



нечность, на которой находились электроды. Был сделан вывод, что раздражения, идущие от манжеток, обусловили «переключение» путей в условнорефлекторной деятельности.

Оригинальные и интересные серии опытов с корковым переключением проводили Ю. Конорский и С. Миллер [5], которые установили возможность переключения между двигательными условными рефlekсами, основанными на разных подкреплениях (пищевых и оборонительных).

Проблеме «переключения» были посвящены также работы ряда других физиологов Э. Г. Вацура [6]), М. С. Алексеева [7], И. И. Лаптев [8]; Л. С. Гамбарян [9]; Л. А. Матинян [10], Т. Г. Урганджян [12] и др.

В наших исследованиях мы изучали некоторые вопросы условнорефлекторного «переключения» в норме и после разрушения области внутренней капсулы. Опыты были поставлены на пяти собаках, у которых в течение года был выработан на правой задней конечности прочный и задоленный стереотип, состоящий из следующих раздражителей: звонок +, свет +, касалка + и касалка —.

Дифференцировка вырабатывалась по месту прикрепления касалок.

Опыты по «переключению» проводились путем перемещения манжеток электрода и регистрирующего прибора с правой лапы на левую, способ, который применялся уже Я. М. Прессманом и Л. С. Гамбаряном.

Результаты опытов показали, что при перемещении манжеток с одной конечности на другую «переключение» условной реакции с места не получается. Наши данные не совпадают с данными Я. М. Прессмана и Л. С. Гамбаряна, которые получили переключение при первом же перемещении манжеток.

Следует, однако, указать, что у одной собаки (Рекс) при первом же перемещении манжеток все же удалось наблюдать «переключение», но в нечеткой форме и не на все условные раздражители (рис. 1).

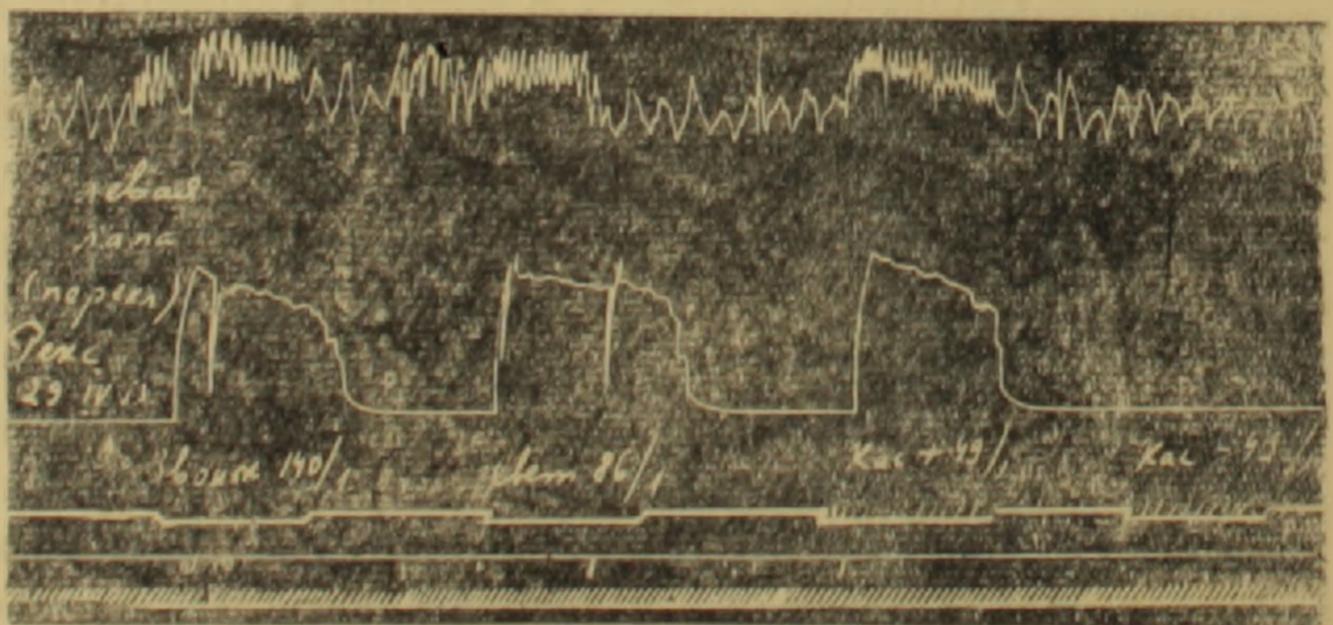


Рис. 1. Опыт от 29 IV 1953 г. Манжетки от электродов и прибора для регистрации движения лапы прикреплены к левой задней лапе вместо обычной правой.

Следует отметить, что у Рекса во втором опыте с перемещением манжеток, который был поставлен спустя 6 месяцев после первого опыта, кар-

тина была совершенно иная. На первый сильный раздражитель (звонок) имело место биэффекторная реакция — собака подняла и опустила поочередно правую и левую лапу и при даче тока подняла обе лапы и повисла на лямках. При повторном раздражении током она опустила правую лапу и согнула левую. На «свет»+ и на «касалку»+ собака подняла не ту лапу, на которой находились электроды, а лапу, на которой был выработан электрооборонительный рефлекс (рис. 2а).

Биэффекторные, а также и неадекватные реакции подъема правой лапы при нахождении электродов на левой наблюдались и в последующих опытах. Так, в опыте от 3 XI 1953 г. на свет 188/22 собака не подняла левую лапу с электродами, а ответила правой лапой, которую удержала в согнутом состоянии до конца действия условного раздражителя, так как мы умышленно не подкрепили условный раздражитель (рис. 2б).

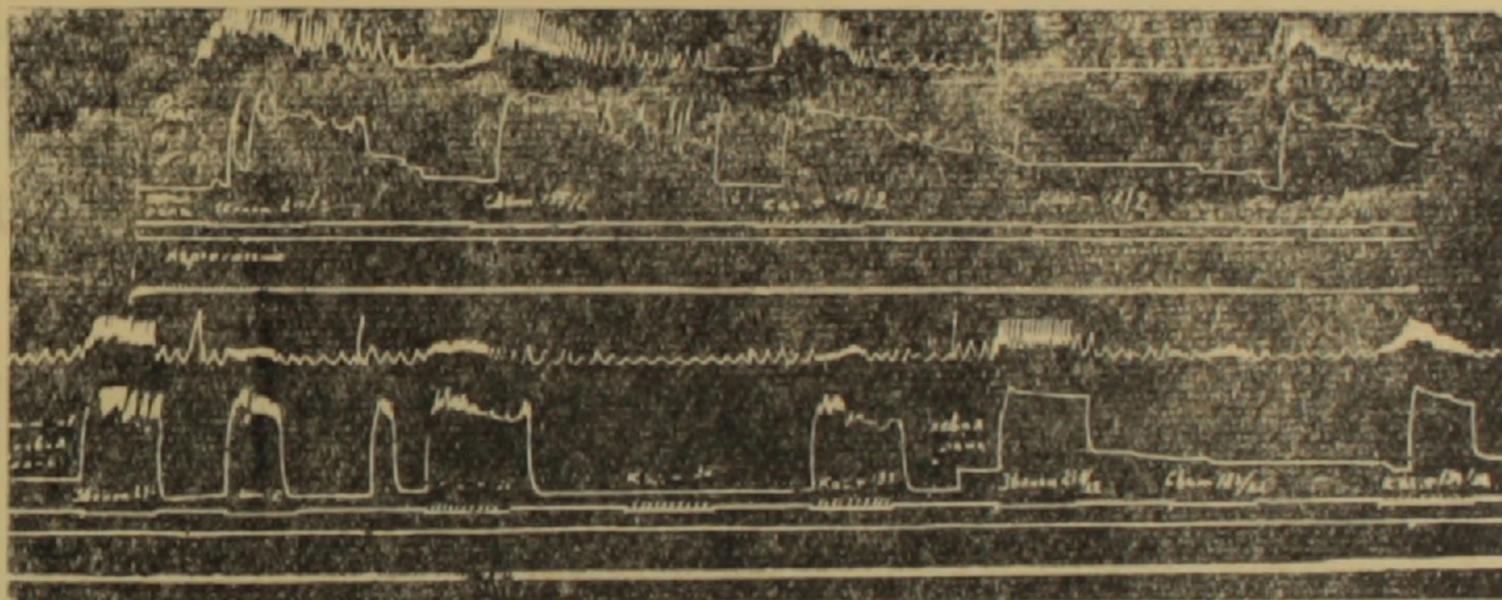


Рис. 2. (а). Опыт от 14 X 1953. (б). Опыт от 3 XI 1953. При нахождении манжеток на левой лапе условные рефлексы с этой конечности отсутствуют (за исключением реакции на звонок). Эту конечность собака поднимает только при раздражении электрическим током.

На основании этих данных мы пришли к выводу, что вначале, когда рефлексы были еще молодые, получалось неполное «переключение», а спустя несколько месяцев после упрочения стереотипа «переключение» с места получить нам не удалось.

Для выработки полного и постоянного «переключения» нами был использован следующий прием. В течение 18 дней, с 9 по 26 XI 1953 г., манжетки прикреплялись только к левой конечности и лишь после того, как был выработан условный рефлекс на все раздражители стереотипа, в последующем, в один и тот же опытный день, манжетку прикрепляли сначала на левой лапе, а затем переводили на правую, соблюдая всегда эту последовательность. В результате такого приема специальной выработки, нам удалось получить ясное «переключение» на перемещение манжеток.

У остальных собак (Бисо, Чалик и Белка) нам также не удалось получить «переключение» с места.

Вначале у всех собак наблюдалась неадекватная реакция подъема правой лапы при нахождении манжеток на левой лапе. Пройдя че-

рез эту стадию неадекватной реакции, затем через стадию биэффекторной реакции, когда при действии условного раздражителя собаки поднимали и правую и левую лапу поочередно и через стадию постепенного усиления адекватного реагирования, все собаки в конце концов решили задачу полного «переключения» с предельной четкостью.

Следует отметить, что почти у всех собак в процессе выработки «переключения» появились некоторые невротические симптомы: агрессивность, сильное беспокойство на станке, непрерывное отдергивание лапы с электродом в интервалах, попытки перегрызть провода электродов и резиновой трубки касалки.

Невротическое состояние особенно ясно было выражено у собаки Чалик. Видимо, задача «переключения» оказалась трудной для Чалика и у нее появились изменения в общем поведении и в условнорефлекторной деятельности. Условные рефлексy, прочно выработанные в течение нескольких месяцев на правой задней конечности (рис. 3а), стали непостоянными и часто отсутствовали. Собака в паузах скулила, проявляла двигательное беспокойство, дергала лапу с электродами в интервалах (рис. 3б), поднималась на подставку кормушки и скребла лапой по кормушке, сопротивлялась при введении в камеру. Для иллюстрации приводим кривые опытов от 12 IX и 13 XI 1953 г. (рис. 3а и б).

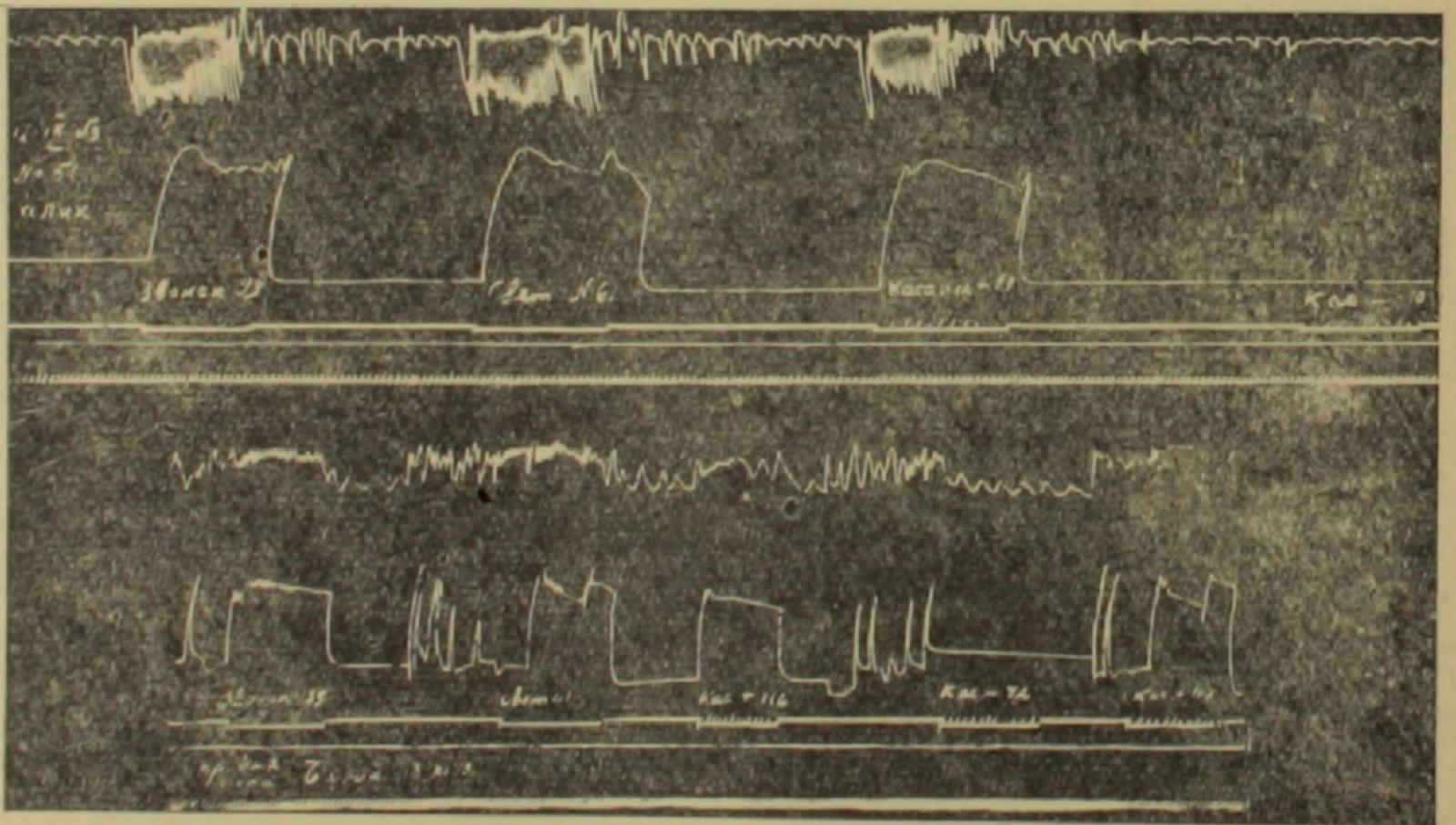


Рис. 3. (а). Опыт от 12 IX 1953 г. Тонические двигательные условные рефлексy, выработанные на правой лапе, до опытов с переключением. (б). Опыт от 13 XI 1953 г. Условные рефлексy на свет и на положительную касалку, примененную после дифференцировки, отсутствуют.

Кимограмма опыта от 12.IX показывает нормальные условные рефлексy, выработанные на правой лапе. Она приводится для сравнения с кимограммой опыта от 13 XI 1953 г., которая показывает резкие изменения в условнорефлекторной деятельности.

Как видно из этой кимограммы, условные рефлексы на свет и на положительную касалку, примененные после дифференцировки, отсутствуют, в то время как до опытов с перемещением манжеток эти рефлексы были всегда четкие и хорошо выраженные.

Полагая, что эти нарушения являются результатом невроза мы решили в течение 15 дней давать по 0,5 г Na Br, не прерывая опыты с перемещением манжеток. После бромирования условнорефлекторная деятельность улучшилась, рефлексы на правой лапе полностью восстановились, но выработать четкое «переключение» реакции при переносе манжетки с правой на левую лапу долгое время нам не удавалось. Для выработки четких тонических рефлексов на левой лапе необходимо было повысить тонус моторной зоны коры правого полушария. Для этого в начале каждого опыта, после того как манжетки переносились с правой конечности на левую, последняя раздражалась одним или двумя ударами электрического тока. Этим мы повышали возбудимость моторной зоны правого полушария. Как нужно было ожидать, через некоторое время наш методический прием увенчался успехом. Когда удар тока предшествовал условным раздражителям переключение удавалось легко и на все сигналы собака давала адекватную реакцию (рис. 4).

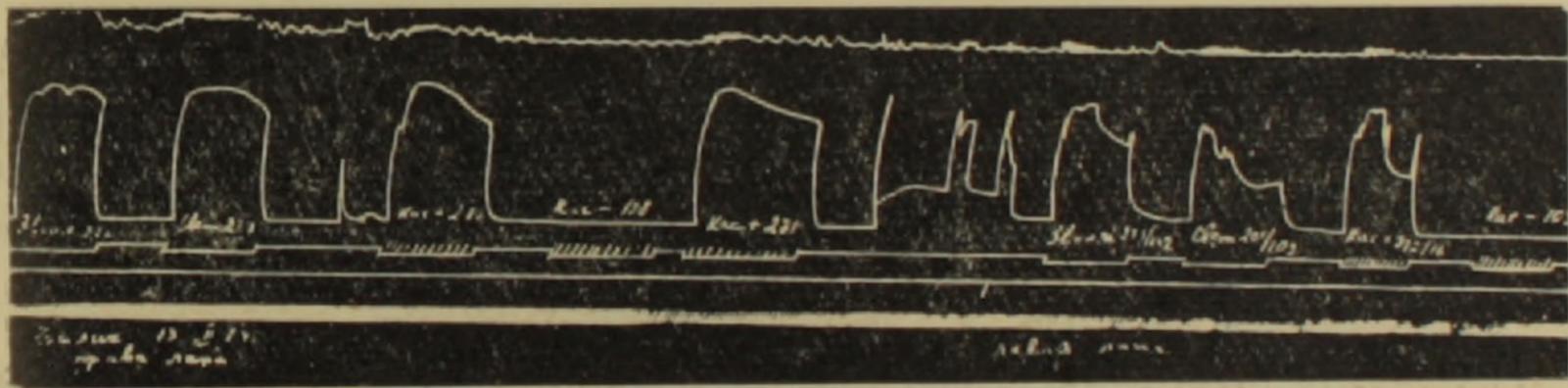


Рис. 4. Опыт от 13 II 1954 г. После перемещения манжеток на левой лапе, в начале опыта лапа раздражается электрическим током.

Для выяснения причины медленной выработки переключения, что противоречит существующим литературным данным по этому вопросу, у одной собаки Джульбарс мы решили выработать рефлексы одновременно на обеих лапах. Для этого сперва вырабатывался рефлекс с правой конечности только на звонок, потом на этот же раздражитель вырабатывался рефлекс с левой конечности.

Затем в систему включался световой сигнал и таким образом вырабатывался рефлекс на свет сперва на правой, а потом и на левой лапе. Когда на обеих лапах были выработаны рефлексы на звонок и на свет в систему была введена касалка. Следовательно, в то время как у предыдущих собак сперва вырабатывался полный стереотип на правой лапе и потом для испытания переключения манжетка переносилась на противоположную левую конечность, здесь с самого начала мы приступили к одновременной выработке одинаковых условных рефлексов и на обеих конечностях. Приведенные кимограммы показывают, что при таком варианте

опытов условные двигательные рефлексы вырабатываются очень быстро — еще в первый опытный день (рис. 5). Этим вариантом мы хотели выяснить роль стереотипа и его задолбленности в медленной выработке переключения.

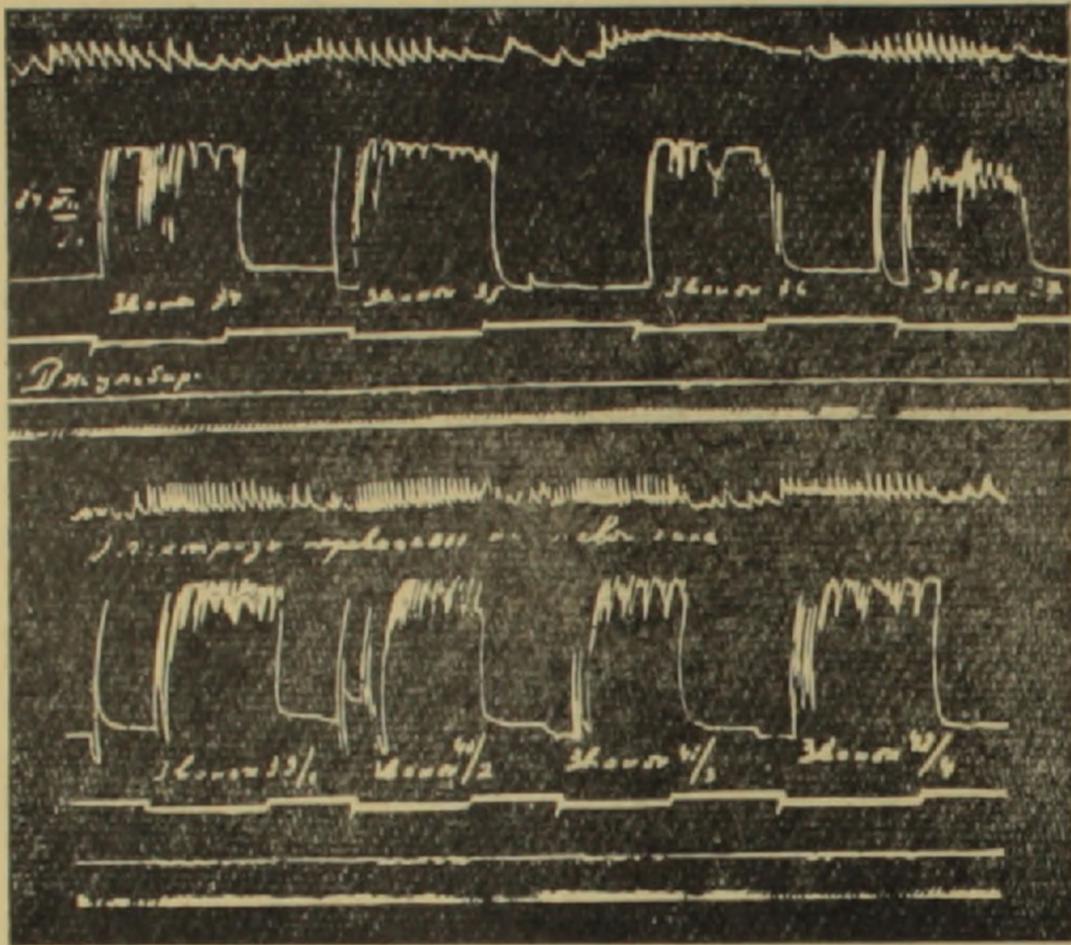


Рис. 5 (а). Опыт от 24 XII 1953 г. Условные двигательные рефлексы на звонок с правой конечности; (б). Опыт от 25 XII 1953 г. Первый опыт с перемещением манжеток на левой конечности. Переключение выработалось очень быстро.

Полученные результаты подтверждают наше предположение. У этой собаки нам удалось выработать переключение гораздо быстрее, чем у всех предыдущих. В то время как у остальных собак переключение вырабатывалось в течение 30—45 опытных дней, у этой собаки после 5—14 опытов, все условные раздражители с перемещением манжеток начали давать адекватную реакцию с той конечности, к которой прикреплялись манжетки.

После того как у всех собак было выработано четкое переключение условной реакции с одной конечности на другую при перемещении манжеток раздражающих электродов, по выработанной нами методике было произведено оперативное разрушение области внутренней капсулы левого полушария.

Так как опыты с перемещением манжеток до операции мы ставили ежедневно, поэтому исследования по корковому переключению мы начали проводить после операции с первого же опыта.

Однако в ближайшем послеоперационном периоде судить о переключающей деятельности коры мы не могли, ввиду отсутствия условных рефлексов на одной из конечностей (пораженной в результате операции разрушения пирамидного тракта в области внутренней капсулы). В даль-

нейшем мы установили, что переключение рефлексов с одной лапы на другую удается получить в той стадии компенсации условнорефлекторной деятельности, когда тонический компонент условных рефлексов еще не восстановлен. Для иллюстрации сказанного приводим кривую одного из опытов с перемещением манжеток, проведенных после операции (рис. 6).

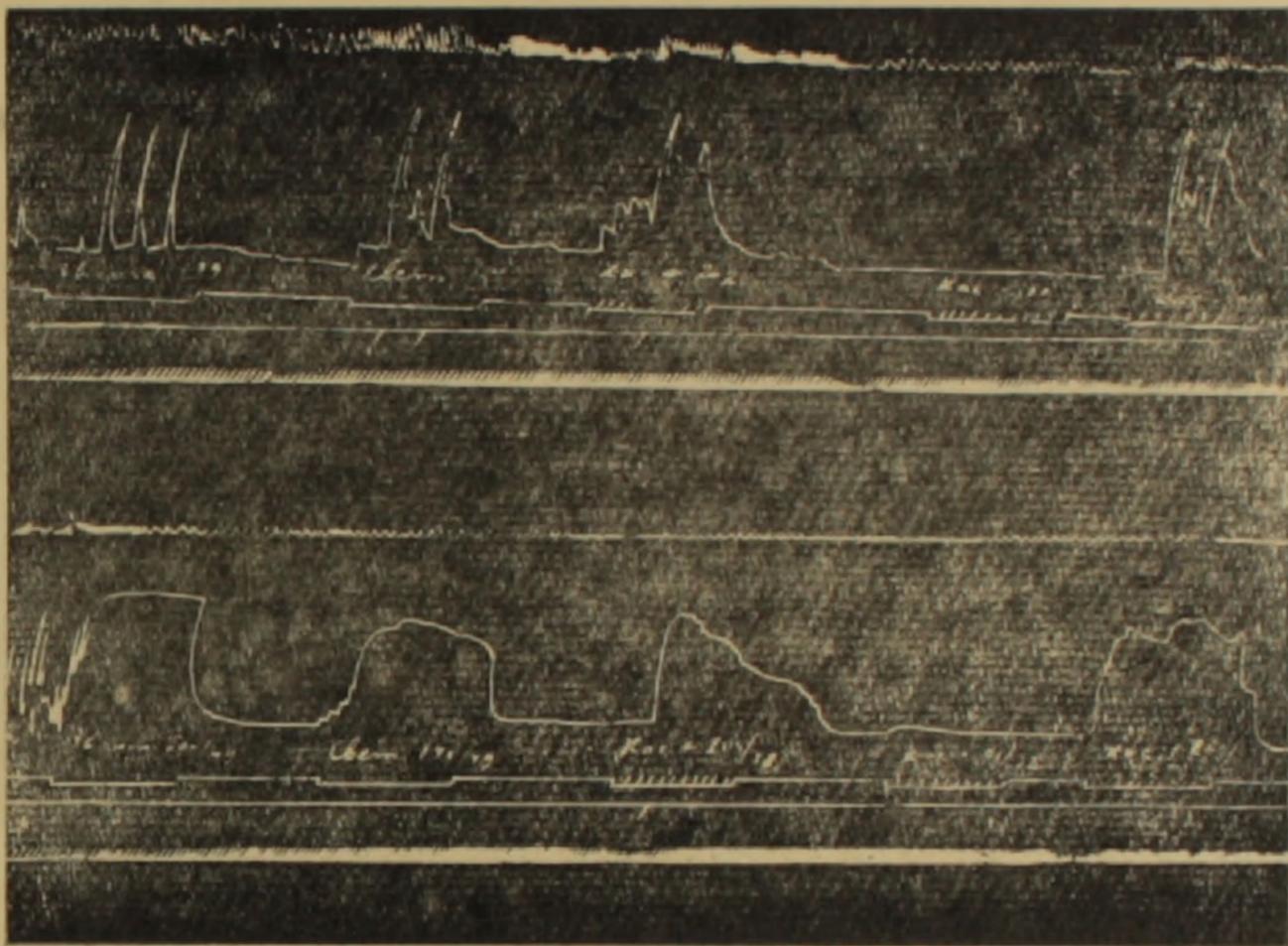


Рис. 6. Опыт с перемещением манжеток. (а). Условные рефлексы с правой („пораженной“) конечности; (б) — условные рефлексы с левой („здоровой“) конечности. В ответ на условные раздражители собака поднимает ту лапу, к которой привязаны манжетки.

Как видно из этой кимограммы, после восстановления условных рефлексов с поражаемой «правой» конечности (операция у всех собак делалась в левом полушарии), переключение реакции с одной лапы на другую получается также четко, как и до операции. Перемещение манжеток с правой на левую лапу приводит к переключению условнорефлекторной реакции, т. е. животное на условные раздражители реагирует левой лапой.

Известно, что выработка переключения прочного и задоленного стереотипа электрооборонительных условных рефлексов проходит через три стадии: 1) стадия автоматизации рефлекса, т. е. неадекватной реакции; 2) стадия двойной условнорефлекторной реакции на каждый раздражитель, т. е. биэффекторной реакции, которую можно назвать еще стадией эффекторной генерализации, так как эффект проявляется как с правой, так и с левой лапы и 3) стадия постепенного усиления адекватной реакции. Сходные стадии наблюдались в опытах М. И. Стручкова (Асратян [2]) при выработке двух разнородных условных рефлексов (пищевой и электрооборонительный) с переменным сигнальным значением их раздражителей.

Согласно представлениям Э. А. Асратяна, существуют два вида переключения: врожденное переключение, которое не нуждается в специаль-

ной выработке и представляет «переключение» уже готовых рефлексов под воздействием различных безусловнорефлекторных факторов и, «переключение» условнорефлекторное, которое специально вырабатывается [2].

Судя по результатам наших опытов, переключение, полученное нами, принадлежит ко второму типу переключения, оно является результатом сравнительно долгой выработки.

Однако существует и другой взгляд на явление, описанное нами как корковое переключение. Можно допустить, что в наших опытах мы вырабатывали фактически условные рефлексы не только на специальные раздражители: звонок, свет, касалка, но и на комплексную комбинацию этих раздражителей то с «правой», то и «левой манжеткой». Следовательно, условные рефлексы на правой и на левой лапе были выработаны не на одни и те же раздражители, а на сходные, комплексные раздражители. Поэтому вначале животные не дифференцируют оба комплекса и дают неадекватную реакцию и только по мере тренировки вырабатывается обыкновенная дифференцировка на комплексные раздражители, физиологический механизм которой давно известен. Такой точки зрения придерживается В. К. Федоров [11].

Хотя полученные нами факты медленной выработки переключения, как будто соответствуют больше концепции В. К. Федорова, согласно которой нужно полагать, что описанные нами стадии неадекватной и биэффекторной реакции являются этапами выработки обыкновенной дифференцировки на комплексные раздражители, однако, более глубокий анализ фактов показывает, что такая трактовка вопроса неправильна. Не отрицая того, что в наших опытах мы вырабатывали фактически условные рефлексы не только на звонок, свет и касалку, но и на комплексную комбинацию этих раздражителей то с «правой», то с «левой манжеткой», следует, однако, отметить, что эти комплексы отличаются от обычных комплексных раздражителей. Один из компонентов этих комплексных сигналов («манжетка») отличается по механизму своего действия от компонентов обычных комплексных раздражителей тем, что он не является пусковым, а только фоновым раздражителем, который действует постоянно с самого начала и до конца опыта. Поэтому правомерно выделить его в особую группу и вслед за Э. А. Асратяном сохранить право называть его «переключателем».

По ходу изложения экспериментального материала мы неоднократно подчеркивали, что в своем развитии переключение проходит несколько стадий. Закономерная смена одной стадии другой зависит, по-видимому, от силовых отношений между центрами. Так, например, стадию биэффекторной реакции можно объяснить тем, что между двумя двигательными центрами (правого и левого полушарий) в процессе выработки переключения создается состояние некоторой уравниваемости. Наряду с прочно выработанной доминантой в одном полушарии вырабатывается постепенно доминанта и в моторной зоне другого полушария и тем самым созда-

ются благоприятные условия для выявления реакции на обеих конечностях .

Обобщая результаты наших опытов можно сделать следующие выводы:

1. При прочно выработанном стереотипе переключение в системе электрооборонительных условных рефлексов удается получить после сравнительно длительной выработки, что дает нам право изучаемое явление рассматривать как «условнорефлекторное переключение» (Э. А. Асратян).

2. Наши данные не совпадают с данными других авторов, которые получили переключение с места, при первом же перемещении манжеток. Медленная выработка переключения и расхождение результатов наших опытов с результатами таких же опытов других авторов зависит, по-видимому, от следующих причин: задолбленности системы, наличия относительно большого количества условных раздражителей в стереотипе и индивидуальных особенностей собак.

3. В процессе работы при частом перемещении манжеток с одной лапы на другую у всех собак наблюдалось нарушение нормальной условнорефлекторной деятельности, что по нашему мнению, можно толковать как невротическое состояние. Переключение реакции целой системы, раздражители при изменении одного только компонента экспериментальной обстановки является, очевидно, трудной задачей для собак ведущей к перенапряжению подвижности нервных процессов, результатом чего является появление невротического состояния.

4. Характер и скорость выработки условного переключения у различных собак является показателем лабильности нервных процессов.

5. Опыты с перемещением манжеток показывают, несомненно, что у собак после разрушения области внутренней капсулы одного полушария переключательная деятельность коры проявляется нормально еще до полного восстановления тонических условных рефлексов, исчезнувших временно после операции.

Институт физиологии Академии наук  
Армянской ССР

Поступило 13 IV 1956

Հ. Գ. ԲԱԿԱՎԱՋՅԱՆ

ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ ՌԵՖԼԵԿՏՈՐ ՓՈՆԱՐԿՄԱՆ ՀԱՐՅԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Մեր էրապերիմենտալ հետազոտությաններում խնդիր դրեցինք ուսումնասիրելու պայմանական սեֆրեկտոր փոխարկումը ինչպես նորմալում, այնպես էլ ներքին կապսուլայի վնասումից հետո:

Փորձերը գրվել են 5 մեծահասակ շների վրա, որոնք ունեցել են կալուն և ուժեղ ամրապնդված պայմանական սեֆրեքսների ստերիտալպ, բազկացած հետևյալ զրգոխներից՝ զանգ + լույս + , կասարկա + և կասարկա —:

Ստացված տվյալների հիման վրա հանդուժ ենք հետևյալ եզրակացություններ:

1. Կալուն և ամրապնդված պայմանական սեֆլեքսների ստերիոտիպի զեպքում, փոխարկումն ստացվում է բավականին երկար մշակելուց հետո, որը մեզ իրավունք է տալիս հիշյալ երևույթը դիտել որպես պայմանական սեֆլեկտոր փոխարկում:

2. Մեր տվյալները չեն համընկնում մյուս հեղինակների ստացած տվյալներին, որոնց մոտ էֆեկտ ստացվել է անմիջապես: Ստացված տվյալների տարրերով խոնր հավանորեն կախված է պայմանական սեֆլեքսների սիստեմի ամրապնդվածությունից, սիստեմում եղած պայմանական գրգռիչների մեծ քանակից և կենդանիների ներփայլին սիստեմի անհատական լուրահատկությունից:

3. Աշխատանքի ընթացքում մանժեռակալի հաճախակի մի ոտքից մյուսի փոփոխման զեպքում նկատվում է նորմալ պայմանական սեֆլեկտոր գործունեություն խանգարում: Հավանական է, որ երբ փոփոխվում է ամրապնդված ստերեոտիպի օղակներից որևէ մեկը, առաջանում է ներոտիկ վիճակ, որը և պատճառ է հանդիսանում պայմանական սեֆլեկտոր գործունեության խանգարման:

4. Պայմանական սեֆլեկտոր գործունեության մշակման ընույթը և արագությունը տարրեր շների մոտ հանդիսանում են ներփայլին երևույթների լարիականությունից պայմանիչ:

5. Փորձերը ցույց են տալիս, որ ներքին կապատյալի միակողմնի փնտման զեպքում կեղևային փոխարկման երևույթները հանգես են գալիս ավելի շատ, քան վերականգնվում են նորմալ պայմանական սեֆլեքսները, որոնք անհետացել էին վիրահատումից հետո:

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Сеченов И. М. Рефлексы головного мозга, 1863.
2. Асратян Э. А. Физиология центральной нервной системы. Москва, 1953.
3. Ерофеева М. Н. Электрическое раздражение кожи собак как условный возбудитель слюнных желез. Дисс. С.-Петербург, 1912.
4. Фридеман С. С. Дальнейшие материалы к физиологии дифференцирования внешних раздражений. Дисс., 1912.
5. Конорский Ю. и Миллер С. Труды физиолог. лабор. акад. И. П. Павлова т. VI, вып. I, 1936.
6. Вацуро Э. Г. Труды физиолог. лабор. акад. И. П. Павлова, т. XIII, 1948.
7. Алексеева М. С. Труды физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. XVI, 1949.
8. Лаптев И. И. Третье совещ. по физиол. проблемам (тезисы докладов), Лен., 1938.
9. Гамбарян Л. С. Условные рефлексы у собак после высокой перерезки задних столбов спинного мозга, Ереван, 1953.
10. Матинян Л. А., Вартамян В. А. IV научная сессия Института акушерства и гинекологии (тезисы докладов), Ереван, 1955.
11. Федоров В. К. Советская книга, август 1953.
12. Урганджян Т. Г. Доклады АН АрмССР, том XXII, 5, 1956.
13. Magnus, Körperstellung, В. 1924.