, так как в 10-й раз введенный взамен адреналина физиологический раствор вызвал те же характерные для адреналина явления (учащение сердцебиений, саливация, мидриаз, рвотные движения, одышка), и количество аскорбиновой кислоты в крови повысилось. После угашения условного рефлекса (введение одного физиологического раствора в течение пяти дней), у этой собаки развился и значительно углубился процесс условного торможения, на фоне которого адреналин, введенный даже в двукратной дозе, не вызвал никаких внешних явлений адреналиновой реакции, а количество аскорбиновой кислоты в крови не изменилось. Затем на этой собаке были проведены исследования, в которых взамен аскорбиновой кислоты изучались количественные сдвиги глюкозы в крови после введения адреналина, действия условного раздражения при выработке условного торможения, что достигалось нами путем непрерывного угашения условного рефлекса. Условный раздражитель значительно повышал количество глюкозы в крови, но, в последующие дни не

подкрепляясь безусловным, приводил к противоположному явлению: содержание глюкозы в крови значительно снижалось, доходя до гипогликемии. На следующий день, после наступления и углубления условного торможения, адреналин не изменил количество глюкозы в крови, отсутствовали и остальные признаки адреналинового эффекта. После ряда подкреплений применение одного условного раздражителя в первый день вслед за адреналином снова приводило к повышению содержания глюкозы в крови, а в дальнейшие дни вызывало противоположное явление—понижение, на этом фоне опять наблюдалось купирование действия адреналина, не только на содержание глюкозы в крови, но и в отношении остальных признаков адреналиновой реакции. Подобные опыты на этой собаке были повторены несколько раз и привели к тем же результатам. Однако в шестой раз, когда после угашения условного рефлекса снова был введен адреналин, количество глюкозы в крови понизилось, но остальные признаки адреналиновой реакции—саливация, одышка, учащение сердцебиений, рвотные движения—были выражены в сильной форме. После этого изменилось и поведение собаки. Наступило невротическое состояние с признаками нарушения высшей нервной деятельности, о чем речь будет ниже. Полученные результаты заинтересовали нас по следующим соображениям: 1. Удалось доказать условно-рефлекторное повышение содержания глюкозы в крови при безусловном раздражителе—адреналине, что отрицалось другими исследователями. 2. При угашении—развитии внутреннего торможения—количество глюкозы в крови значительно понижается, т. е. процесс идет в противоположном направлении по сравнению с возбуждением. 3. На фоне углубленного торможения купируется действие такого сильного агента, каким является адреналин. Учитывая вышеизложенное, нами были проведены исследования в том же направлении на четырех собаках. Остановимся вкратце на полученных результатах. Опыты на собаке «Севук» (самка) проводились Мхехяном. Приучена к станку. В трех контрольных исследованиях, до опытов с введением адреналина, количество глюкозы в крови не изменялось в течение 20 минут (колебания доходили до 3—5 мг%), в отдельные дни оно держалось на уровне 90 или 100 мг%. Как обычно, адреналин (0,05 мг/кг) вводился в яремную вену, из нее бралась кровь на определение количества глюкозы в крови до введения адреналина, затем через 5 и 20 минут после введения. После десяти введений адреналина (в течение 17 дней) у нее выработался условный рефлекс и в 11 раз, когда взамен адреналина был введен физиологический раствор, количество глюкозы в крови также повысилось с появлением глюкозурии, как и при действии адреналина. После четырех подкреплений первое действие условного раздражителя вызвало характерное адреналиновое повышение количества глюкозы в крови, второе—незначительное повышение, третье—заметное снижение без глюкозурии, имевшее место в первых двух случаях. Таким образом у нее при угашении условного рефлекса очень быстро выработалось условное торможение, приводящее к возникновению противоположного процесса. На следующий день введение адреналина вызвало лишь не-

значительное беспокойство по сравнению с его обычным действием, количество глюкозы в крови не изменилось, отсутствовала глюкозурия. Опыт с угашением условного рефлекса был повторен после трех его подкреплений. На этот раз количество глюкозы в крови стало закономерно снижаться, начиная с четвертого изолированного действия условного раздражителя,—при четвертом действии на 14 мг%, при пятом—10 мг%, при шестом—10 мг%, при седьмом—25 мг%, при восьмом—21 мг%. На этом фоне в следующий день даже двукратное введение адреналина не вызвало никакого беспокойства и повышения количества глюкозы в крови (было 98 мг%, через 5' после введения 98 мг%, через 20'—100 мг%), глюкозурия на протяжении всего опыта отсутствовала. Приводим результаты опытов, изображенных на кривых рис. 1, 2.

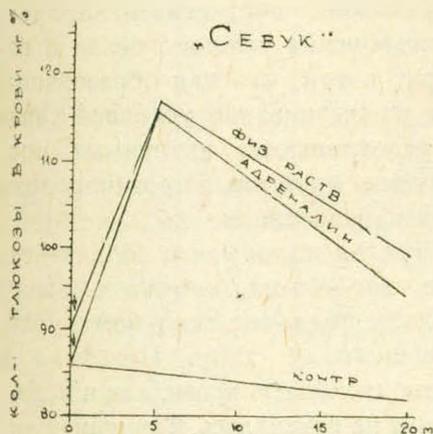


Рис. 1.

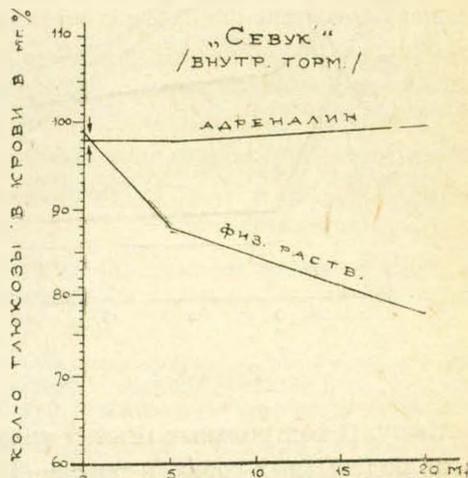


Рис. 2.

На кривых рис. 1 изображены данные при действии безусловного раздражителя—адреналина и условного раздражителя—физиологического раствора. Как видно из кривых, в обоих случаях имеет место одинаковое повышение содержания глюкозы в крови. На кривых рис. 2 изображены данные, полученные под действием условного раздражителя при угашении—развитии условного торможения и под действием адреналина на этом фоне. Как показывают кривые, условный раздражитель вызывает понижение количества глюкозы в крови, а адреналин вовсе не изменяет его уровень.

Следующая собака, над которой проводились опыты,—самка, кличка «Шарик». Исследования над ней проводила Гаспарян в том же горячке. Из результатов этих опытов, как представляющие наибольший интерес, мы приводим данные, касающиеся непрерывного угашения условного рефлекса, который выступил в выраженной форме после значительного перерыва опытов с адреналином. Данные этой серии опытов приведены на кривых рис. 3.

Как показывают кривые рис. 3, первое, второе и третье действие

условного раздражителя вызывает значительное повышение количества глюкозы в крови. При четвертом действии условного раздражителя развился процесс внутреннего торможения, что привело к значительному снижению количества глюкозы в крови, при пятом—внутреннее торможение углубилось еще больше и содержание глюкозы в крови понизилось на 40 мг%. При шестом—наступило ослабление внутреннего торможения, в результате чего уровень содержания глюкозы в крови снизился сравнительно в меньшей степени, при седьмом—в содержании глюкозы в кро-

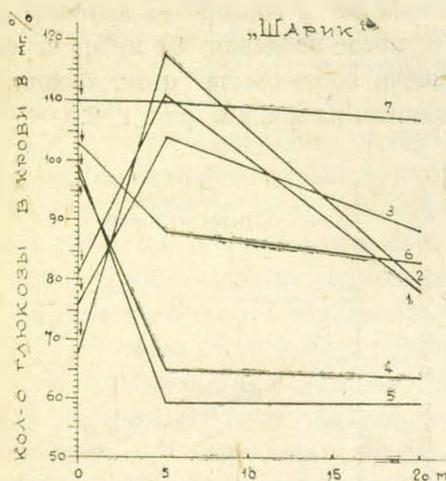


Рис. 3.

стижку. В контрольных опытах количество глюкозы в крови, как и у других подопытных собак, в течение 20 минут не изменялось. Так, например, в первом опыте было 83, через 5'—83, через 20'—83 мг%, во втором—соответственно 74, 74 и 74 мг%, в третьем—80, 80, 80 мг%, в четвертом—81, 79, 75 мг%. Результаты, полученные с введением адреналина, приведены в таблице 1. Опыты проводились Мхейном. В первых двух опытах вводилось 0,8 мг адреналина, но, так как собака давала сильную внешнюю реакцию, в остальных опытах доза адреналина была уменьшена на 0,2 мг.

Как показывают данные, приведенные в таблице 1, после восьми введений у собаки выработался условный рефлекс на адреналин и, когда в девятый раз взамен адреналина был введен физиологический раствор, то собака дала типичную адреналиновую реакцию, а именно: мидриаз, саливацию, замедление сердечного ритма без его предварительного учащения (как это наблюдалось у собаки в последние дни под действием адреналина) и повышение количества глюкозы в крови, только взамен одышки наблюдалось углубленное дыхание. Как видно из таблицы (опыт от 28.I), в следующий раз условный раздражитель опять вызвал заметное повышение количества глюкозы в крови, имели место и остальные признаки адреналинового действия. В третий раз (опыт от 29.I.) собака в отличие от предыдущих опытов спокойно вошла в экспериментальную комнату, введение физиологического раствора вызвало незначительное

никаких изменений не наступило. Приведенные данные показывают постепенное углубление, затем ослабление внутреннего торможения при угашении условного рефлекса. С другой стороны, они доказывают постепенный процесс исчезновения условной связи и говорят о том, что как образование, так и исчезновение условной связи обуславливаются активными процессами, идущими в противоположных направлениях.

Третья подопытная собака—самец, вес—15 кг, кличка «Севан». Больше подходит к сильному, уравновешенному типу. Приучена к

Количество глюкозы в крови в мг %₀

Таблица 1

Дата	Количество глюкозы в крови в мг % ₀			Введен	Примечание
	До введения	Через 5 м. после введения	Через 20 м. после введения		
15/1-52 г.	66	86	75	Адреналин (0,8 мг)	Сильное беспокойство, сильное учащение сердцебиений в течение 2 мин., затем сильное замедление, одышка, саливация, мидриаз, через 3 мин. эти явления утихают.
16/1-52 г. 17/1-52 г.	— 106	— 124	— 101	Адреналин (0,6 мг) Адреналин (0,6 мг)	
19/1-52 г.	69	87	74	Адреналин (0,6 мг)	Имеют место все явления, описанные в опыте от 15/1, однако сильное учащение сердцебиений через 1,5 мин. сменяется не столь выраженным замедлением. Чрезмерно сильная одышка, наступила дефекация.
22/1-52 г.	60	82	65	"	
23/1-52 г.	56	79	72	"	Замедление сердцебиений после введения адреналина наступает без предварительного учащения. В остальном те же самые явления.
24/1-52 г.	59	84	66	"	
25/1-52 г.	88	119	116	Физиолог. раствор	С трудом удается ввести в экспериментальную комнату. В остальном те же самые явления.
26/1-52 г.	84	100	81		
28/1-52 г.	83	102	101	"	Мидриаз, саливация, углубленное дыхание без одышки, замедление сердцебиений без предварительного учащения.
29/1-52 г.	74	84	75	"	
30/1-52 г.	81	86	75	"	Вошла в экспериментальную комнату спокойно. Незначительная саливация, замедление сердечного ритма, временами беспокойство, мидриаза нет.
31/1-52 г.	60	60	55	"	Замедление сердечного ритма, угнетенное состояние переходит временами в сонливое.
1/II-52 г.	71	59	75	"	
2/II-52 г.	68	66	57	"	Сердцебиения замедляются через 5 мин., сонливое состояние переходит в поверхностный сон.
4/II-52 г.	72	58	72	"	
5/II-52 г.	83	79	81	Адреналин	Ритм сердца без перемен. Угнетенное состояние переходит в сонливое.
6/II-52 г.	70	92	78	Адреналин	
					Ритм сердца без перемен, саливация, мидриаз, беспокойство и одышка отсутствуют, угнетенное состояние переходит в сонливое.
					Замедление сердечного ритма, мидриаз отсутствует. Саливация, углубленное дыхание, угнетенное, спокойное состояние переходит в сонливое.

повышение количества глюкозы в крови, мидриаза не наблюдалось, из внешних признаков адреналиновой реакции наблюдались незначительная саливация, замедление сердечного ритма и наступающее только временами беспокойство. При четвертом действии условного раздражителя со-

держание глюкозы в крови особым изменениям не подверглось, наступило угнетенное состояние, переходящее временами в сонливое, ритм сердца замедлился незначительно, остальные признаки адреналинового эффекта отсутствовали. Эти же самые явления имели место при пятом введении физиологического раствора, но исходное количество глюкозы в крови значительно снизилось. Характерное развитие внутреннего торможения наблюдалось при шестом и восьмом действии условного раздражителя, когда через пять минут взамен повышения количества глюкозы в крови (характерного для процесса возбуждения) имело место заметное снижение количества глюкозы в крови (опыты от 2.11 и 4.11). В последнем опыте угашения ритм сердца совершенно не изменился, собака в течение опыта часто впадала в поверхностный сон. Как видно из таблицы, 5.11. адреналин на фоне развитого торможения не изменил количества глюкозы в крови и ритма сердца, не вызвал саливации, одышки и мидриаза, спокойное состояние собаки переходило в поверхностный сон. Таким образом, в результате углубленного торможения полностью купировалось действие безусловного раздражителя—адреналина, на который собака отвечала всегда очень бурной реакцией. В описанном случае в борьбе между возбуждением и торможением победителем выступил процесс торможения. Последующее введение адреналина вызвало уже повышение содержания глюкозы в крови, замедление сердечного ритма, саливацию, углубленное дыхание, но мидриаз отсутствовал, состояние собаки опять было спокойное и сонливое. На этой собаке подтвердились наши прежние наблюдения, проведенные на других собаках, об условно-рефлекторном расширении зрачка, изменении сердечной деятельности, дыхания и условно-рефлекторной саливации, когда безусловным раздражителем служил адреналин. При угашении условного рефлекса у этой собаки в первую очередь исчезла временная связь на расширение зрачка, затем на саливацию и дыхание, а в последнюю очередь на сердечную деятельность*. На фоне углубленного торможения весь комплекс адреналинового эффекта был купирован, при втором действии адреналина выступили в слабой степени характерные для его действия явления, кроме мидриаза одышки и беспокойного состояния. И в опытах на других собаках мы наблюдали, что временная связь на разные процессы образуется и исчезает не с одинаковой быстротой.

Четвертая подопытная собака—самец, кличка «Чомр», вес 24,5 кг. Агрессивная собака, часто набрасывается, рычит на лабораторных работников, даже на кормящего ее служителя. С экспериментатором ведет себя спокойно. Опыты над этой собакой проводились Мхенюм. Во время опытов вела себя беспокойно, еще до опытов с адреналином на станке приходила в возбужденное состояние, пытаясь вырваться, наблюдалась саливация, с трудом удавалось ввести в экспериментальную комнату. Несмотря на это, количество глюкозы в крови не изменялось в течение

* У других собак временная связь на саливацию и одышку при угашении долго не исчезала.

20 минут на станке—держалось на уровне 72 или 78 мг%. Адреналин у этой собаки вызывал усиление слюноотделения, одышку, замедление сердечного ритма, без предварительного учащения. Она часто приходила в сильное беспокойство, пытаясь вырвать ремни, к концу опыта иногда эти явления еще больше усиливались. В некоторых опытах беспокойство сменялось угнетенным состоянием, с сохранением одного и того же положения гловы. Условный рефлекс на повышение содержания глюкозы в крови, саливацию, одышку и сердечную деятельность у нее образовался. При угашении условного рефлекса заметное повышение количества глюкозы в крови наблюдалось и при четвертом действии одного условного раздражителя, что касается саливации, одышки, изменения сердечного ритма, то условная связь на эти процессы сохранилась даже до восьмого введения физиологического раствора. Собака приходила в беспокойство, особенно к концу опыта. Только после седьмого действия условного раздражителя она перестала сопротивляться входить в экспериментальную комнату. Количество глюкозы в крови при угашении под действием условного раздражителя не снижалось, правда исходные количества глюкозы под действием экспериментальной обстановки (одного из компонентов условного раздражителя в наших опытах) постепенно снижались, но введение физиологического раствора не приводило к дальнейшему понижению, что обычно наблюдалось у других собак. Приведенные данные показывают, что у этой собаки процесс возбуждения превалировал над процессом торможения, внутреннее торможение у нее вырабатывалось с трудом и потому, несмотря на длительное угашение условного рефлекса (изолированное действие условного раздражителя в течение 10 дней), действие введенного адреналина не было купировано, были налицо все явления адреналинового эффекта, меж тем, как у других собак удавалось купировать действие адреналина после 3—4 действий условного раздражителя. В дальнейших опытах путем тренировки внутреннего торможения (после подкрепления—длительное угашение), благодаря которому исходные количества глюкозы постепенно, день ото дня, снижались, доходя до 43 мг% (а в некоторых опытах введение физиологического раствора еще больше снижало содержание глюкозы в крови), удалось купировать действие адреналина на повышение содержания глюкозы в крови. С 43 мг% (исходное количество глюкозы) адреналин даже несколько снизил содержание глюкозы, собака вела себя спокойно. Из признаков адреналиновой реакции отмечались слабая одышка, саливация и замедление сердечного ритма. На следующий день второе введение адреналина привело к повышению глюкозы в крови и сильной адреналиновой реакции. Из результатов опытов, поставленных на этой собаке, приводим некоторые в виде кривых на рис. 4 и 5.

Кривые рис. 4 изображают действие адреналина и условного раздражителя, кривая рис. 5 изображает действие адреналина после длительного угашения условного рефлекса и действие условного раздражителя при развитии внутреннего торможения.

На этой собаке были поставлены и другие опыты. Нас заинтересовал вопрос, как будет реагировать собака на инсулин после выработки определенного динамического стереотипа в результате неоднократного введения адреналика. Это представляло интерес потому, что в наших преж-

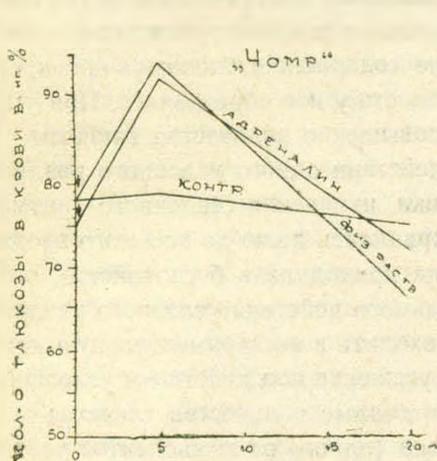


Рис. 4.

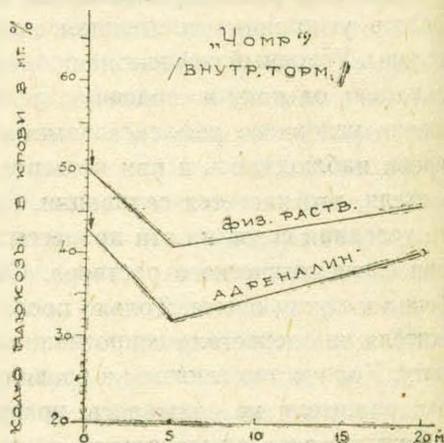


Рис. 5.

них исследованиях после многократного введения инсулина адреналин вызывал инсулиновую реакцию. Полученные результаты приведены в таблице 2.

Адреналин в этих опытах вводился в количестве 1 мг, инсулин— 12 ед. внутривенно. Как показывают данные, приведенные в таблице 2, инсулин в первый раз вызвал типичное адреналиновое повышение количества глюкозы в крови и лишь во второй раз понизил его через 20 минут

Таблица 2

Количество глюкозы в крови в мг. %.

Дата	Количество глюкозы в крови в мг. %.				Введен
	До введения	Через 5 м. после введения	Через 20 м. после введения	Через 40 м. после введения	
25/1-52 г.	88	90	106	—	Адреналин
26/1-52 г.	83	115	95	—	
28/1-52 г.	90	120	111	—	
29/1-52 г.	61	84	81	—	Инсулин
30/1-52 г.	74	92	70	74	
31/1-52 г.	79	88	48	—	

после введения. Интересно отметить, что в обоих случаях при введении инсулина наблюдались внешние проявления адреналиновой реакции, как-то: сильная одышка, саливация, беспокойство, только сердечный ритм не изменился (адреналин у этой собаки вызывал значительное замедление сердечного ритма). Полученные данные, наряду с другими результатами наших исследований, говорят о мощной силе приобретенных свойств, ко-

торые в состоянии, хотя и временно, изменить врожденные свойства организма к данному раздражителю. Они говорят о силе корковых импульсов, способных направлять обычное действие данного раздражителя в противоположную сторону, в зависимости от выработки определенного динамического стереотипа.

Исследования с инсулином

Условно-рефлекторную гипогликемию при безусловном раздражителе инсулине получили В. А. Савченко [10] и ряд других исследователей. В разрезе наших исследований мы заинтересовались вопросом: изучить влияние условного-внутреннего торможения на количественные сдвиги глюкозы в крови при условно-рефлекторной гипогликемии и на действие самого инсулина в этом отношении. Опыты проводились на пяти собаках совместно с Адунцем, Егиян и Оганесяном. До опытов с инсулином собаки приучались к станку, после чего определялось у них количество глюкозы в крови в течение 40 минут. Кровь бралась на исследование из яремной вены, когда собака становилась на станок, затем через 5, 20 и 40 минут. Инсулин вводился в яремную вену в количестве 1,5 единицы на кг веса. Первая подопытная собака—самка, кличка «Белка». В контрольных опытах содержание глюкозы в крови не изменялось. В качестве иллюстрации можно привести данные одного из этих опытов: 100 мг%, через 5'—95, через 20'—101, через 40'—98 мг%. Условно-рефлекторная гипогликемия получилась у нее после девяти сочетаний, что было проведено в течение 12 дней. В десятый раз введенный взамен инсулина физиологический раствор вызвал сильно выраженную гипогликемию. При угашении условного рефлекса второе действие условного раздражителя вызвало незначительное понижение количества глюкозы в крови, а третье привело к значительному повышению ее содержания, т. е. условное торможение у нее выработалось очень быстро, направляя процесс в противоположную сторону. Инсулин, введенный на этом фоне, через пять минут даже повысил содержание глюкозы в крови, которое через 20 и 40 минут снизилось до исходного количества, т. е. действие инсулина не только полностью купировалось, но даже через пять минут наблюдалось противоположное явление по сравнению с обычным действием инсулина. Подобное явление наблюдалось у этой собаки и второй раз после подкрепления условного раздражителя и вторичного угашения условного рефлекса. В последнем случае в отдельных опытах количество глюкозы повышалось, по сравнению с исходным количеством на 30, 40 мг%. Из данных многочисленных опытов приводим лишь некоторые, изображенные в виде кривых на рис. 6, 7.

Кривые рис. 6 показывают гипогликемию при действии инсулина и условного раздражителя. Под действием последнего, как видно из кривой, количество глюкозы в крови понижается, доходя до 19 мг%. Кривые рис. 7 показывают значительное повышение количества глюкозы в крови при угашении под действием условного раздражителя и, на фоне углубленного внутреннего торможения, купирование и даже направление дей-

ствия инсулина в противоположную сторону. Полученные данные опять доказывают силу коркового импульса и говорят о том, что при тренировке, развитии внутреннего торможения (приобретенного свойства орга-

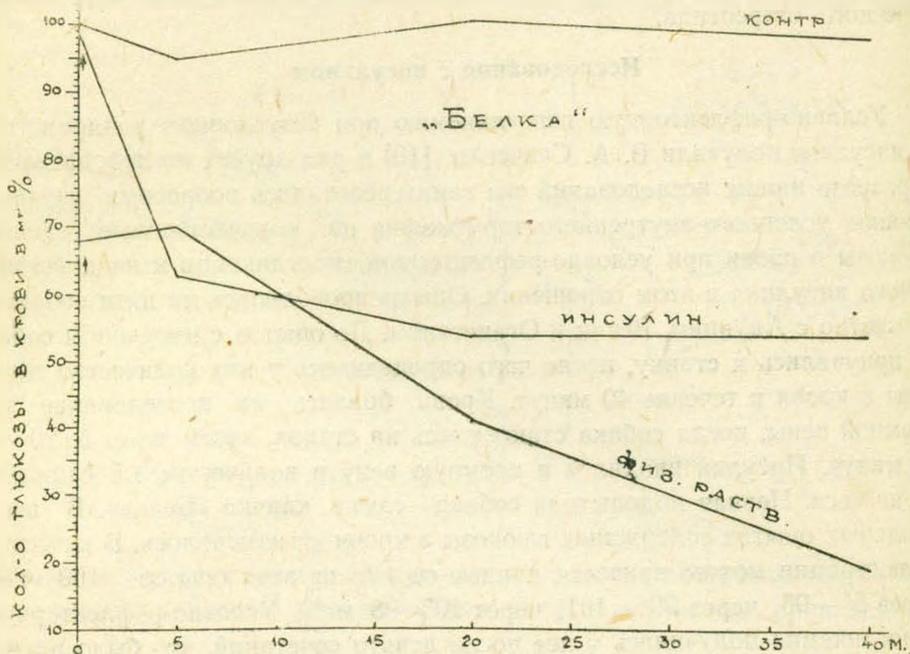


Рис. 6.

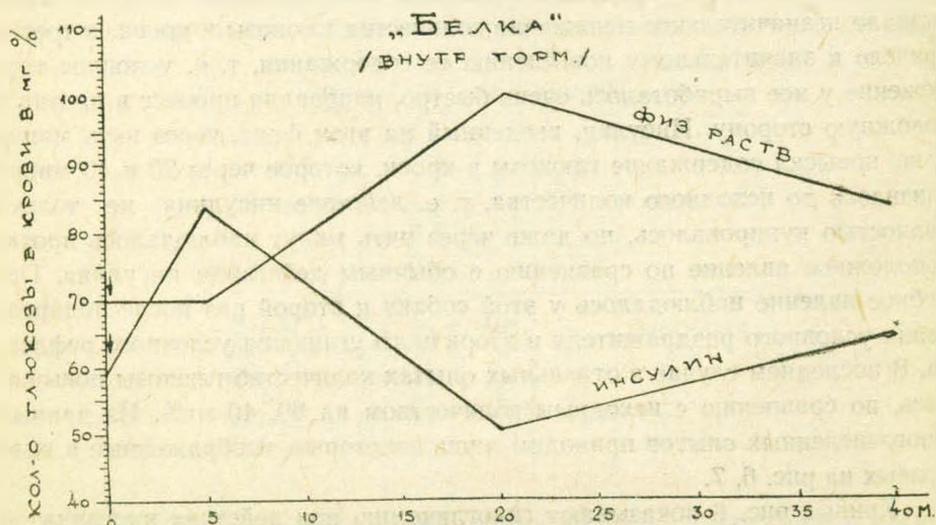


Рис. 7.

низма) в борьбе между возбуждением и торможением победителем выступает последний процесс. В данном случае мы имеем дело с иррадированием тормозного процесса на безусловный центр.

Вторая подопытная собака—самец, кличка «Куйр». На ней также ставились опыты в том же направлении. В контрольных опытах количество глюкозы в крови в течение нескольких дней не изменялось и держалось на уровне 100 или 110 мг%. После восьми сочетаний у нее получилась условно-рефлекторная гипогликемия. Однако при угашении условного рефлекса процесс внутреннего торможения у нее выработался с трудом и не углубился в достаточной степени, благодаря чему на этом фоне инсулин вызвал более сильную реакцию, чем обычно наблюдалось на этой собаке. Полученные результаты согласуются с данными И. П. Павлова о том, что тормозной процесс при своем слабом углублении положительно индуцирует безусловный центр, в результате чего повышается эффект безусловного раздражителя. Подробные данные о результатах исследований на этой собаке изложены в отдельной статье [15].

Третья подопытная собака—самка, кличка «Момсик». Условный рефлекс у нее выработался после 11 введений инсулина. При угашении

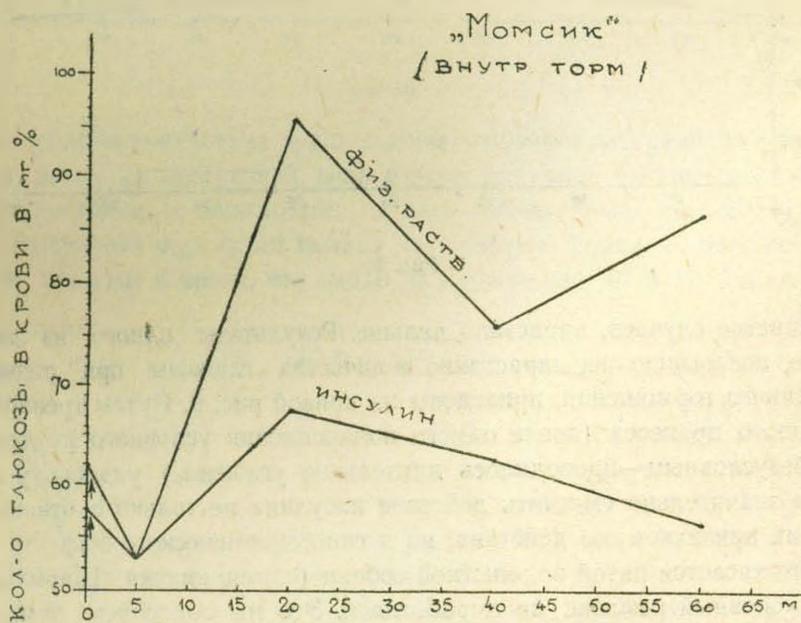


Рис. 8.

условного рефлекса четвертое действие условного раздражителя вызвало значительное повышение количества глюкозы в крови, что изображено на кривой рис. 8. После многократного действия условного раздражителя (введение физиологического раствора) инсулин у этой собаки не изменил количества глюкозы в крови (через 20 минут даже несколько повысил), что изображено на второй кривой рис. 8. Лишь на следующий день второе введение инсулина привело к снижению содержания глюкозы.

Четвертая подопытная собака—самец, кличка «Мурза». В контрольных опытах у нее также количество глюкозы в крови в течение 40 минут

не колебалось. В отличие от других она давала сильную реакцию на инсулин, во время опыта старалась вырваться, срывала ремни, наступала сильная одышка и беспокойство, чего не наблюдалось у других собак. Через четыре введения инсулина у нее выработался рефлекс на экспериментальную обстановку, в результате чего еще до введения инсулина исходное количество глюкозы в крови снижалось до 20 мг%. При угашении исходные количества глюкозы стали постепенно повышаться, после введения физиологического раствора количество глюкозы в крови, в

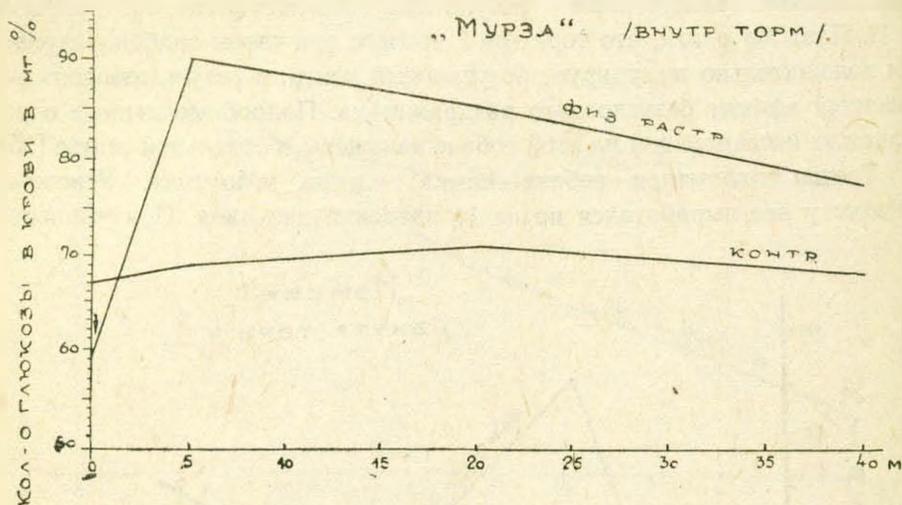


Рис. 9.

большинстве случаев, нарастало дальше. Результаты одного из таких опытов, показывающих нарастание количества глюкозы при развитии внутреннего торможения, приведены на кривой рис. 9. Путем тренировки тормозного процесса (после одного подкрепления условного раздражителя безусловным—проводилось длительное угашение) удалось у этой собаки значительно смягчить действие инсулина не только в отношении внешних признаков его действия, но и гипогликемического эффекта.

Что касается пятой подопытной собаки (самец, кличка «Шарик»), то у нее условный рефлекс не выработался. Это мы объясняем тем, что 8 сочетаний, повидимому, не были достаточными для его типа, об этом говорили и исходные количества глюкозы в крови. У других собак, после повторных введений инсулина, исходные количества глюкозы, под действием экспериментальной обстановки, постепенно снижались, при угашении, наоборот, повышались, чего не наблюдалось у этой собаки. После одного действия условного раздражителя были проведены еще четыре подкрепления в течение пяти дней, но опять временная связь не образовалась «Шарик» сильно отличался своим поведением от других собак, не привыкал к станку, в контрольных опытах количество глюкозы в крови колебалось в пределах 20 мг%, чего не было у других. Во время эксперимента сильно беспокоился, скулил, не переносил укола для взятия крови. Повидимому, у него был сильно выражен рефлекс свободы,

препятствующий выработке условного рефлекса. Приведенные данные говорят о значении типа высшей нервной деятельности в приспособляемости организма к измененным условиям внешней среды.

На собаках «Белка» и «Куйр» были поставлены также следующие опыты. В течение опытов с инсулином после угашения условного рефлек-



Рис. 10.

са было произведено четыре подкрепления условного раздражителя безусловным, затем на следующий день взамен инсулина внутривенно был введен адреналин (в зависимости от веса—«Белке»—0,5 мг, «Куйру»—1 мг). Введенный адреналин вызвал инсулиновую реакцию, понизил количество глюкозы в крови, что видно из кривых рис. 10 и 11. Только на



Рис. 11.

следующий день вторично введенный адреналин привел к некоторому повышению содержания глюкозы.

Полученные результаты опять говорят о роли динамического стереотипа в обмене веществ, о важном значении которого мы уже указывали.

Наши исследования с инсулином и адреналином протекали в основ-

ном следующим образом: после выработки условно-рефлекторной гипогликемии или повышения глюкозы в крови, мы в течение ряда дней угашали условный рефлекс и следили за ходом развития внутреннего торможения. По сдвигам содержания глюкозы в крови и внешним признакам мы судили о выработке и углублении внутреннего торможения. Затем на этом фоне изучали действие безусловного раздражителя, которое в зависимости от глубины тормозного процесса часто купировалось полностью, иногда угнеталось или, наоборот, усиливалось, т. е. в первом случае имело место иррадирование тормозного процесса, во втором — положительная индукция на безусловный центр. После подкрепления условного раздражителя и наличия характерной реакции от безусловного раздражителя мы снова в течение ряда дней угашали условный рефлекс, затем снова подкрепляли его и т. д. Такая постановка опытов, при которых неоднократно возбуждение переделывалось на торможение и торможение на возбуждение, оказалось трудной нервной задачей для подопытных животных. Такое частое одновременное воспроизведение нервной системой процессов возбуждения и торможения приводило, повидимому, к их столкновению, сшибке и в результате этого срыву высшей нервной деятельности — наступлению невротического состояния. О наступившем неврозе мы судили по следующим признакам: 1) резко изменялось поведение собак, что замечали даже лабораторные служители; 2) наблюдалось расстройство условно-рефлекторной деятельности; так в исследованиях с инсулином после второго или третьего подкрепления условного раздражителя внутреннее торможение не развивалось при угашении, условный раздражитель вызывал незакономерную реакцию, имела место хаотическая картина, при этом наблюдалось буйное, агрессивное состояние, переходящее иногда в угнетенное. Собака становилась неузнаваемой.

Оставляя в стороне описание невротического состояния остальных собак, над которыми велись опыты с инсулином (о них будет сообщено отдельно), остановимся на одной собаке, которая в течение 1,5 лет служила объектом нашего изучения. Это «Богар» — сильный, уравновешенный тип. Как было отмечено, над ней ставились опыты с адреналином. Пять раз удалось получить у нее при угашении характерную картину внутреннего торможения, на фоне которого купировался почти весь комплекс физиологического действия адреналина. Однако в шестой раз, когда после очередного угашения снова был введен адреналин, то он вызвал неожиданную реакцию: количество глюкозы в крови значительно снизилось, но остальные признаки адреналиновой реакции (одышка, саливация, учащение сердечного ритма и проч.) выступили в сильной форме, получилось как бы раздвоение в действии адреналина. В последующем адреналин не изменял содержания глюкозы в крови, но опять другие признаки адреналинового эффекта были выражены в высокой степени. Инсулин, многократно введенный этой собаке, вызывал внешние признаки адреналиновой реакции и в большинстве случаев, противоположно своему действию, повышал количество глюкозы в крови. В течение семи месяцев не

удавалось получить у нее закономерной реакции на действие адреналина и в особенности условного раздражителя. Процесс внутреннего торможения у нее не развивался. Резко изменилось и поведение собаки, она стала агрессивной, нападала даже на экспериментатора, к которому была очень привязана, часто впадала, в особенности после опыта, в полное апатическое состояние, сохраняла одну и ту же позу, не отзывалась на кличку. Порой это состояние длилось в течение 2—3 часов. Появились и трофические изменения в виде припухания и покраснения лап. Имея в виду данные павловской школы о благотворном влиянии брома при лечении невротозов, мы стали применять бром. Но лучшим средством для нее оказалась комбинация брома с кофеином. Эту комбинацию И. П. Павлов рассматривал как два рычага, при помощи которых можно менять силу возбуждения и торможения, добиться их нормального соотношения, путем соответственного изменения количества брома и кофеина. Благоприятный эффект мы получили применением 0,5 NaBr и 6 мг кофеина per os за ½ часа до опыта. Собака совсем оправилась, по поведению она стала прежней. На адреналин и на условный раздражитель она стала давать правильную реакцию.

В качестве иллюстрации приводим результаты их действия в виде кривых на рис. 12.

Однако этой комбинацией не удалось получить при угашении характерной для этой собаки картины развития внутреннего торможения, количество глюкозы в крови у нее не стало закономерно понижаться при последующих действиях условного раздражителя, как это имело место до наступления невроза. Поэтому в другой серии опытов мы при угашении условного рефлекса из комбинации изъяли кофеин, оставив только бром и уменьшив его дозу.

Полученные результаты приведены в таблице 3.

Как видно из таблицы, путем применения комбинации 0,5 NaBr и 6 мг кофеина мы получили под действием условного раздражителя сильное повышение количества глюкозы в крови—на 63 мг% (опыт от 29.I). Имели место также мидриаз, саливация, беспокойство и характерные изменения со стороны сердечной деятельности. Исходя из прежних наблюдений над этой собакой, мы решили прекратить дачу кофеина с целью усиления тормозного процесса, а дозу брома постепенно уменьшить. Как видно из таблицы, второе действие условного раздражителя привело к незначительному повышению количества глюкозы в крови (опыт от 30.I), остальные признаки адреналино-

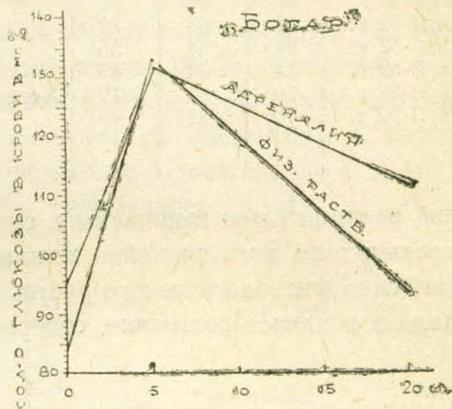


Рис. 12.

Дата	Количество глюкозы в крови в мг %			Введен	Примечание	
	до введения	через 5 м. после введения	через 20 м. после введения			
23/I-52 г.	54	79	63	Адреналин	За $\frac{1}{2}$ часа до опыта получила 0,5 NaBr и 6 мг кофеина	
24/I-52 г.	54	72	54	"		
25/I-52 г.	92	111	104	"		
26/I-52 г.	101	120	119	"		
28/I-52 г.	88	110	93	"		
29/I-52 г.	61	72	124	Физиол. раствор		
30/I-52 г.	86	86	97	"		Получила 0,2 NaBr
31/I-52 г.	80	80	71	"		
1/II-52 г.	81	65	72	"		Дача брома прекращена.
2/II-52 г.	64	54	55	"		
4/II-52 г.	51	34	47	"		
5/II-52 г.	70	61	72	Адреналин		
6/II-52 г.	70	81	97	"		

вой реакции были выражены в слабой форме. 31.I собака в отличие от предыдущих дней спокойно вошла в экспериментальную комнату, после введения физиологического раствора вела себя спокойно, временами впадала в сонливое состояние, содержание глюкозы в крови несколько сни-

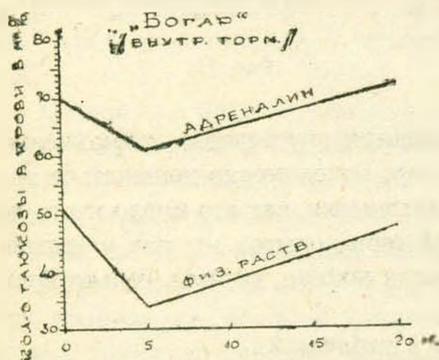


Рис. 13.

зилось. С I. II дача брома была прекращена. С этого дня содержание глюкозы в крови начало значительно снижаться, доходя в отдельных опытах до 34 мг % (опыт 4. II.), собака часто впадала в поверхностный сон, из признаков адреналиновой реакции иногда в слабой форме наступала слабая саливация. Как показывают таблица и кривые рис. 13, 5. II. введенный адреналин, на фоне углубленного торможения, не повысил (даже несколько снизил) содержание глюкозы в крови, сердечная деятельность не изменилась, обычная саливация, которая наблюдалась у собаки под влиянием экспериментальной обстановки (до введения физиологического раствора) после введения адреналина не усилилась. Только дыхание несколько углубилось, кратковременное беспокойство перешло в сонливое, а затем наступил сон. Мидриаз не было. Второе введение адреналина привело к повышению количества глюкозы в крови, наступили и остальные признаки адреналиновой реакции (мидриаз, усиление саливации, одышка, изменение сердечной деятельности и проч.). Таким обра-

зом у собаки вновь восстановилась картина, напоминающая ее реакцию*, которая наблюдалась до наступления невроза—значительное снижение содержания глюкозы в крови при угашении и почти полное купирование действия адреналина при углублении условного торможения. Приведенные данные показывают, что путем применения брома с кофеином, а затем только брома и последующего прекращения его дачи, т. е. изменением отношения между возбуждением и торможением, удалось нарушенную высшую нервную деятельность собаки привести к норме. Наступление невротического состояния у наших подопытных собак мы объясняли ошибкой, т. е. перенапряжением подвижности процессов возбуждения и торможения. Однако не исключена возможность, что в развитии невротического состояния играли роль и длительное действие адреналина и инсулина на кору головного мозга. Для разрешения этого вопроса необходимы дальнейшие исследования.

Как было указано выше, при исследованиях с адреналином мы заметили, что не на все процессы, вызванные адреналином, временная связь образуется и исчезает под действием внутреннего торможения с одинаковой быстротой. Это должно касаться и тех биохимических сдвигов, которые наступают под действием адреналина. Известно, что адреналин среди прочих явлений ускоряет также свертывание крови. В наших исследованиях это также име-

ло место, и условная связь на этот процесс возникала быстрее, чем на повышение содержания глюкозы в крови. Об этом говорят специальные исследования Карагезяна, проведенные в нашей лаборатории на собаке „Чомр“. Результаты этих исследований приведены на кривых рис. 14, первая кривая показывает скорость свертывания в минутах при первом введении адреналина. Как по-

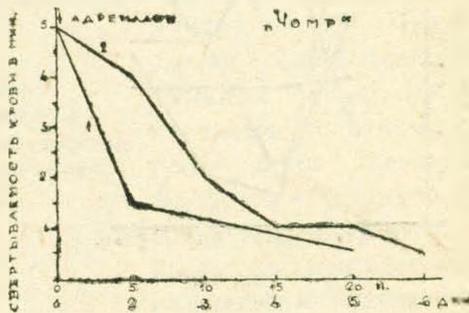


Рис. 14.

казывает кривая, исходная свертываемость была 5 мин., через 5 минут после введения адреналина кровь свернулась в течение 1,5 мин., через 20—0,5 мин.; вторая кривая показывает исходную свертываемость в опытные дни до введения адреналина. Как видно из кривой, условная связь на свертывание крови образуется быстрее, так как под влиянием экспериментальной обстановки—одного из факторов условного раздражителя в наших опытах, свертываемость крови постепенно повышается и на шестой день она свертывается в течение 0,5 мин.** За такое количество

* С той разницей, что на этот раз повышение содержания глюкозы в крови наступало через 20 минут.

** Адреналин еще больше повышал свертывание крови, в течение опыта время свертывания по сравнению с исходной величиной уменьшалось.

сочетаний условно-рефлекторная гипергликемия не получалась. Свертывание крови имеет большое биологическое значение, повидимому, этим объясняется более быстрое образование условной связи на этот процесс.

Исследования по изучению действия условно-оборонительного рефлекса на почечную функцию

Нами было показано, что оборонительный и условно-оборонительный рефлексы (болевое и условно-болевое раздражение), помимо резкого уменьшения диуреза, вызывают сильное уменьшение выделения хлоридов, фосфатов, аммиака и мочевины почками [13, 16]. Дальнейшие опыты, проведенные Матиняном в нашей лаборатории, показали, что при развитии внутреннего торможения наблюдается противоположная картина. Опыты ставились на собаках, оперированных для изолирования мочеточников по Павлову—Орбели. Оборонительная реакция вызывалась у них путем нанесения электрического раздражения на бритой поверхности нижней трети голени. Для выработки внутреннего торможения, как в большинстве случаев наших исследований, применялся метод угашения условного

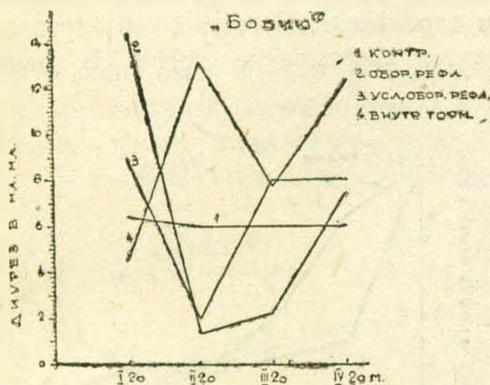


Рис. 15.

рефлекса. Условный раздражитель (звонок) применялся изолированно с трехминутными перерывами в промежуток времени, соответствующий сочетанию условного раздражителя с безусловным (нанесение электрического раздражения). Из многочисленных опытов, проведенных на пяти собаках, приводим результаты лишь нескольких исследований, изображенных в виде кривых. Как видно из кривых рис. 15 и 16, у обеих собак

диурез сильно понижается под действием оборонительного и условно-оборонительного рефлекса. При развитии внутреннего торможения наблюдается обратная картина—значительное повышение диуреза. На кривых рис. 17 и 18 изображено выделение фосфатов, которое сильно понижается при оборонительном и условно-оборонительном рефlekсах и повышается при развитии внутреннего торможения.

Подобная картина наблюдается и в отношении выделения хлоридов, что явствует из кривых рис. 19 и 20. Аналогичные результаты, полученные и на других собаках, показывают роль корковых импульсов в тонкой регуляции почечной функции. Предварительные данные показывают, что на фоне углубленного торможения не только купируется действие безусловного раздражителя (электрического раздражения), но даже наблюдается противоположная картина, т. е. повышение диуреза, выделение хлоридов и фосфатов.

Для выяснения вопроса, как меняется фильтрационная и реабсорбционная функция почек при оборонительном, условно-оборонительном рефlekсах и при внутреннем торможении, Адунцем, Егиян и Оганисяном в нашей лаборатории проводились исследования на пяти собаках. Проведенные исследования

показали, что при оборонительном и условно-оборонительном рефlekсах фильтрационная способность почек после действия условного и безусловного раздражителей в большинстве случаев временно понижается, что согласуется с нашими прежними данными [13], затем повышается. При развитии внутреннего торможения наблюдается противоположная картина. В качестве примера приводим результаты, полученные на подопытной собаке „Бобик“, изображенные на кривых рис. 21.

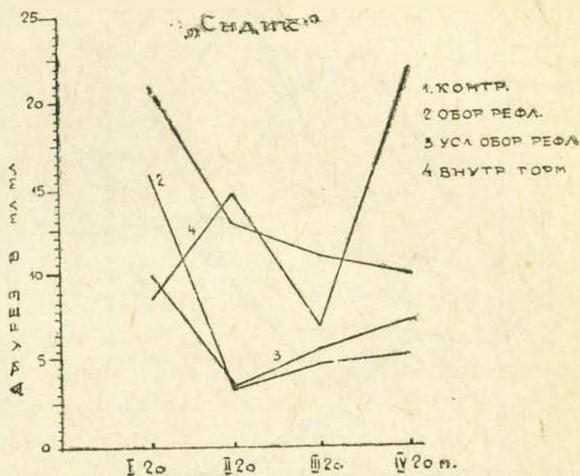


Рис. 16

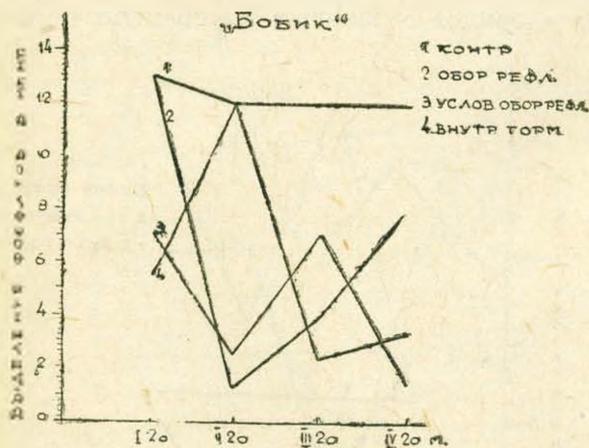


Рис. 17.

В качестве примера приводим результаты, полученные на подопытной собаке „Бобик“, изображенные на кривых рис. 21. Что касается реабсорбционной функции почек, то она изучалась в отношении реабсорбции глюкозы, фосфатов и хлоридов. По сравнению с контрольными опытами реабсорбция глюкозы значительно понижалась при оборонительном и условно-оборонительном рефlekсах. Ввиду понижения фильтрации в почках в первичную мочу поступало меньшее количество глюкозы,

чем в контрольных опытах, несмотря на это она реабсорбировалась почками в сравнительно меньших количествах. Для иллюстрации приводим данные, полученные на одной из подопытных собак—«Бобик». До действия безусловного или условного раздражителей в течение одной минуты фильтровалось 54 мг глюкозы и столько же реабсорбировалось, после их действия фильтровалось 23 мг, реабсорбировалось 19,5 мг. При выработке внутреннего торможения количество филь-

трукующейся глюкозы повышалось по сравнению с исходной величиной, и все оно реабсорбировалось. Так, например, до условного торможения количество глюкозы, поступившее в первичную мочу, равнялось 58 мг, столько же реабсорбировалось. Под действием условного торможения количество глюкозы в первичной моче повысилось до 70 мг, реабсорбировалось 69 мг. Таким образом, при развитии внутреннего торможения, наряду с повышением фильтрационной функции почек, повышается и процесс реабсорбции глюкозы.

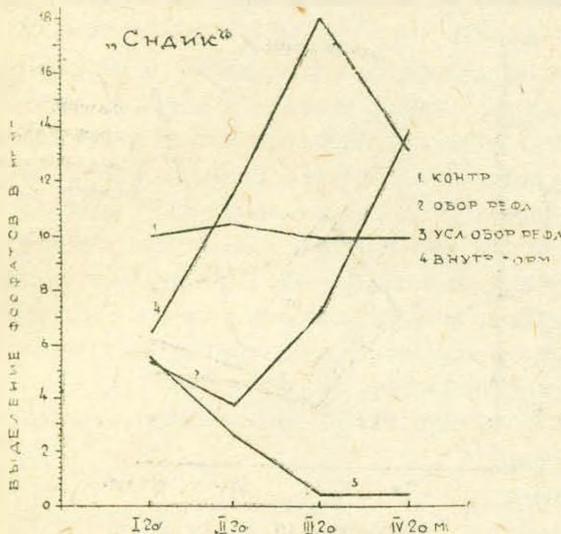


Рис. 18.

левое и условно-болевое раздражение ведут к понижению реабсорбции фосфатов, реабсорбция хлоридов особым изменениям не подвергается. При выработке внутреннего торможения наблюдается противоположный процесс в отношении реабсорбции фосфатов, они в большом количестве фильтруются и реабсорбируются. Исследования, проведенные без нагрузки хлоридов и фосфатов на трех собаках, дали обратную картину, а именно: болевое и условно-болевое раздражение ведут к повышению процесса реабсорбции фосфатов и хлоридов, благодаря чему их количество в моче сильно

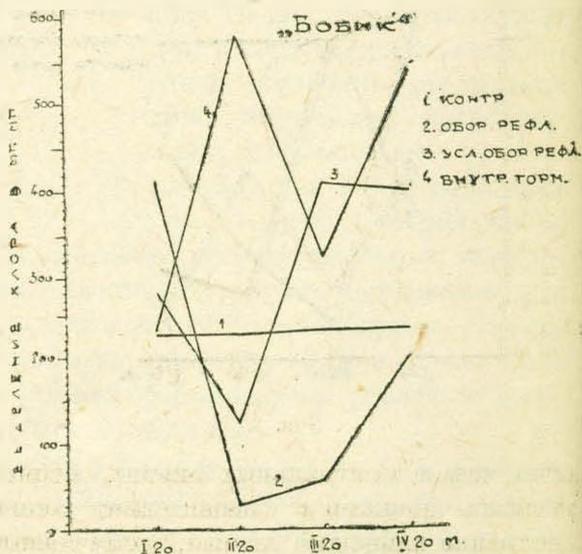


Рис. 19.

снижается, что подтверждает наши прежние наблюдения [13, 16]. К таким результатам пришел и Матинян в нашей лаборатории. Таким

образом при нагрузке и без нее получились не одинаковые результаты, которые говорят о том, что функция почек, в зависимости от различных воздействий на организм, в частности изменения осмотического давления крови и соответственно изменения функционального состояния почек, может изменяться благодаря корковым импульсам в различной степени и даже менять свое направление.

Обсуждение результатов

Условное внутреннее торможение, как установил И. П. Павлов, имеет огромное значение в условно-рефлекторной деятельности организма.

Как процесс торможения оно выступает в своей целебно-охранительной роли, способствующей восстановлению таких реактивнейших, хрупких элементов, какими являются корковые клетки. Полученные нами результаты представляют интерес в развитии павловского учения о внутреннем

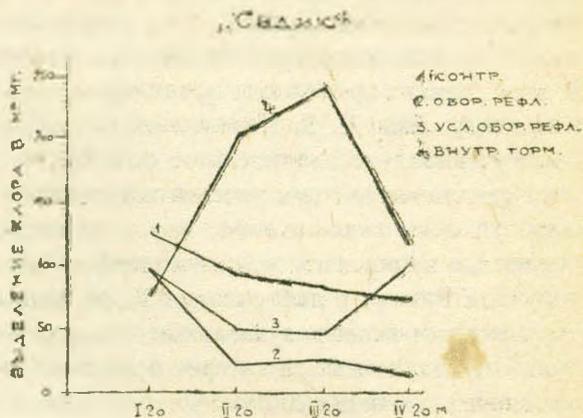


Рис. 20

торможении. Они наглядно показывают активный характер внутреннего торможения и подтверждают взгляд И. П. Павлова, что под маской «нуля» кроется активный процесс, что «нуль» не есть утомление эффекторного органа или разрыв рефлекторной дуги. Исследования, проведенные нами, доказывают разыгрывающиеся активные

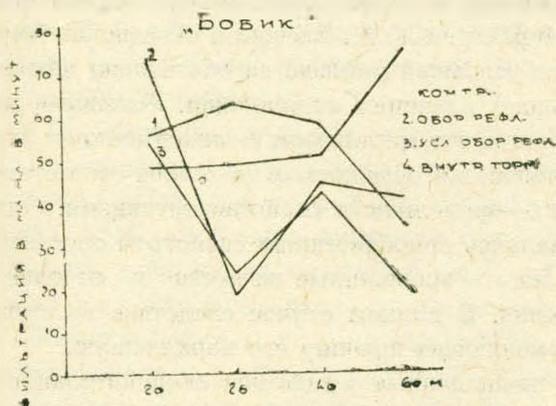


Рис. 21.

ные процессы на фоне «нуля», которые можно еще больше усилить и проследить за дальнейшим углублением тормозного процесса. Установленные нами факты еще раз исключают утверждение ряда зарубежных и советских физиологов о том, что павловское торможение и возбуждение суть гипотетические понятия. Из наших опытов также видно, что обмен веществ изменяет свое направление в зависимости от процессов возбуждения и торможения, что в обмене веществ эти два противоположных нервных процесса выступают в своем единстве и борьбе, и их сбалансирование играет ведущую роль в направленности обмена веществ, на что указывал К. М. Быков [6]. Углублением торможения можно значительно

подавить действие возбуждения на данный биохимический процесс. Как показывают наши исследования, углублением внутреннего торможения удается полностью купировать действие значительных доз таких активных веществ как адреналин, инсулин, как действие болевого раздражения, а в некоторых случаях даже направить действие адреналина и инсулина в противоположную сторону, по сравнению с их обычным действием. В этих случаях происходит иррадиация тормозного процесса на безусловный центр. Еще И. Я. Перельцвейгом [17] в лаборатории И. П. Павлова было установлено значительное ослабление действия пищевого безусловного раздражителя при угашении условного рефлекса. А. О. Долину и сотр. удалось механизмами, вырабатываемого условного тормоза почти полностью купировать действие морфия [18, 19]. Аналогичные результаты получила Ринкль в лаборатории К. М. Быкова [6]. Эти данные, наряду с полученными нами результатами, говорят о мощной силе корковых импульсов. Значительный интерес представляют факты, полученные нами в отношении значения динамического стереотипа в обмене веществ, когда после неоднократного действия адреналина инсулин вызывал адреналиновый эффект, и наоборот. Эти данные, наряду с фактами полного купирования действия инсулина и адреналина, в результате углубления внутреннего торможения, говорят о том, что зачастую в течение своей индивидуальной жизни приобретенные свойства организма могут быть сильнее присущих ему врожденных свойств и в состоянии изменить последние. В этом разрезе значительный интерес представляют исследования Слонима и Ольнянской в лаборатории К. М. Быкова в отношении терморегуляции. Они показали, что условный рефлекс на обстановку нагревания берет верх над безусловным влиянием охлаждения. Условный рефлекс и его торможение приобретаются организмом в зависимости от окружающей среды. Они вырабатываются организмом на основе соответствующего безусловного рефлекса—врожденного свойства организма. Однако внутреннее торможение, являясь приобретенным свойством организма, оказывает сильное действие на его врожденные качества в отношении их подавления и видоизменения. В данном случае следствие выступает как активное начало, видоизменяющее причину его породившую.

Заслуживают внимания наши данные о действии оборонительного и условно-оборонительного рефлексов (болевое и условно-болевое раздражения) и внутреннего торможения на отдельные стороны почечной функции—фильтрации и реабсорбции.

Интересно отметить результаты наших исследований, касающиеся наступившего невротического состояния, при котором наблюдались нарушения со стороны выработки внутреннего торможения, извращенное действие не только условных, но даже безусловных раздражителей. Вышеупомянутые длительные нарушения удалось привести к норме путем применения соответствующей комбинации брома и кофеина.

Уже по предварительным результатам можно сказать, что временная связь на отдельные биохимические процессы образуется и исчезает

с неодинаковой быстротой. В этом отношении, повидимому, имеет значение биологическая роль данного процесса.

Проведенные нами исследования с безусловными раздражителями—адреналином и инсулином—говорят о ведущем значении нервного механизма с участием корковых импульсов в осуществлении их действия на углеводный обмен. Об этом говорят условно-рефлекторное повышение и понижение содержания глюкозы в крови, купирование действия адреналина и инсулина при углублении внутреннего торможения, адреналиновый эффект инсулина, и наоборот, при определенном динамическом стереотипе и т. д. В этом отношении мы не разделяем точку зрения В. А. Савченко [10], считающего, что адреналин в противоположность инсулину действует на содержание глюкозы в крови не через центральную нервную систему, а влияет на эффекторный орган. Он считает сомнительным условно-рефлекторное повышение количества глюкозы в крови, когда безусловным раздражителем служит адреналин. Однако наши результаты не совпадают с его данными, причину которого мы считаем не совсем правильную постановку его опытов, о чем подробно приведено в нашем другом сообщении [20].

В ы в о д ы

1. Получены новые данные по условно-рефлекторной регуляции обмена веществ при безусловных раздражителях: адреналине и инсулине, а также по условно-рефлекторной регуляции отдельных сторон почечной функции (реабсорбции и фильтрации) при оборонительном и условно-оборонительном рефлексам.

2. При развитии внутреннего торможения содержание глюкозы в крови с исходных величин понижается, когда безусловным раздражителем служит адреналин, и, наоборот, повышается, когда таковым является инсулин. При углублении внутреннего торможения удается полностью купировать действие адреналина и инсулина на содержание глюкозы в крови и на остальные признаки их физиологического действия. В случае оборонительного и условно-оборонительного рефлексов понижается фильтрационная и реабсорбционная функция (в отношении глюкозы и фосфатов при их нагрузке) почек. При внутреннем торможении эти процессы идут в противоположном направлении. Без нагрузки фосфатов и хлоридов в отношении их реабсорбции по сравнению с нагрузкой наблюдается обратная картина при действии безусловного, условного раздражителей и внутреннего торможения.

3. Подтверждается активный характер внутреннего торможения, направляющего процессы обмена веществ в противоположную сторону по сравнению с возбуждением. Доказывается, что под маской «нуля» кроется активный процесс, который можно углубить и проследить за его развитием.

4. При выработке определенного динамического стереотипа адреналин вызывает инсулиновый эффект, и наоборот.

5. Полученные данные показывают, что приобретенные свойства организма могут путем своего активного действия сильно влиять и видоизменять врожденные свойства—безусловные рефлексы (купирование действия адреналина и инсулина на фоне углубленного торможения и примеры динамического стереотипа).

6. При наступившем неврозе удалось применением определенной комбинации брома с кофеином—путем соответствующего действия на процессы возбуждения и торможения привести нарушенный ход углеводного обмена к норме.

7. Полученные нами результаты еще раз показывают ведущее значение кортикальной регуляции углеводного обмена и почечной функции. Они представляют интерес в понимании нарушений углеводного обмена, а также почечной функции при болях.

Институт физиологии Академии наук
Армянской ССР и кафедра биохимии
Ереванского медицинского института

Поступило 28 II 1951

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. И. П. Павлов—Полное собрание трудов, т. 3, 470, 1949.
2. Павловские среды—т. 2, 425, 1949.
3. И. П. Павлов—Полное собрание трудов, т. 3, 503, 1949.
4. И. П. Павлов—Полное собрание трудов, т. 4, 312, 1949.
5. И. П. Павлов—Полное собрание трудов, т. 3, 467, 1949.
6. К. М. Быков—Кора головного мозга и внутренние органы, 1947.
7. Р. П. Ольнянская—Кора головного мозга и газообмен, 1950.
8. М. А. Усиевич—Тр. физиол. лаб. им. И. П. Павлова, 10, 51, 1941.
9. Л. Г. Лейбсон—Рус. физиол. журн. 10, 179, 1927.
10. В. А. Савченко—К механизму действия инсулина и адреналина, 1946.
11. Павловские среды, т. 3, 102, 1949.
12. И. П. Павлов—Полное собрание трудов, т. 3, 112, 1949.
13. Г. Х. Бунятян—Научные труды Института физиологии АН Арм. ССР, т. 3, 5, 1950.
14. Г. Х. Бунятян и Э. Е. Мхоян—Известия АН Арм. ССР (серия биол. и сельхоз. науки), т. 4, 4, 295, 1951.
15. Г. Адуни, В. Егияч и А. Оганисян—В печати.
16. Г. Х. Бунятян, Ю. А. Кечек и Г. В. Матинян—Физиол. журн. СССР им. Сеченова, т. 37, 225, 1951.
17. И. П. Павлов—Полное собрание трудов, т. 4, 60, 1949.
18. А. О. Долин—Арх. биол. наук, т. 54, в 1, 39, 1939.
19. А. О. Долин, И. И. Зборовская—14 совещание по проблеме высшей нервной деятельности, посвященное 15-летию со дня смерти И. П. Павлова, стр. 15, 1951.
20. Г. Х. Бунятян Журн.—Вопросы высшей нервной деятельности.

Հ. Կ. Քուճյարյան,
Հայկական ՍՍՌ ԳԱ Իսկական անդամ

ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ ՆԵՐՔԻՆ ԱՐԳԵԼԱԿՈՒՄԸ ԵՎ ՆՐԱ ԴԵՐԸ
ՆՅՈՒԹԱՓՈՒԽԱՆԱԿՈՒԹՅԱՆ ՄԵՋ

Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Ի. Պ. Պավլովը հայտնաբերեց պայմանական ներքին արգելակման պրոցեսը և ցույց տվեց նրա հսկայական նշանակությունը օրգանիզմի պայմանական սեֆլեկտոր գործունեություն մեջ: Ուսուցմասիրելով ներքին արգելակման պրոցեսը թքագեղձի պայմանական սեֆլեքսների հիման վրա նա եկավ այն եզրակացության, որ վերոհիշյալ պրոցեսով պայմանավորված թքազատության դադարի, այսպես կոչված «գրոս»-ի գիմակի տակ թագնված է ակտիվ պրոցես, որը կարելի է ավելի ևս խորացնել: Վերջին տարիների ընթացքում մեր կողմից ձեռնարկվեցին մի շարք հետազոտություններ պարզելու ներքին արգելակման պրոցեսի ազդեցությունը նյութափոխանակության մի շարք կողմերի վրա: Այդ ուղղությամբ շնորհի վրա գրված բազմաթիվ փորձերը բերին այն եզրակացության, որ իրոք ներքին արգելակումը ակտիվ բնույթ ունի. նրա ազդեցության տակ նյութափոխանակության համապատասխան պրոցեսները գրգռման համեմատությամբ հակառակ ուղղություն են ստանում: Այսպես օրինակ՝ օգտագործելով որպես անպայմանական գրգռիչներ ադրենալինը և ինսուլինը, ստանալով պայմանական սեֆլեկտոր հիպեր—և հիպոգլիկեմիա, մենք ցույց տվեցինք որ ներքին արգելակման պրոցեսի զարգացման և խորացման ժամանակ գլյուկոզայի քանակն արյան մեջ խիստ չափով իջնում է առաջին դեպքում և ընդհակառակը՝ բարձրանում երկրորդ դեպքում: Նույնպիսի տվյալներ մենք ստացանք և ցավային ու պայմանական ցավային գրգռիչների դեպքում: Վերջիններիս ազդեցության տակ իջնում էր, թեև կարճատև, երկամային ֆիլտրացիա, գլյուկոզայի ռեաբսորբիան: Քլորիդների և ֆոսֆատների ծանրաբեռնվածության ժամանակ արգելակվում էր նրանց ռեաբսորբիան, իսկ առանց ծանրաբեռնվածության, ընդհակառակը՝ արագանում: Ներքին արգելակման ազդեցության տակ վերոհիշյալ պրոցեսները հակառակ ուղղությամբ էին գնում՝ բարձրանում էր ֆիլտրացիան, արագանում գլյուկոզայի ռեաբսորբիան, քլորիդների և ֆոսֆատների ծանրաբեռնվածության դեպքում նաև նրանց ռեաբսորբիան, իսկ առանց ծանրաբեռնվածության՝ ընդհակառակը գանդաղում: Բերված փաստերը խոսում են այն մասին, որ ներքին արգելակումն ակտիվ պրոցես է, նրա շնորհիվ բիոքիմիական տեղաշարժերն ընթանում են գրգռման պրոցեսին հակառակ ուղղությամբ: Բիոքիմիական հետազոտությունների միջոցով կարելի է գաղափար կազմել ներքին արգելակման զարգացման և խորացման մասին:

Մեր հետազոտությունների մեջ հետաքրքրական են նաև այն փաստերը, որ ներքին արգելակման խորացման ժամանակ վերանում է բոլորովին անպայմանական գրգռիչներ՝ ադրենալինի և ինսուլինի ազդեցությունը օրգանիզմի վրա: Կարևոր է նշել և այն, որ որոշ դիսամիկ ստերեոտիպ սանզիելու դեպքում ադրենալինը օրգանիզմում առաջացնում է ինսուլինային երևույթներ, և ընդհակառակը: Բերված տվյալները խոսում են

գլխուղեղի կեղևի իմպուլսների զորեղութեան վերաբերյալ, որոնք ի վիճակի են ոչ միայն չեզոքացնել ազրենալինի և ինսուլինի ազդեցութիւնը, այլ անգամ հակառակ ուղղութիւն տալ նրան: Մյուս կողմից մեր կողմից ստացված տվյալները հաստատում են այն, որ հաճախ օրգանիզմի կողմից ձեռք բերված հատկութիւնները ավելի զորեղ են, քան նրա բնածին հատկութիւնները, վերջիններս կարող են խիստ փոփոխվել՝ վերանալ, կամ հակառակ ուղղութիւն ստանալ արտաքին միջավայրի ազդեցութեան տակ ձեռք բերված հատկութիւնների շնորհիւ: Հետաքրքրութիւն են ներկայացնում մեր փորձերի և այն տվյալները, որոնք վերաբերում են փորձերի ազդեցութեան տակ առաջացած ներվային վիճակին, որն արտահայտվում էր փորձնական շների վարքի զգալի փոփոխութեամբ, պայմանական սեֆելիտոր գործունեութեան անկանոնութեամբ (հատկապէս ներքին արգելափման պրոցեսի խանգարմամբ) և անսթիմուլացիայի փոխանակութեան նորմալ ընթացքի խանգարմամբ: Օգտագործելով բրոմի և կոֆեինի համապատասխան քանակների կոմբինացիա, ուրիշ խոսքով գործի դնելով դրոման և արգելափման պրոցեսների վրա ազդող լծակները ու կանոնավորելով այդ ևրիու հիմնական ներվային պրոցեսների հարաբերութիւնը, հնարավոր եղավ կարգավորել կենդանու բարձր ներվային գործունեութիւնը, հասցնել նրան նորմալ վիճակի և ստանալ մինչ-ներվային վիճակին համապատասխան նորմալ պատկերը: