

В. В. ФАНАРДЖЯН

К ЭВОЛЮЦИИ МЕХАНИЗМОВ НЕРВНЫХ СЛЕДОВ

Истоки исследования вопроса закрепления следов в больших полушариях восходят к раннему периоду работы по условным рефлексам, когда в павловской школе был установлен факт ритмического слюноотделения, возникавшего в тех случаях, когда подкрепление производилось через равные промежутки времени (Г. П. Зеленый [16] и др.). В более отчетливой форме это явление впервые выявилось в работе К. Н. Кржишковского [19], посвященной изучению условного тормоза. Условный тормоз автором применялся через равные промежутки времени, что в дальнейшем привело к тому, что поставленный на его место положительный условный раздражитель давал сильно уменьшенный эффект. Положительный результат дополнительных экспериментов, в которых наблюдалось ритмическое слюноотделение как следствие раздражения полости рта собаки через определенные промежутки времени, подтвердил закономерность данного явления.

Эта работа, установившая возможность образования условных рефлексов на время как положительных, так и тормозных, положила начало целому ряду исследований этого вопроса (Ю. П. Фиокритова [45]; М. М. Стукова [42]; В. С. Дерябин [12]; Ф. Д. Васильченко [7]; Э. Г. Вацура [8] и др.).

Вне связи с указанными исследованиями, но фактически являясь логическим их продолжением в смысле изучения вопроса фиксации и систематизации центральной нервной системой следов раздражения, явились работы, направленные на разработку одного из важнейших законов высшей нервной деятельности — принципа «функциональной мозаики» как принципа функциональной дробности в работе коры больших полушарий.

Еще в ранних работах Д. И. Соловейчика [40] и др. было показано что изменения привычных условий опыта влекут за собой нарушения нормальной деятельности больших полушарий. Помимо того, имелись наблюдения, говорившие о возникновении в определенных условиях эксперимента чрезвычайной стойкости тормозного или раздражительного процессов (Ю. П. Фролов [46] и др.).

Эти факты стали вполне понятными лишь после исследований В. В. Сирятского [37, 38], П. С. Купалова [20, 21] и др., исходивших из ранее открытого закона взаимной индукции (Д. С. Фурсиков [48] и др.), которые позволили рассматривать последнюю не только как фактор, способствующий тонкому и многогранному разграничению коры больших полушарий на возбудимые и заторможенные пункты, но и как действенный механизм, связующий всю эту дробность работы коры в единое целое и

тем самым обуславливающий взаимосвязь ее функциональных элементов.

Уже в этих исследованиях довольно рельефно выступила целостность в работе коры. И лишь в дальнейшем, когда обнаружилось, что картина условнорефлекторной деятельности собаки может воспроизводиться при действии только одного раздражителя из всей системы, было создано учение о системности — стереотипной и динамической работы высших отделов центральной нервной системы (Э. А. Асратян [1, 2]; Г. В. Скипин [39]; Л. О. Зевальд [15] и др.). Перечисленные исследования со всей четкостью обнаружили свойство коры фиксировать в строго определенном порядке следы нанесенных раздражений.

К третьей большой группе фактов, говорящих о способности центральной нервной системы удерживать следы предшествующих раздражений, реализация которых выражается в изменении характера реакций, вызываемых применением последующих раздражений, следует отнести работы по переключению в условнорефлекторной деятельности (Э. А. Асратян [3]; Э. Г. Вацура [9] и др.).

Однако более ясное физиологическое выражение понятие следовости в нервной системе получает в связи с работами по следовым условным рефлексам.

П. П. Пименовым [33], а в дальнейшем Ф. Г. Гроссманом [11], В. М. Добровольским [13], В. И. Павловой [31] и М. Ф. Белиц [5] было показано и подробно изучено образование условных рефлексов на следы от раздражения. Это позволило выделить особую группу условных рефлексов — группу следовых рефлексов — в отличие от ранее известных наличных условных рефлексов.

Одной из главных черт следовых рефлексов оказалось то, что они слагаются из двух фаз: из первоначальной фазы торможения и сменяющей ее фазы возбуждения. Такая конструкция их обуславливалась тем, что само действие раздражителя, оставаясь постоянно неподкрепленным, приобретало тормозное значение, в то время как след от нанесенного раздражителя, сочетаясь с безусловной реакцией, становился истинным условным возбудителем корковой деятельности.

Таким образом, на примере следовых условных рефлексов представился конкретный механизм становления и протекания выработанных следовых реакций в высших отделах центральной нервной системы.

Дальнейшая разработка этого вопроса шла по линии изучения следовых рефлексов при коротком применении условного раздражителя, что основывалось на работах, обнаруживших общее свойство нервной системы приходить в состояние возбуждения преимущественно в начальный момент приложения раздражения и отвечать на укороченное действие условного раздражителя долго длящейся секрецией слюнной железы (Л. А. Орбели [29]; В. М. Добровольский [13]; М. К. Петрова [32]).

Прежде всего была показана различная длительность следового условного возбуждения у собак с различными типами нервной системы (П. С. Купалов и Б. Н. Луков [24]; С. П. Пыщина [36]). Помимо того обнаружилось, что функционирование корковых клеток, обуславливаю-

щих растянутую секреторную реакцию при коротких условных раздражителях, ограничивается определенным временем (Б. И. Стожаров [41]; Б. Н. Луков [27]). Анализируя эти данные, П. С. Купалов [22] объяснял их как результат формирования в коре замкнутых, повторно возбуждающихся круговых нервных путей по типу кольцевого ритма возбуждения, предполагая о параллельном существовании в корковой динамике и механизма прямого замыкания по образованному условнорефлекторному пути.

В других исследованиях сравнение эффектов, полученных при постепенном и экстренном переводе наличных условных рефлексов в следовые (Д. П. Капустник [17]), позволило прийти к важному теоретическому положению о том, что стереотипия нервного процесса свойственна самому условному рефлексу (П. С. Купалов [23]).

Если в свое время кора представлялась как многогранная функциональная мозаика с чередующимися полями возбуждения и торможения и со стереотипно и динамично протекающей деятельностью ее, то теперь тот же принцип вкладывался в механизм протекания одиночного условного возбуждения в виде сцепленности его отдельных фрагментов. Возникновение одного из фрагментов, в результате короткого раздражения, способно было воспроизвести всю картину в целом.

Конструкция следового возбуждения изучалась и в работах, посвященных анализу механизма запаздывания следовых условных рефлексов. Сходство последних с запаздывающими рефлексам (И. В. Завадский [14]; С. И. Потехин [35]; Э. Л. Гори [10] и др.), послужив причиной сравнения этих двух видов условнорефлекторных актов, оказалась чисто внешним. Произведенные исследования говорили о существенном отличии механизмов запаздывающего и следового рефлексов (П. С. Купалов и Н. Н. Павлов [25]; А. М. Павлова [30]).

Все сказанное позволяет следовые условные рефлексы характеризовать с двух сторон: во-первых, как рефлекторные акты, имеющие непосредственное отношение к следовым реакциям и, во-вторых, как рефлекторные акты, следовые ответы которых обусловлены механизмом перехода одного нервного процесса в другой, что позволяет рассматривать их как элементарную модель выработанных следовых реакций высших отделов центральной нервной системы.

Поэтому следовые условные рефлекс представляют больший интерес с точки зрения механизма протекания нервных следов, чем как тест для определения степени ретенции таковых.

Помимо того, методологически необходимым является рассмотрение следовых условных рефлексов в ряду с другими фактами и закономерностями, имеющими то или иное отношение к функции сохранения следов корой больших полушарий, а не механическое обособление их. За это говорит, как было показано выше, вся история развития научной мысли в павловских лабораториях, priemственность ее отдельных этапов. Последнее также вскрывает всю несостоятельность того взгляда, который рассматривает следовые рефлекс как уникальную физиологическую осно-

ву запоминания, тем более, что широкий подход к явлению следовости нервной системы позволяет ее показателем считать сам факт образования временной связи, ее характер.

Большое значение на данном этапе приобретает эволюционное исследование этой проблемы при использовании метода условных рефлексов, ибо изучение эволюции функций открывает широкие перспективы не только в отношении вскрытия закономерностей развития, но и в смысле правильного и углубленного понимания уже установленных физиологических механизмов.

Такое исследование явилось целью нашей работы. В литературе изучение этого вопроса в основном носит несистематический характер (С. И. Кириллов [18]; Е. Ф. Ларин [26] и др.) или же проводилось в несколько ином аспекте (А. В. Бару [4] и др.). Перед нами стояла задача, сравнивая и сопоставляя данные, полученные у животных, стоящих на различных уровнях эволюционного развития (собаки, кошки, кролики, голуби, рыбы, миноги), вскрыть у каждого из них характерные особенности, наиболее важные для уяснения развития общих механизмов. Этим объясняется разнообразие и несхожесть экспериментов, направленных, в конечном счете, к единой цели.

* * *

Двухфазный характер следовых условных рефлексов является одним из основных предметов в изучении этого вида временной связи. Особое значение имеет исследование образования этих двух фаз и перехода одной фазы в другую.

Далее необходимо отметить, что в случае следовых условных рефлексов с более сильным раздражением (с наличным действием) связан тормозной процесс, с более же слабым (со следом) — возбудительный. Такое различное силовое значение действия раздражителя и следа от него является, как известно, одним из моментов, затрудняющих выработку следового рефлекса у животного и вызывающих гипнотическое состояние у последнего. В свете этих данных важное значение приобретает роль продолжительности действия наличного раздражителя и длительность паузы между действием условного и безусловного раздражителей, в частности, при использовании условных раздражителей с различной силовой характеристикой.

С целью анализа указанных моментов проводились исследования на собаках. На свет и метроном вырабатывались пищевые следовые условные рефлексы. Действие условного раздражителя продолжалось 20 сек; пауза между концом действия условного раздражителя и подачей кормушки равнялась 30 секундам.

Образование следовых рефлексов происходило медленно, часто отмечалось нарушение хода запаздывания условной секреции.

Сигнальное значение наличного действия условного раздражителя изучалось в опытах с переводом следовых условных рефлексов в запаздывающие (что достигалось путем постепенного удлинения действия услов-

ного раздражителя за счет укорочения паузы). Обнаружилось, что в первые дни продления действия условных раздражителей наблюдается падение величин условных рефлексов. Чем продолжительнее действовал условный раздражитель, тем менее выраженным становился запаздывающий эффект условного слюноотделения. В дальнейшем запаздывающий эффект восстановился лишь в следовом условном рефлексе на метроном.

При обратном переводе запаздывающих условных рефлексов в следовые условная секреция в метрономном рефлексе сильно возросла во время паузы; на свет восстановление запаздывающего эффекта происходило медленно и не было столь отчетливым. Разница секреторных эффектов при последнем переводе характеризовала силу тормозного процесса.

Анализ полученных фактов, произведенный с точки зрения силовых характеристик применяемых условных раздражителей, позволил говорить о том, что тормозный процесс в следовом условном рефлексе на сильный раздражитель (метроном) является более интенсивным, напряженным и менее стойким, чем таковой в следовом условном рефлексе на слабый раздражитель (свет). Подобная зависимость обнаружена и при изучении других видов внутреннего торможения (Ю. П. Фролов [46]; В. В. Яковлева [49]; Ф. П. Майоров [28]; В. К. Федоров [44]).

Этот вывод подтвердился и в следующей серии экспериментов, направленной на изучение сигнального значения паузы в следовых условных рефлексах. В этих опытах производилось постепенное удлинение паузы между концом действия условного раздражителя и подачей кормушки (продолжительность действия условного раздражителя оставалась равной 20 сек.). Удлинение паузы от 30 сек. до 60 привело к нарушению запаздывания условной секреции только в условном рефлексе на метроном. В следовом рефлексе на свет процесс запаздывания не нарушился и даже стал более отчетливым.

Таким образом, следовой условный рефлекс при паузе в 60 сек. оказался на сильный раздражитель менее стойким, чем на слабый, показав, что степень прочности следового условного рефлекса не может являться показателем степени ретенции нервных следов. Это явилось одним из вариантов, подтверждающих правильность положения о том, что на примере следовых условных рефлексов можно изучить именно механизм протекания следов в высших отделах нервной системы.

Давая физиологический анализ условным рефлексам на время и следовым условным рефлексам, И. П. Павлов писал: «Когда раздражитель прекращается, то сначала он чувствуется еще очень резко, а затем все бледнее и бледнее, и, наконец, мы совсем его не замечаем. Значит, ... имеется ряд различных состояний нервной клетки»*. По И. П. Павлову тот факт, что безусловная реакция сочетается только с определенным «состоянием нервной клетки» делает последнее моментом возникновения условного возбуждения. Остальные же моменты действия условного раздражения (вернее «состояния нервной клетки»), постоянно неподкрепляе-

* И. П. Павлов, Полн. собр. соч., т. IV, стр. 57, 1951.

мые, приобретают тормозное значение. Во время действия условного раздражителя нервной клетке сообщается большое количество энергии и «состояние» ее сильно отличается от того «состояния», которое обычно сочетается с безусловной реакцией. Однако в паузе «все бледнее и бледнее» становится след от нанесенного раздражения, все меньше и меньше становится разница между имеющимся в данный момент «состоянием нервной клетки» и тем «состоянием» ее, при котором происходит подкрепление. Таким образом, в приведенном, по существу, мы имеем анализ, дифференцирование ряда различных «состояний нервной клетки». Когда разница наиболее рельефна и анализ представляется относительно легким, то и способность нервной системы дифференцировать выступает более отчетливо. В этих условиях действие условного раздражителя затормаживается. Однако чем дальше, тем тоньше и сложнее делается анализ, тем труднее становится дифференцировать — торможение постепенно уступает процессу возбуждения, который с наибольшей силой проявляется в конце паузы. Внешне это выражается в двухфазном протекании следового условного рефлекса.

Удлинение паузы в следовом условном рефлексе до определенного предела, очевидно, приводит к облегчению дифференцирования различных моментов действия условного раздражителя, поскольку более четко выступает разница между соответствующими «состояниями нервных клеток», что и видно на примере следового условного рефлекса на свет, в котором процесс запаздывания становится более отчетливо выраженным. Однако удлинение паузы осложнено другим конкурирующим обстоятельством, усложняющим процесс дифференцирования — перенапряжением тормозного процесса во времени и изменением стереотипии нервного процесса: заменой возбуждения надвигающимся тормозным процессом. И в том следовом условном рефлексе, в котором торможение более напряжено, более нестойкое, второе обстоятельство приобретает доминирующее значение: процесс запаздывания нарушается, что мы и видим на примере следового рефлекса на метроном.

Таким образом, в основе образования и протекания следового условного рефлекса лежит свойство высших отделов центральной нервной системы дифференцировать различные интенсивности раздражения в разные промежутки времени. Отсюда следует, что качественными показателями этого свойства у различных животных должны являться характерные особенности выработанных у них следовых условных рефлексов. Последующие эксперименты представляют сравнительно физиологическое подтверждение этого положения.

Опыты, произведенные на голубях, показали, что у них при выработке следовых условных рефлексов помимо развертывания условнорефлекторной реакции по типу следовых рефлексов, условный ответ возникает и во время наличного действия условного раздражителя. Как известно, такая форма ответа у собак наблюдается лишь в начальном этапе становления следовых рефлексов, когда еще не полностью выявились все ресурсы нервной системы дифференцировать; у голубей же она при-

нимает постоянный характер, демонстрируя более низкую дифференцировочную способность нервной системы последних.

Несколько отклоняясь от общего хода изложения следует сказать, что наблюдаемые рефлексы (или формы условнорефлекторных ответов), строго говоря, нельзя было отнести ни к условным следовым (ибо в качестве условного возбудителя выступало наличное действие раздражителя), ни к обычным наличным рефлексам (так как безусловная реакция сочеталась со следом от раздражения), что позволило выделить их под названием условных рефлексов, выработанных на след от раздражения. Надо полагать, что определение максимальной длины паузы между действием условного и безусловного раздражителей, при которой еще возможна выработка описанной формы условного рефлекса, является наиболее адекватным методом изучения степени фиксации следов в центральной нервной системе.

Возвращаясь к характеристике следовых рефлексов у голубей, следует указать на специальные опыты с удлинением паузы, показавшие возможность повышения дифференцировочной способности нервной системы; по мере удлинения паузы наблюдалось увеличение количества условных ответов в паузе следовых рефлексов. Фактически здесь мы имеем подтверждение данных, полученных на собаках.

В свете описанных фактов представляло также интерес выяснить природу торможения в следовых условных рефлексах у голубей. Этот вопрос изучался путем выработки следовых рефлексов на раздражители с различной силовой характеристикой (метроном и свет). Произведенные до этого опыты показали, что действие метронома, как более сильного раздражителя, осложнено элементами внешнего торможения, что, в частности, выявилось при угашении ориентировочных реакций, а также при выработке наличных условных рефлексов: на метроном, как правило, в результате появления запредельного торможения, условные рефлексы были менее прочные, чем на свет. Обратная зависимость наблюдалась при выработке следовых условных рефлексов: на метроном запаздывание оказалось более прочным и постоянным, чем на свет. Это позволило предположить об участии внешнего, безусловного торможения в осуществлении тормозной фазы следовых рефлексов. Сказанное подтверждает мысль И. П. Павлова о том, что «Кроме чистых случаев условного и безусловного торможения, имеется и смешанное»*, нашедшую свою разработку в ряде специальных исследований (К. П. Болоховский, С. В. Клещев, В. Ф. Плешков, З. В. Трошихина [6], В. Ф. Плешков [34] и др.).

За подобное понимание природы тормозного процесса следовых рефлексов у голубей говорит и легкое возникновение запредельного торможения у них — факт, имеющий непосредственное отношение к идее И. П. Павлова** о возможности единства внутреннего и запредельного торможения.

* „Павловские среды“, „Среда“ 30 янв. 1935, т. III, стр. 51, 1949.

** И. П. Павлов, Полн. собр. соч., т. 3, кн. 2, стр. 225, 1951.

Взаимоотношения филогенетически старых и более молодых форм тормозных регуляций, процесс смены одной формы другой приводит на определенном этапе эволюции к тому, что участие внешнего торможения в осуществлении выработанных тормозных реакций становится настолько явным и ощутимым, что оно может быть рассмотрено как составная общего механизма приобретенного торможения; в частности, это проявляется и в наличии элементов внешнего торможения в фазе задерживания следовых условных рефлексов.

Богатый фактический материал по закономерностям формирования высшей нервной деятельности в филогенезе, а также наши данные, полученные на рыбах, подтверждают этот вывод.

Другой отличительной чертой следовых рефлексов у голубей является их специализированность. В наших опытах к следовым рефлексам была выработана дифференцировка, которая по скорости образования и стойкости не отличалась от таковой при наличных условных рефлексах. Следовые условные рефлексы у голубей не характеризуются той обобщенностью, которая присуща собакам при наличии у них прочных следовых рефлексов.

Как известно, у собак уже двух-трехкратное неподкрепление следового рефлекса приводит к его угасанию. Совершенно иная картина наблюдается при угашении следовых условных рефлексов у голубей. В наших опытах условный раздражитель, применяемый десятки раз, не велик торможению двигательной реакции на его действие. Это еще раз демонстрирует слабость условного торможения у птиц.

Выработку следовых условных рефлексов можно считать наиболее точным и специальным способом определения подвижности нервных процессов. Это позволяет говорить о малой их подвижности у голубей. Последнее обнаруживается и в других экспериментах (при угашении условных рефлексов, в факте сохранности условного рефлекса при отсутствии безусловного и т. д.). Инертность нервных процессов у голубей выявилась при переводе наличных условных рефлексов в следовые. Такой способ образования следовых условных рефлексов, являясь наиболее адекватным для собак, оказался совершенно неприемлемым в работе с голубями. Это касается не только чрезвычайно поздней выработки и нестойкости следовых условных рефлексов, но и нарушения высшей нервной деятельности голубей (особенно при использовании электрооборонительной методики). В данном случае инертность препятствовала ломке старого стереотипа больших полушарий, сложившегося при работе с наличными условными рефлексам.

Класс высших рыб нами изучался на примере карповых. Чтобы не повторяться, остановимся на наиболее характерных особенностях следовых условных рефлексов у представителей этого класса животных. Прежде всего наблюдается еще большее непостоянство и непрочность следовых рефлексов по сравнению с таковыми у голубей. Реакция, возникающая во время наличного действия раздражителя, становится доминирующей формой условного ответа в следовых рефлексах. Параллельно с этим

отмечается быстрое достижение предела работоспособности нервных клеток, чрезвычайная инертность и еще большая слабость условного торможения. Интересен тот факт, что у рыб мы вновь встречаемся со склонностью к генерализации, причем последняя сопутствует выработке не только следовых, но и наличных условных рефлексов.

Чем менее организовано животное, тем более несостоятельным становится процесс дифференцирования различных интенсивностей раздражения во времени, что сопровождается примитивизацией других индивидуально приобретенных форм нервной деятельности. Попытка изучить этот вопрос на примере более чувствительного, «отзывчивого» индикатора высшей нервной деятельности привела нас к специальной серии опытов по выработке дыхательных следовых условных рефлексов у кошек и кроликов. К тому же практическое отсутствие открытого периода в дыхательных условных рефлексах делало весьма заманчивым исследование механизма запаздывания при использовании дыхательного аппарата в качестве эффектора.

Произведенные опыты показали, что следовые рефлексy, их совершенство, в конечном счете, обуславливаясь уровнем развития высших отделов центральной нервной системы изучаемого объекта (кошки или кролика), в различной степени выявляются в зависимости от кортикальной регуляции той системы или органа, который служит эффектором при их исследовании. Дыхательные следовые условные рефлексy, обладая рядом свойств секреторных и двигательных следовых рефлексов, характеризовались укороченным латентным периодом. Последнее, очевидно, говорит о том, что развитие процесса запаздывания обязано более сложным внутрицентральным взаимоотношениям, чем до сих пор это нами представляется.

Объектом последнего этапа нашего исследования служили миноги. Интерес к этим животным, к сожалению, до сих пор остающимся вне поля зрения физиологов, определяется тем, что у них впервые в ряду позвоночных появляются такие важные образования как передний мозг, мозжечок, статорецептор, периферические нейроны кожно-мышечной чувствительности и т. д. Эволюция на стадии миног делает большой скачок — переход к новому высшему типу живых существ. Опыты на миногах дали следующие результаты. Прежде всего обнаруживалось, что сочетание действия электрического тока с такими биологически адекватными раздражителями, как свет и вибрация, не приводит не только к образованию следовых рефлексов, но и условных рефлексов как таковых. На указанные раздражители отмечалась лишь частичная и временная стабилизация двигательной реакции. Подобное повышение возбудимости нами было воспроизведено в специальных хронических опытах, в которых изучались классический *Bahnung* рефлекс и доминанта А. А. Ухтомского [43 и др.]. Считая природу всех описанных реакций единой, мы их объединили в общий механизм образования суммационного рефлекса. В таком понимании суммационный рефлекс, возникший в результате сочетания внешнего раздражителя с безусловной оборонительной реакцией ми-

ноги, выступает как определенный этап, стадия образования условного рефлекса, подтверждая положение И. П. Павлова о том, что «Благодаря иррадированию раздражительного процесса во всей центральной нервной системе осуществляется суммационный рефлекс. Волна от нового раздражения, распространяясь, суммируется с существующим местным раздражением, явным или латентным, обнаруживая в последнем случае скрытый очаг раздражения. В больших полушариях, при их усложненной конструкции и чрезвычайной реактивности, запечатлеваемости, (разрядка наша — В. Ф.) иррадирование раздражительного процесса ведет к образованию временной условной связи, условного рефлекса, ассоциации. В то время как суммационный рефлекс есть моментальное и скоропереходящее явление, условный рефлекс есть постепенно укрепляющееся при вышеуказанном условии хроническое явление, представляющее характерный процесс коры (разрядка наша — В. Ф.)».

Здесь мы встречаемся с совершенно иным, примитивным механизмом фиксации нервных следов: слабая «запечатлеваемость» нервных клеток высших отделов центральной нервной системы миноги не дает возможности укрепиться суммационному рефлексу до прочности условного рефлекса. Важно отметить, как показали наши опыты, что животное, способное к осуществлению примитивной формы временной связи, обладает столь же примитивным тормозным процессом.

В современной физиологии существует преобладающее по числу сторонников положение, отождествляющее понятие временной связи и условного рефлекса. Надо думать такое отождествление правильно лишь с общебиологической точки зрения, в то время как с точки зрения физиологии эти понятия могут быть качественно разными явлениями. Отсутствие точного разграничения указанных двух точек зрения при классификации различных видов временных связей, очевидно, и приводит в ряде случаев к боязни отказа от термина «условный рефлекс».

Суммационный рефлекс как приспособительное явление также может быть назван условным рефлексом, ибо он возникает лишь при определенных условиях. В глазах же физиолога механизмы протекания суммационного и условного рефлексов совершенно иные.

Поэтому не отрицая возможности выработки у миног других видов временных связей (типа замедленных условных реакций, развертывание которых происходит в длинные промежутки времени), следует прийти к заключению, что суммационный рефлекс у этих животных может явиться одной из высших форм приспособления к изменяющимся условиям окружающей среды.

Это и есть один из элементарнейших механизмов фиксации нервных следов.

В приведенных исследованиях была сделана попытка подойти к изучению вопроса фиксации следов раздражения в центральной нервной

* И. П. Павлов, Полн. собр. соч., т. III, кн. 2, стр. 196—197, 1951.

системе сравнительно физиологическим путем, используя метод условных рефлексов. Но прежде всего мы сочли необходимым осветить всю проблему в целом и в том плане, в каком она вырисовывается из исследований павловской школы. Богатый фактический материал, накопленный в павловских лабораториях, ясные и четкие теоретические положения, высказанные самим И. П. Павловым, к сожалению, часто остаются неиспользованными, создавая односторонность в подходе к этой сложной и обширной проблеме. Этим объясняется то, что описанию экспериментального материала мы предпослали обзор основных работ павловской школы, выполненных в этом направлении. Поэтому настоящая статья носит характер теоретико-экспериментального анализа нервных следов с позиции метода условных рефлексов

Отдел сравнительной физиологии и патологии

Института экспериментальной медицины

АМН СССР

г. Ленинград.

Поступило 28 V 1957.

Վ. Վ. ՖԱՆԱՐՋՅԱՆ

ՆՅԱՐԴԱՅԻՆ ՀԵՏՔԵՐԻ ՄԵԽԱՆԻՉՄՆԵՐԻ ԷՎՈԼՅՈՒՑԻԱՅԻ ՇՈՒՐՋԸ

Ա մ փ ո փ ու մ

Տվյալ հոդվածը համարվում է կենտրոնական նյարդային համակարգության գրգռման հետքերի ամրացման տեսական-էքսպերիմենտալ հարցի անալիզը, որը կատարվել է պայմանական ռեֆլեկտոր մեթոդի տեսանկյունով:

Պավլովյան դպրոցի կողմից հայտնաբերված բոլոր փաստերի և օրինաչափությունների մեջ հետքայնության պրոբլեմին ամենից մոտ են կանգնած հետքային պայմանական ռեֆլեքսները, որոնք բաղկացած են երկու փուլից՝ սկզբնական արգելակման և նրան փոխարինող գրգռման:

Այդ իսկ պատճառով հետքային ռեֆլեքսների օրինակով ներկայացվում է նյարդային համակարգության բարձր բաժիններում մշակվող հետքային սեպարատիվ ատաղացման և ընթացքի կոնկրետ մեխանիզմը:

Աշխատության մեջ ցույց է տրված, որ հետքային պայմանական ռեֆլեքսի գոյացման և ընթացքի հիմքում ընկած է կենտրոնական նյարդային համակարգության բաժինների զանազան գրգիռների ինտենսիվությունը տարբերակելու հատկությունը, տարրեր ժամանակամիջոցներում:

Այդ հատկությունն ուսումնասիրվել է համեմատական ֆիզիոլոգիայի էվոլյուցիոն զարգացման տարրեր աստիճանի վրա կանգնած կենդանիների մոտ (շների, կատուների, ճագարների, աղավնիների, ձկների և օձաձկան):

ЛИТЕРАТУРА

1. Асратян Э. А. ДАН СССР, 1, 8, 1934.
2. Асратян Э. А. Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. 8, 1938.
3. Асратян Э. А. Физиол. журн. СССР, 30, 1, 1941.
4. Бару А. В. Сб. „Вопросы сравнит. физиол. и патологии в. н. д.“, 92, Медгиз, 1955

5. Белиц М. Ф. О следовых условных рефлексах, Дисс., СПб, 1917.
6. Болоховский К. П., Клещев С. В., Плешков В. Ф., Трошихина З. В. 5-е совещ. по физиол. пробл., М., 1939.
7. Василенко Ф. Д. Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. 4, в. 1—2, 1932.
8. Вацуро Э. Г. Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. 13, 1948.
9. Вацуро Э. Г. Тр. Ин-та эволюц. физиол. и патологии в. и. д. им. И. П. Павлова, т. 1, 1947.
10. Горн Э. Л. Тр. общ. русск. врач. СПб, 79, 163, 1912.
11. Гроссман Ф. С. Материалы к физиологии следовых условных слюнных рефлексов, Дисс., СПб, 1909.
12. Дерябин В. С. Дальнейшие материалы к физиологии времени, как условного возбудителя слюнных желез, Дисс., СПб, 1916.
13. Добровольский В. М. О пищевых следовых рефлексах, Дисс., СПб, 1911.
14. Завадский И. В. Материалы к вопросу о торможении и растормаживании условных рефлексов, Дисс., СПб, 1908.
15. Зевальд Л. О. Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, т. 10, 1941.
16. Зеленый Г. П. Материалы к вопросу о реакции собаки на звуковые раздражения, Дисс., СПб, 1907.
17. Капустник Д. П. 13-е совещ. по физиол. пробл., 1948.
18. Кириллов С. И. Арх. биол. наук, 42, 1—2, 1936.
19. Кржышковский К. Н. Тр. общ. русск. врач. СПб., 76, 1909.
20. Купалов П. С. Тр. 2-го Всесоюзн. съезда физиол., 172, М-Л., 1926.
21. Купалов П. С. Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. III, в. 2—3, 1929.
22. Купалов П. С. Физиол. журн. СССР, 33, 699, 1947.
23. Купалов П. С. Физиол. журн. СССР, 35, 5, 1949.
24. Купалов П. С., Луков Б. Н. Арх. биол. наук, 33, 5—6, 1933.
25. Купалов П. С. и Павлов Н. Н. Физиол. журн. СССР, 18, 5, 1935.
26. Ларин Е. Ф. Тр. Томского мед. инст. т. 10, Томск, 1938.
27. Луков Б. Н. Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, т. 15, 1949.
28. Майоров Ф. П. Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. 8, 1938.
29. Орбели Л. А. Условные рефлексy с глаза у собак. Дисс., СПб, 1908.
30. Павлова А. М. Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, т. 12, в. 2, 1945.
31. Павлова В. И. Тр. Общ. русск. врач., СПб, 81, 1914.
32. Петрова М. К. Арх. биол. наук, 20, 1—2, 1916.
33. Пименов П. П. Особая группа условных рефлексов. Дисс., СПб, 1907.
34. Плешков В. Ф. 5-е совещ. по физиол. пробл. М-Л., 1939.
35. Потехин С. И. К физиологии внутреннего торможения условных рефлексов. Дисс., СПб, 1911.
36. Пышина С. П. Бюлл. exper. биол. и мед., 36, 6, 12, 1953.
37. Сирятский В. В. Русск. физиол. журн. 7, 1—6, 1924.
38. Сирятский В. В. Русск. физиол. журн. 9, 1, 1926.
39. Скипин Г. В. Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. 8, 1938.
40. Соловейчик Д. И. Тр. 2-го Всесоюзн. съезда физиол., 170, М-Л., 1926.
41. Стожаров Б. И. 13-е совещ. по физиол. пробл., М-Л., 1948.
42. Стукова М. М. Дальнейшие материалы по физиологии времени как условного возбудителя слюнных желез. Дисс., СПб, 1914.
43. Ухтомский А. А. (1923) Собр. соч. т. 1, 163—172. Л., 1950.
44. Федоров В. К. Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, т. 15, 1949.
45. Феокритова Ю. П. Время, как условный возбудитель слюнных желез. Дисс. СПб, 1912.
46. Фролов Ю. П. Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, т. 1, в. 2—3, 1926.
47. Фролов Ю. П. Тр. 2-го Всесоюзн. съезда физиол. М-Л., 1926.
48. Фурсиков Д. С. Арх. биол. наук, 23, 1—3, 1923.
49. Яковлева В. В. Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. 2, в. 1, 1927.