

А. М. Алексанян, Е. А. Худоян

## Условно-рефлекторное изменение сердечной деятельности\*

В связи с настойчивыми поисками механизма патологических отклонений, лежащих в основе гипертонической болезни, за последнее время значительно увеличилось количество работ, посвященных изучению нервной регуляции сердечно-сосудистой системы. Внимание исследователей особенно привлекало экспериментальное изучение корковой регуляции сердечно-сосудистой системы, почему и был предложен ряд методик, позволяющих вести наблюдение за деятельностью сердца или сосудистой системы на животных в условиях хронического опыта. Однако предложенные методики страдали рядом дефектов и не могли в полной мере отвечать требованиям эксперимента (непрерывность наблюдения, достаточная величина записи и т. д.). Несмотря на существующие недостатки, описанная нами методика [1] является все же наиболее разработанной для механической записи пульса по сравнению с аналогичными методами, предложенными до настоящего времени.

Задачей настоящего исследования являлось наблюдение за динамикой выработки дифференцировки и угашения положительного условного рефлекса. При этом мы исходили из данных, полученных К. М. Быковым и его сотрудниками [2] (В. Н. Черниговский [3, 4], М. Я. Михельсон [5], А. А. Рогов [6], А. Т. Пшоник [7] и др.) и данных Г. Х. Бунятыана и его соотрудников [8], которыми было установлено, что реакция, наступающая в ответ на действие отрицательных условных раздражителей, носит противоположный характер по сравнению с тем, что наблюдается при действии положительных условных раздражителей.

Посвященные изучению условно-рефлекторной регуляции сердечно-сосудистой системы работы последних лет показывают, что и в этой области имеются аналогичные факты, которые, однако, не были надлежащим образом оценены. Так, например, К. Н. Замыслова [9] отмечает, что при действии положительного условного раздражителя после кратковременного падения кровяного давления наблюдается волна последующего подъема кровяного давления, что объясняется автором последовательной индукцией. В. А. Гавличек [10] отмечает снижение кровяного давления под влиянием выработанного тормозного раздражителя.

\* А. М. Алексаняном экспериментальная разработка данной темы вначале была поручена Г. Е. Григоряну. Однако в связи с уходом Григоряна из института работа не была завершена. В настоящей статье представлены данные, полученные в новой серии экспериментов.

в то время как положительный условный раздражитель вызывает повышение кровяного давления. Наблюдаемое понижение кровяного давления вслед за его повышением автор также объясняет последовательной индукцией.

Б. В. Павлов и Н. А. Шустин [11] проследили изменения сердечной деятельности при осуществлении пищевых условных рефлексов (сердечный компонент пищевых условных рефлексов). Авторы отмечают, что при действии положительных пищевых условных раздражителей наблюдается учащение сердечной деятельности. При действии тормозных раздражителей частота сердечной деятельности большей частью также увеличивается, хотя это учащение не так велико. В ряде случаев, однако, под влиянием отрицательных раздражителей сердечная деятельность урежалась. Далее авторы отмечают, что при угашении пищевых условных рефлексов происходило параллельное угасание сердечного компонента пищевых рефлексов.

Таким образом, имеющиеся отдельные наблюдения дают основание думать, что сердечная деятельность изменяется по-разному, смотря по тому, идет ли речь о действии положительных или отрицательных раздражителей. Однако наблюдения эти носят спорадический характер, они не привлекли внимания исследователей и потому не получили дальнейшего развития.

Мы решили подвергнуть специальному изучению вопрос о том, как изменяется сердечно-сосудистая деятельность при развитии внутреннего торможения, вызванного путем угашения положительного условного рефлекса и выработкой дифференцировки. Для этой цели у двух собак (Марс и Джульбарс) заблаговременно были выведены и ушиты в кожаный валик на шею сонные артерии для механической регистрации изменения пульса уже описанным нами способом. В качестве безусловного раздражителя было избрано электрическое раздражение задней лапы собаки, которое вызывало учащение сердечной деятельности, повышение кровяного давления, изменение дыхания, отдергивание раздражаемой лапы и другие защитные двигательные реакции. В качестве положительных условных раздражителей служили звонок I (зв. I) и свет I (св. I), в качестве дифференцировки — звонок II (зв. II). Изолирование действия раздражителей длилось 30 секунд.

Положительные условные рефлексы у обеих собак образовались после 2—3 сочетаний и в дальнейшем быстро упрочились. Наиболее выраженные эффекты были получены на собаке Марс. Учащение сердечной деятельности при действии зв. I у Марса достигало до 200%,<sub>0</sub>. Как правило, положительные раздражители после короткого латентного периода вызывали сразу же резкое учащение, которое длилось в течение всего времени пока действовал раздражитель. По прекращении раздражителя и после подкрепления учащенная сердечная деятельность держалась еще некоторое время и постепенно сходилась на нет до достижения исходного уровня. В отдельных опытах по прекращении раздражения отчетливо выступало действие последовательной ин-

дукции, что сказывалось, во-первых, в появлении вагус-пульса тотчас после прекращения раздражения и, во-вторых, в замедлении ритма сердца в последствии.

После того, как был выработан положительный условный рефлекс на зв. I, мы приступили к его угашению. Так как изолированное применение звонка не привело к угашению рефлекса в течение одного опыта, то угашение продолжалось и в ряде последующих опытов (рис. 1—8). На собаке Марс в первых двух опытах зв. I, продолжает все

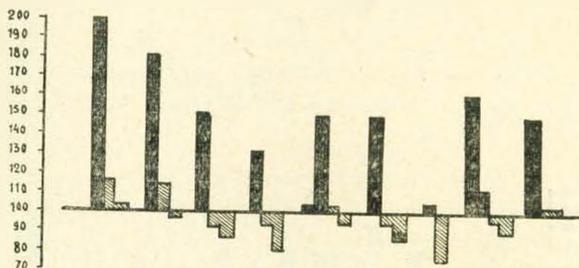


Рис. 1. Угашение условного рефлекса на звонок I. Оп. № 41. Цифры слева указывают частоту сердцебиений в процентном отношении к исходной частоте (до применения условного раздражителя), принятой за 100%. Черные столбики — процент изменения частоты пульса во время действия условного раздражителя, заштрихованные столбики — в последствии.

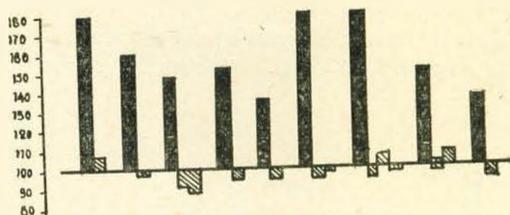


Рис. 2. Угашение условного рефлекса на звонок I. Оп. № 42. Обозначения те же.

еще вызывать значительный эффект. Лишь на третий опытный день величина рефлекса начала заметно падать. В последующих опытах рефлекс продолжал уменьшаться в величине, однако полного исчезновения его не удалось получить и в восьмом опыте. В отдельных опытах, как, например, в опыте №№ 45 (рис. 5) и 46 (рис. 6), условный раздражитель не вызывал никакого учащения ритма сердца, и лишь в редких случаях наблюдалось урежение ритма во время действия раздражителя. В последствии же, после прекращения раздражения ритм сердца, за редким исключением, урежался.

Нам казалось, что такая затрудненная угашаемость зв. I зависит от того, что он является сильным раздражителем и, что при бо-

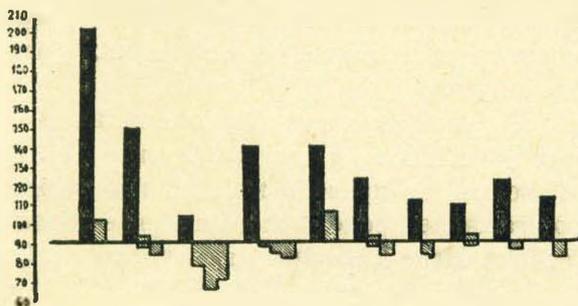


Рис. 3. Угашение условного рефлекса на звонок I. Оп. 4. № 43. Обозначения те же.

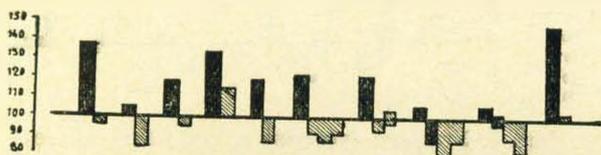


Рис. 4. Угашение условного рефлекса на звонок I. Оп. № 44. Обозначения те же.

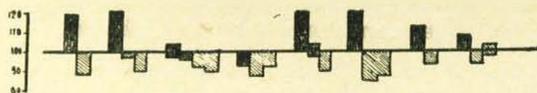


Рис. 5. Угашение условного рефлекса на звонок I. Оп. № 45. Обозначения те же.

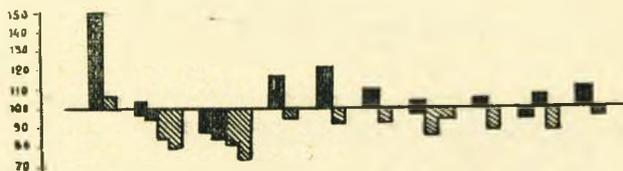


Рис. 6. Угашение условного рефлекса на звонок I. Оп. № 46. Обозначения те же.

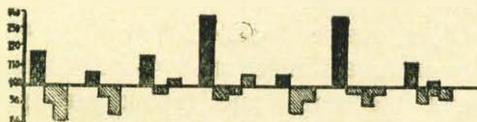


Рис. 7. Угашение условного рефлекса на звонок I. Оп. № 47. Обозначения те же.

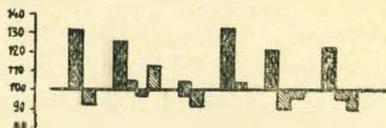


Рис. 8. Угашение условного рефлекса на звонок I. Оп. № 48. Обозначения те же.

лее слабом раздражителе можно добиться полного угашения условного рефлекса. В связи с этим мы образовали условный рефлекс на св. I и после выработки приступили к его угашению (рис. 9--11). Угашение условного рефлекса на св. I мы получили в первом же опыте на пятом применении изолированного условного раздражителя. Однако в дальнейшем св. I временами все еще продолжал вызывать, хотя и резко ослабленный рефлекс, и лишь в третьем опыте (рис. 11) мы наблюдали полное угашение рефлекса. Двухкратное применение зв. I в этом опыте показывает, что рефлекс на звонок сохранился в полной мере — учащение ритма, вызванное зв. I, достигает 200%.

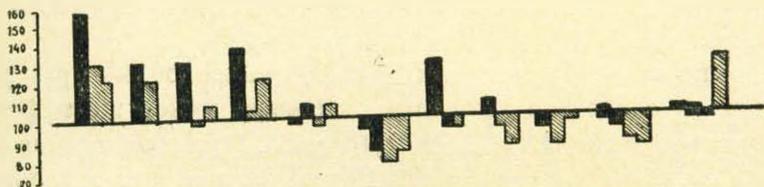


Рис. 9. Угашение условного рефлекса на свет I. Оп. № 52. Обозначения те же.

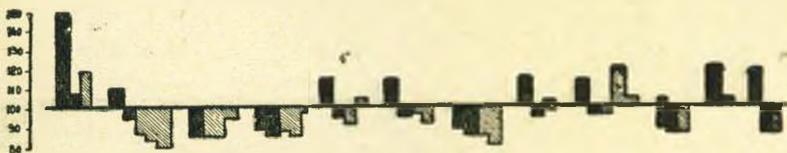


Рис. 10. Угашение условного рефлекса на свет I. Оп. № 53. Обозначения те же.

Проследивая ход угашения рефлекса можно отметить следующее: при первых применениях условный раздражитель вызывает учащение ритма как во время действия раздражителя, так и после прекращения его. При последующих применениях условного раздражителя учащение наблюдается главным образом только во время действия раздражителя, в последствии же, наоборот, сердечная деятельность замедлена по сравнению с его исходным уровнем. При более глубоких степенях угашения, как это отчетливо выступает с угашением рефлекса на св. I, урежение сердечного ритма наступает и во время действия условного раздражителя.

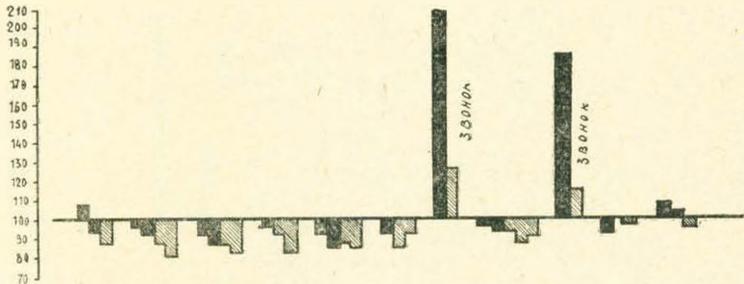


Рис. 11. Угашение условного рефлекса на свет I. Оп. № 54.  
Обозначения те же.

Таким образом, угашаемый условный раздражитель в начальных стадиях угашения развивает торможение в последствии, продолжая оказывать возбуждающее действие во время раздражения, и лишь на поздних стадиях это возбуждение постепенно уступает место все более усиливающемуся торможению, и тогда условный раздражитель и во время своего действия, иногда прямо с места, с самого начала его применения, вызывает торможение.

Аналогичные данные в смысле характера и направления влияния на сердечную деятельность, получены нами и при выработке дифференцировки.

При первых применениях дифференцировочный раздражитель зв. II, как и следовало ожидать, вызывает такой же эффект как и зв. I — учащение ритма на 60—80% (рис 12). При этом полная аналогия эффектов зв. II и зв. I наблюдается только при первом применении

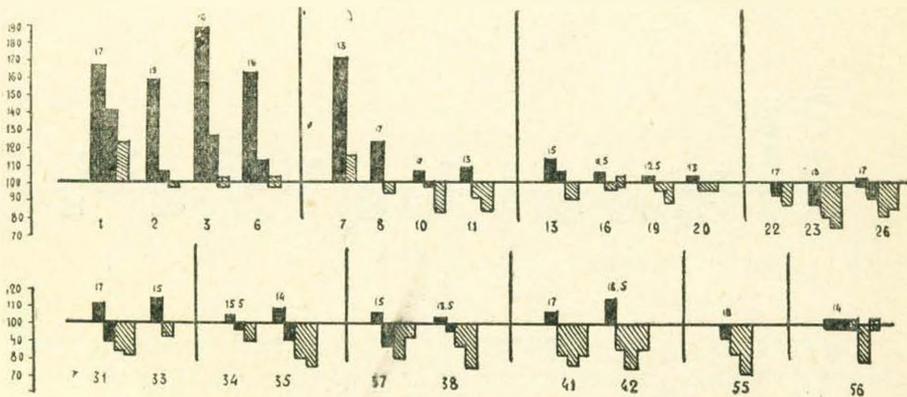


Рис. 12. Изменение реакции на дифференцировочный раздражитель звонок II в процессе выработки дифференцировки. Цифры слева указывают частоту сердцебиений в процентном отношении к исходной частоте (до применения дифференцировки), принятой за 100%. Черные столбики — процент изменения частоты сердцебиений во время действия раздражителя, заштрихованные столбики — в последствии. Цифры под столбиками — порядковый номер раздражителя, цифры над столбиками — количество сердцебиений за 10 секунд до дачи раздражителя. Вертикальными линиями отделены раздражители, примененные в одном опыте.

зв. II, когда он вызывает учащение ритма как во время действия, так и в последствии. При последующих применениях зв. II учащение наблюдается в основном во время действия раздражителя. Начиная с восьмого применения и позже дифференцировочный раздражитель, наряду с резким уменьшением положительного действия во время его применения, начинает вызывать в последствии урежение сердечного ритма.

Для иллюстрации действия дифференцировочного раздражителя в этот период приводится протокол опыта № 33 (рис. 13), в котором произведен полный подсчет изменений сердечного ритма. В этом опыте два раза — в начале и в конце опыта — применен положительный раздражитель зв. I, который при первом применении вызвал учащение ритма на 60 ударов в минуту (исходный ритм 96 ударов в минуту при действии зв. I—156 ударов). В промежутке между этими двумя положительными рефlekсами 4 раза испытано действие дифференцировки — зв. II. Как видно из приведенной кривой, при каждом применении

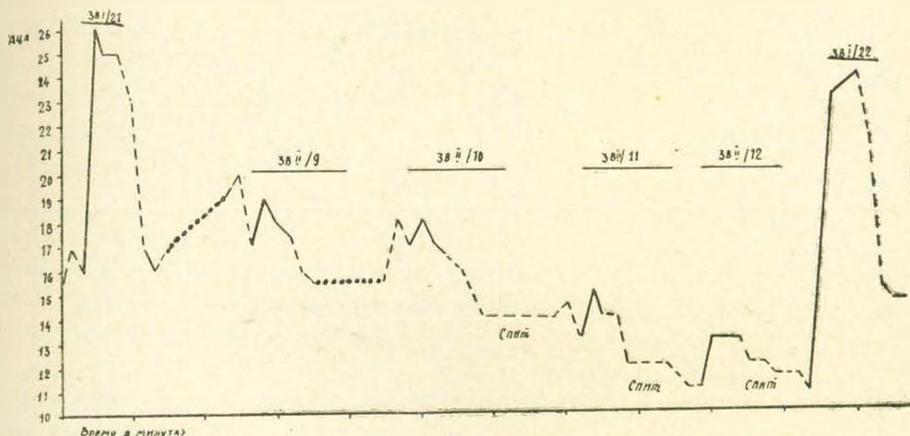


Рис. 13. Влияние дифференцировки на ритм сердца. Цифры слева — количество сердечных ударов за 10 секунд. Сплошной линией отмечены изменения ритма во время действия раздражителя, прерывистой линией — до и после действия раздражителя. кружками — остановка кимографа. Буквы и цифры над кривой — примененные раздражители (зв. I — звонок I, зв. II — звонок II) и их порядковый номер.

зв. II вызывает небольшое учащение ритма во время своего действия, в последствии же ритм сердца неизменно падает ниже исходного уровня. Характерно, что при каждом применении дифференцировки ритм сердца падает все ниже и ниже и в последствии после четвертого применения доходит до 63 ударов в минуту. Положительный раздражитель зв. I на этом фоне вызывает резкое учащение ритма — на 81 удар в минуту. Таким образом, в описанном опыте наглядно выступает как действие дифференцировки, так и сонного торможения, наступившего от четырехкратного применения дифференцировки. При этом дифференцировочный раздражитель все еще продолжает оказывать положи-

тельное влияние во время раздражения, торможение сердечной деятельности выступает только в последствии. В последующих опытах по ходу выработки и упрочения дифференцировки эта тенденция все более углубляется — положительный эффект зв. II во время его действия все более уменьшается и, наоборот, все более увеличивается его отрицательный эффект в последствии. В отдельных опытах дифференцировка оказывает тормозящее влияние на ритм сердца и во время своего действия. Однако это тормозящее влияние сказывается к концу действия дифференцировки. В начале же дифференцировочный раздражитель, как правило, вызывает небольшое учащение сердечной деятельности. Описанные варианты действия дифференцировки представлены на рисунке 14, где графически изображены результаты

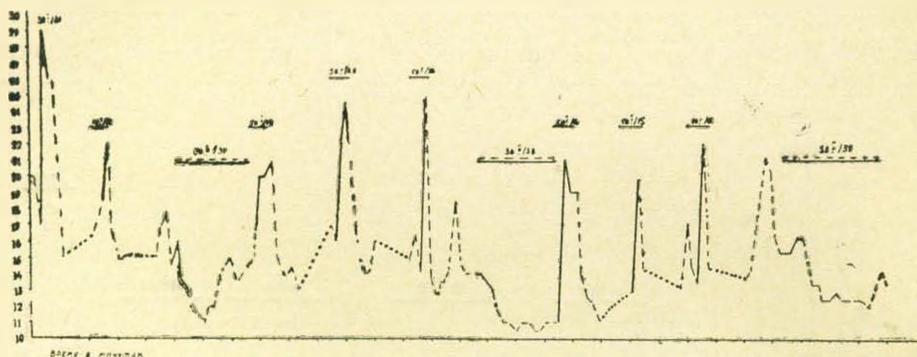


Рис. 14. Влияние дифференцировки на ритм сердца. Обозначения те же, что и для рис. 13. Примененные раздражители — звонок I (зв. I), звонок II (зв. II) и свет I (св. I).

опыта № 39 путем полного подсчета изменений сердечной деятельности в течение всего опыта. Из рисунка видно, что первое применение дифференцировки в этом опыте (зв. II/37) вызывало небольшое учащение сердечной деятельности в первые десять секунд действия раздражителя. Затем, в продолжение остального времени действия зв. II сердечный ритм падает ниже исходного на 9 ударов в минуту, а в последствии наблюдается дополнительное урежение еще на 12 ударов в минуту. При втором применении дифференцировки (зв. II/38) в начале его действия ритм сердца не меняется. Урежение наблюдается только во второй половине времени действия раздражителя и, затем, наступает обычное замедление ритма в последствии. Наконец, при третьем применении дифференцировки (зв. II/39) во время действия раздражителя наблюдается только небольшое учащение ритма, а тормозящее действие дифференцировки проявляется лишь в последствии.

Можно думать, что и в тех случаях, когда дифференцировка с самого начала своего действия оказывает тормозящее действие, все же имеет место начальное мимолетное возбуждение, которое, одна-

ко, не улавливается нашей методикой механической регистрации пульса.

Таким образом, вся картина образования дифференцировки по ходу ее выработки представляется следующим образом:

Вначале — в стадии генерализации — дифференцировка вызывает учащение ритма сердца как во время действия раздражителя, так и в последствии. По мере выработки дифференцировки знак реакции меняется, в первую очередь, в последствии — вместо учащения ритма сердца наблюдается его урежение, во время действия дифференцировочный раздражитель продолжает еще оказывать положительное действие. В дальнейшем урежение ритма обнаруживается во второй половине времени действия раздражителя, а учащение ритма сохраняется лишь вначале. При сравнении характера изменения реакции, при угашении условного рефлекса и при выработке дифференцировки наблюдается принципиальное сходство динамики процесса развития тормозного состояния. Это сходство, вероятно, основано на том, что в обоих случаях — как при угашении рефлекса, так и при выработке дифференцировки, по существу мы имеем дело с переделкой положительного рефлекса в отрицательный. Эту фазу положительной реакции, очевидно, проходят все виды внутреннего торможения в начальном периоде их выработки. При этом основным условием их образования является, как известно, неподкрепление условного раздражителя безусловным.

Н. И. Касаткин [12] отмечает, что у некоторых детей, при даче хорошо выработанного дифференцировочного раздражителя, наблюдается реакция „как бы обратного знака“. Автор указывает, что обратная реакция наблюдается и при дифференцировке, и при угашении пищевых условных рефлексов и никогда не отмечается при работе с непищевыми условными рефлексами. Наш экспериментальный материал показывает, что „обратная“ реакция является постоянной реакцией, наблюдаемой при развитии торможения в корковом звене соответствующей рефлекторной дуги. Активный характер внутреннего торможения проявляется в том, что деятельность эффекторных органов изменяется в противоположном направлении по сравнению с тем, что наблюдается при применении положительных условных раздражителей. Истинный механизм этого явления остается еще невыясненным. В этой связи представляет интерес факт, который был обнаружен нами в результате допущенной ошибки. Обычно для подкрепления положительных условных раздражителей мы применяли электрическое раздражение такой интенсивности, которая по шкале индукционной катушки на 1—2 см превышала пороговую силу тока, необходимую для отдергивания лапы. В одном из опытов, по ошибке, электрическое раздражение конечности было произведено во время действия дифференцировки, однако отдергивания лапы в этом случае не произошло. Позднее, в другие опытные дни, мы несколько раз повторно проделали этот опыт и получили такой же результат. Так как рефлек-

торное отдергивание конечности в этом случае могло быть осуществлено спинальными центрами, то в качестве предварительного предположения можно думать, что при развитии внутреннего торможения, последнее оказывает влияние и на возбудимость спинальных рефлекторных механизмов.

Институт физиологии АН АрмССР

Поступило 18 I 1954

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Алексаян А. М. и Григорян Т. Е. Известия АН АрмССР (биол. и сельхоз. науки), т. V, 10, 71, 1952.
2. Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы. Медгиз, 1947.
3. Черниговский В. Н. Физиол. журн. СССР, 25, в. 6, 1938.
4. Черниговский В. Н. Физиол. журн. СССР, 25, в. 6, 1938.
5. Михельсон М. Я. Физиол. журн. СССР, 25, в. 6, 1938.
6. Рогов А. А. О сосудистых условных и безусловных рефлексах человека. Изд-во АН СССР, 1951.
7. Пшоник А. Т. Кора головного мозга и рецепторная функция организма. Изд-во Советская наука, 1952.
8. Бунятян Г. X. Вопросы высш. нервн. деят. Изд-во АН АрмССР, 1952.
9. Замыслова К. Н. Журн. высш. нервн. деят., II, в. 5, 699, 1952.
10. Гавличек В. А. Журн. высш. нервн. деят., II, в. 5, 742, 1952.
11. Павлов Б. В. и Шустин Н. А. Физиол. журн. СССР, 31, 3, 305, 1948.
12. Касаткин Н. И. Журн. высш. нервн. деят., II, в. 4, 572, 1952.

### Ս. Մ. ԱԼԵՔՍԱՆՅԱՆ և Ե. Ա. ԽՈՎՅԱՆ

## ՄՐՏԻ ԳՈՐԾՈՒՆԵՈՒԹՅԱՆ ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ ՌԵՖԼԵԿՏՈՐ ՓՈՓՈԽՈՒԹՅՈՒՆԸ

### Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Տվյալ հետազոտության նպատակն է եղել՝ դիտել գիֆերենցման մշակման և զրական պայմանական ռեֆլեքսի մարման դինամիկան: Սրտի գործունեությունն ուսումնասիրվել է պարանոցի մաշկի տակ հանված ընդհանուր քնային զարկերակի ստույգացիայի մեխանիկական զրանցման միջոցով: Գրականության մեջ կան մեզ հետաքրքրող հարցի վերաբերյալ նկարագրված առանձին դիտողություններ, ըստ որոնց բացասական պայմանական զրգեր-ոհիչների ազդեցության տակ սրտի գործունեությունն ընկճվում է: Սակայն այդ դիտողությունները սխառեմատիկ բնույթ չեն կրում:

Ստացված փաստերից երևում է, որ պայմանական զրական զրգերիչների ազդեցության տակ սրտի բարախումբների թիվը մեծանում է, մինչդեռ գանգուղեղի կեղևում, շնորհիվ ռեֆլեքսի մարման կամ գիֆերենցիացիայի կիրառման, զարգանում է արգելակման պրոցես, սրտի ութմը սկզբնական ութմի համեմատությամբ զգալիորեն դանդաղում է:

Ութմի դանդաղման աստիճանը կախված է արգելակման պրոցեսի ութից: Գրական պայմանական ռեֆլեքսի մարման, ինչպես նաև գիֆերեն-

ցիացիայի մշակման սկզբնական ժամանակաշրջանում սրտի ռիթմի դանդաղումը մեծ չէ և նկատվում է գլխավորապես գրգռիչի ազդեցուց հետո: Երբ մարդոց գրգռիչի կամ գիֆերենցման բացասական նշանակությունը, շնորհիվ նրանց սխտեմատիկ կիրառման, ավելի է մեծանում, սրտի ռիթմի դանդաղումը այդ գրգռիչների ազդեցության տակ ավելի է ուժեղանում: Ռիթմի դանդաղումը այդ դեպքերում նկատվում է ոչ միայն գրգռիչի ազդեցությունից հետո, այլև նրա ազդեցության ժամանակաշրջանում:

Սրտի ռիթմի դանդաղումը նկատվում է նաև այն դեպքերում, երբ կենդանին ընում է գիֆերենցման ազդեցության տակ:

Շարադրված փաստերը խոսում են այն մասին, որ արգելակման պրոցեսի ակտիվ ընտելթր դրսևորվում է նրանով, որ նրա առաջացրած ֆունկցիոնալ փոփոխությունները համեմատած գրական գրգռիչների ազդեցության հետ, հակառակ ուղղություն ունեն: