

А. М. АЛЕКСАНЯН и Е. А. ХУДОЯН

## УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СЕРДЕЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ И ДЫХАНИЯ\*

В предыдущей работе [1] нами были описаны реакции со стороны сердца при действии положительных и отрицательных условных раздражителей. В настоящей работе, являющейся продолжением начатых исследований, мы частично повторили прежние опыты на новых подопытных животных и, кроме того, провели ряд новых проб.

Наряду с этим для более полной оценки эффектов, наблюдаемых при развитии коркового торможения, кроме регистрации сердечной деятельности, мы вели также регистрацию двигательной реакции и дыхания. Таким образом, о влиянии условных раздражителей мы могли судить одновременно по трем показателям: по изменениям частоты сердечбиений, ритмики и амплитуды дыхательных движений и по двигательной реакции (сгибанию левой задней конечности, на которую наносился безусловный раздражитель — электрический ток).

Для записи сердечной деятельности применялась уже описанная нами методика [2], запись дыхательных движений и движений конечности производилась обычно принятым методом (с воздушной системой передачи и мареевской капсулой), поэтому мы находим возможным в данной статье не останавливаться на подробном описании методики.

Опыты ставились на трех собаках (Марс, Тарзан и Боб).

Сравнение результатов, полученных на трех собаках, показывает большую разницу. Обычно условные оборонительные рефлексy образуются сравнительно быстро, что нами и было установлено на двух собаках (Марс и Боб). Однако у третьей собаки (Тарзан) двигательная реакция на условный раздражитель — сгибание конечности — появилась после относительно большого числа подкреплений и часто отсутствовала. Специально предпринятые опыты с многократным подкреплением условного раздражителя с отставлением, равным 2—3 секундам, убедили нас в том, что мы имеем дело с индивидуальными особенностями собаки — условная двигательная реакция продолжала быть нестойкой и часто отсутствовала. Такая же картина, но менее выраженная, наблюдалась и со стороны сердечной деятельности, тогда как реакция со стороны дыхания всегда была налицо. Что же касается безусловного раздражителя, то эффекты его всегда и отчетливо проявлялись по всем трем показателям.

Естественно, что если бы мы ограничивались регистрацией одной

\* Экспериментальная часть работы выполнена в Институте физиологии АН АрмССР.

лишь функции, эти особенности животного ускользнули бы от нашего внимания. Ценность многостороннего изучения особенно отчетливо обнаруживается при оценке эффектов тормозного раздражителя. При работе с двигательной методикой, как известно, эффект тормозного раздражителя проявляется в отсутствии двигательной реакции. Однако при этом всегда можно задать вопрос: что это, отсутствие реакции вообще или активный тормозный процесс? Если это торможение, то какова его сила? Непосредственное наблюдение за эффектом заторможенной функции в этом случае ничего не дает, так как видимой двигательной реакции нет. Для определения наличия и степени торможения в таких случаях прибегают к косвенным приемам. В частности, критерием глубины торможения служит последовательное торможение положительных условных раздражителей.

Регистрируя одновременно деятельность трех функциональных систем, мы смогли установить, что в то время как при действии тормозных раздражителей двигательная система показывает однообразную картину отсутствия реакции, сердечная и дыхательная системы обнаруживают ряд изменений, раскрывающих картину последовательной смены функциональных сдвигов. При этом величина этих сдвигов позволяет нам судить как о глубине торможения, так и о динамике его развития. В этом смысле, как нами уже было подчеркнуто, для изучения физиологии торможения известные выгоды представляют методики исследования, регистрирующие функции такого органа, который и в норме, вне воздействий тех или иных раздражителей, обнаруживает какой-то определенный уровень деятельности.

Как правило, дыхательные движения и сердечные сокращения изменяются однозначно — учащение одного сопровождается учащением другого и наоборот. Однако абсолютного параллелизма нет. В наших опытах мы смогли установить, например, что в то время как в ответ на тормозные раздражители сердечная деятельность не изменяется или почти не изменяется, со стороны дыхания наблюдается как замедление, так и учащение. Такое же расхождение деятельности этих двух систем можно отметить и вне действия раздражителей или в последствии.

Для иллюстрации сказанного приводятся рисунки 1 и 2, из которых видно какое сложное влияние оказывает раздражитель. На рис. 1 показано влияние положительного условного раздражителя — звонка (зв I) и подкрепления на сердечную деятельность, дыхание и двигательную реакцию. На рис. 2 — влияние отрицательного раздражителя — тоже звонка, но отличающегося от первого по своему звуку (зв II). На рис. 2, например, спустя 4 секунды после прекращения раздражителя можно отметить 5—6 сердечных сокращений в учащенном ритме, после чего наступает резкое урежение ритма. На 15—16 секунде редкий ритм на короткое время уступает место учащенному, после чего вновь наблюдается значительное урежение ритма. Своеобразно изменяется и дыхание, однако фазы изменения дыхания и сердечной деятельности не совпадают друг с другом.

Описанная реакция на раздражитель нами наблюдалась сравнительно редко, но отдельные компоненты ее можно видеть гораздо чаще. Нет сомнения, что здесь мы имеем дело с явлением, известным под наз-

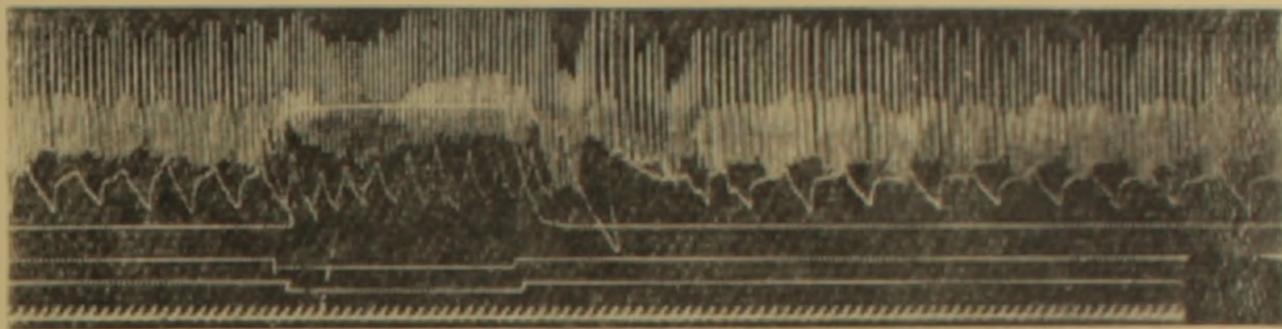


Рис. 1. Влияние условного (звонок 1) и безусловного раздражителей. Верхняя кривая—запись сердца, ниже—дыхания, затем—движения конечности, отметчика условного раздражителя, отметка безусловного раздражителя и отметка времени (в секундах). Объяснение в тексте.

На всех последующих рисунках обозначения те же.

ванием феномена отдачи, однако для объяснения всей сложности разыгрывающихся процессов едва ли достаточно одно лишь указание на феномен отдачи.

Таким образом, условный раздражитель по ходу выработки условного рефлекса связывается со всеми теми многочисленными компонентами, которые входят как составная часть в общий комплекс реакции, вы-

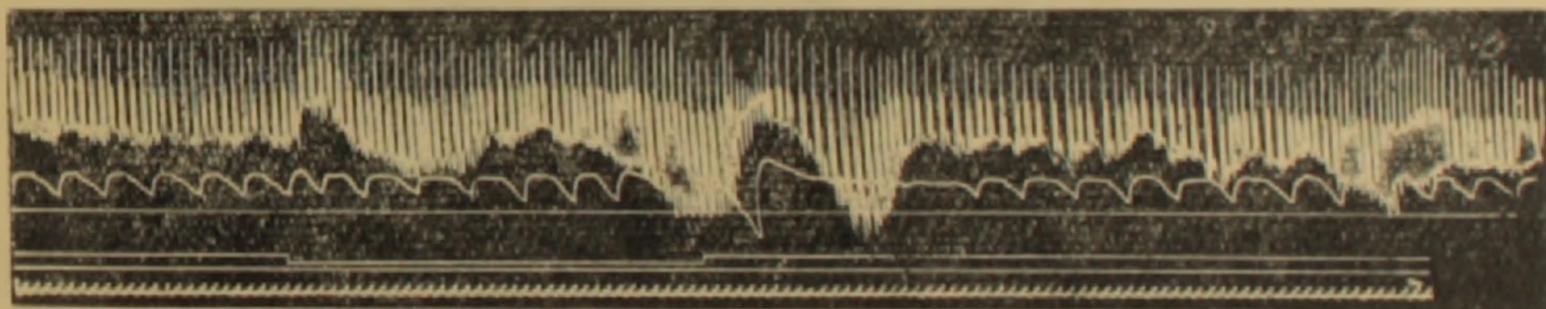


Рис. 2. Влияние тормозного раздражителя (звонок 2).

зываемой безусловным раздражителем. Каждая из этих составных реакций имеет своеобразное течение, свою временную характеристику, в зависимости от лабильности той функциональной системы, к которой она относится.

В предыдущей статье, касающейся сердечных условных рефлексов, мы указывали, что при выработке внутреннего торможения наблюдается определенный ход его развития, который, как нам кажется, проливает свет на механизм его возникновения. Основная мысль, высказанная нами, заключалась в том, что внутреннее торможение начинает развиваться в последствии. По мере его выработки и упрочения, однако, торможение начинает проявляться и во время действия раздражителя.

К аналогичному выводу мы пришли, наблюдая за изменениями дыхательных движений в процессе выработки дифференцировки. Для иллюстрации ниже приводится серия кривых, полученных в различных стадиях выработки дифференцировки. На рис. 3 представлены кривые

записи изучаемых функций при действии положительного условного и безусловного раздражителей. Учащение дыхательных движений и увеличение их амплитуды — обычный эффект положительного условного и

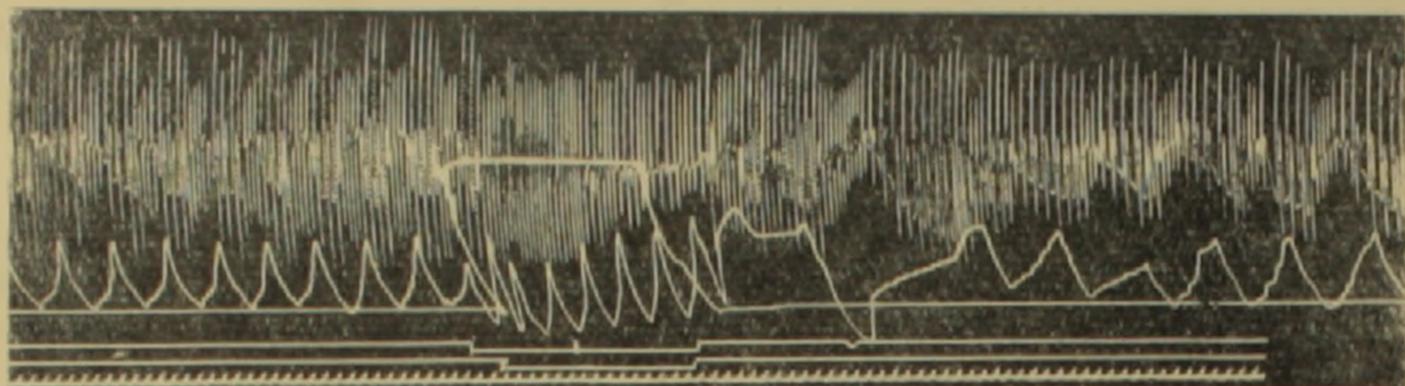


Рис. 3. Влияние условного (zv. 11) и безусловного раздражителей.

безусловного раздражителей — отчетливо видны на рисунке. На рис. 4 представлен результат действия дифференцировки при пятом ее применении. Как видно из рисунка, по всем трем показателям функциональные сдвиги пока аналогичны сдвигам, наблюдаемым во время действия

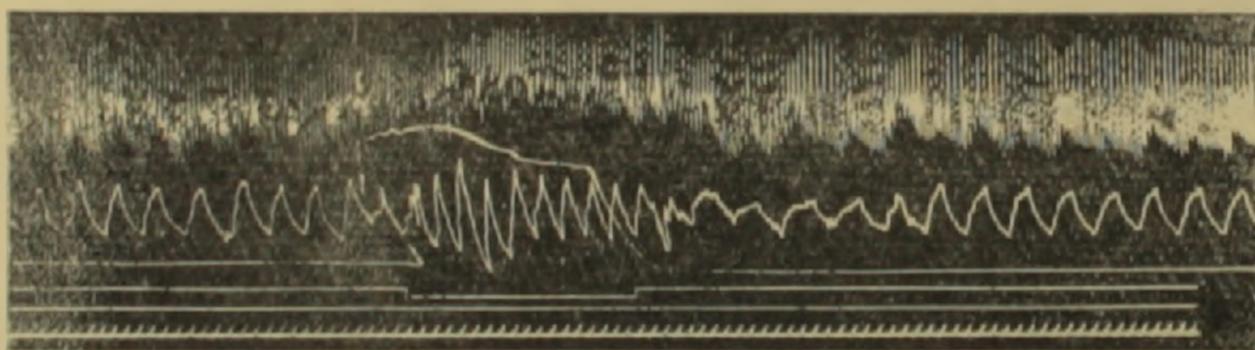


Рис. 4. Влияние дифференцировки — 5-ое применение.

условного положительного раздражителя. На следующем рисунке (14-ое применение дифференцировки) уже намечаются изменения, характерные для развивающегося торможения — замедление сердечной деятельности к концу действия дифференцировки и abortивная двигательная реакция.

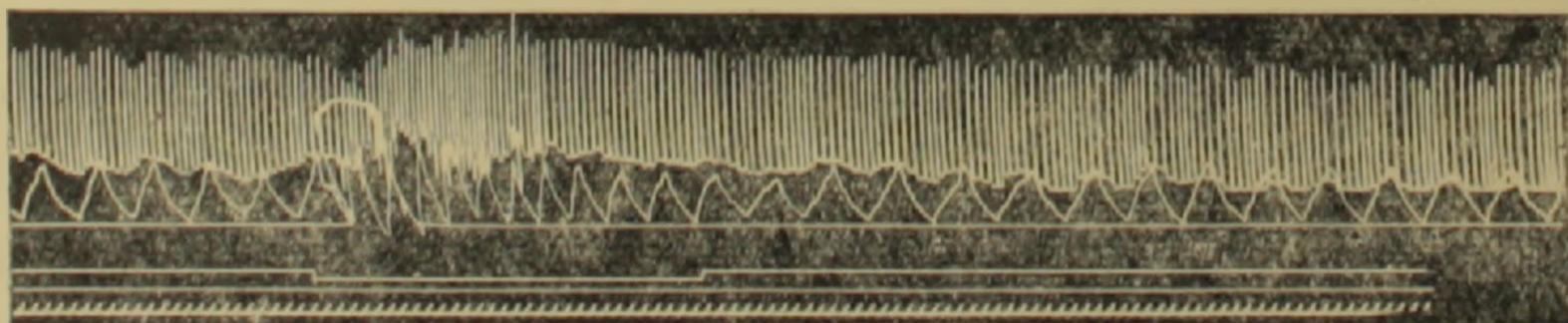


Рис. 5. Влияние дифференцировки — 14-ое применение.

На рис. 6 (38-ое применение дифференцировки) двигательная реакция совершенно отсутствует, дыхание и сердечная деятельность в начале действия раздражителя еще показывают небольшое учащение, но к концу раздражения уже отчетливо проявляется торможение функций, хорошо выраженное в последствии. Более поздние пробы показывают постепенное перемещение торможения к началу действия раздражителя.

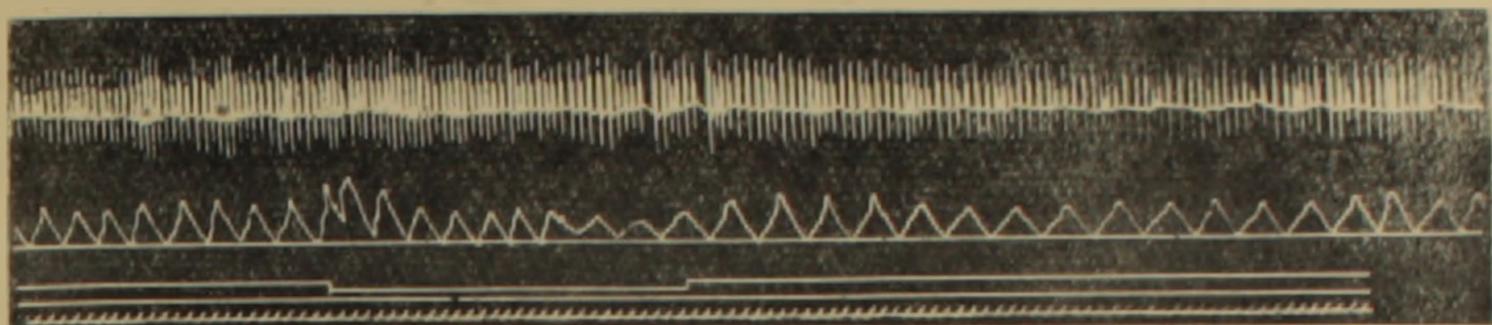


Рис. 6. Влияние дифференцировки—33-ое применение.

Подсчеты записей дыхания, полученных в опытах, представленных на рисунках 3—6, приводятся в таблице 1. Цифровые данные показывают, что во всех случаях в последствии имеется значительное торможение дыхания. Аналогичное действие оказывает также и положительный условный раздражитель. В этом можно убедиться по влиянию дифференцировки в стадии генерализации. Далее из таблицы видно, что по мере выработки дифференцировки торможение распространяется и на конец действия раздражителя, в то время как в начале раздражения все еще наблюдается учащение дыхания. Наконец, в стадии полной диф-

Таблица 1

Изменения количества дыхательных движений под влиянием дифференцировочного раздражителя по ходу выработки и упрочения дифференцировки

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
№№ рисунков	порядковый № раздражителя	исходная частота дыхания (до раздражения)	частота дыхания во время раздражения	частота дыхания в конце раздражения	частота дыхания в последствии	% изменчивости дыхания во время раздражения (IV/III)	% изменения дыхания в конце раздражения (V/III)	% изменения дыхания в последствии (VI/III)
3	Положительный и безусловный раздражитель	5	7,3	6,7	3,2	140	134	64
4	5	6	10	10	5,6	166	166	93
5	14	4,7	8	5	4	170	106	85
6	38	7	8	5,7	5,5	114	83	79

Данные таблицы 1 показывают количество дыхательных движений за 20 секунд. В тех случаях, где время отсчета составляло меньше 20 секунд, мы сделали соответствующий расчет с тем, чтобы унифицировать таблицу.

В графе V отдельно взята продолжительность только одного (последнего перед концом раздражения) цикла дыхания и пересчитано, сколько было таких дыхательных движений за 20 секунд.

Графы VII, VIII, IX показывают величины изменений, выраженные в процентах по отношению к исходной частоте дыхания.

ференцировки торможение распространяется еще дальше, к началу действия раздражителя. Однако и в этой стадии, в самом начале действия дифференцировки, можно отметить нечто напоминающее остаток прежнего учащения, какую-то заминку в дыхании, а во многих случаях и ясно выраженное укорочение одного или двух циклов дыхания, совпадающее с началом действия дифференцировки.

В таблице 2 приводятся аналогичные подсчеты частоты сердечного ритма. Следует отметить, что в ряде случаев наряду с замедлением ритма дыхания наблюдается также уменьшение его амплитуды, иногда до-

Таблица 2

Изменения частоты сердечных сокращений под влиянием дифференцировочного раздражителя по ходу выработки и упрочения дифференцировки

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
№№ рисунков	порядковый номер раздражителя	исходная частота сердечного ритма (до раздражения)	средняя частота до раздражения	частота сердечного ритма в начале раздражения	частота сердечного ритма в конце раздражения	частота сердечного ритма в последствии	% изменения в начале раздражения (V/IV)	% изменения в конце раздражения (VI/V)	% изменения в последствии (VII/IV)
3	Положительный условный и безусловный раздражитель	17,5 18; 21	18,8	26	20	20; 16; 14; 14; 14	138	106	74,5
4									
4	5	23; 23; 24	23,3	28	24	23; 21; 22; 21; 20	120	103	86
5	14	18; 16	17	23	16	16; 16; 16,5; 16; 15	135	94	88
6	38	18; 17	17,5	18	14	15; 14,5; 14; 14,5; 13	103	80	74,5

Данные таблицы 2 показывают количество сердечных ударов за 10 секунд. Графы VIII, IX и X показывают величины изменений, выраженные в процентах по отношению к исходной частоте сердечного ритма. В графе X для выведения процентного отношения частоты ритма в последствии взята (из VII графы) наименьшая цифра за 50 секунд т. е. цифра, отражающая максимальную глубину торможения.

вольно значительное. Таким образом, наблюдая ход выработки отрицательных условных рефлексов, мы установили ту же картину, которая была описана нами ранее.

На основании ранее полученных данных, касающихся изменения сердечной деятельности под влиянием дифференцировки и учащения, нами было высказано предположение о генетической связи между индукционным и внутренним торможением. Это предположение подкрепляется данными, полученными при изучении дыхания. В самом деле, из таблицы 1 видно, что вначале дифференцировочный раздражитель вызывает

замедление ритма дыхания только в последствии. Можно думать, что тот же механизм, который приводит к торможению дыхания в последствии, при систематическом неподкреплении раздражителя, от опыта к опыту все более и более усиливается или что индукционное торможение в каждом последующем опыте наступает раньше, чем в предыдущем. Возможно, что оба процесса протекают одновременно. В результате этих изменений индукционное торможение с последствия постепенно надвигается на время действия дифференцировки, и тогда (в стадии упрочения) тормозный раздражитель как бы с места вызывает торможение функции.

Ранее нами было отмечено также, что при действии даже хорошо выработанной дифференцировки в самом начале действия тормозного раздражителя часто удается наблюдать мимолетное учащение сердечной деятельности, после чего наступает замедление ритма сердца. То же самое наблюдается и в отношении дыхания. Как уже указывалось выше в самом начале своего действия дифференцировка вызывает какой-то перебой в дыхании, а иногда и явное укорочение времени цикла дыхания. Нам кажется, что это явление следует рассматривать как рудиментарное проявление того самого учащения ритма дыхания, которое в полной мере наблюдалось при действии дифференцировки в начальных стадиях его выработки (в стадии генерализации рефлекса).

Таким образом, тормозный раздражитель, подобно положительному раздражителю, оказывает двойное действие: вначале он вызывает возбудительный процесс, за которым следует, по закону последовательной индукции, тормозный процесс. Анализ полученных нами экспериментальных данных, а также данные литературы привели нас к мысли, что при развитии внутреннего торможения мы по существу имеем дело с переделкой положительного раздражителя в отрицательный и что вся эволюция превращения тормозного условного раздражителя из положительного в отрицательный проходит через три стадии, каждая из которых характеризуется определенным временем возникновения и определенным соотношением силы и продолжительности двух основных нервных процессов — возбудительного и тормозного. В начальной стадии выработки отрицательного рефлекса, в стадии генерализации условный тормозный раздражитель вызывает преимущественно возбудительный процесс. В более поздней стадии (переходной) оба процесса — и возбудительный и тормозный — одинаково дают себя знать. Наконец, в еще более поздней стадии — тормозной, на первый план выступает тормозный процесс. Однако и в этой последней стадии, как показывают экспериментальные данные, нередко удается обнаружить мимолетное проявление возбудительного процесса. Очевидно, что последний является необходимым и обязательным результатом действия тормозного раздражителя.

Любой афферентный стимул, быть может, за исключением очень сильных, вызывает в центральной нервной системе одновременно и процесс возбуждения и процесс торможения. Из лекций И. П. Павлова о ра-

боте больших полушарий головного мозга можно сделать вывод, что и тормозное состояние может быть вызвано тем или иным условным раздражителем. И, действительно, в лаборатории И. П. Павлова Г. В. Фольборт [4] впервые доказал, что временные связи могут быть образованы и на тормозные состояния.

Если любой афферентный стимул создает в центральной нервной системе одновременно и очаги возбуждения и очаги торможения и, если временные связи могут быть образованы как с очагами возбуждения, так и торможения, то отсюда вытекает, что условный раздражитель одновременно вызывает как возбудительный, так и тормозный процесс, что в процессе выработки условного рефлекса одновременно образуются как положительные, так и отрицательные условные связи, причем вероятнее всего, что эти отрицательные связи, главным образом, представляют связи с антагонистическими центрами. При таком взгляде на предмет переделки положительных условных рефлексов в отрицательные следует рассматривать как перемену знаков обеих этих связей на противоположные на основе механизма последовательной индукции, без чего трудно представить выработку внутреннего торможения.

Такое представление хорошо согласуется с многочисленными фактами, известными из физиологии условных рефлексов. Затронутый нами вопрос имеет существенное значение для физиологии торможения. Однако имеющиеся в нашем распоряжении экспериментальные данные не дают нам права высказать определенное суждение относительно более интимного механизма развития внутреннего торможения. Что же касается вопроса о генетической связи внутреннего торможения и последовательной индукции, то здесь факты, полученные нами, хорошо укладываются в те представления, которые в свое время были развиты академиком Л. А. Орбели в одной из своих лекций, посвященных учению И. П. Павлова о высшей нервной деятельности.

Излагая явление последовательной индукции, академик Л. А. Орбели [5] говорил: «Ту же картину вы можете видеть и при изучении условных рефлексов. Если вы применили какой-нибудь возбуждающий агент, вызвали очаг возбуждения и не сопровождаете его едой, начинается выработка внутреннего торможения. Можно и даже нужно эту выработку внутреннего торможения рассматривать как индукционный процесс, как процесс, основанный на последовательной индукции. Без этой сукцессивной индукции нельзя было бы себе представить ни выработку условного тормоза, ни выработку угасания, ни выработку дифференцировки. Это — явление, разыгрывающееся внутри одних и тех же очагов» (разрядка наша).

Ա. Մ. ԱԼԵՔՍԱՆՅԱՆ, Ե. Ա. ԿՈՒՆՅԱՆ

ՄՐՏԻ ԵՎ ՇՆՀԱՌՈՒԹՅԱՆ ԳՈՐՄՈՒՆԵՈՒԹՅԱՆ ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ  
ՌԵՖԼԵՔՏՈՐ ՓՈՓՈԽՈՒԹՅՈՒՆԸ

## Ա մ փ ո փ ու մ

Տվյալ աշխատությունում, որը հանդիսանում է նախորդ [1] աշխատության շարունակությունը, մասամբ կրկնվել են անցյալ փորձերը նոր կենդանիների վրա և կատարվել են մի շարք այլ հետազոտություններ:

Սրտի աշխատանքի գրանցման հետ միաժամանակ գրանցվել են նաև ոտքի շարժողական ռեակցիան և շնչառությունը:

Այսպիսով պայմանական գրգռիչների ազդեցության մասին մենք կարող էինք դատել պուլսի հաճախականության փոփոխմամբ, շնչառական շարժումների ռիթմով ու ամպլիտուդայով և շարժողական ռեակցիայով:

Շնչառության և ոտքի շարժման գրանցումը կատարվել է օդային հաղորդման սխեմայի միջոցով:

Դիտելով շնչառական ռիթմի փոփոխությունները դիֆերենցիրովկայի մշակման ընթացքում, մենք եկանք այն եզրակացության, որ ներքին արդելակումը զարգանում է գրգռիչի հետազոտության ժամանակաշրջանում:

Բայց նրա մշակման և ամրապնդման ընթացքում ներքին արդելակումն սկսում է հանդես գալ նաև գրգռիչի ազդեցության ժամանակ:

Պետք է նշել նաև այն, որ դիֆերենցիրովկան իր ազդման սկզբնական շրջանում առաջ է բերում շնչառական ցիկլի ժամանակի կրճատում:

Հավանական է, որ այդ երևույթը պետք է դիտել որպես շնչառական ռիթմի նույն արագացման նախնական դրսևորում, որը հանդես է գալիս դիֆերենցիրովկայի մշակման սկզբնական շրջանում (ռեֆլեքսի գեներալիզացիայի ստադիա):

Այսպիսով, արդելակման գրգռիչը, նման դրական գրգռիչի հանդեպ ունի երկու ազդեցություն՝ սկզբում նա առաջ է բերում դրդման պրոցես, որին հետևում է արդելակման պրոցեսը:

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Алексанян А. М., Худоян Е. А. Изв. АН АрмССР (биол. и сельхоз. науки), VII, 11, 57, 1954.
2. Алексанян А. М., Григорян Г. Е. Изв. АН АрмССР (биол. и сельхоз. науки), V, 10, 71, 1952.
3. Павлов И. П. Полное собрание трудов, т. IV, 1949.
4. Фольбогт Г. В. Тормозные условные рефлексы. Диссертация, Издат. Воен.-Мед. акад., С.-Петербург, 1912.
5. Орбелн Л. А. Вопросы высшей нервной деятельности. Издательство Академии наук СССР, Москва—Ленинград, 1949.